

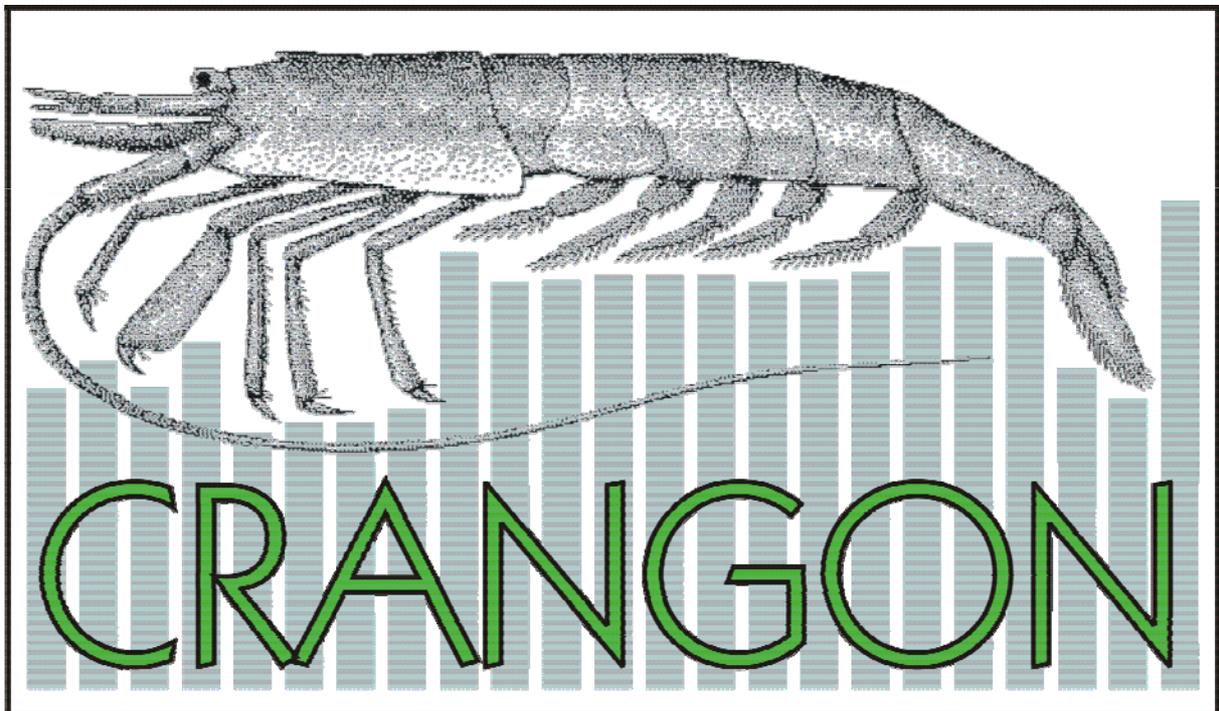
Abschlussbericht

Projekttitlel:

Entwicklung, Parametrisierung und Anwendung eines spezifischen Y/R Modells für die Nordseegarnele (*Crangon crangon* L.) zur Beurteilung des Befischungszustandes

Förderkennzeichen: 03HS030

Laufzeit: 1.5.2005 bis 15.5.2008 (Verlängert bis 30.9.2008)



Erstellt von: Prof. Dr. Axel Temming
Dipl. Biol. Chris Rückert
Dipl. Marine Umweltwis. Marc Hufnagl

Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaften
Olbersweg 24
22767 Hamburg

Gefördert vom
Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz

Inhaltsverzeichnis

1	Zusammenfassung	20
2	Abstract	21
2.1	Introduction	21
2.2	Material and Methods.....	21
2.3	Results	21
2.4	Conclusion	22
3	Ziele und Aufgabenstellungen des Projekts	23
3.1	Planung und Ablauf des Projekts	23
3.2	Wissenschaftlicher und technischer Stand an den angeknüpft wurde.....	26
3.2.1	Verbreitung <i>Crangon crangon</i>	26
3.2.2	Lebenszyklus <i>Crangon crangon</i>	26
3.2.3	Wachstum	27
3.2.3.1	Wachstumsmodelle.....	27
3.2.3.2	Theorie das nur die Schnellsten überleben.....	28
3.2.3.3	Wachstumsbestimmung.....	29
3.2.3.4	RNA/DNA als Wachstums oder Konditionsproxy	29
3.2.4	Biomasse der Gesamtpopulation	30
3.2.4.1	Fängigkeit der Netze	30
3.2.4.2	Einfluss des Verhaltens der Nordseegarnele auf die Fängigkeit..	31
3.2.4.3	Einfluss der Surveys und Verwendbarkeit der kommerziellen Anlandungen.....	32
3.2.5	Gesamtsterblichkeit Z	32
3.2.6	Y/R Modelle.....	33
4	Feldproben	34
4.1	Material und Methoden.....	34
4.1.1	Ort und Zeitpunkte der Probennahmen	34
4.1.2	Nass- und Trockengewicht.....	37
4.1.3	Trockengewichts-Konditionsindex.....	37
4.1.4	Gesamt- und Karapaxlänge	37
4.1.5	Geschlechtsbestimmung	38
4.1.6	RNA/DNA.....	39
4.2	Ergebnisse und Diskussion	40
4.2.1	Feldproben Büsum	40
4.2.1.1	Hydrographie	40
4.2.1.2	Längenverteilungen, Abundanz und Anteil juveniler Tiere	41
4.2.1.3	Kondition und Kaloriengehalte	43
4.2.1.4	RNA/DNA.....	45
4.2.2	Feldproben Kraftwerk Wilhelmshaven.....	47
4.2.2.1	Längeverteilungen und Abundanzen	47
4.2.2.2	Konditionsindex und Kaloriengehalte.....	49
4.2.2.3	Ei-tragende Weibchen.....	49
4.2.3	Geschlechterverhältnis in den Proben aus Büsum und Wilhelmshaven.....	51
4.2.4	Längenabhängiger Konditionsindex, Asche und Kaloriengehalt	53

5	Wachstumsversuche	56
5.1	Material, Methoden.....	56
5.1.1	Vorversuche	56
5.1.1.1	Futtermenschen	56
5.1.1.2	Substratversuche	57
5.1.1.3	Wachstumsversuche am IHF	57
5.1.1.4	Wachstum der Nordseegarnele zwischen den Häutungen	59
5.1.2	Hauptversuche zur Bestimmung der Wachstumsraten	60
5.1.3	Literatur Metaanalyse.....	63
5.1.3.1	Verwendete Arbeiten	63
5.1.4	Angleichen der Wachstumsmodelle	67
5.1.5	Häutungsintervall und Häutungsinkrement	67
5.2	Ergebnisse der Wachstumsversuche	68
5.2.1	Wachstumsraten aus den Wachstumsversuchen	68
5.2.2	Literatur Metaanalyse und kombinierte Wachstumsmodelle	71
5.2.2.1	Ursachen für die Variabilität in den Daten.....	71
5.2.2.2	Wachstumsraten	72
5.2.2.3	Häutungsintervalle und Häutungsinkremente	75
5.2.3	Aus den Daten abgeleitete Längentrajektorien	76
5.2.4	Trockengewichtskondition als Proxy für Wachstumsraten	78
5.2.5	RNA/DNA als Proxy für Wachstumsraten	84
5.2.6	Auswertung des RNA/DNA Verhältnisses sowie des TKI mittels multilinearer Regression	89
5.3	Hungerversuche	96
5.3.1	Material und Methoden	96
5.3.2	Ergebnisse der Hungerversuche.....	97
5.3.2.1	Trockengewichts-Konditionsindex.....	97
5.3.2.2	Abschätzung der Wachstumskonstanten k über die Hungerversuche	100
5.3.2.3	RNA/DNA Verhältnisse	100
5.3.3	Zusammenfassung der Hungerversuche	103
5.4	Übertrag der Hungerversuche auf die Feldkonditionen	103
6	Mortalitätsbestimmung	106
6.1	Abschätzung der Gesamtsterblichkeit	106
6.1.1	Material und Methoden	106
6.1.1.1	Verwendete Methoden zum Abschätzen von L_{∞} und θ	106
6.1.1.2	Datensätze.....	107
6.1.1.3	Evaluation des Einflusses der Methoden auf θ	108
6.1.1.4	Zusammenfassung der Modell-basierten Methodenevaluation... ..	114
6.1.1.5	Evaluation des Einflusses der Daten auf die Gesamtsterblichkeit Z	115
6.1.1.6	Aufgrund der Voruntersuchungen verwendeten Methoden zur Abschätzung der Sterblichkeit.....	120
6.1.2	Ergebnisse der Bestimmung von L_{∞}	120
6.1.3	Ergebnisse der Bestimmung der Gesamtsterblichkeit Z	121
6.1.4	Gründe für die Abnahme der Gesamtlänge in den Fängen.....	122
6.1.5	Gründe für die jährlichen Änderungen der Sterblichkeit.....	123
6.1.6	Gründe für die hohe Sterblichkeit in den 1990ern	123
6.1.7	Vergleichbarkeit der festgestellten Mortalitäten.....	124

6.2	Natürliche Sterblichkeit M.....	124
6.2.1	Konsumptionsdaten	124
6.2.2	Bestandsdichten der Garnelenräuber	127
6.2.3	Saisonale Konsumption der Garnelenräuber	130
6.3	Fischerei und fischereiliche Sterblichkeit F	130
6.4	Verhältnis von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit.....	132
7	Bestimmung der Bestandsdichte.....	133
7.1	In küstennahen Gebieten	133
7.2	In küstenfernen Gebieten	134
8	Modell und Modellvalidierung	138
8.1	Material und Methoden.....	138
8.1.1	Modellierprogramm	138
8.1.1.1	Allgemeines	138
8.1.1.2	Allgemeine Modelleinstellungen.....	139
8.1.1.3	Einbeziehung von Ergebnissen physikalischer Modelle.....	139
8.1.1.4	Temperatur	140
8.1.1.5	Natürliche Sterblichkeit	141
8.1.1.6	Fischereiliche Sterblichkeit.....	142
8.1.1.7	Ei- und Larvalentwicklung, Postlarvale Häutungen und Reife.....	143
8.1.1.8	Wachstum	144
8.1.1.9	Laichfrequenz	145
8.1.2	Simulationsprogramm	146
8.1.2.1	Allgemeines	146
8.1.2.2	Einstellungsmöglichkeiten.....	147
8.1.2.3	Das Simulationsmodell.....	148
8.1.3	Analyseprogramm	165
8.1.4	Datenbankwerkzeug	171
8.1.5	Eingangsdaten	173
8.1.5.1	Allgemeines	173
8.1.5.2	Temperaturen	173
8.1.5.3	Mortalität	181
8.1.5.4	Eientwicklung	189
8.1.5.5	Larvalentwicklung	190
8.1.5.6	Postlarvale Häutungen.....	190
8.1.5.7	Reife.....	191
8.1.5.8	Wachstum	191
8.1.5.9	Massebestimmung.....	191
8.1.5.10	Eiproduktion	191
8.1.5.11	Geschlechterverhältnis.....	192
8.1.5.12	Laichfrequenz	192
8.1.5.13	Minimales Laichalter	194
8.1.6	Simulationsläufe.....	195
8.1.6.1	Validierungsläufe	195
8.1.6.2	Standardlauf.....	195
8.1.6.3	Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle.....	197
8.1.6.4	Szenarien mit veränderter Temperatur	198
8.1.6.5	Szenarien mit veränderten Mortalitäten	199
8.1.6.6	Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten....	202
8.1.7	Vergleichsdaten	202
8.1.7.1	Allgemeines	202

8.1.7.2	Einwanderung	203
8.1.7.3	Erreichen kommerzieller Länge und Fanggewichte	203
8.1.7.4	Eiproduktion	204
8.1.7.5	Geschlechterverhältnis.....	205
8.1.8	Simulationsumgebung.....	207
8.1.8.1	Hardware	208
8.1.8.2	Software.....	208
8.1.8.3	Installation.....	208
8.2	Ergebnisse	210
8.2.1	Das Programm	210
8.2.1.1	Laufzeitperformanz	210
8.2.1.2	Speicherbedarf.....	210
8.2.2	Validationsläufe.....	210
8.2.3	Standardlauf.....	211
8.2.3.1	Vorläufe zur Bestimmung des zu verwendenden M/F Verhältnisses	211
8.2.3.2	Vorläufe zur Bestimmung des zu verwendenden minimalen Laichalters	213
8.2.3.3	Anmerkungen zum finalen Standardlauf	215
8.2.4	Szenarielläufe	215
8.2.4.1	Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle.....	215
8.2.4.2	Szenarien mit veränderter Temperatur	225
8.2.4.3	Szenarien mit veränderten Mortalitäten	231
8.2.4.4	Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten....	247
8.3	Diskussion Modellteil.....	252
8.3.1	Die Entwicklung.....	252
8.3.1.1	Performanz	252
8.3.1.2	Nutzbarkeit.....	254
8.3.2	Die Anwendung.....	256
8.3.2.1	Standardlauf.....	256
8.3.2.2	Szenarielläufe	256
9	Voraussichtlicher Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse.....	262
10	Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen; ggf. mit Hinweisen auf weiterführende Fragestellungen...	265
11	Danksagung.....	267

Tabellenverzeichnis Felddaten und Laborversuche

Tabelle 1: Auflistung der Tage an denen Proben für die Felduntersuchungen und Wachstumsexperimente genommen wurden	36
Tabelle 2: Versuchsaufbau: Klimakammer, Temperatur, Größenklasse (Längen \pm 3 mm), Wachstumsbestimmung (individuell markiert oder unmarkiert Gruppen), Anzahl der Aquarien und Anzahl der Tiere pro Größenklasse.	62
Tabelle 3: Spezielle Angaben zu den verwendeten Wachstumsraten aus bisher existierender Literatur. die Tabelle enthält: Literaturangabe, Methode der Wachstumsratenbestimmung (Labor oder Kohortenanalyse), Temperatur, Länge der Garnelen, Wachstumsraten, Aufteilung nach Geschlecht, Futterquellen, Verwendung einer Netzselektion, Probennahmegebiet sowie Zeitraum und räumlich zeitliche Auflösung von Kohortenbeprobungen.....	65
Tabelle 4: Relative Mortalitäten der Versuchstiere.	68
Tabelle 5: Parameterschätzungen, 95% Konfidenzintervall und r^2 Werte für Gleichung (5) und (6) angepasst and die Wachstumsraten abgeleitet aus den Wachstumsversuchen und der Literaturrecherche. Erste Zeile Gleichung (5) angepasst and die Mittelwerte. zweite Zeile: Gleichung (6) angepasst an die Mittelwerte. Dritte Zeile Gleichung (5) per Quantilregression angepasst and die 0.75 Perzentile. Vierte und fünfte Zeile Gleichung (5) angepasst and die Daten für männliche und weibliche Garnele.....	75
Tabelle 6: Ergebnisse der einfachen und multilinearen Regression dargestellt als r^2 Werte für die Korrelation des RNA/DNA und des Trockenkonditionsindex mit dem Wachstum der Nordseegarnele bei verschiedenen Temperaturen und Längen.	91
Tabelle 7: Abnahme des Trockengewichtskonditionsindex von <i>Crangon crangon</i> pro Tag (links) und Korrelationskoeffizient r^2 (rechts) für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.....	97
Tabelle 8: Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses von <i>Crangon crangon</i> pro Tag (links) und Korrelationskoeffizient r^2 (rechts) für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.....	101
Tabelle 9: Einsatzbereich und Parameter für die lineare Korrekturfunktion bestimmt für die einzelnen Methoden unter Annahmen basierend auf den Bedingungen der Nordseegarnele <i>Crangon crangon</i>	115
Tabelle 10: Mittlere prozentuale Abeichung der basierend auf den Herbstfänge berechneten Werte von den auf den Ganzjahresdaten basierenden θ und L_∞ . 116	
Tabelle 11: Mittlere Abweichung des berechneten Z wenn ein festes k von 1.25 im Vergleich zu einem variablen k (berechnet über L_∞ nach Tabelle 12) verwendet wird.....	116
Tabelle 12: Zusammenhang zwischen k und L_∞ basierend auf Daten aus den Wachstumsversuchen und den Angaben anderer Autoren.	117
Tabelle 13: Mittlere Wassertiefe der Fänge die innerhalb des DFS (Holland) und des DYFS (Deutschland) durchgeführt werden.....	118

Tabelle 14: Abweichung der berechneten Sterblichkeiten (Z) basierend auf den Daten verschiedener Tiefenstrata im Bezug auf die Sterblichkeit die mit allen Daten berechnet wurde.	118
Tabelle 15: Sterblichkeiten und L_{∞} berechnet für die verschiedenen Regionen entlang der Küste Hollands und Deutschlands. Wetherall et al. (W), Powell (P), Beverton & Holt (BH), Jones & Zalinge (JZ), Miranda (M), Hoenig (H), Ssentongo & Larkin (SL), length converted catch curve (LCCC) und seasonal length converted catch curve (sLCCC).....	119
Tabelle 16: Artenliste von bekannten Garnelenräubern	125
Tabelle 8-1 Eigenschaften der Kohorte mit programminternen Feldbezeichnungen, Datentypen und Beschreibung.	150
Tabelle 8-2: Ausgegebene Felder der "Cohort Statistics" Datei.	167
Tabelle 8-3: Standardausgabedateien des Analyseprogramms.	170
Tabelle 8-4: Positionen der aus der BSH-Datenbank ausgelesenen Temperaturdaten	175
Tabelle 8-5:Positionen der aus der aus den HAMSOM Ergebnissen extrahierten Temperaturdaten.....	176
Tabelle 8-6: Sterblichkeiten bei M/F = 1/1	188
Tabelle 8-7: Sterblichkeiten bei M/F = 1.5/1	189
Tabelle 8-8: Sterblichkeiten bei M/F = 2/1	189
Tabelle 8-9: Eientwicklungsparameter nach Redant (1978).	190
Tabelle 8-10: Larvalentwicklungsparameter nach Criaes und Anger (1986).	190
Tabelle 8-11: Häutungsparameter nach Temming und Damm (2002).....	190
Tabelle 8-12: Wachstumsparameter für Männchen und Weibchen	191
Tabelle 8-13: Grundparametrisierung.....	196
Tabelle 8-14: Minimale Laichalter der verschiedenen RC-Vorläufe.....	197
Tabelle 8-15: Fischereiliche Sterblichkeiten der Winterfischerei-Läufe.	199
Tabelle 8-16: Fischereiliche Sterblichkeiten, Schließung der Fischerei im Sommer200	

Abbildungsverzeichnis Felddaten und Laborversuche

Abbildung 1: Karte der Nordsee. Schwarze Punkte markieren die Probennahmegebiete in Büsum, Meldorf und Wilhelmshaven.	35
Abbildung 2: Nass- und Trockengewicht [g] in Bezug auf die Gesamtlänge [mm] (n = 8305).....	37
Abbildung 3: Verhältnis zwischen Gesamtlänge und Karapaxlänge für Crangon crangon. Punkte: Messungen aus Büsum mit Regression. Linien Verhältnisse bestimmt durch (Oh et al. 1999, Henderson & Holmes 1987, van Lissa 1977, Schockaert 1968).....	38
Abbildung 4: Schematische Zeichnung der Nordseegarnele <i>Crangon crangon</i>	39
Abbildung 5: (e) Weibchen: 1. Pleopod, Endopodit sichtbar (ab ca. 24 mm Gesamtlänge), (f) Weibchen: 2. Pleopod, Endopodit (Ep) ohne Appendix masculina (a) Männchen 1. Pleopod: Endopodit nicht sichtbar, nach hinten verbogen. (b) Männchen 2. Pleopod: Endopodit (Ep) mit Appendix masculina (Ap). Abbildungen aus (Schatte & Saborowski 2005).....	39
Abbildung 6: Wasser und Lufttemperaturen sowie Salzgehalt in Meldorf und Büsum 2005 bis 2008.....	41
Abbildung 7: Mittlerer Länge plus Standardabweichung der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen.	42
Abbildung 8: Anteil Juveniler (<25 mm) Garnelen in den Fänge der in Büsum gefangenen Garnelen.....	42
Abbildung 9: <i>Crangon crangon</i> Abundanzen [$\text{Tiere} \cdot \text{m}^{-2}$] in Büsum und Meldorf.	43
Abbildung 10: Mittlerer Trockengewichts-Konditionsindex plus Standardabweichung der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen.	43
Abbildung 11: Mittlerer Trockengewichts-Konditionsindex plus Standardabweichung der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen aufgeteilt nach Größenklassen.	44
Abbildung 12: Mittlerer Energiegehalt der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen.....	44
Abbildung 13: Mittlerer Energiegehalt der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen. Aufgeteilt nach Größenklassen	45
Abbildung 14: RNA/DNA Verhältnisse 30 und 55 mm großer Tiere gefangen in Büsum im Jahr 2006, sowie mittlere Monatstemperaturen.....	46
Abbildung 15: Regression der RNA/DNA Werte mit den im Feld genommenen Temperaturen.....	47
Abbildung 16: Mittlere Länge und Standardabweichung sowie maximale und minimale Längen der in Wilhelmshaven gefangenen Nordseegarnelen.....	48
Abbildung 17: Abundanzen der in Wilhelmshaven gefangenen Nordseegarnelen ...	48
Abbildung 18: Energiegehalte sowie Trockengewichtskonditionen der in Wilhelmshaven gefangenen Nordseegarnelen.....	49
Abbildung 19: Anzahl Ei-tragender Weibchen (schwarze Kreuze) und Anzahl der Weibchen mit Setae an den Endopoditen des ersten Pleopoden (rote Sterne). Interpolation mit (10) (schwarze Linie).....	50

Abbildung 20: Anteil der weiblichen Garnelen mit Setae an dem Endopoditen des ersten Pleopoden und Anteil der Ei-tragenden Weibchen am gesamten Fang der Garnelen aus Wilhelmshaven.....	51
Abbildung 21: Mittlere Länge der in Wilhelmshaven gefangenen männlichen und weiblichen Nordseegarnelen.	52
Abbildung 22: Männchen zu Weibchen Verhältnis für die Garnelen die in Büsum 2005-2007, Büsum 2000 und Wilhelmshaven 2005-2007 gefangen wurden. Links: Separat dargestellt, Rechts: Mittelwerte aller Ergebnisse	53
Abbildung 23: Geschlechterverteilung (Männchen/(Männchen+Weibchen)) für Büsum (Dreiecke) und Wilhelmshaven (Punkte) in den Jahre 2005-2007. Die durchgezogenen und gepunkteten Linie stellen den gleitenden Durchschnitt aus jeweils drei benachbarten Punkten dar.....	53
Abbildung 24: Kaloriengehalt in Abhängigkeit von der Länge.....	54
Abbildung 25: Wassergehalt, Aschegewicht und Asche-freies Trockengewicht (aufgeteilt in Protein und restliches organische Material) in Abhängigkeit von der Länge.	54
Abbildung 26: Trockengewichtskonditionsindex in Abhängigkeit von der Länge	55
Abbildung 27: Auswirkung verschiedener Futter auf die Wachstumsrate von <i>Crangon crangon</i>	56
Abbildung 28: Wachstumsraten (Dreiecke, Sekundärachse), Häutungsintervalle (Kreise, Primärachse) und Häutungsinkremente (Kreuze, Primärachse) von <i>Crangon crangon</i> bei 17 °C und 31 psu.	57
Abbildung 29: Ergebnisse der Wachstumsversuche als Mittelwerte und Standardabweichung über die Länge. Von links oben nach rechts unten: Häutungsintervall [Tagen], Häutungsinkrement [mm], Wachstumsrate [mm pro Tag] und Wachstumsrate in [% der Körperlänge].....	58
Abbildung 30: Mittleres Wachstum der Nordseegarnele <i>Crangon crangon</i> in Bezug auf Geschlecht (links) und Temperatur (rechts) dargestellt über die Länge.	58
Abbildung 31: Wachstumsraten von <i>Crangon crangon</i> nach Standardfütterung und Fütterung mit <i>Acartia tonsa</i>	59
Abbildung 32: Häutungsinkrement, -interval und Wachstum von <i>Crangon crangon</i> bei 20°C	60
Abbildung 33: Gesamtlänge eines <i>Crangon crangon</i> während eines Häutungszyklusses.....	60
Abbildung 34: Verhältnis von Karapaxlänge zu Gesamtlänge eines <i>Crangon crangon</i> während eines Häutungszyklusses	60
Abbildung 35: Anzahl calanoider Copepode in den Helgoland Reede Fängen (Quelle: MURSEYS, http://www.bsh.de).....	61
Abbildung 36: Mittleres Wachstum (links und Mitte) sowie Häutungsintervall (recht) von <i>Crangon crangon</i> der Versuchstiere. Links: Experimente I5M bis I25M durchgeführt mit markierten Tieren und unmarkierten Tieren die im Mai gefangen wurden (G10M, G20M). Mitte: Mittlere Wachstumsraten der Versuchstiere aus den Versuchen G10J bis G25J, G10M und G20M. Rechts: Mittlerer Häutungsintervalle aller Versuche.....	68

Abbildung 37: Wachstumsraten [mm d^{-1}] männlicher und weiblicher Garnelen beobachtet in den Wachstumsversuchen.....	69
Abbildung 38: <i>Crangon</i> Wachstumsraten aus Literaturangaben und den während des Projektes durchgeführten Wachstumsversuchen dargestellt in Abhängigkeit von Temperatur und Länge. Von oben links nach rechts unten 5, 10, 15, 20, 25°C. 74	74
Abbildung 39: Links: Wachstumsmodell (6) angepasst an die Wachstumsraten aus der Literatur und der aktuellen Studie (Parameter: Tabelle 5). Punkte stellen die Mittelwert aller Daten dar. Rechts: Wachstumsmodell (6) angepasst an die Wachstumsraten aus der Literatur und der aktuellen Studie über Quantilregression (Parameter: Tabelle 5). Punkte stellen die Werte des 0.75 Perzentils dar.	75
Abbildung 40: <i>Crangon crangon</i> Häutungsintervalle und -inkremente. Links: Mittlere Häutungsintervalle aus Literaturdaten und Wachstumsversuchen sowie Gleichung (13) (Linien) angepasst an die Häutungsdaten. Rechts: Häutungsinkrement berechnet als Produkt aus Wachstumsratenmodell und Häutungsintervallmodell.	76
Abbildung 41: Längentrajektorien berechnet über Gleichung (6) und küstennahe Wassertemperatur (11) (rote Linie). Links: Berechnung anhand der mittleren Wachstumsraten. Mitte: Berechnung mit den maximalen Wachstumsraten (0.75 Perzentil). Rechts: Männliche <i>Crangon crangon</i>	77
Abbildung 42: Korrelation des Trockengewichtskonditionsindex mit den Wachstumsraten in $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ für unterschiedliche Versuchstemperaturen (5 bis 25°C).....	78
Abbildung 43: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehalten bei 5°C.....	78
Abbildung 44: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehalten bei 10°C.....	79
Abbildung 45: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehalten bei 15°C.....	79
Abbildung 46: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehalten bei 20°C.....	79
Abbildung 47: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehalten bei 25°C.....	80
Abbildung 48: Korrelation der mittleren Wachstumsraten mit dem Konditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> bei verschiedenen Temperaturen (5-25°C).....	80
Abbildung 49: Korrelation von Trockengewichtskonditionsindex mit den beobachtete Wachstumsraten. Jeweils links für weibliche und rechts für männliche <i>Crangon crangon</i> . Die oberen Grafiken zeigen den Mittelwert und die Standardabweichung, die unteren den Median und das 0.25 und 0.75 Perzentil.	81

Abbildung 50: Korrelation des Trockengewichtskonditionsindexes mit der Temperatur für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> innerhalb der Wachstumsversuche	82
Abbildung 51: Schwankungsbereich von RNA/DNA und Konditionsindex bei gleicher Länge, Temperatur und Wachstumsrate.	83
Abbildung 52: Korrelation des Trockengewichtskonditionsindex weiblicher (links) und männlicher (rechts) <i>Crangon crangon</i> mit der Wachstumsrate in $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ für verschiedene Größenklassen (Oben 30 mm, Mitte 40 mm, Unten 50 mm).....	83
Abbildung 53: Korrelation des RNA/DNA Verhältnisses mit den Wachstumsraten in $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ für unterschiedliche Versuchstemperaturen (5 bis 25°C)	84
Abbildung 54: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehältert bei 5°C.....	85
Abbildung 55: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehältert bei 20°C.....	85
Abbildung 56: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehältert bei 15°C.....	85
Abbildung 57: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehältert bei 20°C.....	86
Abbildung 58: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> gehältert bei 25°C.....	86
Abbildung 59: Korrelation der mittleren Wachstumsraten mit dem Konditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> bei verschiedenen Temperaturen (5-25°C)	86
Abbildung 60: Korrelation von RNA/DNA mit den beobachtete Wachstumsraten. Jeweils links für weibliche und rechts für männliche <i>Crangon crangon</i> . Die oberen Grafiken zeigen den Mittelwert und die Standardabweichung, die unteren den Median und das 0.25 und 0.75 Perzentil.	87
Abbildung 61: Korrelation des RNA/DNA mit der Temperatur für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i>	88
Abbildung 62: Wachstumsraten in Abhängigkeit von dem RNA/DNA Verhältnis für weibliche (links) und männliche (rechts) <i>Crangon crangon</i> verschiedener Größenklassen (Oben: 30 mm, Mitte: 40 mm, Unten: 50 mm).....	88
Abbildung 63: Mittelwert für den Häutungszustand der Garnelen bei den verschiedenen Temperaturen. Zustand wurde berechnet über den Versuchstag (nur für die markierten Tiere möglich) und Gleichung (13)	92
Abbildung 64: RNA/DNA Verhältnis in Abhängigkeit vom Häutungszustand der Garnelen bei den verschiedenen Temperaturen. Zustand wurde berechnet über den Versuchstag und Gleichung (13)	93
Abbildung 65: Wachstumsrate weiblicher (links) und männlicher (rechts) <i>Crangon crangon</i> in Abhängigkeit von DNA pro Trockengewicht [$\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$]	94

Abbildung 66: DNA pro Trockengewicht (präparierter Muskel) in Abhängigkeit von der Gesamtlänge von <i>Crangon crangon</i> aus Hunger- und Wachstumsversuchen. .	95
Abbildung 67: Korrelation des DNA/Trockengewicht [$\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$] (Muskel) mit der Wachstumsrate in [$\% \text{ww}\cdot\text{d}^{-1}$] bestimmt in den Wachstumsversuchen mit <i>Crangon crangon</i> .	95
Abbildung 68: Versuchsaufbau für die Hungerversuche. Aquarien mit Kautexflaschen. In jede Kautexflasche wurde eine Garnele gesetzt.	96
Abbildung 69: Schematische Zeichnung des Versuchsaufbaus. Der Wasseraustausch wurde durch die geknickten Ausfluss gewährleistet.	96
Abbildung 70: Mittleres Trockengewicht aller mit <i>Crangon crangon</i> durchgeführten Hungerversuche in Abhängigkeit vom Temperaturtag [$^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$].	98
Abbildung 71: Abnahme des Trockengewichtskonditionsindex von <i>Crangon crangon</i> pro Tag für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.	99
Abbildung 72: k berechnet über den Gewichtsverlust in Hungerversuchen in Abhängigkeit von der Temperatur	100
Abbildung 73: Mittleres RNA/DNA Verhältnis aller mit <i>Crangon crangon</i> durchgeführten Hungerversuche in Abhängigkeit vom Temperaturtag [$^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$].	101
Abbildung 74: Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses von <i>Crangon crangon</i> pro Tag für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.	102
Abbildung 75: TKI (links) und RNA/DNA (rechts) der Garnele <i>Crangon crangon</i> bestimmt in Hungerversuchen bei verschiedenen Temperaturen (9, 12, 17, 20 $^{\circ}\text{C}$) und mit verschiedenen Längeklassen (20, 30, 45, 60 mm) dargestellt über Temperaturtage [$^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$].	104
Abbildung 76: Mittlere Anzahl der Tage die ein <i>Crangon crangon</i> pro Monat hungert, berechnet aus der Abnahme von RNA/DNA, TKI und Kaloriengehalt in den Hungerversuchen.	104
Abbildung 77: Übereinstimmung (in %) der mit den verschiedenen Methoden geschätzten Werte (Z und L_{∞}) mit den im Modell zur Erstellung künstlicher Längen-Häufigkeitsverteilungen angenommen Werten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen nur für den Herbst vorhanden sind. (1-3) L_{∞} Wetherall et al. (4-6) L_{∞} Powell (7-9) θ Wetherall (10-12) θ Powell (13-15) θ Beverton & Holt (16-18) Jones & Zalinge (19-21) Hoenig (22-24) Ssentongo & Larkin (25-27) nonseasonal und (28-30) seasonal Length Converted Catch Curve.	111
Abbildung 78: Regression der berechneten gegen die angenommenen L_{∞} Werte. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen nur für den Herbst vorhanden sind. (1) Wetherall et al. (2) Powell	112

- Abbildung 79: Regression der berechneten gegen die angenommenen Sterblichkeiten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen nur für den Herbst vorhanden sind. (1) Wetherall et al., (2) Powell, (3) Beverton & Holt, (4) Jones & Zalinge, (5) Hoenig, (6) Ssentongo & Larkin, (7) nonseasonal, (8) seasonal Length Converted Catch Curve.....112
- Abbildung 80: Übereinstimmung (in %) der mit den verschiedenen Methoden geschätzten Werte (Z und L_{∞}) mit den im Modell zur Erstellung künstlicher Längen-Häufigkeitsverteilungen angenommen Werten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen für das gesamte Jahr vorhanden sind. (1-3) L_{∞} Wetherall et al. (4-6) L_{∞} Powell (7-9) θ Wetherall (10-12) θ Powell (13-15) θ Beverton & Holt (16-18) Jones & Zalinge (19-21) Hoenig (22-24) Ssentongo & Larkin (25-27) nonseasonal und (28-30) seasonal Length Converted Catch Curve.113
- Abbildung 81: Regression der berechneten gegen die angenommenen L_{∞} Werte. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen für das gesamte Jahr vorhanden sind. (1) Wetherall et al. (2) Powell.....114
- Abbildung 82: Regression der berechneten gegen die angenommenen Sterblichkeiten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen für das gesamte Jahr vorhanden sind. (1) Wetherall et al., (2) Powell, (3) Beverton & Holt, (4) Jones & Zalinge, (5) Hoenig, (6) Ssentongo & Larkin, (7) nonseasonal, (8) Length Converted Catch Curve.114
- Abbildung 83: Links: Mittlerer Längen und Breitengrad der verwendeten Regionen. Die Punkte NL1 bis NL5 sind von den holländischen DFS Daten abgeleitet, die Punkte D1 bis D4 von den Deutschen DYFS Daten. Rechts: L_{∞} in Abhängigkeit von der Position berechnet nach der Wetherall et al. (W) und der Powell (P) Methode. Die Linien geben die jeweiligen Mittelwerte an.....119
- Abbildung 84: Links: L_{∞} berechnet als Mittelwerte aus der Wetherall et al. und Powell Methode für die DYFS, DFS, Büsum und Ostfriesland Beifang Daten. Rechts: Wachstumskonstante k berechnet aus den L_{∞} Werten.....120
- Abbildung 85: Anteil der Tiere größer als 70 mm (links) bzw. größer als 60 mm (rechts) sind in den Fängen des Demersal Young Fish Survey (Germany), Demersal Fish Survey (Netherlands) und der Büsum und Ostfriesland Beifang Serie.....121

Abbildung 86: Gesamtsterblichkeit berechnet als Mittelwerte aus Wetherall et al., Beverton & Holt, Jones & Zalinge, Ssentongo & Larkin und Length converted catch curve. DYFS und Büsum Beifang Serie (oben links), DFS (oben rechts), Beifangserie Ostfriesland (unten links). Unten rechts: Gesamtsterblichkeiten aller Datenserien und Jahre mit Standardabweichung und Langzeitmittelwert.	122
Abbildung 87: Anzahl und Länge von <i>Crangon crangon</i> in Wittlingsmägen gefangen an verschiedenen Stationen im Jade Busen.	125
Abbildung 88: Mittlere und maximale Anzahl von <i>Crangon crangon</i> in Wittlingsmägen gefangen an verschiedenen Stationen im Jade Busen und <i>Crangon crangon</i> in Büsum (links). Mittlere Länge der Garnelen in den Wittlingsmägen sowie mittlere Länge der Garnelen in Büsum (rechts).....	126
Abbildung 89: Gesamt und Standardlänge der in der Jade Bucht beprobten Wittlinge.	126
Abbildung 90: Mittlere Abundanzen verschiedener Garnelenräuber in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.	127
Abbildung 91: Mittlere Abundanzen gobiider Fische in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.....	128
Abbildung 92: Mittlere jährliche Abundanz gobiider Fische in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.....	128
Abbildung 93: Mittlere jährliche Abundanz verschiedener Garnelenräuber in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.	129
Abbildung 94: <i>Merlangus merlangus</i> Abundanzen in den Fängen des deutschen Demersal Young Fish Surveys (schwarze Balken) und kommerzielle Anlandungen (graue Balken).....	129
Abbildung 95: Gesamtanlandungen von <i>Crangon crangon</i> aus der Nordsee seit 1970 in [t]. Quelle: (ICES 2007).....	130
Abbildung 96: Anlandungen von <i>Crangon crangon</i> aus der Nordsee seit 1970 in [t] aufgeteilt nach den Anlandungen der einzelnen Nationen. Quelle: (ICES 2007)	131
Abbildung 97: Crangon-Biomasse übernommen aus ICES (2007).....	134
Abbildung 98: Abundanzen von <i>Crangon crangon</i> in Küsten fernen Gebieten basierend auf Daten von (Callaway et al. 2002). Die Zahlen und Symbole geben die Anzahl an <i>Crangon crangon</i> pro 100 m ² an.....	135
Abbildung 99: Contourplot genutzt für eine Abschätzung von <i>Crangon crangon</i> in Küsten fernen Gebieten basierend auf Daten von (Callaway et al. 2002). Die Zahlen an den Isolinien geben die Anzahl an <i>Crangon crangon</i> pro 100 m ² an.	136
Abbildung 100: Contourplot genutzt für eine Abschätzung von <i>Crangon crangon</i> in Küsten fernen Gebieten basierend auf Daten von (Callaway et al. 2002).	137
Abbildung 8-1 Tab "Model Settings" des Modellierprogramms.....	139
Abbildung 8-2 Tab "3D-Hydrodynamics" des Modellierprogramms.	140
Abbildung 8-3 Tab "Temperatures" des Modellierprogramms.	141
Abbildung 8-4 Tab "Natural Mortality" des Modellierprogramms.	142

Abbildung 8-5 Tab "Fishing Mortality" des Modellierprogramms.	143
Abbildung 8-6 Tab "Stage Development" des Modellierprogramms.	144
Abbildung 8-7 Tab "Growth" des Modellierprogramms.	145
Abbildung 8-8 Tab "Spawning" des Modellierprogramms.	146
Abbildung 8-9 Tab "Run Simulation" des Simulationsprogramms.	147
Abbildung 8-10 Tab "Prepare Simulation" des Simulationsprogramms.	148
Abbildung 8-11 Grundlegender Programmablauf des Simulationsmodells.	155
Abbildung 8-12: Screenshot des Analyseprogramms.	169
Abbildung 8-13: Screenshot des Datenbankwerkzeugs.	172
Abbildung 8-14: Gitterpunkt-Positionen des Klimawandel-Modells und Positionen der Temperatur-Messstationen.	173
Abbildung 8-15: HAMSOM-Gitterpunktpositionen und ausgewählte Temperaturursprungspositionen in der südlichen Nordsee	174
Abbildung 8-16: BSH und HAMSOM Temperaturen "England"-Positionen	177
Abbildung 8-17: BSH und HAMSOM Temperaturen "Belgien"-Positionen	177
Abbildung 8-18: BSH und HAMSOM Temperaturen "Niederlande"-Positionen. Zusätzlich gemessene Temperaturen vom Feuerschiff Texel und aus dem Niederländischen Wattenmeer (siehe Text).	178
Abbildung 8-19: BSH und HAMSOM Temperaturen "Deutschland"-Positionen. Zusätzlich gemessene Temperaturen vom Feuerschiff Weser und aus dem Büsumer Hafen (siehe Text).	178
Abbildung 8-20: BSH und HAMSOM Temperaturen "Dänemark"-Positionen.	179
Abbildung 8-21: Erwartete Temperaturen, Messstation Niederländisches Wattenmeer.	180
Abbildung 8-22: Erwartete Temperaturen, Messstation Feuerschiff Texel.	180
Abbildung 8-23: Erwartete Temperaturen, Messstation Büsum Hafen.	181
Abbildung 8-24: Erwartete Temperaturen, Messstation Feuerschiff Weser.	181
Abbildung 8-25: Überlebende in Abhängigkeit der jährlichen Sterblichkeit und vergangener Zeit in Tagen.	183
Abbildung 8-26: Dauer bis zum Erreichen von $N_0/2$ und Anteil Toter (%); jeweils in Abhängigkeit der Sterblichkeit Z (Jahr^{-1}).	183
Abbildung 8-27: MSVPA-berechneter Nordseegarnelen (>50mm) Wegfraß durch Kabeljau und Wittling.	185
Abbildung 8-28: Nordseegarnelen-Anlandungen der EU (keine Angaben für Belgien ab 2002 und Frankreich ab 2004). Modifiziert aus ICES (2003)	185
Abbildung 8-29: Saisonale Mortalität, links in absoluten Zahlen (Jahr^{-1}), rechts in relativer Angabe.	186
Abbildung 8-30: Monatliche, relative fischereiliche Sterblichkeit.	187
Abbildung 8-31: Mittlere monatliche Futter- und Speisekrabbenanlandungen 1958- 1968.	188

Abbildung 8-32: Index der relativen Eiproduktion nach Temming und Damm (2002)	192
Abbildung 8-33: Neuberechnete Laichindexe mit englischen, deutschen und dänischen Daten.	194
Abbildung 8-34: Netzselektion nach Polet (2000).	201
Abbildung 8-35: Relative Häufigkeit 15mm langer Garnelen	203
Abbildung 8-36: Relative Fangmenge der Nordseegarnelenfischerei.	204
Abbildung 8-37: Laichindizes nach Temming und Damm (2002), sowie die Neuberechneten Varianten.	204
Abbildung 8-38: Geschlechterverhältnisse aus dem DYFS und nach Hufnagl.	205
Abbildung 8-39: Geschlechterverhältnis DYFS.	206
Abbildung 8-40: Geschlechterverhältnis Hufnagl.	206
Abbildung 8-41: Geschlechterverhältnis "The Wash" Survey	207
Abbildung 8-42: Geschlechterverhältnis dänischer <i>Crangon</i> -Survey	207
Abbildung 8-43: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und die Feldbeobachtungen.	211
Abbildung 8-44: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und beobachtete relative Fangmengen von Speisekrabben	212
Abbildung 8-45: Relative Fangmengen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und beobachtete Fangmengen.	213
Abbildung 8-46: Relative Eiproduktion aus den Vorläufen Alpha bis Gamma und Laichindex Deutschland	213
Abbildung 8-47: Relative Eiproduktion der Läufe Gamma, RC1-RC10 und Laichindex Deutschland	214
Abbildung 8-48: Mittlere natürliche Sterblichkeit im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell.	215
Abbildung 8-49: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell	216
Abbildung 8-50: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell	216
Abbildung 8-51: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell	217
Abbildung 8-52: Relative Eiproduktion im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell	217
Abbildung 8-53: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell	218
Abbildung 8-54: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf.	219
Abbildung 8-55: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf.	219

Abbildung 8-56: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf.....	220
Abbildung 8-57: Relative Eiproduktion im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf.....	220
Abbildung 8-58: Geschlechterverhältnis im Zweigeschlechterlauf und Feldbeobachtungen.....	221
Abbildung 8-59: Anzahl der startenden Kohorten je Simulationstag im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus.....	222
Abbildung 8-60: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus	223
Abbildung 8-61: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus	223
Abbildung 8-62: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus	224
Abbildung 8-63: Relative Eiproduktion im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus.....	224
Abbildung 8-64: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus. Die Angaben des Standardlaufs entsprechen den Werten auf der linken Y-Achse, die des anderen Laufs denen auf der rechten Y-Achse	225
Abbildung 8-65: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen	226
Abbildung 8-66: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen	226
Abbildung 8-67: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen.....	227
Abbildung 8-68: Relative Eiproduktion im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen.....	227
Abbildung 8-69: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen.....	228
Abbildung 8-70: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen.....	228
Abbildung 8-71: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen.....	229
Abbildung 8-72: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen.....	229
Abbildung 8-73: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen.....	230
Abbildung 8-74: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen. Die Werte des Standardlaufs werden auf der linken Y-Achse aufgetragen, die der Klimaänderungsläufe auf der rechten.....	231
Abbildung 8-75: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen	232

Abbildung 8-76: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen	232
Abbildung 8-77: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen	233
Abbildung 8-78: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen	233
Abbildung 8-79: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen	234
Abbildung 8-80: Absolute Eiproduktionen des Standardlaufs und der Winterfischereiszenarien	234
Abbildung 8-81: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen	235
Abbildung 8-82: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen	235
Abbildung 8-83: Relative Fanggewichte im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen	236
Abbildung 8-84: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen	236
Abbildung 8-85: Absolute Eiproduktion im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen	237
Abbildung 8-86: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Verwertungslängelläufen	237
Abbildung 8-87: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Verwertungslängelläufen	238
Abbildung 8-88: Relative Fanggewichte im Standardlauf und in den Verwertungslängelläufen	238
Abbildung 8-89: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Verwertungslängelläufen	239
Abbildung 8-90: Absolute Eiproduktion im Standardlauf und in den Verwertungslängelläufen	239
Abbildung 8-91: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen	240
Abbildung 8-92: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen	241
Abbildung 8-93: Relative Fangmengen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen	241
Abbildung 8-94: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen	242
Abbildung 8-95: Simulierte Speise- und Futterkrabben-Jahresfangmengen des Zweigeschlechterlaufs und der Futterkrabbenläufe	242
Abbildung 8-96: Absolute Fangmengen bei verschiedenen Mortalitätsregimes	244
Abbildung 8-97: Absolute Eiproduktion bei verschiedenen Mortalitätsregimes	245

Abbildung 8-98: Entwicklung des Gesamtjahresfangs bei Variation von M und F ...	246
Abbildung 8-99: Relative Eiproduktion in den England-Simulationen	247
Abbildung 8-100: Relative Eiproduktion in den Deutschland-Simulationen	247
Abbildung 8-101: Relative Eiproduktion in den Dänemark-Simulationen.....	248
Abbildung 8-102: Geschlechterverhältnis im September des England Laufs mit englischem Laichindex und aus dem Survey	248
Abbildung 8-103: Geschlechterverhältnis im Juli des England Laufs mit englischem Laichindex und aus dem Survey	249
Abbildung 8-104: Geschlechterverhältnis im September des Deutschland-Laufs mit deutschem Laichindex und aus den Surveys	249
Abbildung 8-105: Geschlechterverhältnis im Oktober des Deutschland-Laufs mit deutschem Laichindex und aus den Surveys	250
Abbildung 8-106: Geschlechterverhältnis im November des Dänemark-Laufs mit dänischem Laichindex und aus dem Survey	250
Abbildung 8-107: Geschlechterverhältnis im Juli des Dänemark-Laufs mit dänischem Laichindex und aus dem Survey	251
Abbildung 8-108: Speise und Futterkrabbenanlandungen von 1958-1975	260
Abbildung 8-109: Saisonalität der Speise- und Futterkrabbenfänge 1958-1968.....	260

1 Zusammenfassung

Im Rahmen dieses Projekts wurde ein mathematisches Simulationsmodell für die Nordseegarnele entwickelt, welches die Prozesse fischereiliche und natürliche Sterblichkeit, Wachstum, Reife, Ei- und Larvalentwicklung als Funktion der Temperatur abbildet. Mit diesem Modell können die Auswirkungen verschiedener Befischungsstrategien und veränderter Umweltbedingungen auf Fischereiertrag und Bestand untersucht werden. Das Modell dient zum einen dem verbesserten Verständnis des Lebenszyklus, zum anderen der Untersuchung von Managementmaßnahmen. Parallel zur Modellentwicklung wurden Laborexperimente zum Wachstum durchgeführt und aus vorhandenen Datenserien die Gesamtsterblichkeit berechnet. Die Hauptergebnisse zeigen gegenüber älteren Studien größere Wachstumsleistungen, insbesondere der weiblichen Tiere und eine hohe Gesamtsterblichkeit, die erklärt, dass bei geringer mittlerer Biomasse eine hohe Produktion des Bestandes sowohl hohe Fischereierträge, als auch hohe Prädationsraten von Fischräubern ermöglicht. Die neuen Ergebnisse aus diesen Analysen wurden zur Parametrisierung des Simulationsmodells herangezogen. Fehlende Daten zur Saisonalität der natürlichen Sterblichkeit und zum minimalen Alter der Reifung konnten indirekt ermittelt werden, indem die Parameter variiert wurden und die Simulationsergebnisse mit verschiedenen Beobachtungsdaten verglichen wurden. Zu diesen Daten gehören die saisonalen Verläufe der Fangmengen, der Rekrutierung ins Wattenmeer, der Eiproduktion, des Geschlechterverhältnisses und die Längenzusammensetzung des Bestands. Diese Anpassungen ergaben eine stark reduzierte natürliche Sterblichkeit im Winter und Frühjahr, sowie ein minimales Alter der ersten Reifung von 185 Tagen. Das abgeleitete Modell erklärt den Anstieg der Anlandungen im Herbst im wesentlichen als Folge der winterlichen Fortpflanzungsperiode, wenn die neuen experimentellen Wachstumsdaten verwendet werden. Damit kann der Lebenszyklus der Nordseegarnele jetzt konsistent erklärt werden und das Modell als ein Werkzeug zur Untersuchung von Befischungsszenarien eingesetzt werden. Erste Analysen wurden durchgeführt zu den Fangeinbußen bei Schließung der Fischerei im Sommer, Steigerung der Winterfischerei, Reduzierung der Mindestverwertungslänge und zu den Effekten einer Fischerei auf untermäßige Krabben (Industriefischerei).

2 Abstract

Development, parameterization and application of a Y/R model for the evaluation of the status quo of fishing

Institute for Hydrobiology and Fisheries science

Axel Temming; Chris Rückert; Marc Hufnagl

2.1 Introduction

The fishery on *Crangon crangon* is one of the most valuable fisheries in the North Sea with annual landing values of up to 100 Million €. However, neither a population model exists, nor is the life cycle of this species fully understood. This is mainly because previous analysis of *Crangon* growth rates have produced variable and inconsistent results. Due to the lack of age information also the actual mortality levels are difficult to estimate. The study aimed at generating new data on growth and mortality and a development of a Y/R simulation model, that can be parameterised with these new data.

2.2 Material and Methods

The simulation model was programmed in Dephi.net and simulates a large number of daily cohorts over a period of four years. Variability in growth rates can occur between different daily cohorts. Both gender are modelled separately. The program is controlled via a graphical user interface (GUI). Growth was analysed in laboratory trials with individually marked shrimp fed live food for different temperatures, sizes and gender. Mortality was estimated with a variety of methods using growth information and field data on length composition. A separate simulation study was conducted to test the performance of the different methodologies.

2.3 Results

Key results from the growth experiments were high rates when live copepods were used and higher growth of female shrimp. A surprising result was the fact that shrimp from the overwintering cohort showing very poor growth performance when compared to similar sized individuals from the new spring cohort. A separate simulation study revealed that length based mortality estimates are highly influenced due to the seasonally varying growth and recruitment of shrimp. The best unbiased estimate of total mortality was $Z=5.3$. The population model was developed and parameterised successfully. In combination with the new high growth rates of female shrimp the model predicted the peak of landings in autumn correctly. Seasonal variations of natural mortality and an estimate of minimal spawning age were derived indirectly from comparisons of seasonal patterns of catches, egg production, size composition and gender distribution with field data. Best correspondence resulted with a minimum age of 185 days and low mortalities in winter and early spring. The model has been used to investigate a number of management related scenarios, e.g. the effects of a summer fishing ban, increase in winter fishing, reductions of the minimum size for commercial use and the effects of fishing of undersized shrimps.

2.4 Conclusion

The study has advanced our qualitative and quantitative understanding of the life cycle and population dynamics substantially. With the newly developed simulation model management related scenarios can be analysed to guess the directions and magnitudes of population effects. The results indicate a special importance of the winter egg production, limited catch reductions of a summer fishing ban due to growth effects of undersized shrimps, a strong dependence of the catch level on the amount of predation and substantial benefits from the reduction of fishing mortality on undersized shrimp.

Acknowledgements: This study was financially supported by the Federal Ministry of Food, Agriculture and Consumer Protection, Germany

3 Ziele und Aufgabenstellungen des Projekts

1. Entwicklung eines spezifischen Y/R Modells für die Nordseegarnele für die Anwendung in der Working Group on Crangon Fisheries and Life History (WGCRAN) des Internationalen Council for the Exploration of the Sea (ICES)
2. Quantifizierung der Wachstumsleistung der Nordseegarnele in Abhängigkeit von Nahrungsmenge, -qualität und Geschlecht
3. Quantifizierung des Fraßdrucks auf die Nordseegarnele

3.1 Planung und Ablauf des Projekts

Laut Arbeitsplan hätten während des zweiten Jahres folgende Arbeitsschritte im Bereich der Modellentwicklung abgeschlossen sein müssen (Nummern wie im Antrag):

1. Entwicklung und Testung eines vereinfachten Basismodells zur Simulation des Lebenszyklus weiblicher Nordseegarnelen unter Berücksichtigung der Saisonalität von Wachstum, Sterblichkeit und Rekrutierung. Explizit sollen die saisonalen Muster der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeit implementiert werden.
2. Bestimmung vorläufiger plausibler Parameterkombinationen über die Minimierung der Abweichung zwischen simulierten und beobachteten saisonalen Mustern an Fang und Eiproduktion.
3. Test auf Robustheit der Ergebnisse gegenüber den verwendeten Annahmen zur längenabhängigen natürlichen Sterblichkeit nach der Theorie der Größenspektren (size spectrum theory).
4. Berechnung und Dokumentation von Szenarienläufen mit der Vorversion des Programms.
5. Einführung von nach Längensklassen getrennten fischereilichen Sterblichkeiten zur Nachbildung der Effekte von Siebung, Discard und Industriefischerei.
6. Implementierung einer getrennten Behandlung beider Geschlechter.
7. Implementierung des Reifungsprozesses der Weibchen bis zur Eiabgabe
8. Implementierung eines geschlossenen Lebenszyklus.
9. Implementierung erweiterter Ausgaberroutinen.
10. Erstellen einer reduzierten Version des Modells zur Koppelung mit einem 3-dimensionalen hydrodynamischen Modell
11. Anwendung des gekoppelten bio-physikalischen Modells zur Untersuchung des Lebenszyklus unter realen Drift und Temperaturbedingungen einzelner Jahre und Regionen
12. Kompilierung von saisonalen Daten zu Temperatur, Fangmenge und Anteil Ei-tragender Weibchen aus britischen, holländischen und dänischen Gewässern für Validierungsläufe.
13. Kompilierung von Daten zur Menge und zum saisonalen Verlauf der Industriefischerei, sowie zur Größenzusammensetzung der Garnelen in dieser Fischerei aus den Beifangdatenserien der BFAFi.

14. Berechnung und Dokumentation von Szenarienläufen mit der komplexen Version des Programms und vorläufigen Parameterwerten. Testen auf Sensitivität der Ergebnisse gegenüber einzelnen Parameterwerten
15. Validierungsläufe zum saisonalen Muster der Fänge und der Anteile Eitragender Weibchen in verschiedenen Gebieten
16. Zusammenstellung der verfügbaren Daten zu Mageninhalten und Tagesration von potentiellen Garnelenräubern.
17. Zusammenstellung von Bestandsdaten von Garnelenräubern.
18. Umrechnung der Konsumptionsdaten in flächenbezogene Zehrungen am Garnelenbestand nach Monaten und Größenklassen
19. Berechnungen von Bestandsdichten an Garnelen in Holländischen und Deutschen Küstengewässern auf der Basis der 3m- Baumkurrensurveys zum Abgleich mit den modellbasierten Schätzungen der Biomasse
20. Erstellung einer Ausführlichen Dokumentation des Programms
21. Beschaffung von Tieren für die Wachstumsversuche und Feldproben
22. Durchführung von Wachstumsexperimenten mit Nordseegarnelen bei Variationen von Größe Geschlecht Temperatur und Ernährungsbedingungen
23. Bestimmung von Trockengewichten und Kaloriengehalten der Versuchstiere
24. Bestimmung Trockengewichten und Kaloriengehalten aus den Feldproben
25. Bestimmung der RNA/DNA Verhältnisse der Versuchstiere
26. Bestimmung der RNA/DNA Verhältnisse aus den Feldproben
27. Analyse der Daten aus Experimenten und Feldproben und Ableiten neuer Wachstumsparameter für das Modell
28. Berechnung der Schätzung der Gesamtsterblichkeit aus Längenzusammensetzungen und neu ermittelten Parametern der von Bertalanffy Wachstumsfunktion
29. Erstellung endgültiger Validierungsläufe mit den neu bestimmten Parameterwerten für Gesamtsterblichkeit, Fraß- und Fischereiliche Sterblichkeit sowie den neuen Wachstumsparametern
30. Berechnung der endgültigen Szenarienläufe mit den optimalen Parameterwerten
31. Schreiben des Abschlußberichts

Die einzelnen zu bearbeitenden Punkte sind in folgenden Kapiteln zu finden:

Nummern laut Antrag	Kapitel im Abschlussbericht
1, 2	Kapitel 8.1.6.1 und 8.2.2
3	Kapitel 8.1.5.3 und 8.2.3
4	Kapitel 8.1.6 und 8.2.4
5	Kapitel 8.1.6.3.1 und 8.2.4.3.3/8.2.4.3.4
6	Kapitel 8.1.6.3.2 und 8.2.4.1.2
7, 8	Kapitel 8.1.6.3.3 und 8.2.4.1.3
9	Kapitel 8.1.3
10, 11	Kapitel 8.1.6.3.4 und 8.2.4.1.4
12	Kapitel 8.1.6, 8.1.7 und 8.2.4.4
13	Kapitel 8.1.7.3/ 8.1.7.5
14	Kapitel 8.1.6 und 8.2.4
15	Kapitel 8.1.5.12/8.1.6.6 und 8.2.4
16, 17, 18	Kapitel 6.2
19	Kapitel 7
20	
21	Kapitel 4
22	Kapitel 5
23	Kapitel 5.2.4 und 5.3.2
24	Kapitel 4.2.1 und 4.2.2
25	Kapitel 5.2.5 und 5.3.2
26	Kapitel 4.1.6
27	Kapitel 5.2 und 5.3
28	Kapitel 6
29, 30	Kapitel 8.1.6.2 und 8.2.3

3.2 Wissenschaftlicher und technischer Stand an den angeknüpft wurde

3.2.1 Verbreitung *Crangon crangon*

Das Verbreitungsgebiet von *Crangon crangon* umfasst die Küsten der Nord- und Ostsee, die Atlantikküsten Groß Britanniens, Frankreichs, Spaniens und Portugal, die Mittelmeerküsten Spaniens, Frankreichs und Nordafrika und die Küsten des Nordatlantiks bis Islands (Cuesta et al. 2006)(Bulnheim & Schwenger 1993) (Lapinska & Szaniawska 2006)(Gunnarson et al. 2007, Oh et al. 1999, Dornheim 1969).

Der Lebensraum schließt nahezu alle Temperaturbereiche und Salzgehalte ein aber *Crangon crangon* ist in den Extremen verschiedenen Limitationen unterworfen. Die Nordseegarnele kann in ästuarinen Bereichen sehr niedrige Salinitäten (<5 psu) tolerieren ist dann aber nicht mehr in der Lage sich zu reproduzieren (Gelin et al. 2001) oder maximale Größen zu erreichen (Bulnheim & Schwenger 1993). Auf der anderen Seite können zu hohe Salzgehalte zu größerem Energieverbrauch durch Osmoregulation führen (Spaargaren & Haefner Jr. 1987) was letztendlich die Sterblichkeit großer Tiere erhöht.

Die Temperaturschwankungen alleine in der Nordsee umfassen einen Bereich von 0°C nahe der Küste im Winter bis 30°C auf den Platen im Sommer und könne innerhalb weniger Stunden um 10°C variieren. *Crangon crangon* ist daran angepasst, vermeidet aber Extremwerte durch Abwanderung (Berghahn 1983, Boddeke 1976).

Neben der hohen Temperatur- und Salzgehaltstoleranz zeichnet sich *Crangon crangon* auch durch eine hohe Substrattoleranz aus. Die Garnelen leben nicht nur in den Weichsubstraten des Wattenmeers (Kuipers & Dapper 1984) sondern sind auch auf sandigen Flächen permanent anzufinden (Beyst et al. 2001).

Trotz der guten Anpassung an diese Vielzahl von möglichen Lebensräumen werden die höchsten Abundanzen und die größten Anlandungen in der südlichen Nordsee erreicht (ICES 2007). Die flachen Gebiete des Wattenmeeres werden dabei als Aufzuchtgebiete der Jungtiere genutzt (Kuipers & Dapper 1984) wohingegen die Adulten, größeren Tiere, eher in tieferen Gewässern und Prielen zu finden sind (Janssen & Kuipers 1980).

3.2.2 Lebenszyklus *Crangon crangon*

Weibliche Garnelen können ab einer Länge von 30 mm Eier tragen, die mittlere Länge beträgt 55 mm (50% der Weibchen Ei-tragend) (Oh & Hartnoll 2004). Man unterscheidet Sommer- (April bis September) und Wintereier (Oktober bis März) (Havinga 1930) wobei die Wintereier die größeren und energiereicheren sind (Paschke et al. 2004). Larven, die von Sommereiern schlüpfen, haben eine geringere Toleranz gegenüber Hungerereignissen und sind kleiner als Larven von Wintereiern (Boddeke 1982) (Paschke et al. 2004).

Die Weibchen werden nach der Häutung von einem Männchen befruchtet (Boddeke et al. 1991) und die gelegten Eier werden dann ventral an den Setae der weiblichen Pleopoden angeheftet. Unbefruchtete Eier werden von dem Weibchen entweder aufgefressen oder abgestoßen. Die bei der Häutung angesetzten Setae an den Endopoditen des ersten Pleopoden verbleiben. Eiertragende Weibchen können das

ganze Jahr über beobachtet werden, allerdings gehen die Anzahlen in den Herbstmonaten deutlich zurück (Neudecker & Damm 1992). Je nach Latitude verschiebt sich das Maximum Ei-tragender Weibchen (Kuipers & Dapper 1984) was vorwiegend mit der Temperatur zusammenzuhängen scheint.

Die Zeitspanne der Ei Reifung entspricht ungefähr dem Häutungszyklus der weiblichen Garnelen und kann mit Hilfe der Daten von (Wear 1974, Meixner 1969a, Havinga 1930) als

$$\text{Inkubationszeit} = 1031,32 \cdot T^{-1,354} \quad (1)$$

berechnet werden (Lüthke Nils 2002), wobei T = Temperatur in °C.

Die geschlüpften Larven durchlaufen bis zu 6 planktische Stadien (Criales & Anger 1986). Aus dem letzten Stadium geht ein benthischer postlarvaler *Crangon crangon* von ca. 5 mm Länge hervor. Von diesen Tieren wird angenommen dass sie sich vor den Küsten sammeln und dann angetrieben durch ein Temperatur oder Tidensignal gesteuert in die litoralen und eulitoralen Flachwassergebiete einwandern (Hochbaum 2004). Diese Einwanderungswelle kann dann in den Fängen an der Küste beobachtet werden und findet zwischen April und Juni statt (Beukma 1992), in nördlicheren Gebieten (Skandinavien) etwas später (Pihl & Rosenberg 1982). Anhand von Berechnungen konnte gezeigt werden dass diese erste Einwanderungswelle von Tieren dominiert wird die aus Wintereiern geschlüpft sind (Temming & Damm 2002).

Ab einer Länge von 25 mm kann bei *Crangon crangon* das Geschlecht bestimmt werden (Tiews 1954) und ab dieser Länge findet auch ein Rückzug der Tiere in tiefere Wasserschichten statt (Janssen & Kuipers 1980). Die maximalen Abundanzen adulter Tiere (> 50 mm) werden im Herbst beobachtet (Siegel et al. 2005).

Unklarheiten über die Wachstumsgeschwindigkeiten die in verschiedenen Studien von 0 to 0.1 mm d⁻¹ (Oh & Hartnoll 2000) (Oh & Hartnoll 2000) (Henderson & Holmes 1987) bis 0.2-0.54 mm d⁻¹ (Beukma 1992) und 0.07-0.4 mm d⁻¹ (Tetard 1985) reichen, sowie fehlende Möglichkeiten das Alter von Crustaceen zu bestimmen (Hartnoll 2001) führten zu verschiedenen Interpretationen des Ursprungs dieses Anstiegs in den Herbstfängen.

3.2.3 Wachstum

3.2.3.1 Wachstumsmodelle

Für die Nordseegarnele wird von Bertalanffy Wachstum (von Bertalanffy 1938, von Bertalanffy 1934) angenommen gemäß

$$L_t = L_\infty \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (2)$$

mit L_t = Länge zum Zeitpunkt t , L_∞ = asymptotische maximale Länge, k = Wachstumskonstante und t_0 als das Alter bei der Länge 0.

Diese Funktion ist abgeleitet von einer Differentialgleichung die den biologischen Materialaufbau (Anabolismus: linker Term) und den Energieverbrauch der Zellen (Metabolismus: rechter Term) beinhaltet

$$\frac{dW}{dt} = H \cdot W^{\frac{2}{3}} - K \cdot W \quad (3)$$

Mit dieser Gleichung lässt sich das Wachstum bzw. die Gewichtszunahme eines Organismus berechnen. W ist dabei das Gewicht, K ist äquivalent zum Gewichtsverlust (%) hungernder Tiere und H eine Konstante die die synthetisierte Masse beschreibt. Transformiert man (3) um Längewachstum zu erhalten ($W \sim L^3$) führt zu

$$\frac{dL}{dt} = E - k \cdot L \quad (4)$$

mit L = Länge, k als Wachstumskonstante pro Jahr und E dem Anabolismus Term der die Energieaufnahme beschreibt. In dieser Form wurde das Wachstum der Nordseegarnele in (Kuipers & Dapper 1981) beschrieben allerdings unter Verwendung eines Temperatur-abhängigen Terms E :

$$\frac{dL}{dt} = a + b \cdot T - k \cdot L \quad (5)$$

mit den Konstanten a , b und der Temperatur T .

Da der Metabolismus nicht nur von der Länge sondern ebenfalls exponentiell von der Temperatur abhängt (Gillooly et al. 2001) ist es von einem biologischen Gesichtspunkt aus intuitiver den Term $k \cdot L$ in (5) durch einen Interaktionsterm zu ersetzen:

$$\frac{dL}{dt} = a + b \cdot T - c \cdot e^{d \cdot T} \cdot L \quad (6)$$

a , b , c und d sind in dieser Gleichung Konstanten. Das Wachstum k lässt sich dann durch $c \cdot e^{d \cdot T}$ berechnen. L_{∞} kann gemäß (6) als Punkt berechnet werden an dem kein Wachstum mehr stattfindet also $dL/dt = 0$ ist:

$$L_{\infty} = \frac{a + b \cdot T}{c \cdot e^{d \cdot T}} \quad (7)$$

Aus der Gleichung wird ersichtlich, dass L_{∞} umgekehrt proportional zu k ist und direkt proportional zum Anabolismus. Da ein exponentieller Term schneller wächst als ein potentieller Term kann aus dieser Gleichung auch abgeleitet werden, dass bei höheren Temperaturen L_{∞} kleiner ist als bei niedrigen.

3.2.3.2 Theorie das nur die Schnellsten überleben

Geht man davon aus das langsam wachsende Tiere aufgrund biotischer (Gene, Futter, Parasiten, Krankheiten) oder abiotischer Faktoren (Temperatur, Salzgehalt, Sauerstoffsättigung) regelmäßig im Feld auftreten, so kann man weiter davon ausgehen, dass diese Tiere auch einer höhern Sterblichkeit unterliegen. Das lässt sich vor allem durch die größere Sterblichkeit kleinere Tiere aufgrund des höheren Predationsdrucks erklären. Im Feld ist die Anzahl der Garnelenräuber die kleine Tiere (< 30 mm) fressen höher, als die Anzahl an Tieren die adulte Garnelen fressen (siehe auch Kapitel 6.2). Verbleibt also ein *Crangon crangon* aufgrund langsameren Wachstums länger in dem „Fenster“ des hohen Predationsdrucks, so ist die Wahrscheinlichkeit höher, dass dieses Tier gefressen wird. Diese Theorie wurde für Fischlarven aufgestellt und nachgewiesen durch (Houde 1987) und auch die Arbeiten

von (Cowan et al. 1996) unterstützen diese These. Peterson & Wroblewski (1984) konnten zudem einen generellen Zusammenhang zwischen Größe und Sterblichkeit verschiedener Spezies nachweisen und fanden heraus das kleinere Tiere eine höhere Sterblichkeit aufweisen als größere.

Zusammenfassend kann also davon ausgegangen werden, dass eher die schnell wachsenden Tiere die gesamte Population bestimmen und langsam wachsende Tiere einer höheren kumulativen Mortalität unterliegen und daher nur in geringer Zahl bis zum Adulten heranwachsen.

3.2.3.3 Wachstumsbestimmung

In verschiedenen Studien wurde versucht die Wachstumsraten von *Crangon crangon* zu Bestimmen mit teilweise sehr unterschiedlichem Ergebnis. Für die Bestimmung wurden dabei maßgeblich zwei verschiedene Methoden angewandt. Zum Einen Kohortenverfolgung und zum Anderen Laborversuche unter kontrollierten Bedingungen. Beide Methoden sind mit unterschiedlichen Problemen behaftet.

3.2.3.3.1 Kohortenverfolgung

Bei der Kohortenerfolgung ist das größte Problem, dass zuvor beschriebene Längenabhängige Wanderverhalten der Garnele. Zusätzlich dazu finden noch saisonale und geschlechtsspezifische Wanderungen statt (Beukma 1992) (Pihl & Rosenberg 1982) (Pihl & Rosenberg 1982). Das Aktivitätsmuster ist außerdem maßgeblich durch Tageszeiten und Tiden bestimmt (Al-Adhub et al. 1975) und die Fängigkeit der Netze ist von Temperatur und Sichttiefe abhängig (Addison et al. 2003, Jeffery & Revill 2002).

Die Auswirkungen dieser Punkte werden ausführlich in 3.2.4.1 und 3.2.4.2 beschrieben. Will man die gesamte Population erfassen so müssen bei der Probennahme diese Faktoren mit einbezogen werden. Für die Kohortenverfolgung ist daher eine sehr hohe räumliche und zeitliche Auflösung der Probennahmen nötig, die sowohl Flachwasser als auch tiefere Regionen mit einbezieht.

3.2.3.3.2 Laborversuche

Bei Laborversuchen scheint vor allem die Futterquelle eine große Rolle zu spielen. Faktoren wie Besatzdichte, Salzgehalt, Temperatur und Wasserwechsel haben einen geringeren Einfluss. Eine detaillierte Diskussion der vorhandenen Daten wird in dem Kapitel 5.1.3 Literatur Metaanalyse durchgeführt

3.2.3.3.3 Abschätzung der Wachstumskonstante k über Hungerversuche

Gemäß Gleichung (3) beschreibt $k \cdot W$ den Metabolismus beziehungsweise die Gewichtsabnahme. Über den Gewichtsverlust hungernder Tiere bei verschiedenen Temperaturen kann daher k in Abhängigkeit von der Temperatur berechnet werden. Diese Abschätzung kann ohne Wachstumsversuche erfolgen. Allerdings kann darüber nicht das L_{∞} berechnet werden.

3.2.3.4 RNA/DNA als Wachstums oder Konditionsproxy

Eine Altersbestimmung von *Crangon crangon* und Crustaceen im Allgemeinen, ist im Feld nicht oder nur teilweise möglich, da bei jeder Häutung alle festen Altersmerkmale verloren gehen (Hartnoll 2001). Es ist daher umso wichtiger eine genaue Vorstellung über die Wachstumsraten zu haben um das Alter der Garnelen über die Länge bestimmen zu können. Die bisher bestimmten Wachstumsraten sind

allerdings hoch variabel. Im Verlauf des Projektes hat sich bei der Durchführung der Wachstumsversuche sowie bei der Analyse der Literaturdaten herausgestellt, dass diese Variabilität höchstwahrscheinlich von den Tieren selbst, deren Alter, Kondition oder genetischen Ausstattung herrührt. Für eine Analyse der Felddaten wäre es daher hilfreich einen einfach bestimmbar Parameter zu haben, der es ermöglicht schnell wachsende von langsam wachsenden Tieren in Feldproben zu unterscheiden.

Für diese Analyse kommen bei der Nordseegarnele vor allem das Trockengewicht und das RNA/DNA Verhältnis in Frage. Die Bestimmung dieser Parameter ist im Vergleich zu anderen Analysen schnell, relativ einfach und vor allem für jedes einzelne Tier durchführbar. Methoden wie die Bestimmung von Fett- oder Kaloriengehalt erfordern das Zusammenführen mehrerer Tiere für die Analyse und Enzymmessungen, die zwar für einzelne Tiere möglich sind, sind Zeitaufwendig und hängen zudem stark von äußeren Einflüssen wie Temperatur und Futter der Garnelen ab.

Die Nutzung des RNA/DNA Verhältnisses für die Abschätzung des Wachstumsverhältnisses wurde bisher vorwiegend für Fischlarven eingesetzt. Die Grundlage bildet dabei die Annahme das DNA als Träger der Erbsubstanz pro Zelle konstant ist wohingegen RNA von der Proteinsyntheserate des Tiere und damit von dem generellen Zustand und der Ernährung abhängt. Ein Zusammenhang der Wachstumsraten mit dem RNA/DNA Verhältnis wurde zum Beispiel in den Studien von (Peck et al. 2003, Smith 2003, Lodeiros et al. 1996, Hovenkamp & Witte 1991, Dagg & Littlepage 1972) und für acht verschiedene Fischlarven in (Buckley 1984) beschrieben. Allerdings gibt es auch Fälle in denen RNA/DNA nicht als Proxy herangezogen werden konnte (Lee et al. 2006, Mathers et al. 1994).

Neben dem Gebrauch des RNA/DNA Verhältnisses als Wachstumsproxy ist auch ein Einsatz dieses Parameters als Konditionsindex möglich. Dieser beschreibt dann die Futtermittelfürbarkeit und kann indirekt als eine Abschätzung der Wachstumsraten genutzt werden. Dies beruht dann auf der Annahme, dass hungernde Tiere nicht oder nur schlecht wachsen. Für eine Kalibrierung der Unterscheidung von „schlechten“ und „guten“ Bedingungen eignen sich insbesondere Hungerversuche. In diesen lässt sich die Abnahmerate des RNA/DNA Verhältnisses bestimmen und ein Minimalwert bestimmen. Im Vergleich dazu können die Maximalwerte aus den ad libitum Wachstumsversuchen gewonnen werden.

3.2.4 Biomasse der Gesamtpopulation

Für eine nachhaltige Bewirtschaftung der Garnelen-Bestände ist es wichtig die gesamte vorhandene Biomasse abschätzen zu können. Dies ist aber selbst für die gut untersuchten Bestände in der Nordsee bisher nur begrenzt möglich, da alle vorhandenen Daten bestimmte Nachteile und Limitierungen haben. Eine große Rolle spielt die Frage wie fänglich die verwendeten Netze sind. Zusätzlich gibt es über große Teile der Nordsee keine Angaben über die Abundanzen und das Vorkommen von *Crangon crangon*. Des weiteren liefern viele Surveys nicht nur die nötige räumliche sondern auch die zeitliche Auflösung nicht.

3.2.4.1 Fängigkeit der Netze

Die größte Unsicherheit bei der Biomassebestimmung liegt darin, dass eine Abschätzung der Fängigkeit der verwendeten Netze aufgrund technischer Probleme

bisher nicht oder nur in begrenztem Umfang möglich ist. Zudem werden für die Felduntersuchungen verschiedene Geräte verwendet mit ebenfalls unterschiedlichen Fängigkeiten, was einen Vergleich der Daten erschwert (Addison et al. 2003).

Bei der Fängigkeit müssen zwei wesentliche Punkte unterschieden werden. Zum Einen die Selektivität der Maschen und zum Anderen die Selektivität des gesamten Fanggeräts.

Für die in der Garnelenfischerei verwendeten Netze wirkt sich die Maschenselektivität vor allem auf die Anzahl der kleinen Tiere aus. Mittlerweile werden zur Reduzierung des Beifangs zwar auch großgerastete Gitter und Netze vor den eigentlichen Netzen eingesetzt, diese reduzieren aber den Anteil großer Garnelen nicht. In der Regel fangen die in den Surveys und im kommerziellen Garnelenfang verwendeten Netze ab 45 mm selektiv alle Garnelen die aufgescheucht werden. Das bedeutet das eine Abschätzung der Abundanz der Tiere < 45 mm aus diesen Fängen ist nur sehr bedingt möglich. In der Arbeit von (Kuipers & Dapper 1981) wurden das versucht wodurch aber alle folgenden Berechnungen fehlerhaft wurden.

Die Fängigkeit des gesamten Gerätes wird hauptsächlich durch die Höhe des Netzes bestimmt, dadurch wie viele Garnelen durch die Kurre aufgescheucht werden und ins Netz gelangen, durch den Staudruck und die Weite der vorderen Maschen. Eine Abschätzung der Fängigkeit des gesamten Gerätes ist wesentlich schwieriger als die Bestimmung der Maschenselektivität. Kann letztere durch den Einsatz verschiedener Netzmaschengrößen oder Laborversuche bestimmt werden so ist dies bei der Gesamtselektivität nicht möglich. Parallelfänge mit und ohne Scheuchkette ergaben, entgegen der Intuition, nur geringfügige Änderungen in der Fängigkeit (Daten von Neudecker pers. Komm.). In einem weiteren Versuch zur Bestimmung der Gesamtfängigkeit wurden drei Kurren hintereinander gezogen. Aus diesen Fängen konnte berechnet werden, dass auf sandigem Substrat etwa 30% und auf schllickigem Substrat etwa 40% der vorhandenen *Crangon crangon* gefangen werden (Reiss et al. 2006).

3.2.4.2 Einfluss des Verhaltens der Nordseegarnele auf die Fängigkeit

Neben diesen technischen unbekanntenen Größen spielt des Weiteren die Biologie der Tiere eine entscheidende Rolle, so beschreiben (Addison et al. 2003) zum Beispiel, dass die Fängigkeit von der Sichttiefe und den Lichtverhältnissen abhängt. Gemäß (Eriksson et al. 2005) steigt die Abundanz in den Fängen wenn man an einer Stelle mit zuvor aufgewühltem Substrat fängt und Fischer berichten das die Abundanzen deutlich abnehmen wenn man zu lange in einem Gebiet fischt (Berghahn pers. Komm.).

Des weiteren muss berücksichtigt werden, dass Garnelen Aktivitätsmuster bezüglich der Tide und der Tageszeit aufweisen (Hochbaum 2004, del Norte-Campos & Temming 1994, Henderson & Holmes 1987, Berghahn 1983, Janssen & Kuipers 1980, Al-Adhub et al. 1975, van der Baan 1975, Hartsuyker 1966), sodass es vorkommen kann, dass ein Großteil der Tiere mit einer Kurre nicht gefangen werden kann, da sie sich in der Wassersäule bewegen.

Ein weiterer Punkt der eine Rolle spielen kann ist die Temperatur. Es konnte gezeigt werden, dass die Vertikalbewegung von *Crangon crangon* als primärer Fluchreflex bei 6°C geringer ist als bei 10°C (Jeffery & Revill 2002). Das bedeutet, dass es bei höheren Temperaturen eventuell einem größeren Anteil an Tieren gelingt über das Netz zu springen und dadurch nicht erfasst zu werden.

3.2.4.3 Einfluss der Surveys und Verwendbarkeit der kommerziellen Anlandungen

Daten über die Verteilung der Nordseegarnelen und Abundanzabschätzungen können vorwiegend aus den Langzeitdatenserien der Holländischen und Deutschen Fischereilichen Forschungsanstalten gewonnen werden. In den Niederlanden ist dies vor allem das IMARES (RIVO) mit dem Demersal Fish Survey (DFS) und in Deutschland die „Bundesforschungsanstalt für Fischerei“ mit dem Demersal Young Fish Survey (DYFS) und den Beifangdatenserien (BFS) aus Büsum, Ostfriesland und Cuxhaven. Diese Surveys haben den Vorteil, dass sie über längere Zeiträume eine große Fläche abdecken, wodurch es möglich wird saisonale von örtlichen Einflüssen zu trennen. Andere veröffentlichte Daten decken immer nur einen der beiden Aspekte ab. Langzeitserien gibt es z.B. für Hamenfänge in der Nähe von Texel (Spaargaren 2000, van der Baan 1975) oder für den Kühlwassereinlass eines Kraftwerks im Bristol Channel (Henderson et al. 2006). Kürzere Datenserien die allerdings größere Flächen abdecken sind z.B. veröffentlicht in (Boddeke et al. 1986) und (Oh et al. 1999).

Ungeachtet der Vorteile des DFS, des DYFS und der BFS bringen diese Surveys auch Limitierungen mit sich. Ein Problem ist, dass sie, seit den Neunzigern, nur im Herbst durchgeführt werden, sich die Längenverteilungen aufgrund des zuvor beschriebenen Einwanderns juveniler Garnelen zwischen Herbst und Frühling aber unterscheiden.

Des Weiteren werden die Surveys vorwiegend in Wassertiefen <20 m durchgeführt, obwohl *Crangon crangon*, wenn auch in geringeren Dichten, bis 80 m (200 m siehe Kapitel 7.2) Tiefe vorkommen kann. Für große Flächen der Nordsee gibt es daher keine Informationen über die Anzahl der Garnelen pro Fläche.

Für den Demersal Young Fish Survey (Deutschland) gibt es zudem kein festes Stationsnetz. Das bedeutet, dass keine genauen Angaben über die Schwankungen der Dichte an bestimmten Punkten über den Verlauf der Zeit vorliegen und auch ein Einfluss der Tide kann nur bedingt mit berücksichtigt werden.

Alle diese Faktoren lassen nur eine limitierte Abschätzung der Biomasse von *Crangon crangon* in der Nordsee zu.

3.2.5 Gesamtsterblichkeit Z

Da bei jeder Häutung der Garnelen sämtliche feste Strukturen abgelöst werden ist eine Altersbestimmung unmöglich. Verfahren wie die Bestimmung des Alterspigments Lipofuscin (Kodama et al. 2005, Vila et al. 2000, Sheehy et al. 1999, Sheehy et al. 1996, Sheehy et al. 1994) können bei *Crangon crangon* nicht angewendet werden da diese Spezies eine zu kurze Lebensspanne aufweist. Die Gesamtsterblichkeit Z lässt sich für *Crangon crangon* daher nur über Längenhäufigkeitsverteilungen bestimmen. Hierfür kommen Verfahren in Frage die für das Management tropischer Fischbestände verwendet werden. Bei tropischen Fischarten tritt ein ähnliches Problem wie bei Crustaceen auf, insofern, dass auch hier eine Altersbestimmung schwierig ist. In den Tropen sind die Jahreszeiten nicht so ausgeprägt wie in den gemäßigten Breiten und tropische Fische legen daher nur schwach definierte Jahresringe in ihren Otolithen an (Sparre et al. 1989). Des

Weiteren ist das Lesen von Otolithen kostspielig im Vergleich zu Längenhäufigkeitsverteilungen.

Verschiedene Methoden fanden in die Mortalitätsanalyse Einzug (Miranda 2002, Wetherall et al. 1987, Pauly & Morgan 1987, Hoenig et al. 1983, Jones & van Zalinge 1981, Powell 1979, Ssentongo & Larkin 1973, Beverton & Holt 1956) und einige dieser Methoden werden mittlerweile in der Form des Computerprogramms ELEFAN (eingebaut in FISAT) (Pauly 1986, Pauly & David 1981) regelmäßig zur Sterblichkeitsbestimmung unter anderem auch von Crustaceen herangezogen (Deval et al. 2007, Nwosu et al. 2007, Nwosu & Wolfi 2006, Rotherham 2004, Arreguín-Sánchez et al. 2000, Mohammed et al. 1996).

In der Vergangenheit wurden einige der zuvor genannten Methoden angewandt um die Gesamtsterblichkeit von *Crangon crangon* zu bestimmen. Temming et al (Temming et al. 1993) berechneten Z mit Hilfe der Wetherall et al. und der „length converted catch curve“ Methoden und kamen auf Werte zwischen 2.78 - 6.08. Für Tiere des Bristol Channel wurden tägliche Mortalitäten von $Z = 0.008$ (Henderson et al. 2006) und $Z = 0.006$ (Henderson & Holmes 1987) berechnet was einem Jahreswert von $Z = 2.92$ (1981-2004) und $Z = 2.19$ entspricht. Für Ei-tragende Weibchen wurde ein Z von 3.9 (Nov-Apr) und 1.7 (Mai-Aug.) berechnet (Knijn & Boddeke 1991). Für die Küste Portugals wurde eine P/B (Produktion / Biomasse) Rate, was Z entspricht (Allen 1971), von 8.7 (2003/4) und 10.9 (2004/5) (Viegas et al. 2007) bestimmt.

3.2.6 Y/R Modelle

Das in diesem Projekt erstellte Modell wird aus fischereiwissenschaftlicher Sicht als Yield-per-Recruit-Modell (Y/R-Modell) bezeichnet. Diese Modelle haben in der Fischereiwissenschaft eine lange Tradition, weil sie keine verlässliche Schätzung der Populationsgröße zum Beginn der Simulation voraussetzen.

Y/R-Modelle geben Auskunft über Trends und Muster einzelner Zustandsgrößen des Modells. Während die Zustandsgrößen sich im Timing explizit verhalten, sind ihre absoluten Werte lediglich zu verschiedenen Zeitpunkten derselben Simulation miteinander vergleichbar, da die Größenordnung der Zustandsvariablen vom Input der Modelle, hier der Anzahl der parallel startenden Kohorten und ihrer initialen Individuenanzahlen, abhängen.

Simulationsergebnisse unterschiedlicher Läufe vergleicht man, in dem man relative Anteile der Zustandsgrößen betrachtet. Somit stellt man ihre zeitliche Entwicklung und Trends dar, nicht aber die überflüssige, weil nichtsaussagende, absolute Größe der Zustandsvariablen.

4 Feldproben

4.1 Material und Methoden

4.1.1 Ort und Zeitpunkte der Probennahmen

Zur Beschaffung von Versuchstieren und Garnelen für die Felduntersuchungen wurden von 2005 bis 2007 (Tabelle 1) in Büsum und Meldorf (Abbildung 1) Probennahmen durchgeführt. Die Tiere wurden im flachen Küstengewässer mit einem Schiebehamen in ca. 1 m Wassertiefe gefangen. Das verwendete Netz hat eine einheitliche Maschenweite von 2 mm. Die Netzöffnung hat eine Höhe von 23 cm und eine Breite von 144 cm. Ein Hol umfasste eine Strecke von 400 bis 700 m und wurde auf eine Zeit von max. 10 min begrenzt um die Tiere zu schonen (Gamito & Cabral 2003).

Die gefangenen Garnelen wurden dann in belüfteten (Druckluft oder Batterie betriebene Pumpe) Behältern nach Hamburg transportiert. Tiere die für die Analysen benötigt wurden, wurden vor Ort tiefgefroren und im Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaften (IHF) bei -80°C für die Nukleinsäurenbestimmung und bei -20°C für die restlichen Bestimmungen (Länge, Kaloriengehalt, Geschlecht, Trockengewicht) eingefroren.

Zusätzlich konnten durch eine Kooperation mit Diplom Biologe Andreas Dänhardt (Institut für Vogelforschung Wilhelmshaven und Terramare Wilhelmshaven) Tiere aus der Jadebusen erhalten werden. Diese Tiere wurden in dem Kühlwassereinlass des Kohlekraftwerks Wilhelmshaven gefangen. Vergleichsfänge wurden mit einem gestaffeltem Hamen in der Jadebusen über gecharterte Fischkutter gewonnen.

In Tabelle 1 sind alle Tage aufgelistet an denen Probennahmen statt fanden. Ein Teil der an den genannten Terminen gefangenen Tiere wurde in den Wachstums- und Hungerversuchen eingesetzt. Die restlichen Garnelen wurden zur Bestimmung der Längengewichtsbeziehung, des Kaloriengehaltes, des Geschlechter-verhältnisses, der Längenverteilung und des RNA- sowie DNA-Gehalts verwendet.

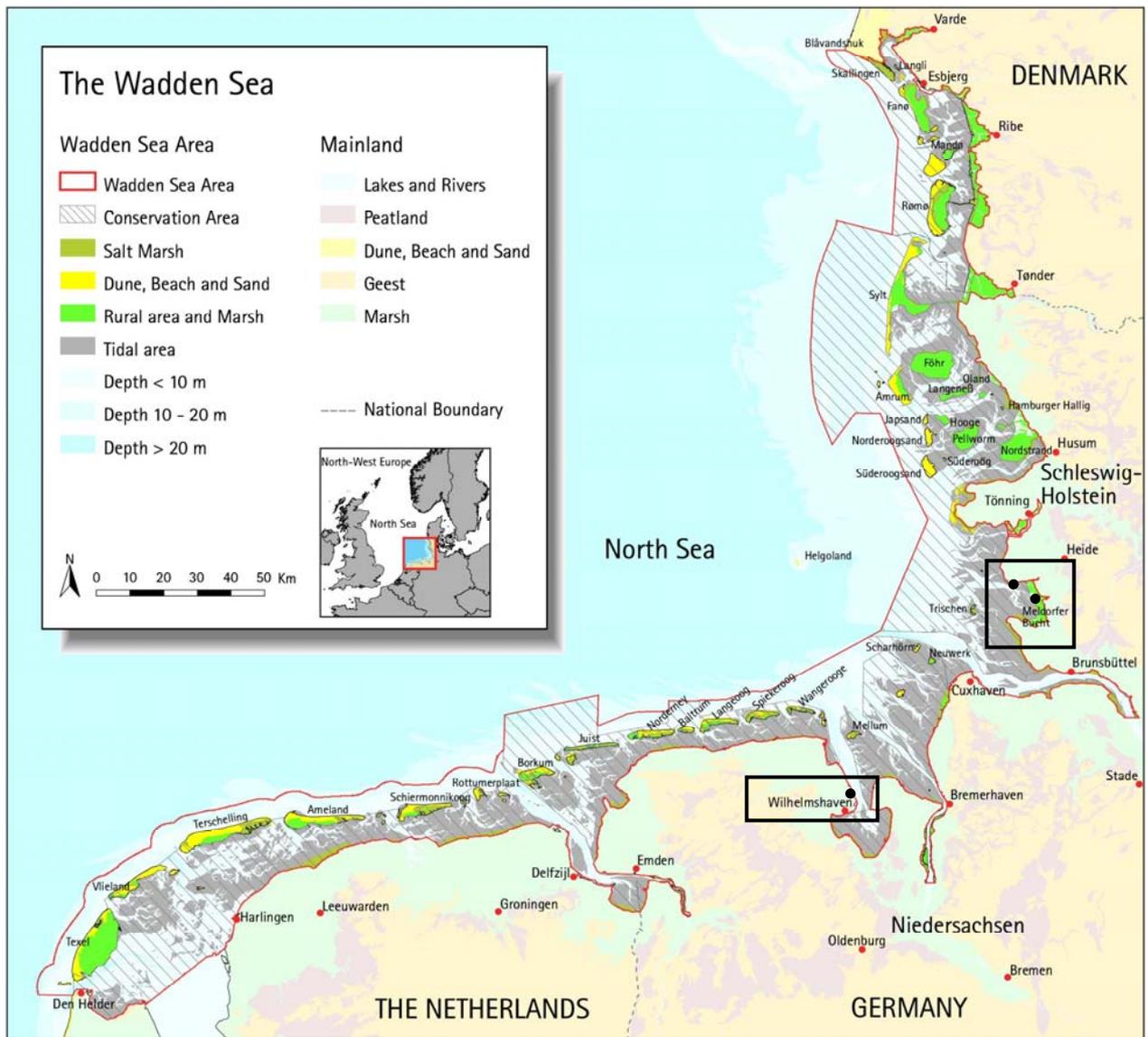


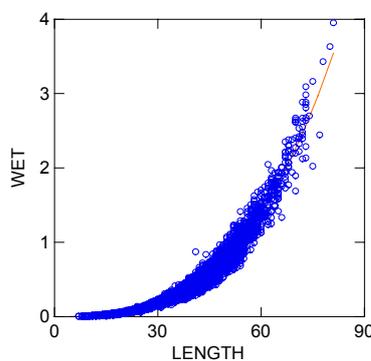
Abbildung 1: Karte der Nordsee. Schwarze Punkte markieren die Probennahmegebiete in Büsum, Meldorf und Wilhelmshaven.

Tabelle 1: Auflistung der Tage an denen Proben für die Felduntersuchungen und Wachstumsexperimente genommen wurden

Jahr	Monat	Meldorf	Büsum	Wilhelmshaven (Nordstrand)	Wilhelmshaven Kraftwerk	Jadebusen (Tonne V10)	Minsener Oog	
2005	April				27.04.2005			
	Mai				12/13.5.2005			
	Juni	03.06.2005			28.06.2006			
	Juli	06.07.2005	14.07.2005			12.07.2005		
						18.07.2005		
	August	08.08.2005				27.07.2005		
						02.08.2005		
						08.08.2005		
						01.01.1900		
						23.08.2005		
						31.08.2005		
	September	06.09.2005			14.09.2005			
Oktober	26.10.2005		13.10.2005		12.10.2005			
November	17.11.2005							
Dezember	13.12.2005							
2006	Januar	10.01.2006			08.01.2006			
					31.01.2006			
	Februar		24.02.2006		16.02.2006			
	März		23.03.2006	20.03.2006	27.03.2006			
	April					04.04.2006	20.10.2006	19.10.2006
						06.04.2006		
		25.04.2006	25.04.2006					
			27.04.2006					
			28.04.2006					
	Mai	03.05.2006	03.05.2006			22.05.2006		
		12.05.2006	12.05.2006					
			17.05.2006					
			30.05.2006					
	Juni	15.06.2006	15.06.2006			01.06.2006		
					12.06.2006			
					26.06.2006			
Juli		10.07.2006			12.07.2006			
August	17.08.2006	17.08.2006	21.08.2006					
September		27.09.2006			26.09.2006			
Oktober		16.10.2006			25.10.2006			
November	30.11.2006	30.11.2006						
Dezember		22.12.2006			07.12.2006			
2007	Januar				10.01.2007			
	Februar		06.02.2007		07.02.2007			
	März		27.03.2007		06.03.2007			
	April					19.04.2007		
						10.04.2007		
						19.04.2007		
						23.04.2007		
	Mai					03.05.07		
						07.05.07		
						14.05.07		
						17.05.07		
						29.05.07		
	Juni					04.06.07		
						08.06.07		
						19.06.07		
						22.06.07		
						25.06.07		
	Juli					02.07.07		
						09.07.07		
						27.07.07		
	August		28.08.07					
	September		28.09.07					
	Oktober		04.10.07					
			29.10.07					
	November		28.11.07					
	Dezember		12.12.07					

4.1.2 Nass- und Trockengewicht

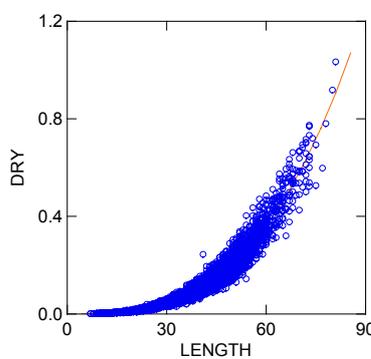
Der Zusammenhang zwischen Nassgewicht bzw. Trockengewicht und Gesamtlänge der *Crangon crangon* aus den Feldproben ist in Abbildung 2 dargestellt.



$r^2 = 0.985$

Parameter	Estimate	Lower	< 95%>	Upper
A	$4.0625 \cdot 10^{-6}$	$4.3772 \cdot 10^{-6}$		$4.8278 \cdot 10^{-6}$
B	3,084	3.072		3.097

$$\text{Nassgewicht} = A \cdot \text{Länge}^B$$



$r^2 = 0.977$

Parameter	Estimate	Lower	< 95%>	Upper
A	$1.30054 \cdot 10^{-6}$	$1.22176 \cdot 10^{-6}$		$1.37931 \cdot 10^{-6}$
B	3.062	3.047		3.077

$$\text{Trockengewicht} = A \cdot \text{Länge}^B$$

Abbildung 2: Nass- und Trockengewicht [g] in Bezug auf die Gesamtlänge [mm] (n = 8305).

4.1.3 Trockengewichts-Konditionsindex

Mit Hilfe der potenziellen Beziehung von Länge und Trockengewicht wurde der Konditionsindex (TKI) berechnet als

$$TKI = \frac{\text{Trockengewicht}}{a \cdot L^b} \quad (8)$$

mit L = Länge [mm]

Der Trockengewichtskonditionsindex (TKI) ist für die Nordseegarnele geeignet, da Garnelen vorwiegend Protein als Energiereserve nutzen und nur einen geringen Fettgehalt haben (Pearson & Dutson 1997, Dall & Smith 1986, Clifford & Brick 1983, Barclay et al. 1983, New 1976). Zudem kann der TKI schnell und preiswert für jedes einzelne Tier bestimmt werden. Hat der TKI einen Wert von 1 so ist das Tier durchschnittlich gut ernährt. Werte kleiner als 1 stellen eine schlechte, Werte größer als 1 eine gute Kondition dar.

4.1.4 Gesamt- und Karapaxlänge

Die Länge der Tiere wurde als Gesamtlänge vom Ende des Telsons bis zur Spitze des Scaphocerit bestimmt (Abbildung 4). Zum Vergleich der Ergebnisse mit anderen

Autoren wurde von einer repräsentativen Unterprobe von Tieren aus Büsum und Wilhelmshaven zusätzlich die Karapaxlänge bestimmt.

Das Verhältnis zwischen Gesamtlänge und Karapaxlänge (**Fehler! Verweisquelle konnte nicht gefunden werden.**) wurde für die Tiere aus Büsum bestimmt als:

$$CL = 0.2317 \cdot TL - 0.7486 \quad (9)$$

mit TL = Gesamtlänge.

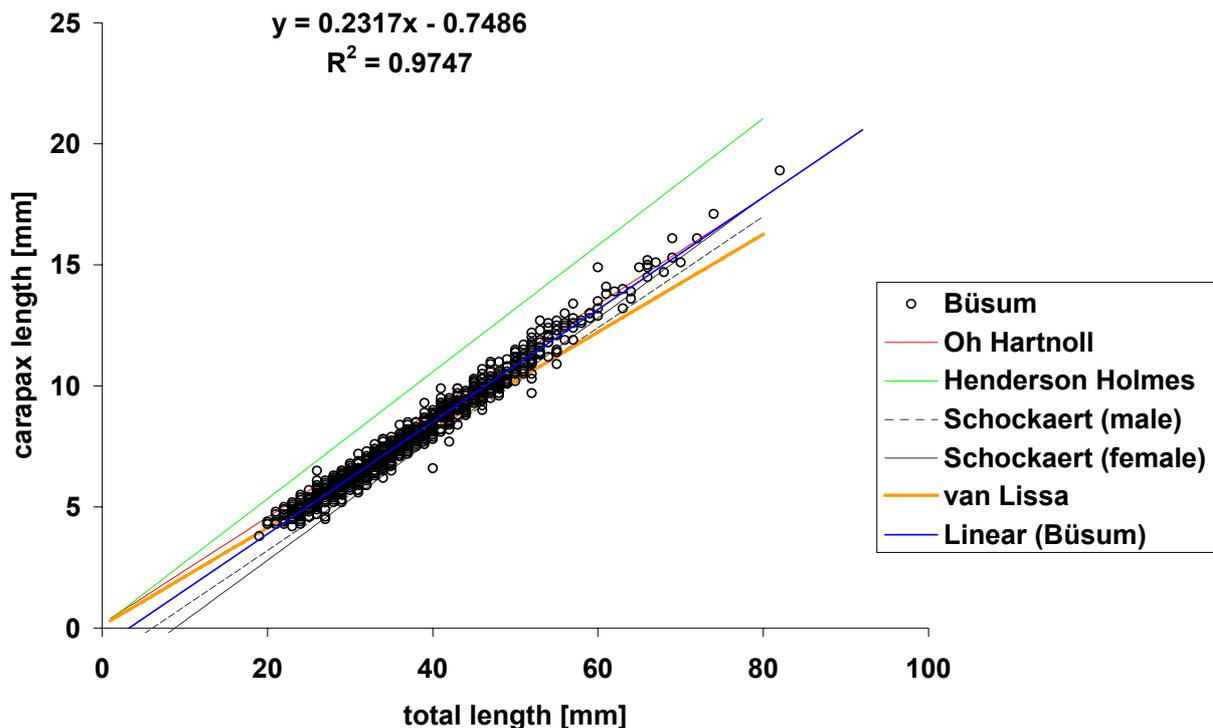


Abbildung 3: Verhältnis zwischen Gesamtlänge und Karapaxlänge für *Crangon crangon*. Punkte: Messungen aus Büsum mit Regression. Linien Verhältnisse bestimmt durch (Oh et al. 1999, Henderson & Holmes 1987, van Lissa 1977, Schockaert 1968)

Zum Vergleich sind in Abbildung 3 die von anderen Autoren bestimmten Verhältnisse für Carapax Länge und Gesamtlänge dargestellt. Bis auf die Ergebnisse von Henderson & Holmes liegen die in diesem Projekt ermittelten Werte in dem gleichen Bereich. Die Regression von van Lissa wurde durch die Koordinaten-Null gezwungen wodurch sich besonders für größere Tiere Abweichungen ergeben. Im Falle von Henderson & Holmes wurde die Gesamtlänge nicht von der Scaphocerite sonder vom Rostrum aus bestimmt wodurch Tiere bei gleicher Carapaxlänge kürzer Gesamtlängen aufweisen.

4.1.5 Geschlechtsbestimmung

Das Geschlecht der Versuchs- und Labortiere wurde über die Endopoditen des ersten und zweiten Pleopoden bestimmt gemäß (Tiews 1970) (Abbildung 5). Ab einer Größe von 25 mm konnte mit dieser Methode das Geschlecht sicher bestimmt werden. Bei Männchen ist der Endopodit des ersten Pleopoden verkürzt und hinter

den Pleopoden verborgen. Am Endopoditen des zweiten Pleopoden ist zudem ein Appendix masculina als kleiner Fortsatz erkennbar.

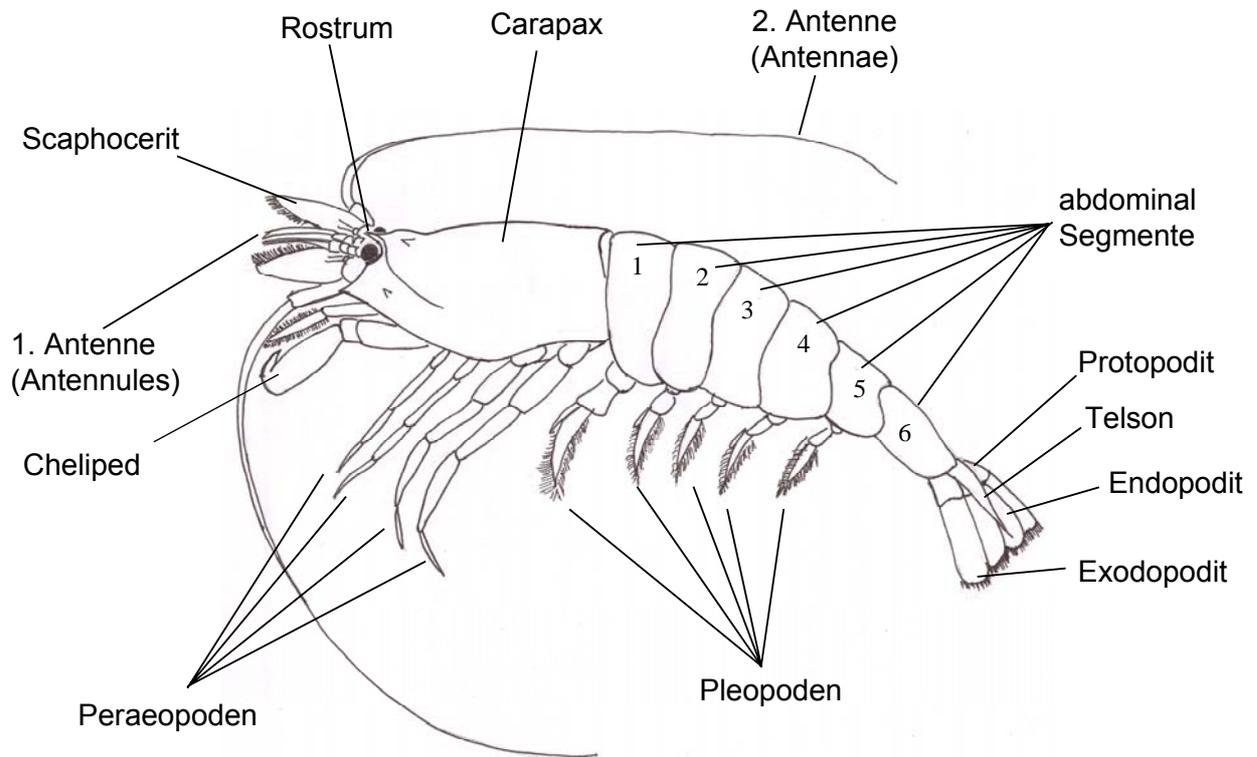


Abbildung 4: Schematische Zeichnung der Nordseegarnele *Crangon crangon*

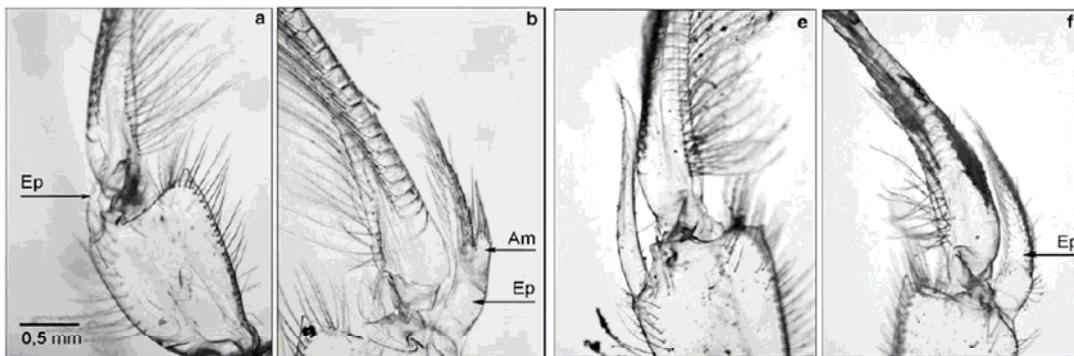


Abbildung 5: (e) Weibchen: 1. Pleopod, Endopodit sichtbar (ab ca. 24 mm Gesamtlänge), (f) Weibchen: 2. Pleopod, Endopodit (Ep) ohne Appendix masculina (a) Männchen 1. Pleopod: Endopodit nicht sichtbar, nach hinten verbogen. (b) Männchen 2. Pleopod: Endopodit (Ep) mit Appendix masculina (Ap). Abbildungen aus (Schatte & Saborowski 2005)

4.1.6 RNA/DNA

Das RNA/DNA Verhältnis wurde weitestgehend nach dem Protokoll von (Caldarone et al. 2001) bestimmt. Für die Analysen wurde dafür das dritte und vierte Segment (Abbildung 4) der zuvor gefriergetrockneten Garnelen mit einem Skalpell herauspräpariert. Von den Segmenten wurde das Chitin entfernt und der Muskel in ein Eppendorfgefäß eingewogen. Für die mechanische Zerkleinerung wurden kleine Glasperlen zugegeben (\varnothing 1 mm) und die Proben auf einem Plattenvortexer mit 300 μ l 3% Sarcosyl Tris-EDTA Puffer für 45 min geschüttelt.

Im nächsten Schritt wurden die Zellen mit einer Ultraschalllanze (20 s mit jeweils 1 s Pulsen) zerstört. Zur Vermeidung eines Temperaturanstiegs wurden die Eppendorfgläser mit Eis umgeben. Die weiteren Schritte zur Bestimmung der RNA und DNA Werte wurden gemäß dem Protokoll (Caldarone et al. 2001) durchgeführt.

Die Chemikalien Ethidium Bromid, CaCl_2 , MgCl_2 , DNA (Calf thymus), RNA Ribosomal, RNase, DNase, Sarcosil, Trizma, Na_2EDTA , HCl, NaOH stammten von Sigma Aldrich, die 96 Loch Mikrotiterplatten und die selbstklebende Abdeckfolien wurden von BioLabProducts GmbH bezogen. Bei dem Fluoreszenzspektrometer handelt es sich um ein Xenius Gerät produziert von SAFAS Monaco. Es wurde bei einer Emissionswellenlänge von 605 nm und einer Anregungswellenlänge von 520 nm gemessen. Von jeder Probe wurden 5 Einzelmessungen (0.1 s) genommen und der Mittelwert des Emissionswertes bestimmt. Auf jeder Platte wurden 2 DNA und 2 RNA Eichreihen angesetzt und jede Probe wurde doppelt bestimmt.

Aus präparierten Muskeln mehreren *Crangon crangon* wurde eine Kontrollhomogenat hergestellt das bei jeder Messung vierfach mitbestimmt wurde.

Linearität der Bezugsgrößenreihe war über den gesamten Messbereich gewährleistet. Das Detektionslimit wurde über die dreifache Standardabweichung des geringsten Messwertes der Eichgerade bestimmt und betrug $1.03 \mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$ für RNA und $0.55 \mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$ für DNA. Die Messgenauigkeit wurde über die relative Standardabweichung der Kalibrierstandards berechnet und betrug 8% für RNA und 10% für DNA. Die Genauigkeit der gesamten Methode wurde über die relative Standardabweichung des Kontrollhomogenats bestimmt und betrug über den gesamten Zeitraum 14.8 %.

4.2 Ergebnisse und Diskussion

4.2.1 Feldproben Büsum

4.2.1.1 Hydrographie

Die Wassertemperatur in Büsum und Meldorf schwankten in dem Zeitraum 2005 bis 2008 zwischen knapp unter 0 und 25 °C (Abbildung 6). Im Frühjahr 2006 gab es eine starke Wassererwärmung im Mai auf die ein Temperatureinbruch Anfang Juni folgte. Die Salinität lag im Mittel bei 25 psu. Am 12.4.2006 wurde der höchste Salzgehalt mit 33.4 psu gemessen, der niedrigste Wert wurde am 9.7.2007 gemessen und betrug lediglich 4.7 psu. Die Wassertemperatur folgte in Verlauf und Ausprägung vornehmlich den Lufttemperaturen.

Die Windstärke (hier nicht gezeigt) betrug während den Probennahmen im Mittel 3.6 Bft mit Maximalwerten von 7-8 Bft am 27.7.2007, 29.5.2007, 19.4.2007 und 26.10.2005.

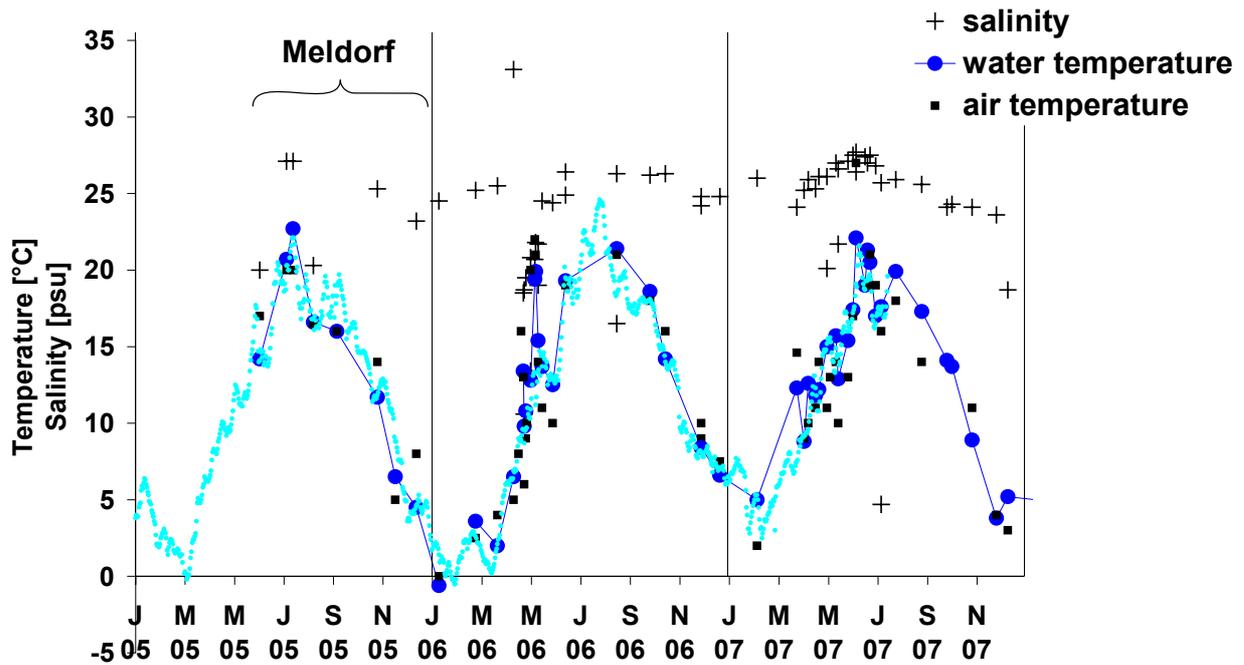


Abbildung 6: Wasser und Lufttemperaturen sowie Salzgehalt in Meldorf und Büsum 2005 bis 2008.

4.2.1.2 Längenverteilungen, Abundanz und Anteil juveniler Tiere

In Abbildung 7 sind die mittleren Längen der in Büsum und Meldorf gefangenen Tiere abgebildet. Es ist in Büsum eine Längenzunahme von 20 auf 40 mm zu Beginn des Jahres 2006 erkennbar. Diese kam zum Einen durch das späte Einwandern juveniler *Crangon crangon* zustande. Die ersten im Feld gefangenen Tiere gehen daher auf spät im Jahr 2005 geschlüpfte Garnelen zurück, die den Winter nahezu ohne Wachstum überdauert haben. Diese Tiere konnten dann die schnelle Erwärmung im Frühjahr nutzen um von einer mittleren Länge von 20 mm auf ca 40 mm innerhalb von 3 Monaten zu wachsen. Erst am 16 Juni wurden Kohorten mit neuen einwandernden Juvenilen beobachtet. Von da an sind auch die adulten Tiere wieder näher an der Küste und somit stärker in den Fängen vertreten. Dadurch liegt die mittlere Länge ab Juni bei ca. 40 mm.

Die Anzahl der Garnelen lag 2006 über den Sommer und Herbst bei 3-4 Tieren pro m². Im Winter sind die Dichten niedriger und bleiben 2007 bis zum September auf einem relativ niedrigen Niveau. Die Abundanzen der in 2005 in Meldorf gefangenen Garnelen liegen in der selben Größenordnung wie die für 2006 bestimmten Werte (Abbildung 9).

Die generell kleinere Tiere in Meldorf rühren von dem Zeitpunkt der Probennahme her. In Meldorf wurden die Tiere bei Flut wohingegen in Büsum die Tiere bei Ebbe gefangen wurden. Da sich größere Tiere aber in die Priele zurückziehen werden die Platen von kleinen Tieren dominiert.

Die Veränderungen in den Längenverteilungen und Abundanzen werden durch die saisonalen Wanderungen sowie das Absterben der Vorjahresgeneration im Frühjahr und Sommer ausgemacht. Im späten Herbst sowie im Winter ziehen sich die großen Garnelen aus den küstennahen Gebieten in tiefere Regionen zurück. Dadurch sinken die Abundanzen im Winter. Im Frühjahr kommt es dann zu der zuvor beschriebenen Einwanderung juveniler Garnelen. Diese senken im Mai und Juni die mittlere Länge geringfügig ab und erhöhen den Anteil der Juvenilen im Fang (Abbildung 8). Die

Zunahme der Länge von März 2006 bis Juni 2006 kommt durch das Wachstum Ende 2005 geschlüpfter Tiere zustande. In den Anteilen juveniler Garnelen in den Fängen zeigt sich, dass zu Beginn von 2006 nahezu alle Tiere in den Fängen Jungtiere sind. Da der Winter von 2005 auf 2006 ein ziemlich kalter Winter war befanden sich vermutlich alle großen Tiere noch in tieferen Wasserschichten. Der Winter von 2006 auf 2007 war ein relativ warmer Winter, daher ist der Anteil juveniler Garnelen im Frühjahr gering da proportional mehr adulte Tiere vorhanden waren und nimmt erst mit der Einwanderungswelle im Juni zu.

Im Jahr 2007 waren die Abundanzen geringer als in 2006, was sich auch in den kommerziellen Anlandungen widerspiegelt. Fischer haben berichtet, dass sich große Schwärme von Wittlingen nahe der Küste aufgehalten haben. Diese haben vermutlich einen großen Teil der Frühjahrskohorte gefressen (siehe auch 6.2).

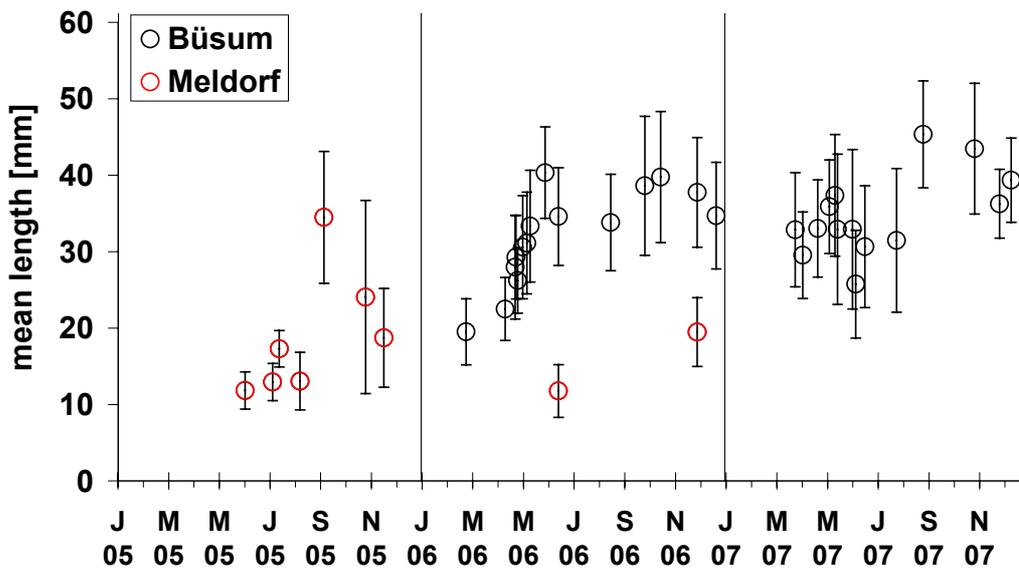


Abbildung 7: Mittlerer Länge plus Standardabweichung der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen.

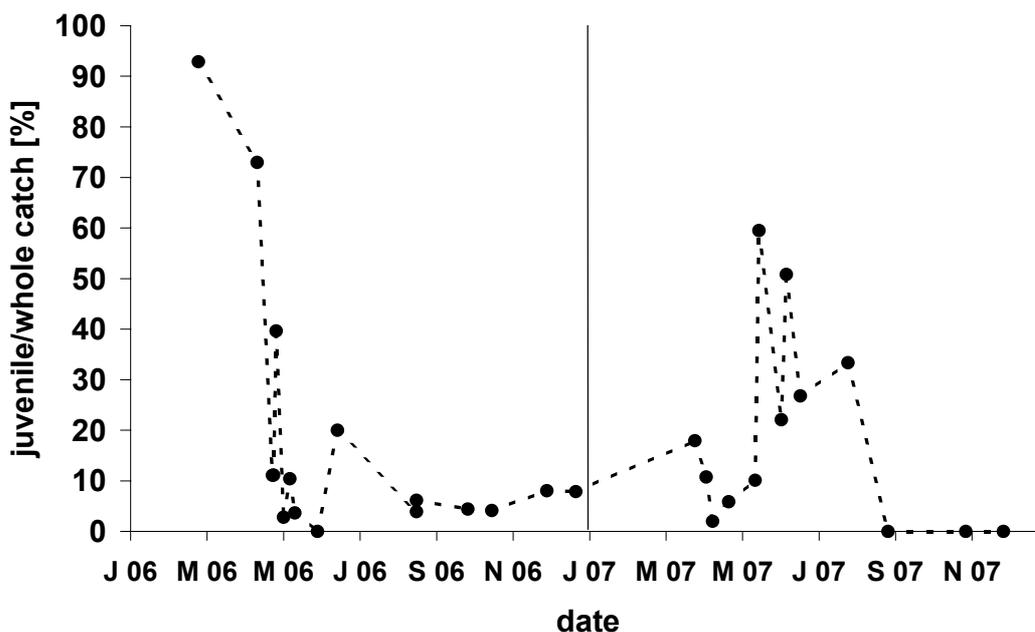


Abbildung 8: Anteil Juveniler (<25 mm) Garnelen in den Fänge der in Büsum gefangenen Garnelen.

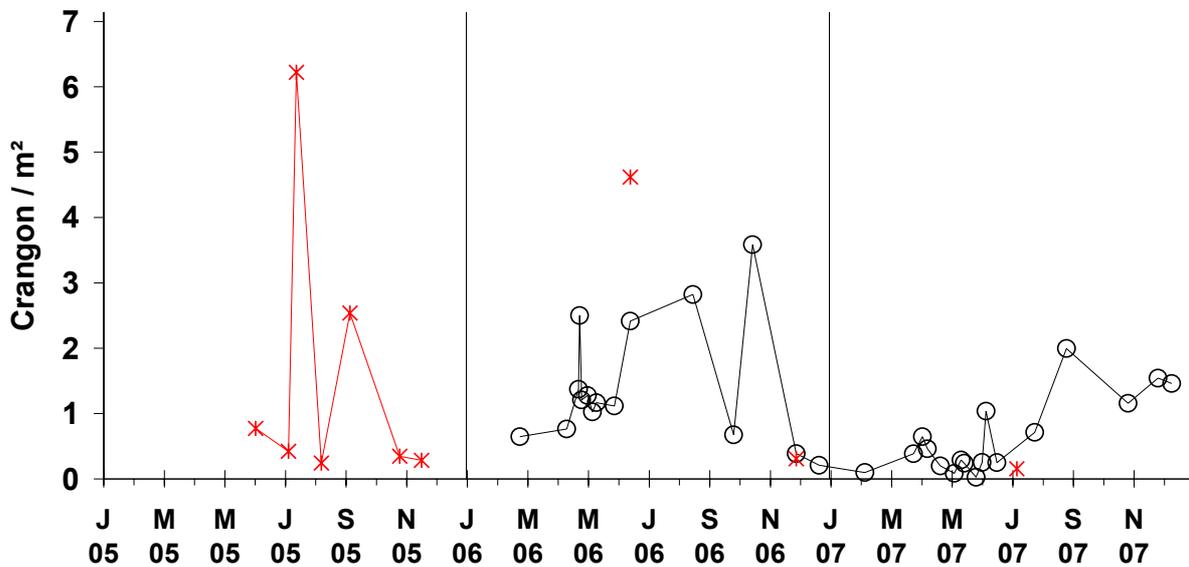


Abbildung 9: *Crangon crangon* Abundanzen [Tiere·m⁻²] in Büsum und Meldorf.

4.2.1.3 Kondition und Kaloriengehalte

Der Konditionsindex der in Meldorf und Büsum gefangenen Tiere zeigt einen saisonalen Verlauf mit maximalen Werten im Juni und Juli und einer kontinuierlichen Abnahme bis März und einer schnelleren Zunahme ab März. Der Verlauf ist dabei nicht abhängig von der Größe der Tiere (Abbildung 11). Die Zunahme der Kondition ist vorwiegend auf das Vorhandensein von Futter zurückzuführen. Die Plankton und Zooplanktonfrühjahrsblüte stellt genug Futter zur Verfügung so dass hohe Werte erreicht werden können. Im Winter dagegen nehmen die Werte aufgrund des Futtermangels und der eingeschränkten Mobilität der Tiere wieder ab.

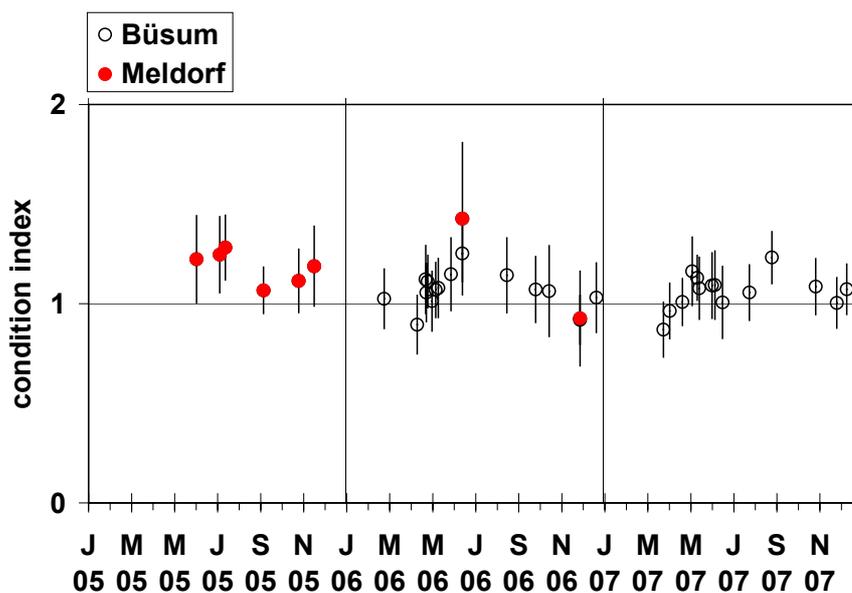


Abbildung 10: Mittlerer Trockengewichts-Konditionsindex plus Standardabweichung der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen.

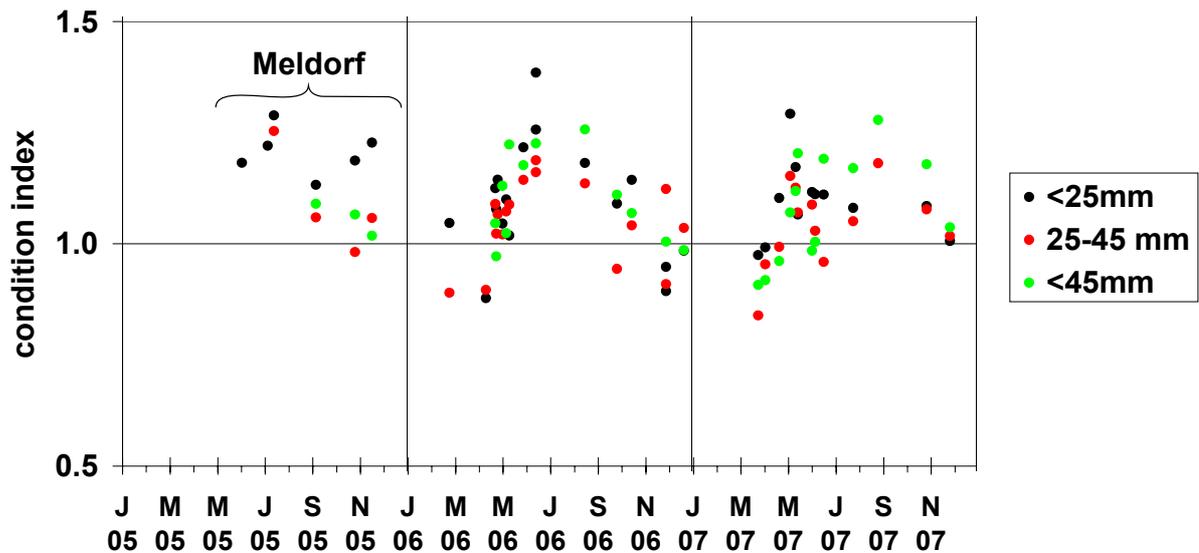


Abbildung 11: Mittlerer Trockengewichts-Konditionsindex plus Standardabweichung der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen aufgeteilt nach Größenklassen.

Der Kaloriengehalt der Tiere zeigt keinen saisonalen Verlauf nimmt aber im Verlauf der Zeit von 2005 bis 2007 leicht ab. Der Mittelwert beträgt 15500 J/g. Im Frühjahr treten zeitweise hohe Schwankungen auf. Die Schwankungen kommen dabei teilweise durch die Größenklasse zustande (Abbildung 13). So stammen die Maximalwerte im späten Frühling 2006 vorwiegend aus der Klasse >45 mm.

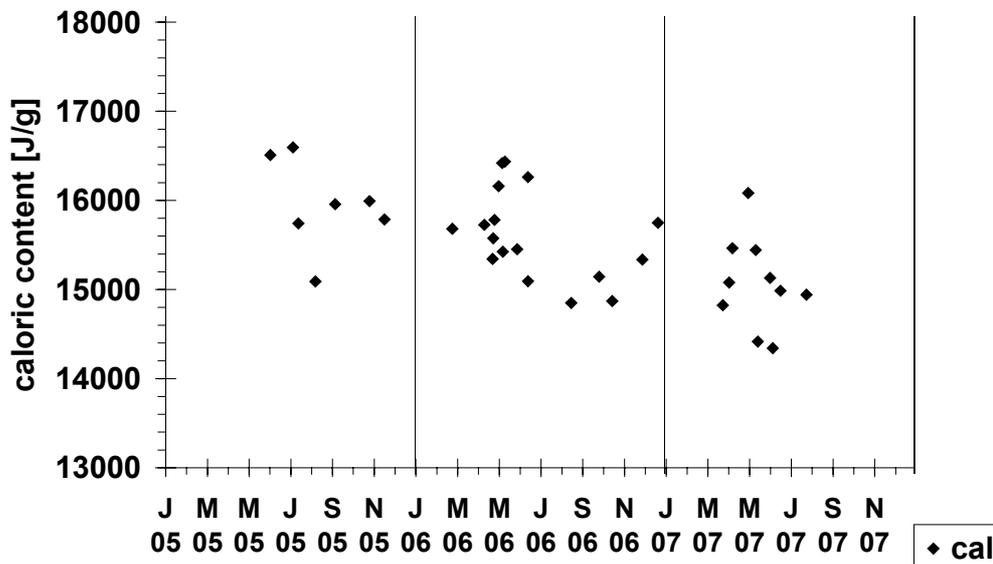


Abbildung 12: Mittlerer Energiegehalt der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen.

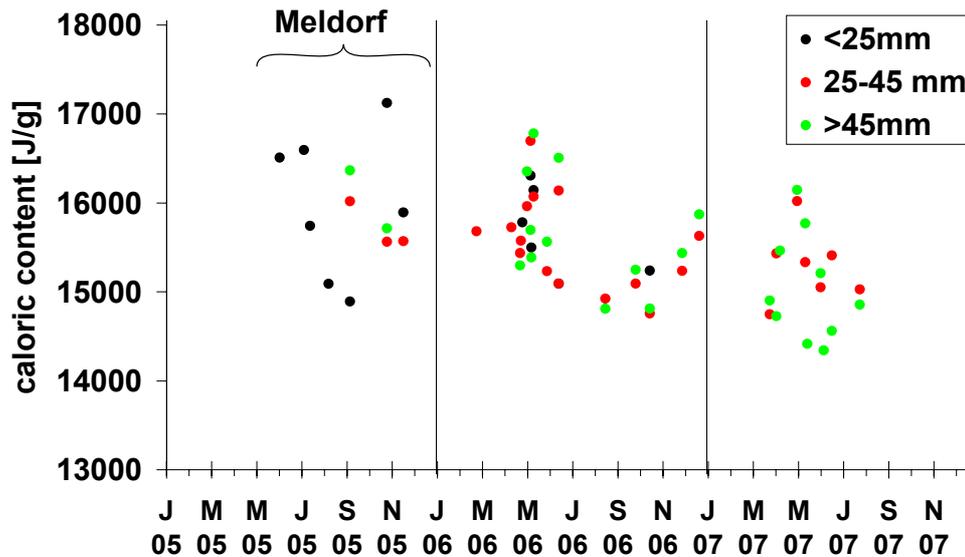


Abbildung 13: Mittlerer Energiegehalt der in Meldorf und Büsum gefangenen Nordseegarnelen. Aufgeteilt nach Größenklassen

Der unterschiedliche Verlauf des Energiegehaltes und Konditionsindexes lässt sich durch eine spezielle Eigenschaft der Crustaceen erklären. Ein Großteil dieser Klasse nutzt nicht Fett wie andere Tiere, sondern Protein als Energiespeicher (Dall & Smith 1986, Clifford & Brick 1983, New 1976). Da der Energiegehalt aber aufgrund der Methode nicht pro Tier sondern pro Trockengewicht bestimmt wird, zeigen sich über das Jahr kaum Veränderungen. Allerdings kann man im Frühjahr eine hohe Variabilität in den Werten beobachten. Ähnliche Ergebnisse wurden auch in einer Diplomarbeit beobachtet in der Proben für das Jahr 2000 analysiert wurden (Uhlig 2002). Zusätzlich wurden in dieser Arbeit auch Energiegehalte hungernder Tiere bestimmt. Dieser lag nach 21 Tagen bei mittleren 16.5°C bei 11200 J/g. Die in der aktuellen Studie beobachteten Werte lagen daher alle signifikant über diesem Wert. Die beobachteten Schwankungen in einem Bereich von ca. 10% lassen sich daher nicht auf extreme Hungersituationen zurückführen und setzen sich daher vermutlich aus methodischen und Individuenspezifischen Schwankungen zusammen. Hohen Werte die in der aktuellen als auch in der Studie von (Uhlig 2002) beobachtet wurden traten dabei vor allem für Tiere >45 mm auf. Da die Eier für die Bestimmung des Trockengewichts und des Energiegehalts entfernt wurden, können diese in der Bestimmung keine Rolle gespielt haben. Die Schwankungen könnten aber durch die Gonaden reifer Weibchen hervorgerufen worden sein. Da im Herbst nur ein sehr geringer Anteil von Weibchen mit reifen Gonaden beobachtet wird, ist hier die Variabilität geringer.

4.2.1.4 RNA/DNA

RNA/DNA Verhältnisse wurden für die Größenklasse 30 mm und 55 mm für Tiere aus Büsum bestimmt. Für die 30 mm Klasse wurden die geringsten Werte im Frühjahr festgestellt mit steigender Temperatur stiegen auch die RNA/DNA Verhältnisse bis zu einem Maximum im August von 1.04. Zum Oktober nehmen die Werte leicht ab. Für die 55 mm Klasse wurden eine ausreichende Anzahl an Tiere nur im Herbst gefangen. Die bestimmten RNA/DNA Verhältnisse lagen im August

und September zwischen 0.97 und 1.1 und sanken dann im November/Dezember auf 0.52 und 0.61 ab (Abbildung 14).

Über den gesamten Zeitraum und für beide Größenklassen zeigte sich eine Korrelation zwischen dem RNA/DNA Verhältnis und der Temperatur (Abbildung 15). Auf Grund der hier ermittelten Werte zeigte sich, dass das RNA/DNA Verhältnis größere Tiere stärker von der Temperatur beeinflusst wurde als das kleinerer Tiere. In beiden Fällen zeigte sich mit einem r^2 von 0.68 und 0.83 ein signifikanter Zusammenhang zwischen RNA/DNA und Temperatur.

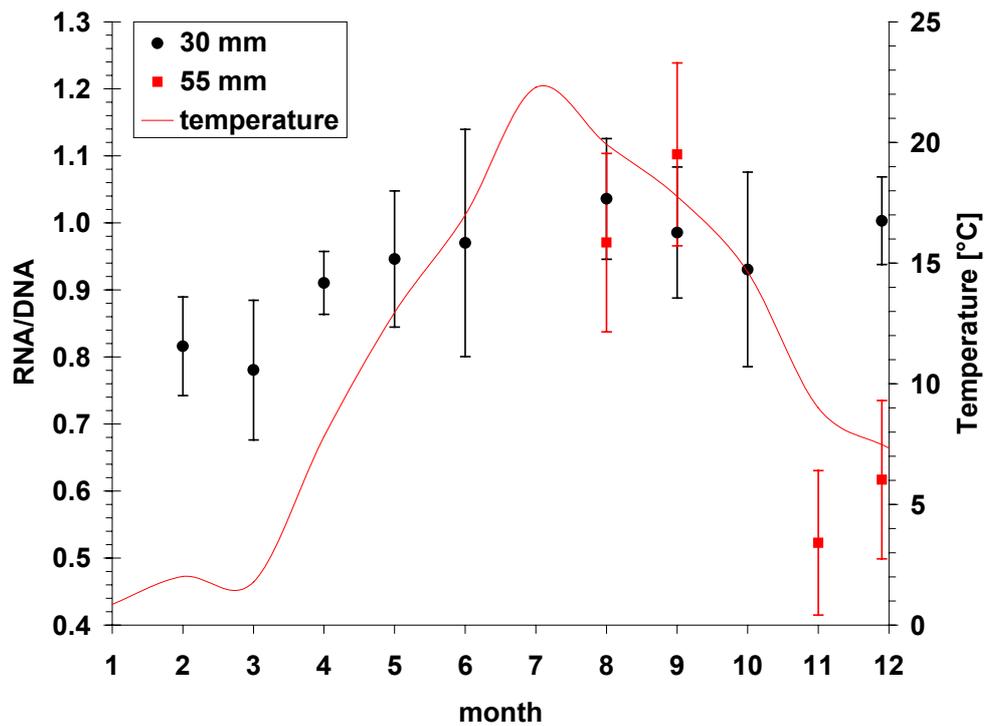


Abbildung 14: RNA/DNA Verhältnisse 30 und 55 mm großer Tiere gefangen in Büsum im Jahr 2006, sowie mittlere Monatstemperaturen.

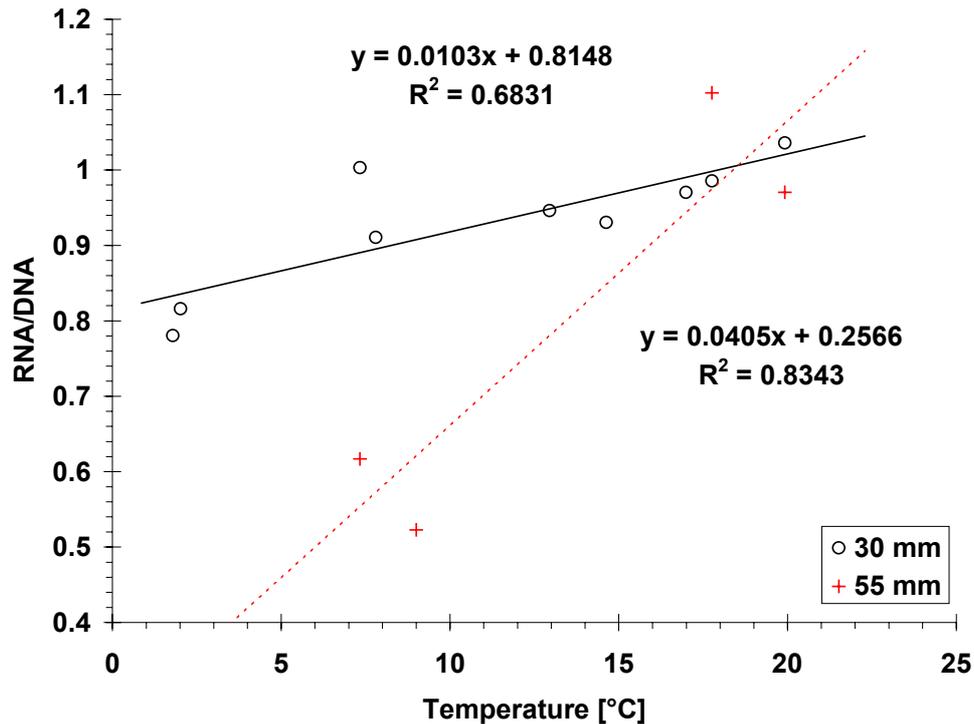


Abbildung 15: Regression der RNA/DNA Werte mit den im Feld genommenen Temperaturen.

4.2.2 Feldproben Kraftwerk Wilhelmshaven

4.2.2.1 Längeverteilungen und Abundanzen

Die Tiere die im Einlass des Kühlwassersystems des Kohlekraftwerkes in Wilhelmshaven gefangen wurden, hatte eine mittlere Länge von 40-50 mm. Dabei traten vermehrt kleinere Tiere im Sommer 2006 und im geringeren Umfang im Sommer 2005 auf (Abbildung 16). Juvenile Tiere konnten aufgrund der groben Rasterung des Gitters vor dem Kühlwassereinlass nicht erfasst werden.

Die Abundanzen, angegeben als Tiere pro m³ genutztes Kühlwasser, waren in 2005 und 2006 am höchsten im Mai und Juni, und in 2006 generell geringer als in 2005 (Abbildung 17).

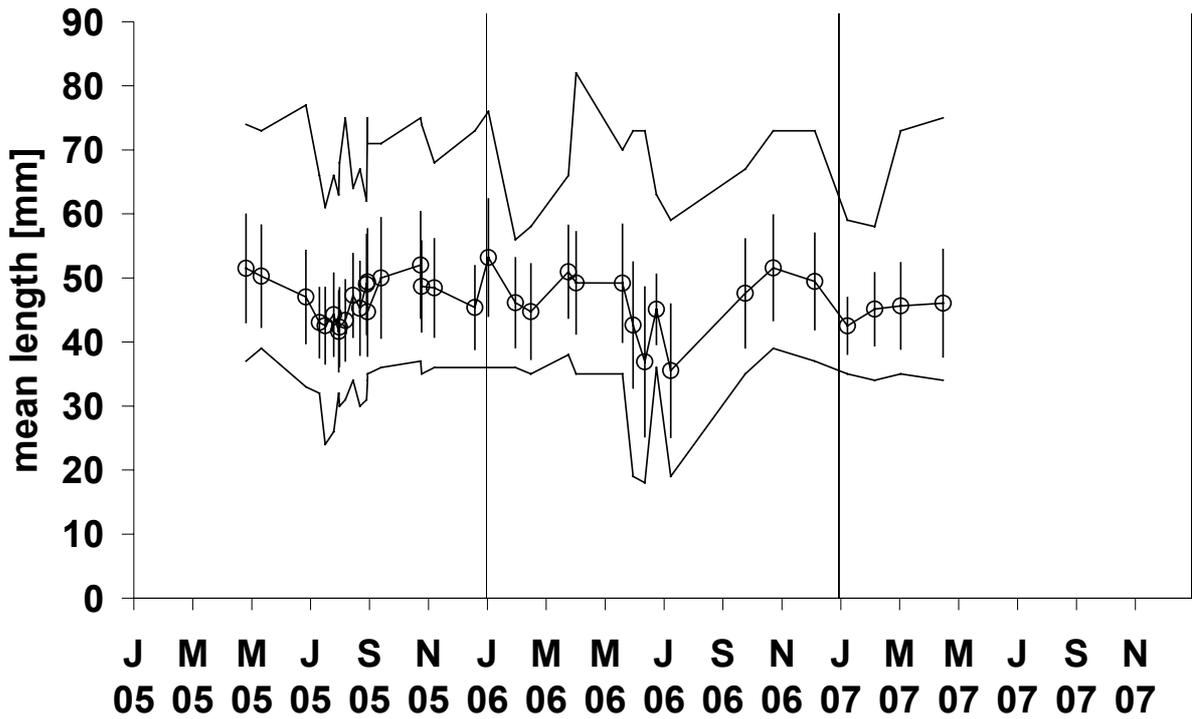


Abbildung 16: Mittlere Länge und Standardabweichung sowie maximale und minimale Längen der in Wilhelmshaven gefangenen Nordseegarnelen

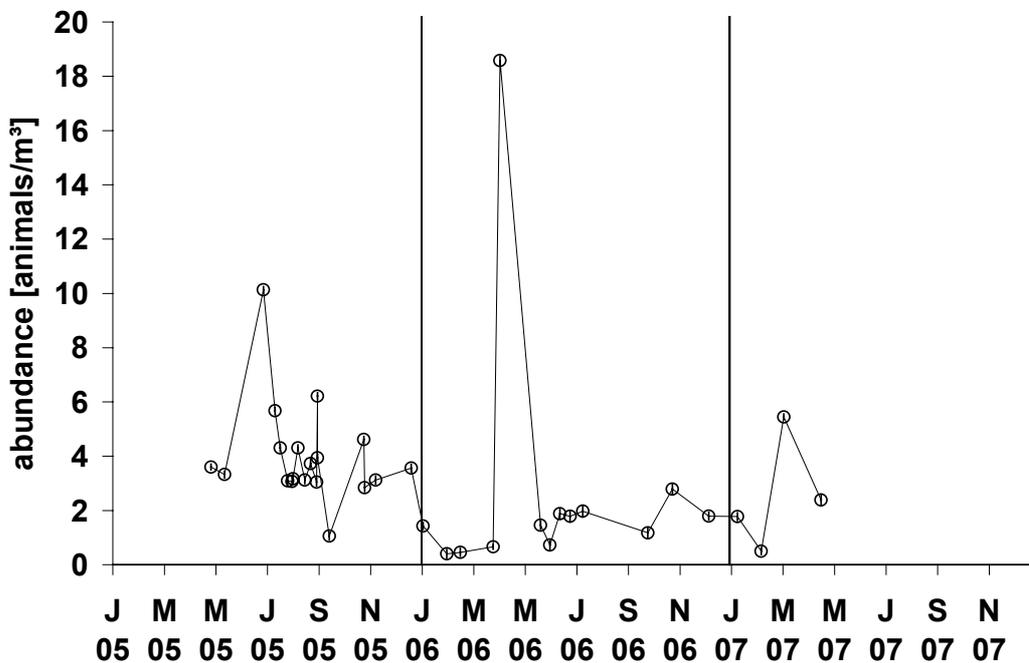


Abbildung 17: Abundanzen der in Wilhelmshaven gefangenen Nordseegarnelen

Die mittlere Länge der in Wilhelmshaven gefangenen Tiere ist größer als die der in Büsum gefangenen Tiere. Das hat vor allem zwei Ursachen. Zum Einen liegt der Einlass für das Kühlwassersystem in 8 m Wassertiefe und zum Anderen werden

Tiere unter 30 mm durch das Gitter, das im Kühlwasserkreislauf angebracht ist, nicht zurückgehalten. Dennoch kann man im Juni 2005 und 2006 eine Abnahme der mittleren Länge beobachten, die durch die neue Kohorte juveniler Garnelen verursacht wurde die in das entsprechende Größenspektrum hineinwachsen. In den maximalen Längen kann man zudem einen Knick im Winter sehen, der vermutlich durch das Abwandern oder Sterben großer Tiere zustande kommt.

4.2.2.2 Konditionsindex und Kaloriengehalte

Der Trockengewichts-Konditionsindex zeigt für die in Wilhelmshaven gefangenen Tiere einen ähnlichen Verlauf wie für die in Büsum gefangene Tiere. Maximale Werte wurden im Sommer (Juli) beobachtet mit zum Winter abnehmenden Werten. Die Werte im Sommer 2006 waren höher als die im Sommer 2005 beobachteten Werte (Abbildung 18).

Der Verlauf des Kaloriengehalts folgt ungefähr dem des TKI allerdings um zwei Monate zeitversetzt. So konnte der maximale Energiegehalt von 16870 J/g im Mai gemessen werden. Von diesem Zeitpunkt an nimmt der Energiegehalt bis zu einem minimalen Wert von 15000 J/g im November ab.

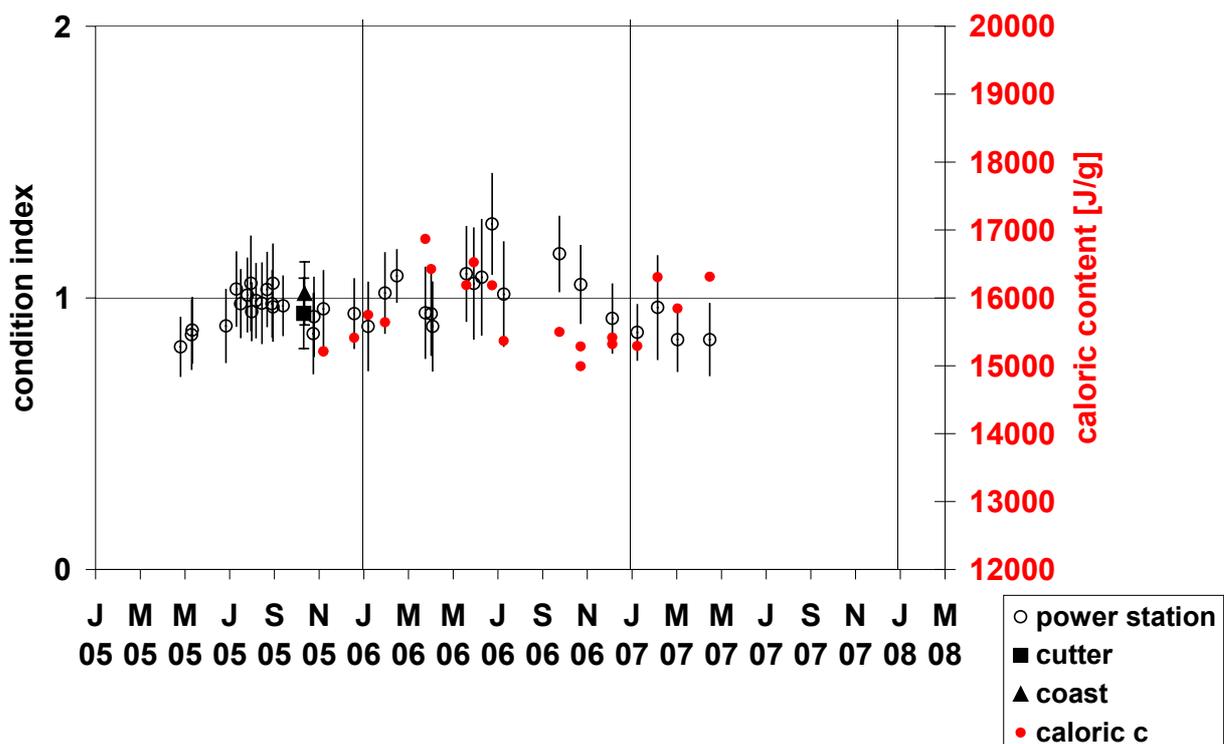


Abbildung 18: Energiegehalte sowie Trockengewichtskonditionen der in Wilhelmshaven gefangenen Nordseegarnelen

4.2.2.3 Ei-tragende Weibchen

Aus den weiblichen *Crangon crangon* aus Wilhelmshaven konnte der Anteil der Ei-tragenden pro Längenklasse berechnet werden (Abbildung 11 und Gl. (18)). Ab einer Länge von 55 mm sind 50% der Weibchen Ei-tragend.

Betrachtet man den Verlauf der Ei-tragenden Weibchen über das Jahr (Abbildung 20) so tragen bis Juli ca 50% der Weibchen Eier wohingegen die Anzahl im Herbst abnimmt.

$$\text{ovigerous females} = \frac{1}{1 + e^{11.644 - 0.213 \cdot L}} \quad (10)$$

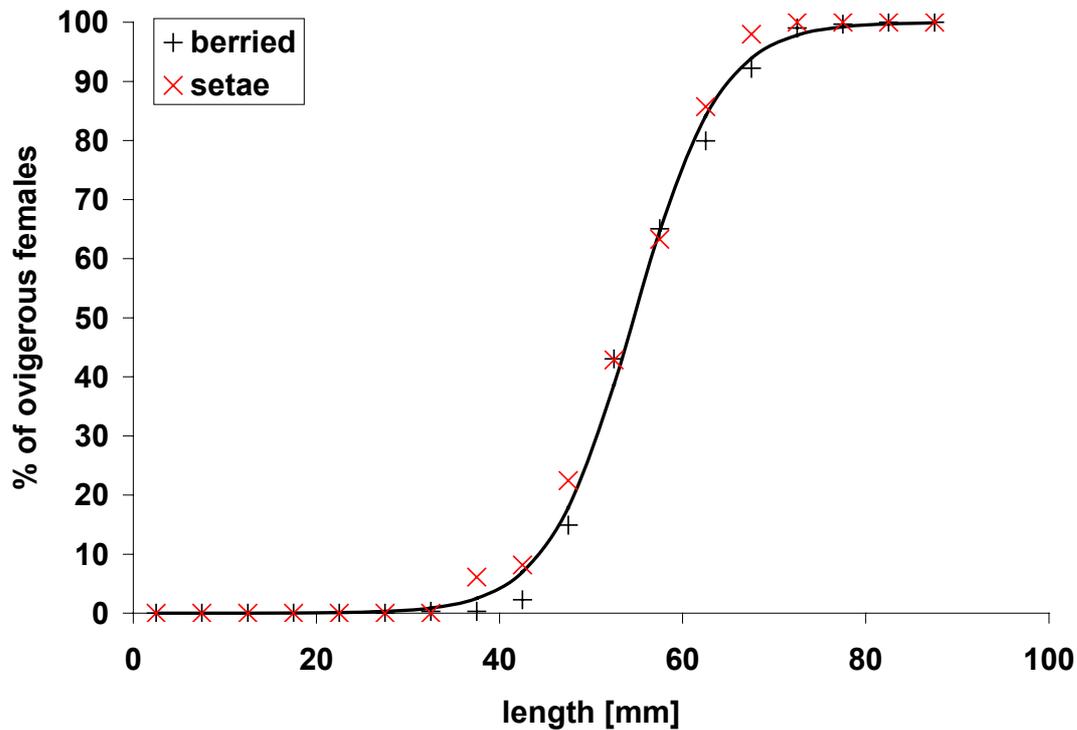


Abbildung 19: Anzahl Ei-tragender Weibchen (schwarze Kreuze) und Anzahl der Weibchen mit Setae an den Endopoditen des ersten Pleopoden (rote Sterne). Interpolation mit (10) (schwarze Linie)

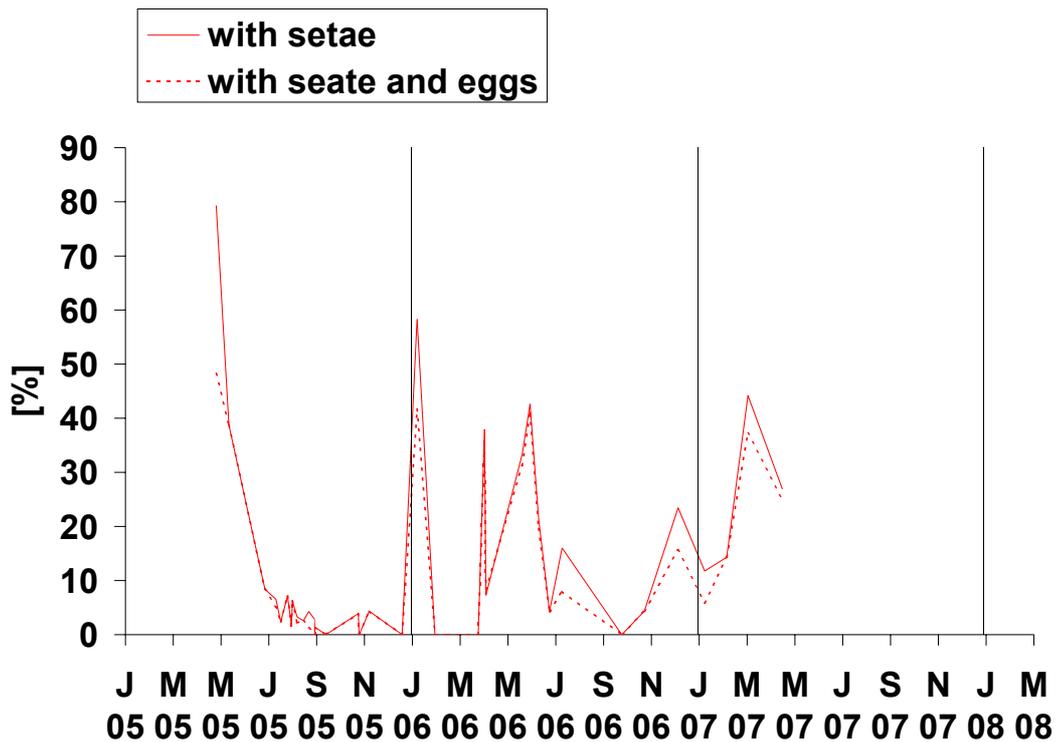


Abbildung 20: Anteil der weiblichen Garnelen mit Setae an dem Endopoditen des ersten Pleopoden und Anteil der Ei-tragenden Weibchen am gesamten Fang der Garnelen aus Wilhelmshaven.

Die in dieser Studie gefundenen Anteile Ei-tragender Weibchen sind vergleichbar mit Daten aus der Irischen See (Oh et al. 1999) und der Verlauf der Ei-tragender Weibchen über das Jahr ist vergleich mit (Neudecker & Damm 1992).

4.2.3 Geschlechterverhältnis in den Proben aus Büsum und Wilhelmshaven

In Abbildung 21 ist die mittlere Länge der weiblichen und männlichen Tiere aus Büsum und Wilhelmshaven dargestellt. Man kann einen leichten saisonalen Trend erkennen der eine Zunahme der Länge der Tiere von Frühling bis Herbst beschreibt. Die maximalen Längen werden im Oktober erreicht.

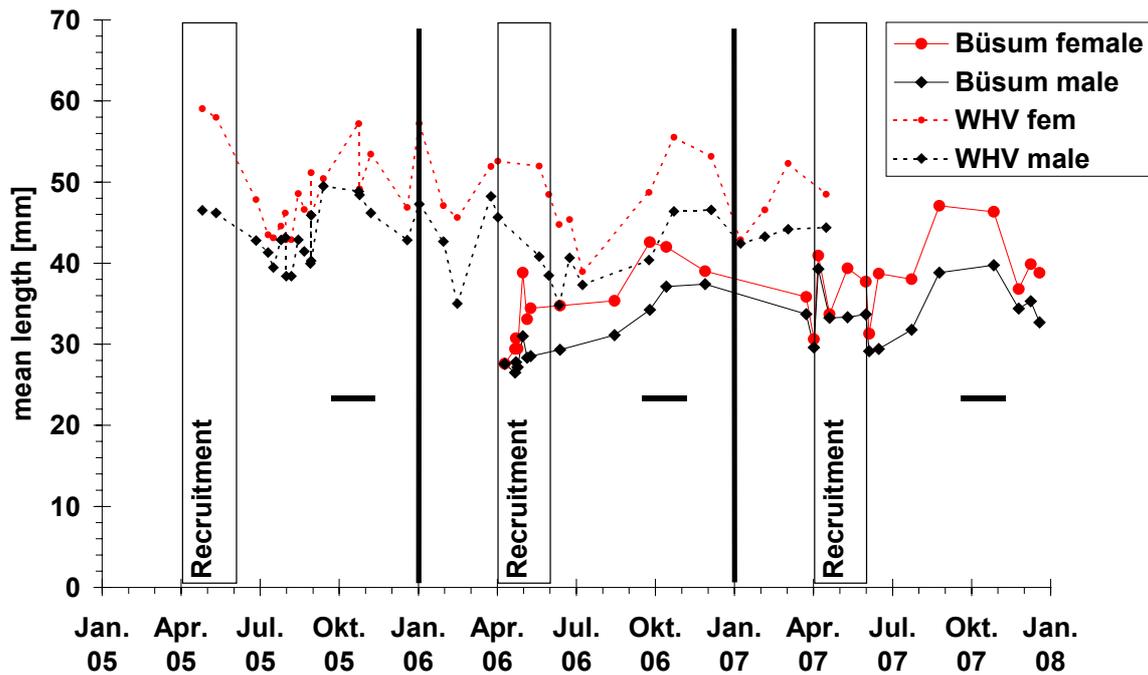


Abbildung 21: Mittlere Länge der in Wilhelmshaven gefangenen männlichen und weiblichen Nordseegarnelen.

Betrachtet man den Anteil der Männchen zu Weibchen in den einzelnen Längenklassen so kann man erkennen, dass mit der Größe die Anzahl der Männchen abnimmt. In Wilhelmshaven sind die Tiere generell größer, daher ist dort der gesamte Verlauf nach oben verschoben. Insgesamt ist für alle Größenklassen ein Weibchenüberschuss erkennbar.

Der Weibchenüberschuss kann über das ganze Jahr beobachtet werden, ist aber saisonal verschieden stark ausgeprägt (Abbildung 23). Im Winter (Oktober bis April) ist das Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen nahezu ausgeglichen wohingegen im Sommer der Anteil der Männchen lediglich 20 % der Population ausmacht. Diese Differenzen kommen höchstwahrscheinlich durch die unterschiedlichen Wachstumsraten von Männchen und Weibchen zustande.

Das Vorhandensein eines Weibchenüberschusses in allen Größenklassen sowie das Auftreten großer Männchen (bis 70 mm) widerspricht dabei der allgemeinen Annahme, dass *Crangon crangon* ein obligater Protandrist ist, bei dem sich alle Männchen ab einer gewissen Länge in Weibchen umwandeln. Diese Annahme wird zusätzlich durch den linearen Zusammenhang der Abnahme der Männchenanteile in den Längenklassen widerlegt. Würde es ab einer gewissen Größe (>37 mm gemäß (Boddeke et al. 1991, Boddeke 1966a)) so müsste ab dieser Größe der Anteil der Männchen schneller abnehmen als zwischen den Größenklassen zuvor.

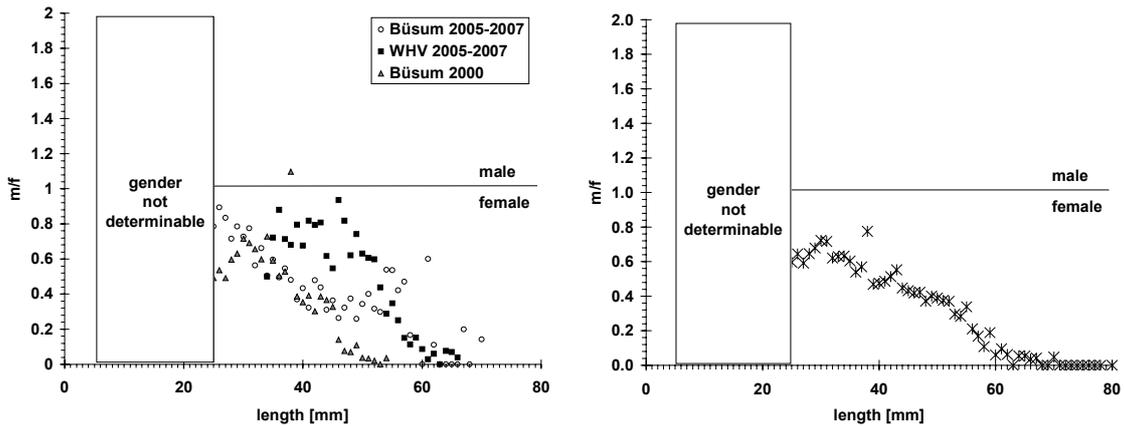


Abbildung 22: Männchen zu Weibchen Verhältnis für die Garnelen die in Büsum 2005-2007, Büsum 2000 und Wilhelmshaven 2005-2007 gefangen wurden. Links: Separat dargestellt, Rechts: Mittelwerte aller Ergebnisse

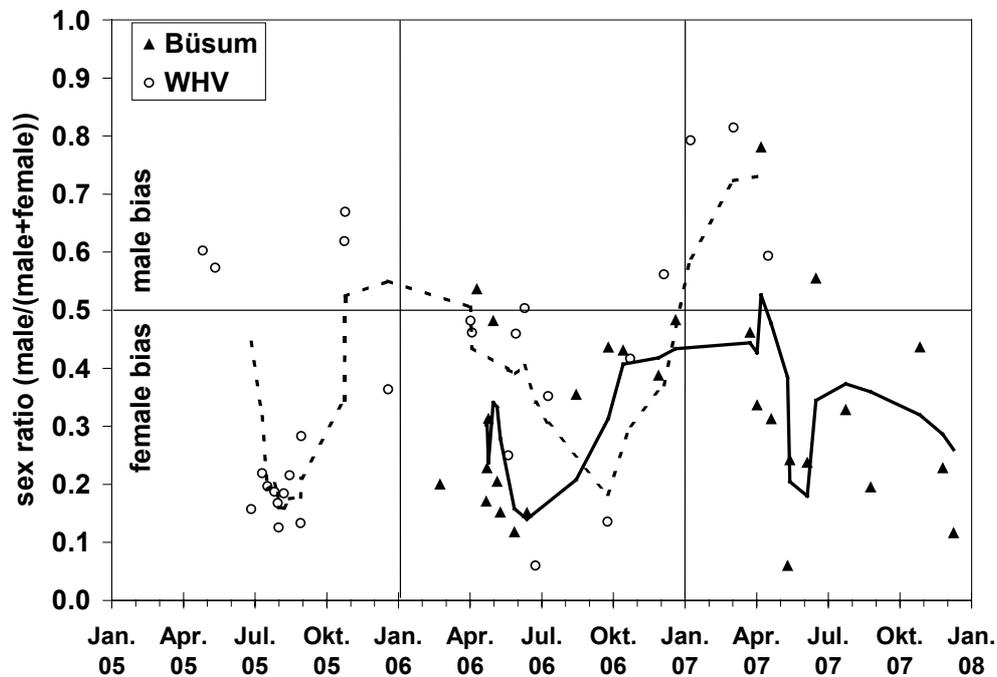


Abbildung 23: Geschlechterverteilung (Männchen/(Männchen+Weibchen)) für Büsum (Dreiecke) und Wilhelmshaven (Punkte) in den Jahre 2005-2007. Die durchgezogenen und gepunkteten Linie stellen den gleitenden Durchschnitt aus jeweils drei benachbarten Punkten dar.

4.2.4 Längenabhängiger Konditionsindex, Asche und Kaloriengehalt

Die Zusammensetzung der Garnelen verschiedener Längenklassen zeigt keine Variation bezüglich des Trockengewichtskonditionsindex (Abbildung 26), des Energiegehaltes (Abbildung 24), des Wassergehaltes und des Aschegewichts (Abbildung 25). Der Anteil an Chitin und Fett scheint sich daher mit der Größe nicht wesentlich zu verändern.

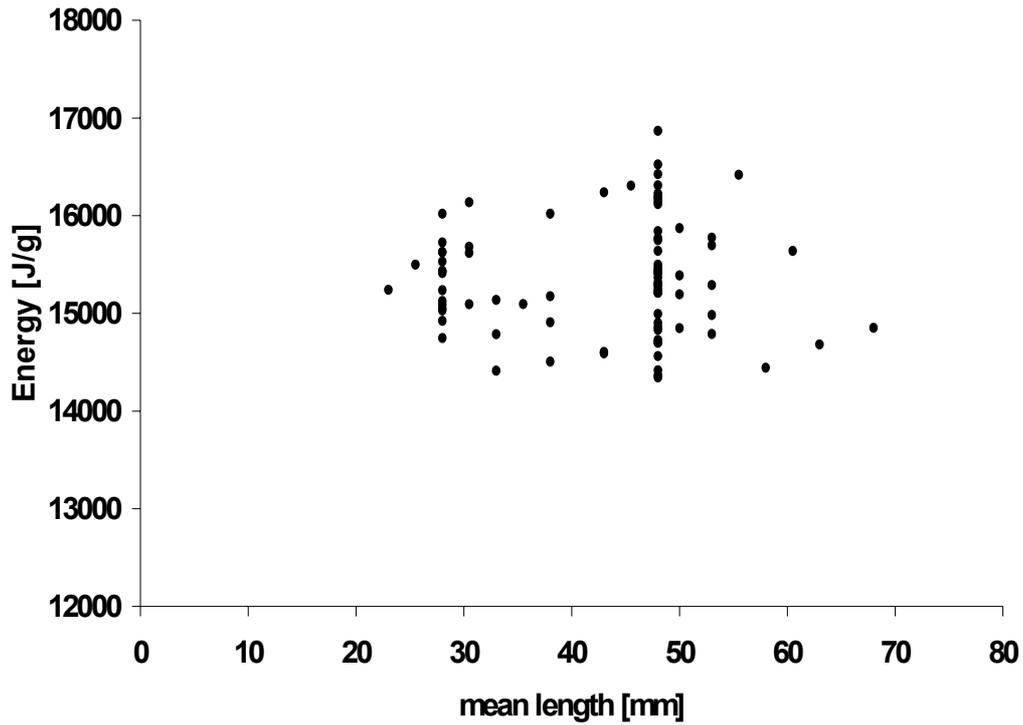


Abbildung 24: Kaloriengehalt in Abhängigkeit von der Länge

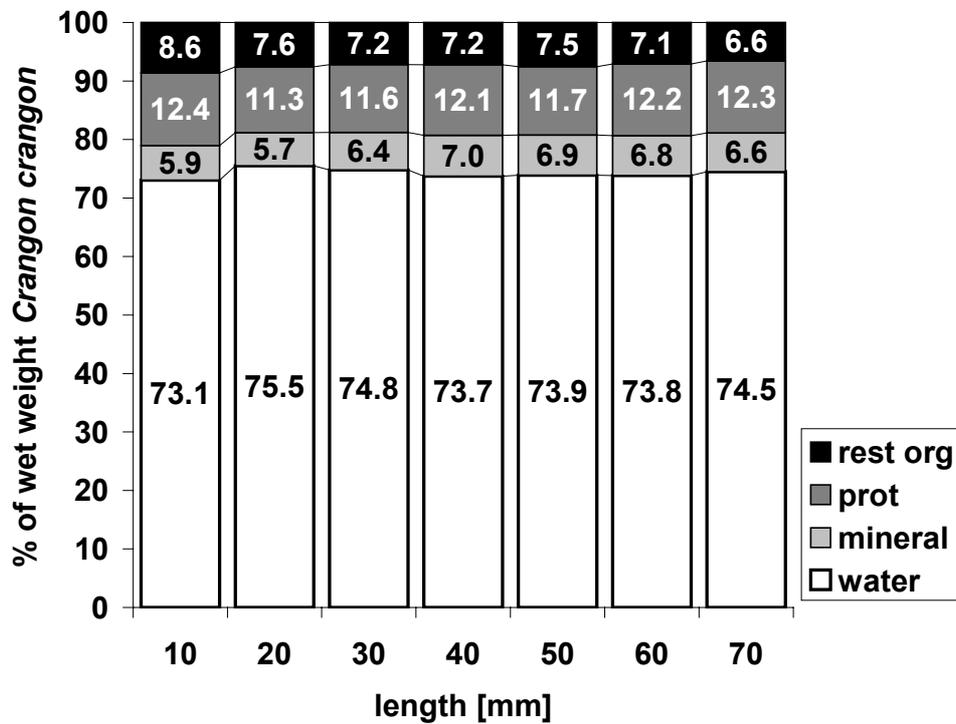


Abbildung 25: Wassergehalt, Aschegewicht und Asche-freies Trockengewicht (aufgeteilt in Protein und restliches organische Material) in Abhängigkeit von der Länge.

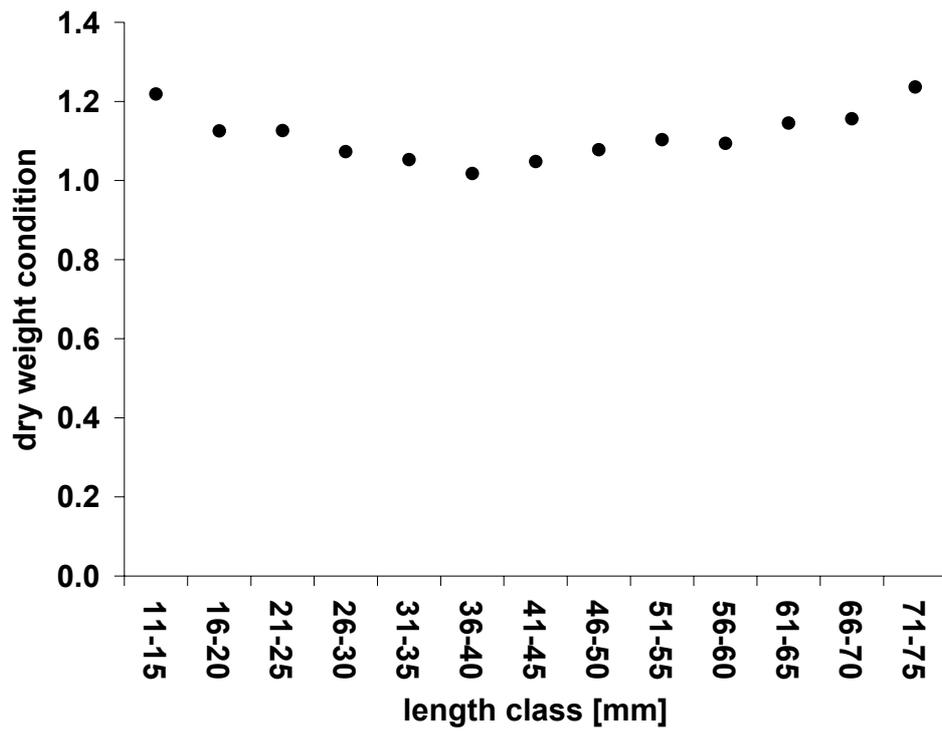


Abbildung 26: Trockengewichtskonditionsindex in Abhängigkeit von der Länge

5 Wachstumsversuche

5.1 Material, Methoden

5.1.1 Vorversuche

Im Folgenden ist der Versuchsaufbau für die Wachstumsversuche dargestellt die am Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaften (IHF) in Hamburg durchgeführt wurden. In allen Versuchen wurden die Garnelen mit kleinen Farbplättchen markiert was eine Bestimmung der individuelle Häutungsfrequenz, Häutungsintervalle und Wachstumsraten ermöglicht. In Feldversuchen wurde in einer älteren Studie ebenfalls der Sekundenkleber „Loctide“ benutzt (Henderson & Holmes 1987) um *Crangon crangon* zu markieren. Sowohl in der genannten Studie als auch in dieser Arbeit konnte ein Nachteil für die Versuchstiere nicht beobachtet werden. Bei insgesamt 453 Häutung kam es nur in drei Fällen vor, dass Tiere aufgrund der Markierung verendeten. In diesen drei Fällen konnte der alte Chitinpanzer nicht am Carapax aufklappen woraufhin die Tiere sich in der Exhuvie verfangen.

5.1.1.1 Futtermessungen

Für eine Abschätzung welches Futter sich am besten für einen Versuch zur Bestimmung der maximalen Wachstumsraten eignet wurden jeweils zehn *Crangon crangon* (16-17 mm Länge) mit unterschiedlichem Futter über einen Zeitraum von 25 Tagen gefüttert. Die Tiere wurden in Aquarien gehalten die an einem Kreislaufsystem mit ca. 15 m³ Seewasser angeschlossen waren. Die Verweildauer des Wassers in den Aquarien betrug ca. 1 h und wurde danach durch Filter und Eiweißabschäumer wieder aufbereitet.

Die erste Gruppe erhielt Spratten (*Sprattus sprattus*), die zweite Herzmuscheln (*Cerastoderma edule*), die dritte Strandschnecken (*Littorina littorea*), die vierte Garnelen (*Crangon crangon*) die fünfte Pelletfutter (Danafeed) und die sechste Salinenkrebse (*Artemia salina*) als einzige Nahrung. Das Ergebnis dieses Versuchs ist in Abbildung 27 zu sehen. Die mittlere Temperatur betrug 14.9 ± 0.1 °C und die mittlere Salinität 31.7 ± 0.05 ppk.

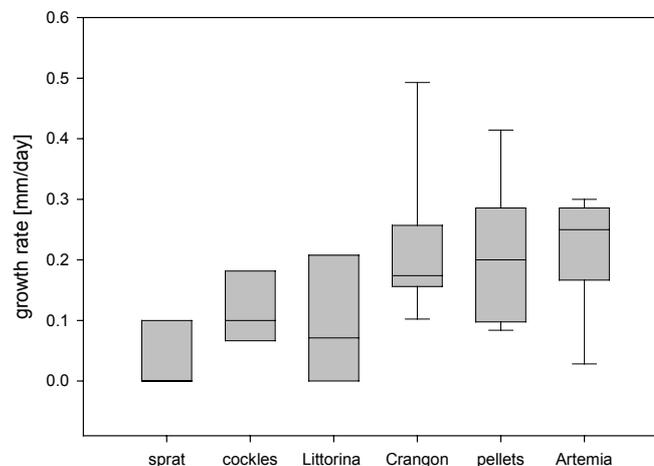


Abbildung 27: Auswirkung verschiedener Futter auf die Wachstumsrate von *Crangon crangon*

Die höchsten Wachstumsraten konnten mit *Crangon crangon*, pellets und *Artemia salina* erreicht werden wohingegen Tiere die mit Sprotten, Herzmuscheln und Strandschnecken gefüttert wurden kein, bzw. nur ein sehr geringes Wachstum aufwiesen. In den Wachstumsversuchen wurden die Tiere daher mit einem Mix aus Artemien und Pelletfutter gefüttert.

5.1.1.2 Substratversuche

Zur Abschätzung des Einflusses von Substrat in den Aquarien wurde Sand vom Strand in Meldorf besorgt. Dieser wurde bei 60°C getrocknet und mit einem Siebturm nach Korngrößen aufgetrennt. Drei Aquarien wurden wieder mit jeweils 10 Tieren bestückt. In ein Aquarium wurde ein Behälter mit Sand der Korngrößen 250 - 500 µm (Mittel-Sand) und in ein Aquarium ein Behälter mit Sand der Korngröße 500-100 µm (Grob-Sand) gestellt. Das dritte Aquarium enthielt kein Substrat. Die Ergebnisse des Versuchs sind in Abbildung 28 dargestellt.

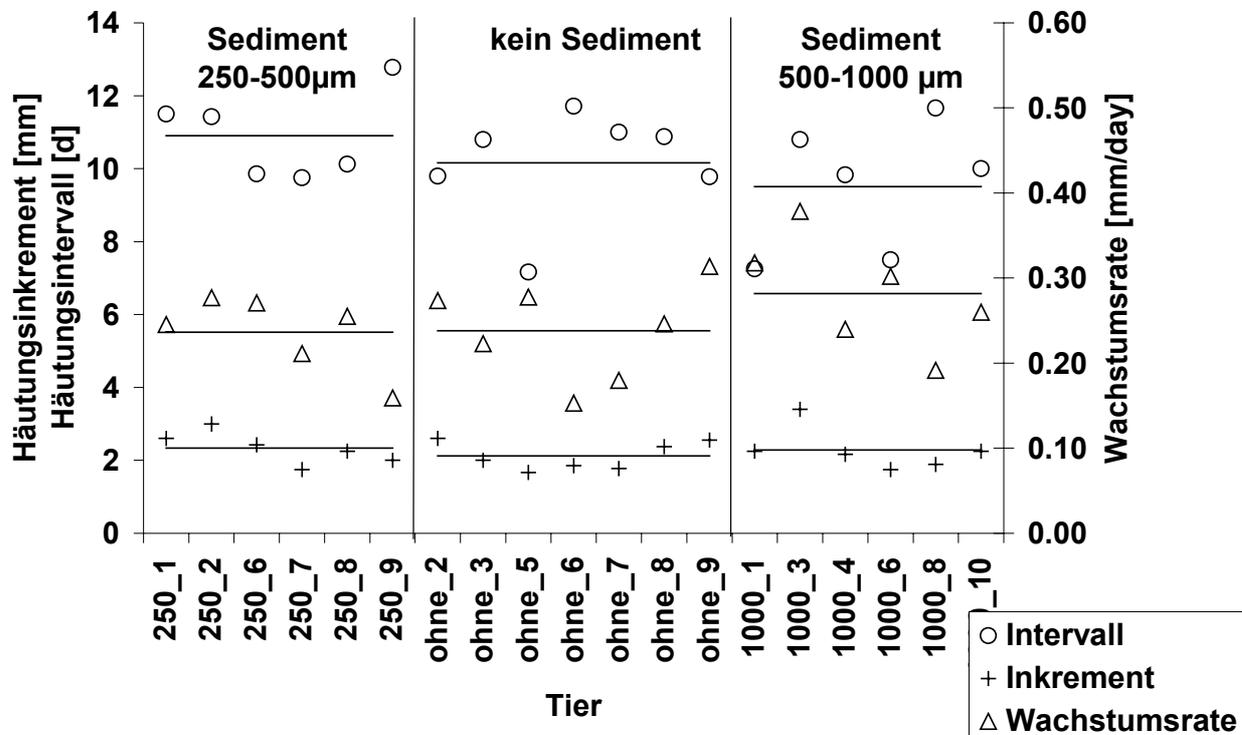


Abbildung 28: Wachstumsraten (Dreiecke, Sekundärachse), Häutungsintervalle (Kreise, Primärachse) und Häutungsincremente (Kreuze, Primärachse) von *Crangon crangon* bei 17 °C und 31 psu.

Aus den Ergebnissen wird ersichtlich, dass sich weder Wachstumsrate noch Häutungsintervall oder -inkrement der Tiere unter den verschiedenen Bedingungen geändert hat.

5.1.1.3 Wachstumsversuche am IHF

Die Wachstumsversuche am IHF wurden durchgeführt wie zuvor beschrieben. Die Tiere wurden einzeln markiert und aufgrund der Futter und Sedimentversuche mit *Artemia salina* und Trockenfutter gefüttert und in zehn Tieren pro Gruppen gehältert. In die Aquarien wurde kein Substrat gegeben, da sich in den Vorversuchen keine Unterschiede im Wachstum ergaben und um die Kreislaufpumpen vor abrasiven Stoffen zu schützen. Von jedem einzelnen Tier wurde die Länge direkt nach der

Häutung bestimmt und aus dem Häutungsintervall und dem Inkrement die Wachstumsrate bestimmt. Der Versuch wurde bei einer mittleren Temperatur von 16.2 °C und einer Salinität von 30.6 psu durchgeführt.

Die Ergebnisse des Wachstumsversuches sind in Abbildung 29 dargestellt. Ein Wachstumsraten- Vergleich weiblicher und männlicher Garnelen ist in Abbildung 30 in der linken Grafik dargestellt. In der rechten Grafik ist ein Vergleich der Wachstumsraten bei 15°C und 18°C Wassertemperatur zu sehen. In beiden Fällen ist die Varianz innerhalb der Wachstumsraten sehr hoch, so dass ein signifikanter Unterschied nicht festzustellen ist. Insgesamt konnten Wachstumsraten in einem Bereich von 0 bis 3.4 % d⁻¹ (bezogen auf die Länge) bzw. 0 bis 0.8 mm d⁻¹ beobachtet werden.

Ein funktioneller Zusammenhang zeigte sich in den Versuchen nur im Fall des Häutungsintervalls. Dieses nimmt mit der Länge der Tiere linear zu. Das Häutungsinkrement lag bei allen Längen zwischen 0 und 4 mm. Die Wachstumsrate nahm aufgrund der Zunahme des Häutungsintervalls mit der Länge ab.

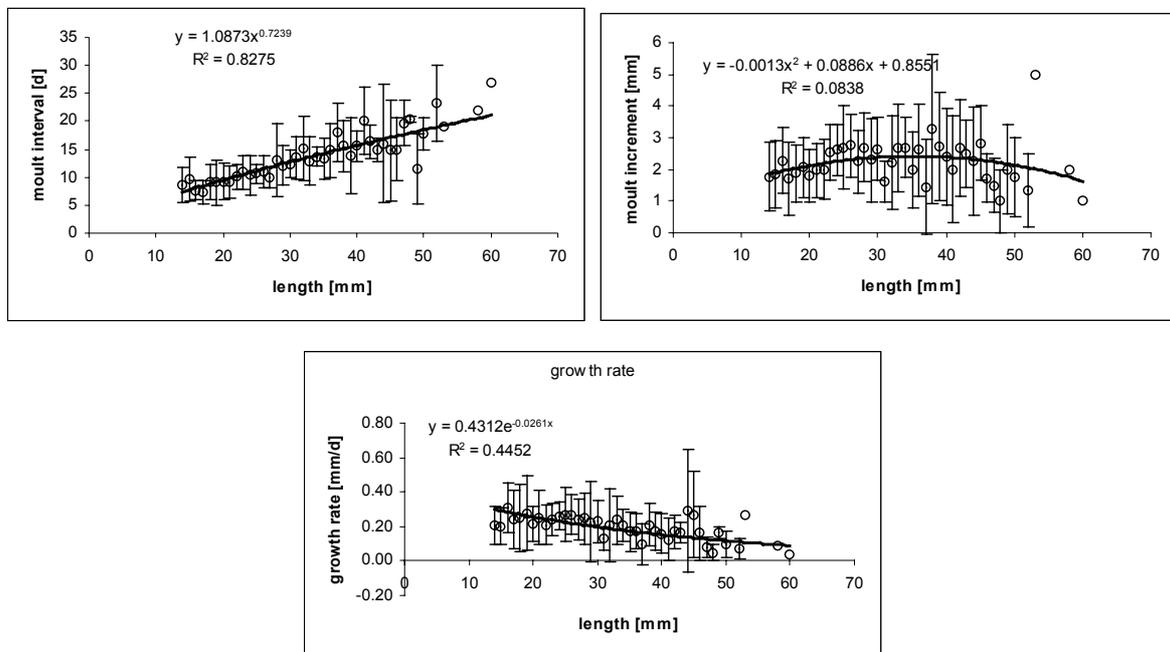


Abbildung 29: Ergebnisse der Wachstumsversuche als Mittelwerte und Standardabweichung über die Länge. Von links oben nach rechts unten: Häutungsintervall [Tagen], Häutungsinkrement [mm], Wachstumsrate [mm pro Tag] und Wachstumsrate in [% der Körperlänge].

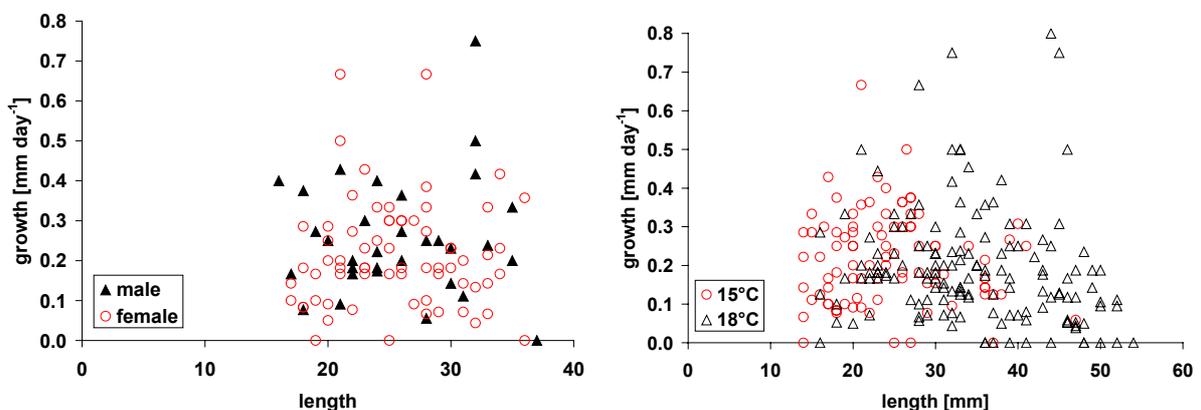


Abbildung 30: Mittleres Wachstum der Nordseegarnele *Crangon crangon* in Bezug auf Geschlecht (links) und Temperatur (rechts) dargestellt über die Länge.

Aufgrund dieser Ergebnisse und aufgrund des zuvor beobachteten Einflusses des Futters, wurde ein weiterer Wachstumsversuch mit frischem Seewasser und naturnäherer Ernährung durchgeführt. In diesem Fall wurden 20 *Crangon crangon* zunächst mit Trockenfutter und Muscheln gefüttert. Nach 35 Tagen wurde das Futter für eine Dauer von 10 Tagen auf *Acartia tonsa* umgestellt und danach wieder das alte Futter verwendet. Das Ergebnis ist in Abbildung 31 zu sehen. Es ist ersichtlich, dass der Futterwechsel deutlich höhere Wachstumsraten hervorruft.

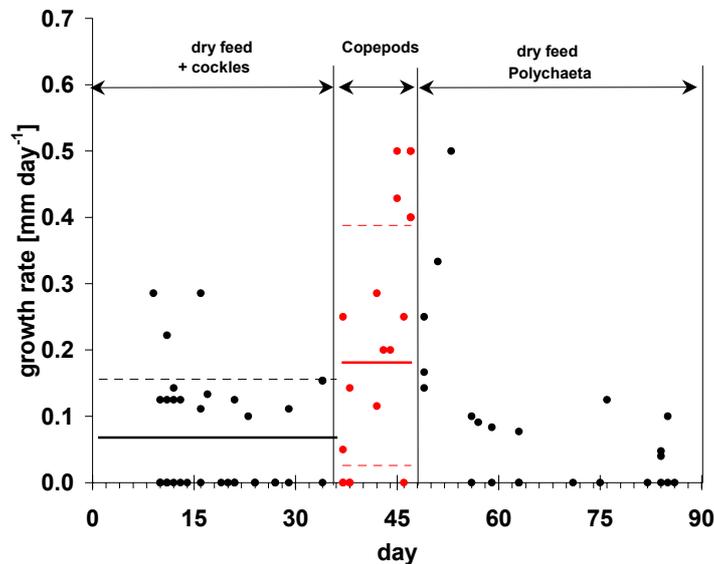


Abbildung 31: Wachstumsraten von *Crangon crangon* nach Standardfütterung und Fütterung mit *Acartia tonsa*.

Da die Aufzucht einer ausreichend großen *Acartia tonsa* Kultur zur Fütterung einer großen Anzahl von Garnelen sehr aufwendig ist wurde beschlossen einen weiteren Wachstumsversuch in der Biologischen Anstalt Helgoland durchzuführen. In diesem Institut besteht direkter Zugang zu frischem Seewasser und an jedem Werktag kann lebendes frisches Plankton durch Planktonfänge für eine naturnahe Ernährung der Garnelen gewonnen werden.

5.1.1.4 Wachstum der Nordseegarnele zwischen den Häutungen

Das Wachstum von Crustaceen findet auf Grund des Chitinpanzers vorwiegend in den Zwischenhäutungsintervallen statt, also direkt vor und nach der Häutung statt. Dennoch ist ein geringes Wachstum bei *Crangon crangon* durch Weiten der Spalten zwischen den Segmenten möglich (Boddeke & Vingerhoed 1978). Da sich die Arbeit (Boddeke & Vingerhoed 1978) nur auf Eier-tragende Weibchen bezog sollte hier in einem Versuch überprüft werden wie groß die Längenzunahme von *Crangon crangon* zwischen den Häutungen während des normalen Wachstums ist.

Für diesen Versuch wurden 16 Tiere einzeln gehalten und mit Artemien gefüttert. Die Temperatur betrug 20.5°C und der Salzgehalt 30 psu. Jeden Tag wurden die Tiere auf einem Millimeterpapier photographiert und die Gesamtlänge und Karapaxlänge der Tiere digital ausgemessen. Unter der Annahme, dass die Karapaxlänge konstant ist müsste der Quotient aus Karapaxlänge und Gesamtlänge mit der Zeit abnehmen.

Die Wachstumsraten in den Versuchen lagen zwischen 0 und 0.4 mm·d⁻¹ mit Häutungsinkrementen von 0 bis 3.5 mm. Die Gesamtlänge der beiden Tiere mit den

höchsten Wachstumsraten nah dabei vorwiegend während der Häutung zu. Zwischen den Häutungen konnte kein Größenwachstum festgestellt werden (Abbildung 33). Auch eine kontinuierliche Abnahme des Quotienten von Karapaxlänge und Gesamtlänge konnte nicht festgestellt werden (Abbildung 34).

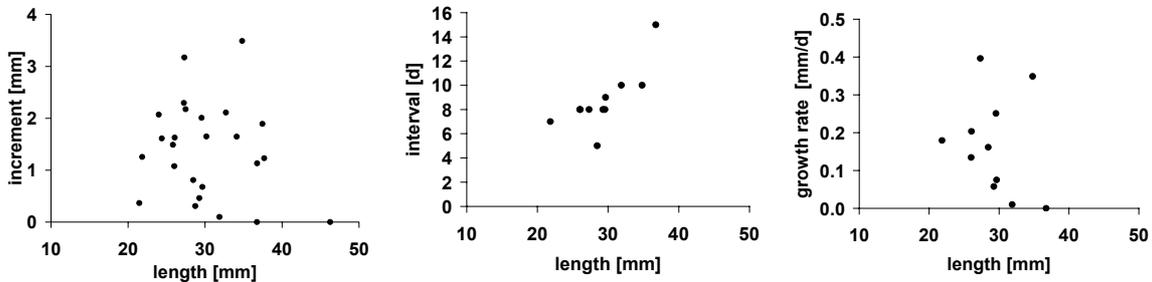


Abbildung 32: Häutungsinkrement, -interval und Wachstum von *Crangon crangon* bei 20°C

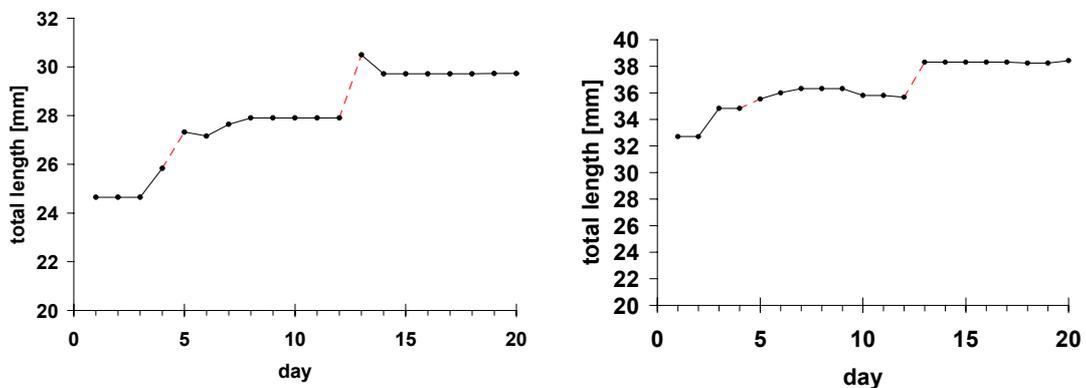


Abbildung 33: Gesamtlänge eines *Crangon crangon* während eines Häutungszyklusses

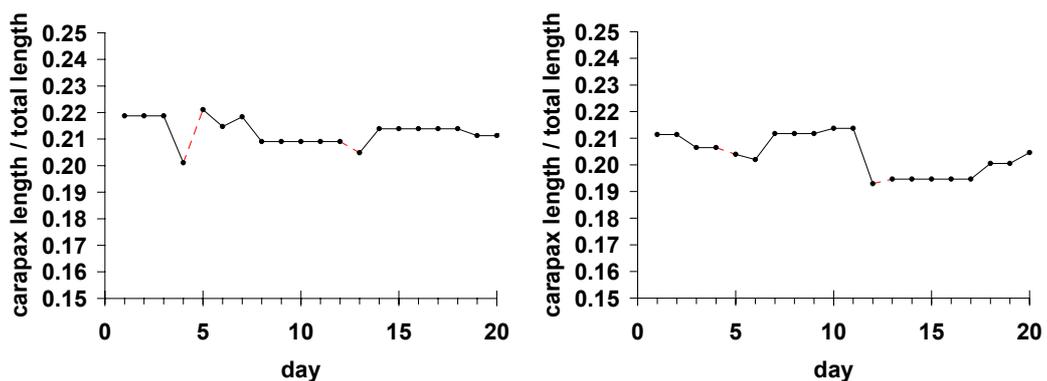


Abbildung 34: Verhältnis von Karapaxlänge zu Gesamtlänge eines *Crangon crangon* während eines Häutungszyklusses

5.1.2 Hauptversuche zur Bestimmung der Wachstumsraten

Aus den zuvor beschriebenen Gründen wurden die Wachstumsversuche an der Biologischen Anstalt Helgoland durchgeführt. Diese fanden im Zeitraum vom 15. Mai bis 11. August statt. Große Tiere für die Versuche wurden mit der Uthörn am

8/9.5.2006 im Weser (58°49',N8°10'E), Elbe (54°02',N8°20'E) und Eider (54°17',N8°27'E) Ästuar gefangen. Die kleineren Größenklassen wurden mit einem Schiebehaken in Büsum (54°07',N8°51'E) gefangen und in Plastikschräuchen, gefüllt mit Seewasser und reinem Sauerstoff, nach Helgoland transportiert. Da auf Helgoland während des Versuchszeitraums keinen Garnelen beobachtet wurden und in dem Fang in Büsum noch keine Garnelen der Größenklasse 20 mm vorhanden waren, wurde am 10.7.2006 eine weitere Probenahme in Büsum durchgeführt. Mit diesen Tieren wurden ebenfalls Wachstumsversuche an der Biologischen Anstalt Helgoland durchgeführt.

Vor Versuchsbeginn, bevor die Garnelen in die Versuchsaquarien gesetzt wurden, wurden alle Tiere in 150 x 50 x 40 cm großen Becken gehalten und ad libitum mit Polychaeten (*Nereis diversicolor*, *Nereis virens*, *Nereis pelagica*, *Lanice conchilega*), mit Hälften der Miesmuschel *Mytilus edulis*, mit der Grünalge *Ulva lactuca* sowie mit lebendem Plankton gefüttert. Letzteres wurde in der Helgoland Reede an Werktagen gefangen. Dafür wurden zwei Hols mit einem 280 µm Planktonnetz und zwei Hols mit einem 500 µm Planktonnetz durchgeführt (Volumen jeweils 0.785 m² x 10m). Die Zusammensetzung des Plankton ist unter MURSEYS auf der BSH Seite (<http://www.bsh.de>) abrufbar, hier soll daher nur der für die Wachstumsversuche mit den Garnelen wichtigste Bestandteil, die kleinen calanoiden Copepoden, gezeigt werden (Abbildung 35).

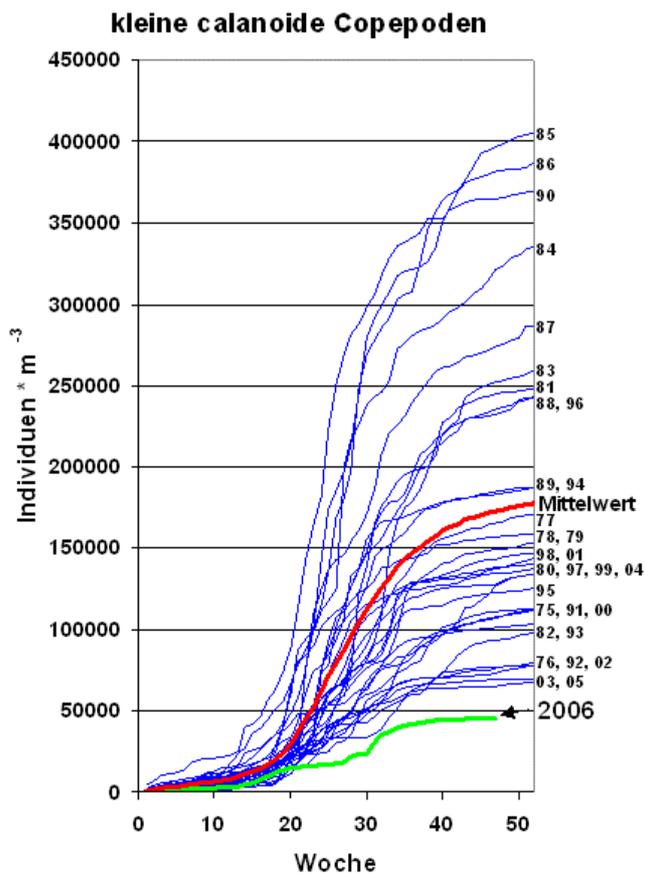


Abbildung 35: Anzahl calanoider Copepode in den Helgoland Reede Fängen (Quelle: MURSEYS, <http://www.bsh.de>)

Das am Vormittag gefangene Plankton wurde bis zum Abend in belüfteten Eimern bei 10°C gehältert und, da *Crangon crangon* nachtaktiv ist, abends an die Garnelen verfüttert.

Da der Platz und der Zugang zu frischem Seewasser auf Helgoland limitiert war, wurden alle Versuche in geschlossenen Kreisläufen durchgeführt. Geschlossene Systeme haben den Vorteil, dass die Temperatur, die in diesem Fall, neben dem Futter einer der wichtigsten Parameter ist, besser kontrolliert werden kann. Außerdem ist die Temperaturregulierung in offenen Kreisläufen wesentlich Energieaufwendiger. Ein weiterer Vorteil ist, dass das zugegebene Plankton nicht ausgespült, sondern immer wieder rezirkuliert wird.

Insgesamt wurden Versuche mit fünf verschiedenen Größenklassen (20, 30, 40, 50, 60 mm) bei fünf verschiedenen Temperaturen (5, 10, 15, 20, 25°C) durchgeführt. Eine Längensklasse setzte sich aus Tieren der entsprechenden Länge ± 3 mm zusammen. Jeder Kreislauf bestand aus einem großen Vorratsbehälter (170 l), 10 Aquarien (Polypropylen, 40 x 30 x 20 cm, im gefüllten Zustand 17 l), einer Seewasserpumpe und gegebenenfalls einem 300 bzw. 600 Watt Heizstab. Die Aquarien wurden in zwei fünfer Stapeln übereinander gestellt und das Seewasser wurde in die obersten und mittleren Aquarien mit einem Durchfluss von ca. 40 l h⁻¹ gepumpt. Alle Aquarien wurden mit einer 1 cm dicken Sandschicht befüllt und über den Kreislauf belüftet. Die Aquarien standen gegeneinander versetzt, so dass der Einlauf, also der Auslauf des oberen Becken, entgegengesetzt dem Auslauf des unteren stand. Auf diese Weise wurde maximaler Durchfluss gewährt. Die Reihenfolge der Aquarien wurde über Zufallszahlen täglich geändert um einen systematischen Fehler der durch die Anordnung der Aquarien hätte zustande kommen können, zu vermeiden. Täglich wurde in allen Vorratsbehältern (200l) das Wasser mit temperierten frischem gefiltertem (Filterwolle und UV) Seewasser ersetzt.

Gefüttert wurde das oben genannte Futter mit Ausnahme der Miesmuscheln, da diese aufgrund eines schnell auf ihnen entwickelnden Bakterienfilms und durch evt. Kontamination (toxische Algen, Schwermetalle) das Wasser belasten können.

Tabelle 2: Versuchsaufbau: Klimakammer, Temperatur, Größenklasse (Längen ± 3 mm), Wachstumsbestimmung (individuell markiert oder unmarkiert Gruppen), Anzahl der Aquarien und Anzahl der Tiere pro Größenklasse.

Akronym	Klimakammer	Temperatur in der Kammer	Temp. in dem Zirk. system	Größenklasse	Wachstumsbestimmung	Anz. Aqu.	Anz. Tiere pro Gr.kl.
I5M	1	5°C	4.1 \pm 1.2°C	30,50-60 mm	individual (marked)	10	100, 60
I10M I15M	2	10°C	10.7 \pm 0.8°C 15.1 \pm 0.5°C (Heizstab)	40,50,60 mm 30,50 mm	individual (marked) individual (marked)	10 10	100,80,40 100,60
I20M I25M	3	20°C	20.8 \pm 0.6°C 25.1 \pm 0.7	30,40,60 mm 30,40 mm	individual (marked) individual (marked)	10 10	100,100,25 100,100
G10M	2	10°C	10.4 \pm 0.4°C	40 mm	group (unmarked)	8	80
G20M	3	20°C	21. \pm 0.6 °C	30 mm	group (unmarked)	10	90
G10J G15J	2	10°C	10.4 \pm 0.4°C 15.1 \pm 0.5°C (Heizstab)	20 mm 20,30 mm	group (unmarked) group (unmarked)	8 4	30 50, 50
G20J G25J	3	20°C	21. \pm 0.6 °C 25.1 \pm 0.3°C (Heizstab)	20.30 mm 20 mm	group (unmarked) group (unmarked)	10 1	80 20

Ein Großteil der Tiere wurde mit kleinen Plastikplättchen, die in Sekundenkleber gestippt wurden, markiert um individuelle Wachstumsraten für die spätere RNA/DNA Analyse zu erhalten. Vorversuche haben gezeigt, dass diese Markierungen keine

negativen Auswirkungen auf die Tiere haben. Trotzdem wurden parallel Versuche mit nach der Länge vorsortierten nicht markierten Tieren durchgeführt (siehe Tabelle 2) um eventuelle Einflüsse zu dokumentieren. Da im Mai noch keine Tiere der Längenkategorie 20 mm gefangen wurden und da die Tiere dieser Längenkategorie zu klein sind um mit den Plättchen markiert zu werden, wurden die Versuche dieser Längenkategorie ab Juli mit nicht markierten, der Länge nach vorsortierten Tieren durchgeführt.

Um Verletzungen zu vermeiden wurde das Geschlecht der markierten Tiere anhand der Exuvien bestimmt. Bei den nicht markierten kleineren Tieren konnte das Geschlecht erst am Ende des Versuchs und nur bei entsprechendem Größenzuwachs (Bestimmung ab 25-30 mm eindeutig möglich) bestimmt werden.

5.1.3 Literatur Metaanalyse

5.1.3.1 Verwendete Arbeiten

In den auf Helgoland und am IHF durchgeführten Wachstumsversuchen zeigte sich eine hohe Variabilität in den beobachteten Raten. Diese Variabilität zeigte sich auch in und zwischen zuvor von anderen Autoren durchgeführten Studien. Zur Ergründung ob diese Schwankungen durch *Crangon crangon* oder durch methodische Fehler zustande kommt wurde eine Literaturliteraturanalyse durchgeführt. Gleichzeitig wurden Wachstumsangaben aus dieser Literaturliteraturstudie als Ergänzung für ein Längen und Temperaturabhängiges Wachstumsmodell genutzt.

Insgesamt wurden 32 Artikel (Tabelle 16) ausgewertet die sich direkt oder indirekt mit den Wachstumsraten von *Crangon crangon* beschäftigen. In zwei Fällen wurden die angegebenen Karapaxlängen in Gesamtlängen, mit den in den Arbeiten dazu angegebenen Funktionen, umgerechnet (Oh & Hartnoll 2000). In drei Arbeiten wurden die Wachstumsraten mit Hilfe einer Matlab routine aus Grafiken ausgelesen (Henderson & Holmes 1987, Labat 1977, Schockaert 1968). Für die Arbeit von (Edwards 1978) wurde das Längen-Gewichtsverhältnis aus Abbildung 2 verwendet um aus Gewichtswachstum Längenwachstum zu erhalten. In Arbeiten in denen der Einfluss eines Parameters (zum Beispiel gelöstes Öl oder Lärm) auf das Wachstum der Garnelen getestet wurde, wurden nur die unbehandelten Kontrollgruppen in die Auswertung genommen (Oh & Hartnoll 2000, Lagardère 1982, Edwards 1978). Wachstumsraten die in der Arbeit von (Dornheim 1969) bestimmt wurden, sind der Vollständigkeit halber in Tabelle 3 gelistet, werden aber in der Auswertung nicht berücksichtigt, da es sich bei den beobachteten Tieren um Tiere aus der Ostsee handelt, die in der Regel nicht die Länge der Tiere der Nordsee erreichen. Da die kleinste Längenkategorie (10 mm) nur die Daten einer Studie enthält (Criales & Anger 1986), wurde diese Arbeit ebenfalls nicht in die Auswertung mit einbezogen.

Um heraus finden zu können ob die Variabilität der Wachstumsraten der einzelnen Arbeiten von den Tieren selbst oder durch die verwendete Methode zustande kommt, wurden die aus den verschiedenen Arbeiten gewonnenen Wachstumsraten für die verschiedenen Analysen nach unterschiedlichen Aspekten aufgeteilt. Dabei ergab die Untersuchung der Untergruppen keinen Unterschied zwischen den durch Laboruntersuchungen oder durch Kohortenanalyse gewonnenen Wachstumsraten. Die Variabilität innerhalb der Temperatur und Längenkategorien reduzierte sich ebenfalls nicht. Diese reduzierte sich auch dann in den Kohortenanalysergebnisse nicht wenn man Studien außer Acht ließ, in denen einzelne Kohorten nicht eindeutig voneinander getrennt werden konnten. Ließ man bei den Laborversuchen die

Arbeiten weg, bei denen nur eine Futterquelle verwendet wurde, so wirkte sich dies ebenfalls nicht auf die Streuung Wachstumsraten oder deren Geschwindigkeit aus.

Tabelle 3: Spezielle Angaben zu den verwendeten Wachstumsraten aus bisher existierender Literatur. die Tabelle enthält: Literaturangabe, Methode der Wachstumsratenbestimmung (Labor oder Kohortenanalyse), Temperatur, Länge der Garnelen, Wachstumsraten, Aufteilung nach Geschlecht, Futterquellen, Verwendung einer Netzselektion, Probennahmegebiet sowie Zeitraum und räumlich zeitliche Auflösung von Kohortenbeprobungen.

Referenz	Methode	Temp. [°C]	Länge [mm]	Wachstum [mm d ⁻¹]	Häutungsintervall	sep. Geschlecht	Behandlung	Fütterung	Laborbedingungen	Netzselektivität	Einzelne Kohorten	Gebiet	Zeitraum	Auflösung
(Amara & Paul 2003)	Koh.	15-20	21-31	0.163	-	nein	-	-	-	Berechnet (Kuipers and Dapper 1981)	Nur für kleine Gr.kl.	La Canche France	Apr-Sep. 2000	wöchentlich bei Hoch und Tiefwasser
(Beukma 1992)	Koh.	8-12	10, 15, 22	0.20, 0.63, 0.54	-	nein	-	-	-	-	mittelmäßig	Balgzand Netherlands	Apr-Sep 1983-1991	3 Stationen a 40 Kerne
(Boddeke 1976)	Koh.	16	60-63	0.11	-	nein	-	-	-	-	-	-	-	-
(Boddeke 1966b)	Koh.	20	50	0.18	-	nein	-	-	-	-	keine Abb.	Netherlands	-	-
(Boddeke et al. 1986)	Koh.	ca. 20	23-67	0.22 - 0.48	-	nein	-	-	-	Schiebehemen + Kurre	mittelmäßig	Netherlands	Jul- Okt 1984 + Mär 1985	In 4 Tiefen 8 Hols. Geringe zeitl. Auflösung
(Caudri 1937)	Lab.	6 19	20-32 20-51	0.05-0.52 -0.05-0.2	-	nein	versch. Salzgehalte	Mytilus und Algen	kein Wasserwechs. + Sand und Muschelsch.	-	-	-	Aug-Okt -1937	-
(Criales & Anger 1986)	Lab.	6 - 18	Larvae	0.01 - 0.14	3 - 18	nein	Nur Larven	Artemia, Rotifers, phytopl.	20 cm ³ 30-32 psu Wasserwechsel 2 d	-	-	Helgoland	-1986	-
(Dalley 1980)	Lab.	20	7 - 26	0.17 - 0.57	3-4 (Larvae)	nein	Lichtverhältnisse	Artemien + Mytilus (3d)	2 l + Sand, Wasserw. 3-6 d	-	-	Isle of man	Jan + Feb	-
(del Norte-Campos & Temming 1998)	Koh.		10-50	0.23	-	nein	Wachstumsmodell	-	-	Schiebehemen	nur kl. Gr. kl.	Germany	Apr. 1991 - Oct 1992	monatlich
(Dornheim 1969)	Koh.	2-17	10-74	0.03 - 0.14	-	ja	-	-	-	Schiebehemen	-	Baltic	Mai-Okt 1965	Hoch: 1-4 pro Monat
(Edwards 1978)	Lab.	10-20	25	0.02	13 - 47	nein	Öl	Teleosten + <i>Cranqon</i>	-	-	-	Scotland	Jul Aug 1976	-
(Evans 1984)	Koh.	5 + 20	15-45	no	9 - 175	nein	-	-	-	Fallnetz	-	Swedish west coast	1976-1977	-
Fonds (pers. comm.)	Lab.	2-26	8-57	0.01 - 0.50	-	nein	-	-	-	-	-	Netherlands	-	-
(Gerlach & Schrage 1969)	Lab.	5-25	25-60	0.02 - 0.14	-	nein	-	Panagrellus (5d pro W 1-4 Portionen)	20 psu, Wasserwechsel 30d	Schiebehemen	-	Germany	Oct 1967Jan Apr Sept1968	-
(Henderson & Holmes 1987)	Koh.	3-23	35-66	0.00 - 0.10	14 - 144	nein	-	-	-	capture - recapture Kraftwerk	mittelmäßig	Bristol Channel	1980-1982	Monatlich
(Kuipers & Dapper 1981)	Koh.	7-19	15-30	0.12 - 0.35	-	nein	-	-	-	Maschenselek. berechnet	schlecht	Netherlands	1976-1979	Monatlich
(Labat 1977)	Koh.	10-20	8-46	0.01 - 0.38	-	ja	-	-	-	5 mm Maschen	mittelmäßig	France	Apr. 1974 - Jul 1974	Gering 11 in 2 a
(Lagardère 1982)	Lab.	15-23	39-52	0.03-0.17	-	ja	Lärm	Mytilus	Durchfluss 55 l + Sand + Nylon wolle	-	-	France	April 1981	-
(Meixner 1969b)	Lab.	14	10-50	0.13 - 0.50	11 - 24	ja	-	Artemia	0.5-5.5 l 18-30 psu	kurze Fangzeiten	-	Germany	Mai Jun 1964	-

Referenz	Methode	Temp. [°C]	Länge [mm]	Wachst. [mm d ⁻¹]	Häutungs-interv.	Geschl.	Behandlung	Fütterung	Laborbedingungen	Netzselektiv.	Einzelne Kohorten	Gebiet	Zeitraum	Auflösung
(Meyer 1936)	Koh.	5-20	15-38	0.03 - 0.21		nein	-	-	-	Stellhamen	keine Abb.	Germany	Mai 1930- Aug 1931	hoch>4 pro Monat
(Oh & Hartnoll 2000)	Lab.	15	35-45	0.06 - 0.10	10 - 55	nein	Fütterung jeden Tag oder jeden 5.	Nephrobs + prawns	34 psu, Kompartimente in 150 l Tanks Durchfl.	-	-	Isle of man	-2000	63 Tiere
(Oh et al. 1999)	Koh.	av. 12	32 - 81	0.01 - 0.11	-	ja	-	-	-	1.5 (2) m Kurre, 3 (6) mm	ja	Isle of man	Apr 1995 - Jul 1998	5 Transekte alle 2-4 Wochen
(Regnault 1976)	Lab.	15-19	19-40	0.11 - 0.33	-	nein	mit und ohne Sand	Carcinus maenas	45-52 l, Durchfluss	-	-	-	Jun-Okt 1975	-
(Regnault 1979)	Lab.	19	25	no	10	nein	Häutungszykl.	Carcinus maenas	kein Durchfl.	-	-	France	Jul	
(Regnault 1981)	Lab.	12-14	ca. 40	0.20		nein	starv	Carcinus maenas	-	-	-	France	-	-
(Schatte & Saborowski 2005)	Lab.	5 - 16	26 - 39	no	23 - 46	Männch.	Geschlechtsumw.	Mytilus + Crangon	Durchfluss, Sand	-	-	Germany	Nov 2003	70 Männchen
(Schockaert 1968)	Koh.	1.1-15.5	45-65	0.00 - 0.17	-	nein								
(Tetard 1985)	Koh.	15 - 18	26-61	0.07 - 0.40	-	nein	-	-	-	-	ja	France	Jul 1977 Sep 1982	Gering monatlich im Sommer
(Tiews 1970)		5,10,15	35,73	no	15 - 28	nein								
(Uhlig 2002)	Lab.	16 - 17	20-40	0.20 - 0.56	13 - 14	ja	-	Plank., Nereis, Smelt, Mytilus	Durchfluss	-	-	Germany	Jul 2000	-
(van Leeuwen 1975) in (Kuipers & Dapper 1981)	Koh.	14	43-51	0.13	-	nein	-	-	-	-	-	-	-	-
(van Lissa 1977)	Lab.	10 - 25	13-44	0.06 - 0.27	-	nein		Mytilus	30 psu	-	-	Netherlands	-1977	-

5.1.4 Angleichen der Wachstumsmodelle

Für die Auswertung der aus den Wachstumsversuchen und der Literaturrecherche gewonnenen Daten wurden die zuvor beschriebenen Wachstumsmodelle (5) und (6) verwendet. Ein Vergleich der Modelle erfolgte über den r^2 Wert sowie die 95% Konfidenzintervalle der Parameterschätzungen und den ASR (asymptotic standard error). Dieser kann zusammen mit dem Parameter selbst als t-Statistik für die Nullhypothese, dass ein Parameter signifikant von Null verschieden ist verwendet werden. Die Anpassung der Modelle erfolgte mit dem Statistik Programm Systat 8.0.

Manche der in Tabelle 3 aufgelisteten Artikel enthielten Geschlechterspezifisch untersuchte Wachstumsraten. Das Wachstumsmodell aus (6) wurde daher zusätzlich an diese Daten (zusammen mit den in den Wachstumsversuchen bestimmten Raten) angepasst um das Wachstum von Männchen und Weibchen getrennt bestimmen zu können.

Aufgrund der Annahme das nur die schnell wachsenden Tiere für die Populationsentwicklung einen Rolle spielen, wurden an die aus der Literatur und aus den Wachstumsversuchen gewonnen Daten per Quantilregression (Koenker & Bassett 1978) das zuvor beschriebene Wachstumsmodell (6) angepasst. Der Vorteil der Quantilregression ist, dass alle Daten verwendet werden können. Für die Angleichung des Modells wurde das 0.75 Perzentil verwendet, da dies alle Wachstumsraten oberhalb des Medians beschreibt. Das so gewonnene Wachstumsmodell hängt nun nur noch von der Temperatur und der Länge der Tiere ab.

Kennt man die Temperatur, so kann man mit Hilfe des zuvor bestimmten Wachstumsmodells Längentrajektorien von Garnelen die zu verschiedenen Zeitpunkten im Jahr starten berechnen. Für diese Berechnung wurden Temperaturen verwendet die in Būsum (als Flachwasser Punkt) und im Weser Ästuar (als küstennaher Punkt) gemessen wurden, verwendet (Temming & Damm 2002). Aus diesen Daten ergibt sich folgende Sinusfunktion

$$T = 9.8933 + 7.3877 \cdot \sin(0.01756 \cdot (t - 131.1761)) \quad (11)$$

Mit T =Temperatur [$^{\circ}\text{C}$] und t = Tag.

5.1.5 Häutungsintervall und Häutungsinkrement

Aus den Versuchen I5M bis I25M konnten individuelle Häutungsintervalle und -inkremente gewonnen werden. Aus den Versuchen G10M, G20M und G10J bis G25J konnten mittlere Raten und Inkremente je Größenklasse bestimmt werden gemäß

$$MI = \frac{rt \cdot n}{nE} \quad (12)$$

mit rt = Laufzeit des Versuchs [d], n = mittlere Anzahl an Tieren im Aquarium und nE = Anzahl der Exhuvien die im Verlauf des Versuchs gezählt wurden.

Die aus den Versuchen gewonnen Häutungsintervalle wurden dann mit den in der Literatur angegebenen Werten (Tabelle 3) vereint. An diese Daten wurde ein Modell, das die Häutungsfrequenz beschreiben soll, angepasst. In diesem Modell wurde davon ausgegangen dass die Länge des Tieres sowie die Temperatur eine Rolle

spielen. Zusätzlich wurde gemäß (Maucheline 1976) davon ausgegangen, dass das Häutungsintervall nicht linear sondern hyperbolisch von der Länge abhängt. Das Modell das die Daten am Besten beschreibt ist:

$$mi = a \cdot b^L \cdot e^{cT} \quad (13)$$

mit a , b und c = konstant, L = Länge und T = Temperatur.

Das Häutungsinkrement berechnet sich dann aus dem Produkt von (13) und (6).

5.2 Ergebnisse der Wachstumsversuche

5.2.1 Wachstumsraten aus den Wachstumsversuchen

Die Temperatur in den Versuchen betrug 10.4 ± 0.4 , 15.3 ± 0.5 , $21. \pm 0.6$ bzw. $25.1 \pm 0.3^\circ\text{C}$. Der mittlere Salzgehalt betrug 31.7 ± 0.6 psu.

Von den im Mai gefangenen, markierten Tieren haben 315 von 1206 die Versuchslaufzeit von 60 Tagen überlebt. Von den nicht markierten Tieren (Mai) haben 47 von 169 die Versuchslaufzeit von 40 Tagen überlebt. In den Versuchen mit den im Juli gefangenen Tieren war die Mortalität geringer. Von 241 Tieren haben 215 Garnelen 40 Tage überlebt. Die relativen Mortalitäten sind in Tabelle 4 aufgelistet. Es konnte kein signifikanter Unterschied zwischen der Mortalität und dem Geschlecht, der Position der Markierung (Carapax oder 4. Segment) oder der letzten Position des Aquariums festgestellt werden.

Tabelle 4: Relative Mortalitäten der Versuchstiere.

Experiment	30 mm	40 mm	50 mm	60 mm
I5M	54%			45%
I10M		72%	64%	68%
I15M	84%		78%	
I20M	94%	86%		
I25M	93%	89%		

Experiment	30 mm	40 mm
G10M		71%
G20M	73%	

Experiment	20 mm	30 mm
G10J	6%	
G15J	4%	30%
G20J	6%	0%
G25J	10%	

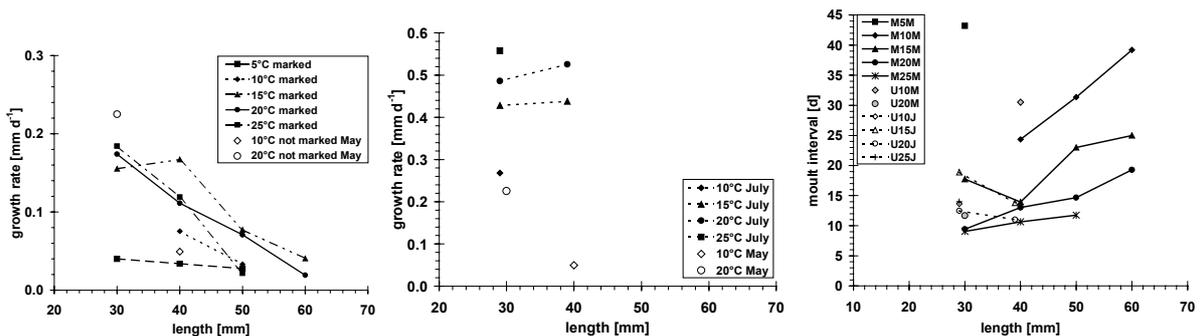


Abbildung 36: Mittleres Wachstum (links und Mitte) sowie Häutungsintervall (rechts) von *Crangon crangon* der Versuchstiere. Links: Experimente I5M bis I25M durchgeführt mit markierten Tieren und unmarkierten Tieren die im Mai gefangen wurden (G10M, G20M). Mitte: Mittlere Wachstumsraten der Versuchstiere aus den Versuchen G10J bis G25J, G10M und G20M. Rechts: Mittlerer Häutungsintervalle aller Versuche

Für die Auswertung der Wachstumsraten der markierten Tiere wurden nur Garnelen verwendet die ihren kompletten Häutungszyklus plus zehn Tage Akklimatisierung in der entsprechenden Temperatur verbracht hatten. Die Wachstumsraten nehmen mit

der Größe ab und mit der Temperatur zu (Abbildung 36). Die höchsten Werte wurden für die Längeklasse 30 mm bei 25°C beobachtet 0,21 mm d⁻¹).

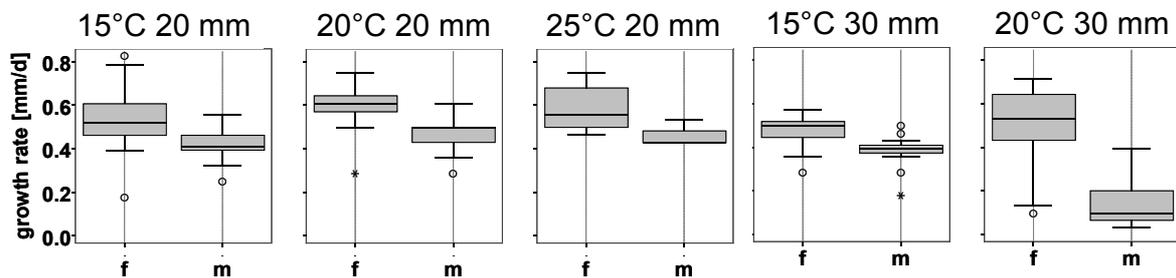


Abbildung 37: Wachstumsraten [mm d⁻¹] männlicher und weiblicher Garnelen beobachtet in den Wachstumsversuchen.

Abbildung 36 zeigt die Ergebnisse für die nicht markierten Tiere (Fang im Mai). In diesem Versuch wurden die höchsten mittleren Wachstumsraten in der 30 mm Klasse bei 25°C beobachtet (0,31 mm d⁻¹). In den Versuche mit den im Juli gefangenen Tieren wurden die höchsten Wachstumsraten ebenfalls bei den höheren Temperaturen beobachtet. Die Wachstumsraten sind generell höher als in den Versuchen I5M bis I25M und G10M und G20M. Dies gilt nicht nur für die 20 mm Klasse sondern auch für die mit den anderen Versuchen vergleichbare 30 mm Klasse (15 und 20°C). Das höchste mittlere Wachstum lag bei 20 und 25°C bei 0,58 mm d⁻¹.

Die Daten der sich überschneidenden Versuche (30 mm 20°C) wurden mittels des Kolmogorov Smirnov Tests auf Normalverteilung getestet. Anschließend wurde mit einem t-Test berechnet ob sich die Mittelwert der Wachstumsraten signifikant unterscheiden. Der t-Test für den Vergleich der im Mai gefangenen Tiere ergab, dass sich die Wachstumsraten der markierten Tiere nicht signifikant unterschied von den nicht markierten Tieren ($p=0,144$). Es unterscheiden sich aber die Wachstumsraten der im Juli gefangenen Tiere signifikant von den Wachstumsraten der im Mai gefangenen Tiere (in beiden Fällen $p<0,001$).

Da anscheinend nur die Versuchstiere die im Juli gefangen wurden maximales Wachstum aufwiesen, wurde eine Betrachtung der Wachstumsraten der Geschlechter auch nur für diese Tiere durchgeführt (Abbildung 37). Dafür wurden die Wachstumsraten wieder mit dem Kolmogorov Smirnov Test (Software SPSS) auf Normalverteilung getestet und ein Vergleich der Mittelwerte mit einem t-Test durchgeführt.

Für alle drei Temperaturen ergab sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Wachstumsraten von Männchen und Weibchen mit jeweils höheren Werten für die Weibchen. Da auch kleine Längenklassen untersucht wurden kann davon ausgegangen werden, dass bereits Juvenile Garnelen vor der Differenzierung unterschiedlich schnell wachsen. Der Unterschied in den Wachstumsraten ist bei den im Mai gefangenen Tieren nicht sichtbar.

Die Wachstumsversuche die auf Helgoland durchgeführt wurden zeigen zwei unterschiedliche Ergebnisse. Zum Einen zeigt ein Teil der Versuchstiere Wachstumsraten, die ähnlich denen sind, die bereits am IHF gemessen wurden. Bei diesen Tieren handelt es sich um die Garnelen die im Mai gefangenen wurden. Auf der anderen Seite konnten aber auch Wachstumsraten beobachtet werden die

deutlich höher lagen als die bisher gemessenen Werte. Das war nur bei den Tieren der Fall die im Juli gefangen wurden. Dabei muss betont werden, dass es sich bei diesen hohen beobachteten Werte nicht um einzelne Beobachtungen sondern um Mittelwerte handelt. Auffällig ist auch, dass in diesen Versuchen kein einziges Tier beobachtet wurde, das ein Wachstum von 0 mm d^{-1} aufwies, was in den anderen Versuchen häufig der Fall war. Ähnlich hohe Werte für diese Größenklasse wurden bisher nur von (Dalley 1980) und von Fonds in (Kuipers & Dapper 1984) beschrieben. Das bedeutet, dass der Versuchsansatz an sich richtig ist und, dass es möglich ist mit frischem Seewasser, lebendem Polychaeten und lebendem Planktonfutter maximales Wachstum zu produzieren. Trotzdem treten immer noch nicht vollständig gelöste und vollständig verstandene Probleme auf, was sich an den geringen Wachstumsraten der Tiere die im Mai gefangen wurden zeigt. Da die Tiere zum Teil in den gleichen geschlossenen Systemen, zur gleichen Zeit und mit dem gleichen Futter gehältert wurden, kann ein systematischer Fehler ausgeschlossen werden. Der Ort an dem die Tiere gefangen wurden kann als Unterschied ebenfalls ausgeschlossen werden, da sowohl die Tiere im Juli als auch die 30 mm Größenklasse der im Mai gefangenen Tiere aus Büsum stammten und die größeren Tiere von drei verschiedenen Fangplätzen aggregiert wurden. Die Markierungen mit den Plastikplättchen können als Ursache für das unterschiedliche Wachstum ebenfalls ausgeschlossen werden da markierte und nicht markierte Tiere (Fang im Mai) keine signifikant unterschiedlichen Wachstumsraten aufwiesen.

Der einzige Unterschied kann daher nur ein zeitlicher Unterschied sein. Dieser kann zwei unterschiedliche Ursachen einschließen. Normalerweise kommt es im Frühjahr zu einer Masseninvasion juveniler Garnelen (7-20mm). Diese waren im Mai noch nicht in das Watt eingewandert. Der Grund dafür ist vermutlich das der Winter von 2005 auf 2006 ein relativ kalter Winter war, der im März noch Minusgrade aufwies. Die Einwanderung hatte sich daher bis Mitte Juni verschoben. Das bedeutet, dass in den Versuchen die im Mai begonnen wurden, Tiere aus dem Jahr 2005 und bei den späteren Versuchen neue Rekruten aus der Saison 2006, verwendet wurden. Da die Tiere aus dem Jahr 2005 teilweise noch relativ klein waren (30 mm) könnte es sich bei diesen Tieren um Garnelen gehandelt haben die sowieso, evt. genetisch bedingt, relativ langsam gewachsen sind. Des weiteren haben sie vermutlich ihre Energiereserven während des Winters aufgebraucht und mussten diese erst wieder auffüllen.

Der zweite zeitliche Aspekt ist das Vorkommen kleiner calanoider Copepoden. Abbildung 35 zeigt, dass ein Anstieg in den Abundanzen dieser Copepoden erst ab Mitte Juli zu verzeichnen war und das die Abundanzen die geringsten jemals auf Helgoland beobachteten waren. Das bedeutet das die Tiere die im Juli gefangen wurden von Anfang an mit mehr Copepoden gefüttert wurden als die Tiere in den vorangegangenen Versuchen. Obwohl sich die Versuche zeitlich überschneiden haben, hat das bessere Futter für die im Mai gefangenen Tiere evt. nicht mehr ausgereicht um damit auch diese Garnelen mit maximaler Geschwindigkeit zum Wachsen zu bringen. Dafür würde auch die höhere Sterblichkeit in diesen Versuchen sprechen. Die Polychaeten wurden zwar in allen Aquarien gefressen (ca. 2 pro Garnele und Tag) und auch die Grünalgen wiesen kleine Löcher, also Bissspuren auf, aber Copepoden, wie auch aus den Vorversuchen ersichtlich (Abbildung 31), sind vermutlich das bessere und reichhaltigere Futter.

5.2.2 Literatur Metaanalyse und kombinierte Wachstumsmodelle

5.2.2.1 Ursachen für die Variabilität in den Daten

5.2.2.1.1 Variabilität aufgrund der Methode

Basierend auf den in Kapitel 3.2.3.3 und 3.2.4 erwähnten Gründen ist für eine Wachstumsbestimmung über Kohortenanalyse eine große Anzahl an Proben über die Zeit und verschiedene Tiefenstrata nötig. Bestimmt man daher das Wachstum im Labor kann man diese Probleme größtenteils umgehen wohingegen andere Faktoren eine größere Rolle spielen. Dazu gehören vor allem Futter, Besatzdichte und Hälterung.

Crangon crangon ist in seiner natürlichen Umgebung opportunistisch omnivor (Feller 2006, Boddeke et al. 1986, Pihl & Rosenberg 1984) mit der höchsten Futterdiversität in der Längenklasse 30-40 mm (Plagmann 1939). Das in dieser Längenklasse auch das höchste Wachstum beobachtet werden kann ist ein Indiz dafür das Futter für das Wachstum eine große Rolle spielt was auch aus den durch den Autor durchgeführten Wachstumsversuchen ersichtlich wurde (Abbildung 27 und Abbildung 31).

Andere Faktoren scheinen nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Lärmdämmung eines Aquariums erhöhte zum Beispiel die Nassgewichtszunahme der Garnelen nur leicht von 5,25 und 5,8 mg·d⁻¹ (~0.16 mm·d⁻¹) auf 2,7 und 3,5 mg·d⁻¹ (~0.21 mm·d⁻¹)(Regnault 1976).

Die Besatzdichte in den Versuchen kann das Wachstum vorwiegend durch Stress und damit durch höhere Aktivität und weniger Energie für das Wachstum beeinflussen. Das bei hohen Besatzdichten häufig beobachtete fluchtartige Schwanzschlagen („tail flipping“) ist sehr energieaufwendig (Onnen & Zebe 1982). *Penaeus esculentus* verbraucht ca. 45% mehr Sauerstoff beim Fortbewegen und 130% mehr Sauerstoff beim aktiven Schwimmen (Laxter & Outhward 1991). Das könnte das schnellere Wachstum isolierter Tiere im Vergleich zu in Gruppen gehälterten *Crangon septemspinosa* erklären (Regnault 1970).

Änderungen des Tag Nacht Zyklusses hatten bei der Nordseegarnele keinen Einfluss auf das Wachstum, jedoch aber auf die Sterblichkeit. Diese stieg bei Larven unter 8:8 L:D Verhältnissen an im Vergleich zu 12:12.

Zusammenfassend sind also die optimalen Hälterungsbedingungen:

- Geräuschkämmung
- kleine Gruppengrößen oder evt. Einzelhälterung
- 12:12 Licht:Dunkel Verhältnisse
- keine Störung (Aktivität gering halten)
- abwechslungsreiches Futter am Besten lebendes Zooplankton

Diese Bedingungen wurden in den auf Helgoland durchgeführten Versuchen weitestgehend eingehalten. Dabei ergab sich das zusätzlich das Alter eine entscheidende Rolle spielt, daher ergibt sich als weiterer Punkt

- Beobachten von Tieren der aktuellen Kohorte

5.2.2.1.2 Natürliche Variabilität

Für *Penaeus monodon* konnte gezeigt werden, dass das Wachstum der Nachkommen zu 10 % von der genetischen Ausstattung der Elter beeinflusst wird. Eine vergleichbare Studie für *Crangon crangon* steht aus, allerdings gibt es

Felduntersuchungen die belegen, dass es genetische Unterschiede nur zwischen weit entfernten Punkten bestehen (Beaumont & Croucher 2006). Da die beobachteten Wachstumsraten in Frankreich und der Isle of Man im gleichen Bereich liegen, kann ein Einfluss des Ortes evt. ausgeschlossen werden. Jedoch geht aus Kohortenverfolgungen aus dem Mittelmeer hervor das *Crangon crangon* dort Maximallängen von 50 mm erreicht (Labat 1977), was deutlich kleiner ist als die in Deutschland und Holland bestimmten Werte von über 70 mm (Kuipers and Dapper 1984)(Tiews 1954). Aktuelle Arbeiten von Campos et al. (2008) die allerdings noch nicht veröffentlicht sind zeigen, dass in höheren Breiten Wachstumsraten bei höheren Temperaturen größer sind. Allerdings wurde in diesen Versuchen mit nicht optimalem Futter gefüttert.

5.2.2.1.3 Geschlecht

Die Wachstumsversuche haben gezeigt, dass Wachstumsraten weiblicher Garnelen signifikant höher sind als die männlicher Garnelen (Abbildung 37). Ein signifikanter Unterschied zwischen den Wachstumsraten von Männchen und Weibchen konnte in anderen Studien (Tabelle 3) festgestellt werden.

Die Ursache für ein geringeres Wachstum und auch eine geringere Größe der Männchen ist, dass *Crangon crangon* ein reines suchendes Paarungssystem aufweist in dem es von Vorteil ist, dass Männchen kleiner sind als Weibchen (Correa & Thiel 2003). Kleiner Männchen verbrauchen bei der Fortbewegung weniger Energie und haben daher einen Vorteil gegenüber großen Männchen. Dieser Wachstumsunterschied könnte teilweise die Variabilität in Wachstumsversuchen erklären, in denen nicht nach Geschlecht getrennt wurde. Jedoch erklärt es nicht die Variabilität innerhalb der in dieser Studie durchgeführten Versuche (0.4 bis 0.75 mm·d⁻¹ für 20 mm Weibchen G20J).

5.2.2.2 Wachstumsraten

5.2.2.2.1 Mittleres und maximales Wachstum der Population

In Abbildung 38 sind die Wachstumsraten die aus der bestehenden Literatur zusammengefasst wurden zusammen mit den Ergebnissen der aktuellen Studie nach Temperaturen geordnet dargestellt. Die Grafiken zeigen, dass das Wachstum mit der Temperatur zu und mit der Länge der Tiere abnimmt. Gleicht man die Wachstumsmodell (5) und (6) and die Daten an (Tabelle 5, Abbildung 38) so wird ersichtlich, dass das Modell (6) die Daten besser beschreibt (r^2). Aufgrund dieser Tatsache sowie aufgrund des biologischen Hintergrunds (Metabolismus hängt von der Temperatur ab) wurde für alle weiteren Analysen nur Wachstumsmodell (6) verwendet.

Das Konfidenzintervall des Parameters a schloss in allen Berechnungen mit Modell (6) die Null mit ein. Das Modell wurde daher unter Ausschluss dieses Parameters an die Daten angepasst. Berechnet man k und L_{∞} anhand der Parameter b , c und d so ergeben sich L_{∞} Werte von 76 und 96 mm. Die entsprechenden Wachstumsparameter k liegen bei 0.9 und 1.3. Diese Werte sind vergleichbar mit Schätzungen die von anderen Autoren gemacht wurden (Tabelle 12 in Kapitel 6.1.1.5).

Die hier abgeschätzten Wachstumsparameter stehen repräsentativ für die gesamte Population. Wie zuvor gezeigt werden konnte wachsen Weibchen aber langsamer als Männchen. Des weiteren kann davon ausgegangen werden, dass langsam wachsende Tiere einer höheren kumulativen Sterblichkeit unterliegen (Kapitel 3.2.3.2). Das bedeutet, dass kleinere Tiere eine höhere Sterblichkeit haben als größere Tiere und somit kleinere Tiere die langsam wachsen länger in einem „Fenster“ mit hohen Sterblichkeiten liegen. Bei Fischlarven konnte gezeigt werden, dass dieser Effekt die Überlebensrate um einen Faktor 100 verringern kann (Houde 1987). Um diesem Effekt Rechnung zu tragen wurde in einer groben Vorabschätzung die maximale Wachstumsrate der Population bestimmt. Auf Grund der hohen Variabilität der beobachteten Wachstumsraten wurde das über eine sogenannte Quantilregression erreicht. Dabei wurde das Wachstumsmodell an das 0.75 Perzentil angepasst (Abbildung 39). Aus den Ergebnissen wird ersichtlich, dass dies die Wachstumsraten um ca. 0.1 mm anhebt. Dennoch bleibt L_{∞} relativ unverändert und auch die Konfidenzintervalle der Schätzungen des Parameter d , welcher die Temperaturinteraktion beschreibt, schließen einander ein.

5.2.2.2.1.2 Geschlechterspezifische Wachstumsraten

Die Anzahl der in Abbildung 37 gezeigten geschlechterspezifischen Wachstumsraten reicht nicht aus um damit ein Wachstumsmodell für alle Größenklassen und alle Temperaturen zu erstellen. Für ein allumfassendes Wachstumsmodell wurden daher Literaturangaben mit verwendet. Da nur wenige Autoren das Geschlecht der Versuchstiere bestimmt haben ist auch dann die Datenlage im Vergleich zu Wachstumsraten der gesamten Population eher gering. Für eine sichere Abschätzung der einzelnen Parameter gingen daher in das Wachstumsmodell weitere Daten und Parameter mit ein. Zum Einen wurde Parameter d der die Temperaturabhängigkeit des Metabolismus bestimmt aus dem Wachstumsmodell der Gesamtpopulation übernommen. Des weiteren wurde Parameter b in Abhängigkeit von c und d bestimmt gemäß

$$b = \frac{L_{\infty} \cdot (-c \cdot e^{d \cdot T})}{T}$$

In diesem Fall wird das L_{∞} bei einer Wassertemperatur T männlicher und weiblicher Tiere benötigt. Hierfür wurden die geschlechterspezifischen Längeverteilungen verwendet die über den gesamten Projektzeitraum erhoben wurden (Längenverteilungen aus Büsum und Wilhelmshaven) verwendet und das L_{∞} mit der Wetherall et al. Methode abgeschätzt. Eine Beschreibung sowie eine Abschätzung der Genauigkeit dieser Methode wird im Kapitel „Abschätzung der Gesamtmortalität“ behandelt. Bei den hier vorliegenden Daten kann L_{∞} mit einer maximalen Abweichung von ca. 5% geschätzt werden. Dadurch ergibt sich ein L_{∞} bei 10°C von 67.0 mm für männliche und von 86.1 mm für weibliche Garnelen. Mit Hilfe der Wachstumsraten für Männchen und Weibchen die in diesem Projekt erhoben wurden sowie den Daten anderer Autoren, dem Parameter d aus der Gesamtpopulationsschätzung und der Abhängigkeit des Parameters b von L_{∞} und c bleibt also nur noch ein Parameter der Datensatzes der geschätzt werden muss: Parameter c . Die resultierenden Parameter sind in Tabelle 5 gelistet.

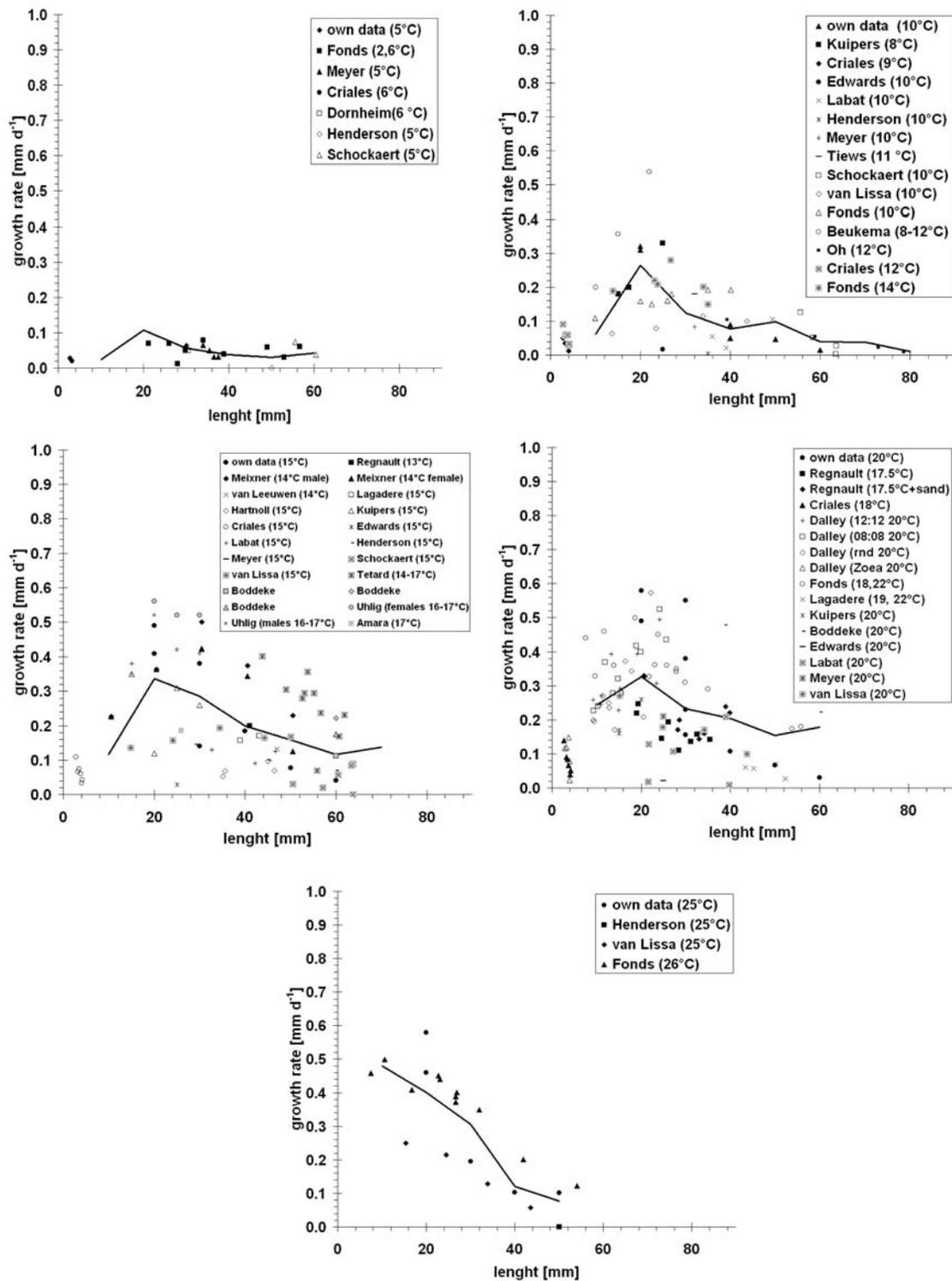


Abbildung 38: *Crangon* Wachstumsraten aus Literaturangaben und den während des Projektes durchgeführten Wachstumsversuchen dargestellt in Abhängigkeit von Temperatur und Länge. Von oben links nach rechts unten 5, 10, 15, 20, 25°C.

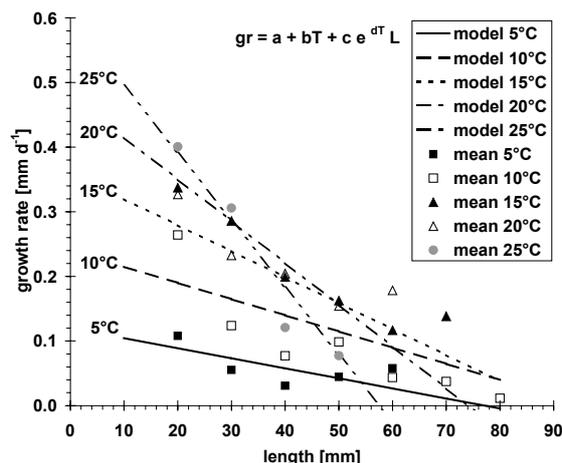


Abbildung 39: Links: Wachstumsmodell (6) angepasst an die Wachstumsraten aus der Literatur und der aktuellen Studie (Parameter: Tabelle 5). Punkte stellen die Mittelwert aller Daten dar. Rechts: Wachstumsmodell (6) angepasst an die Wachstumsraten aus der Literatur und der aktuellen Studie über Quantilregression (Parameter: Tabelle 5). Punkte stellen die Werte des 0.75 Perzentils dar.

Tabelle 5: Parameterschätzungen, 95% Konfidenzintervall und r^2 Werte für Gleichung (5) und (6) angepasst an die Wachstumsraten abgeleitet aus den Wachstumsversuchen und der Literaturrecherche. Erste Zeile Gleichung (5) angepasst an die Mittelwerte. zweite Zeile: Gleichung (6) angepasst an die Mittelwerte. Dritte Zeile Gleichung (5) per Quantilregression angepasst an die 0.75 Perzentile. Vierte und fünfte Zeile Gleichung (5) angepasst an die Daten für männliche und weibliche Garnele.

genutzte Wert	Gleich.	a	95% max min	b	95% max min	c	95% max min	d	95% max min	r^2 (mean corrected)	k (mean T 10°C)	L_∞ (mean T 10°C)
Mittelw.	(5)	0.1957	0.1032 0.2883	0.008107	0.01187 0.004355	0.003632	0.005102 0.002162			0.695	1.33	76.20
Mittelw.	(6)	-		0.02398	0.02080 0.02716	0.0009659	0.001340 0.0005920	0.09509	0.081 0.109	0.860	0.91	95.93
0.75 Perc	(6)	-		0.03218	0.03644 0.02792	0.001227	0.001716 0.0007380	0.09777	0.083 0.112	0.857	1.19	98.66
♂	(6)	-		0.03238		0.00187		0.0951		0.51	1.76	67.0
♀	(6)	-		0.03946		0.00177		0.0951		0.92	1.67	86.1

5.2.2.3 Häutungsintervalle und Häutungsinkremente

Fasst man die Häutungsintervalle der Literaturdaten und der Wachstumsversuche zusammen und gleicht Gleichung (13) an diese Daten an so ergibt sich folgender Zusammenhang (siehe auch Abbildung 40):

$$mi = 5.7066 \cdot L^{0.7364} \cdot e^{-0.09363 \cdot T}$$

Mit zunehmender Länge des Tieres verlängert sich das Häutungsintervall, mit zunehmender Temperatur verkürzt es sich. Bei niedrigen Temperaturen (5°C) kann das Häutungsintervall bis zu 100 Tage betragen. Kleiner Tiere häuten sich ca. alle 10 Tage.

Aus den Versuchen und der Literaturrecherche wurde ersichtlich, dass Wachstumsraten von *Crangon crangon* hoch variable sein können, die Häutungsintervalle dagegen wiese dagegen einen „stabilen“ Verlauf mit Temperatur und Länge der Tiere auf mit insgesamt nur geringen Abweichungen. Aus dieser Beobachtung lässt sich schließen dass sich die höchste Variabilität im Wachstum

aus unterschiedlichen Inkrementen ergibt. Eine Abschätzung der maximalen Inkremente ist dennoch möglich über die Multiplikation der Wachstumsraten mit den Häutungsintervallen.

Berechnet man das Häutungsinkrement als Produkt aus Intervall und Wachstumsrate (0.75 Perzentil) so zeigt sich dass Tiere von 30 - 40 mm Länge die größten Inkremente aufweisen und zwischen zwei Häutungen bis zu 6 mm wachsen können (Abbildung 40). Die größten Inkremente sind außerdem bei einer Temperatur von 10°C zu erwarten. Aus Abbildung 39 wird ersichtlich, dass bei dieser Temperatur auch die größten Maximallängen erreicht werden können, was ein Anpassung der Nordseegarnele an die mittlere Wassertemperatur der Nordsee widerspiegelt.

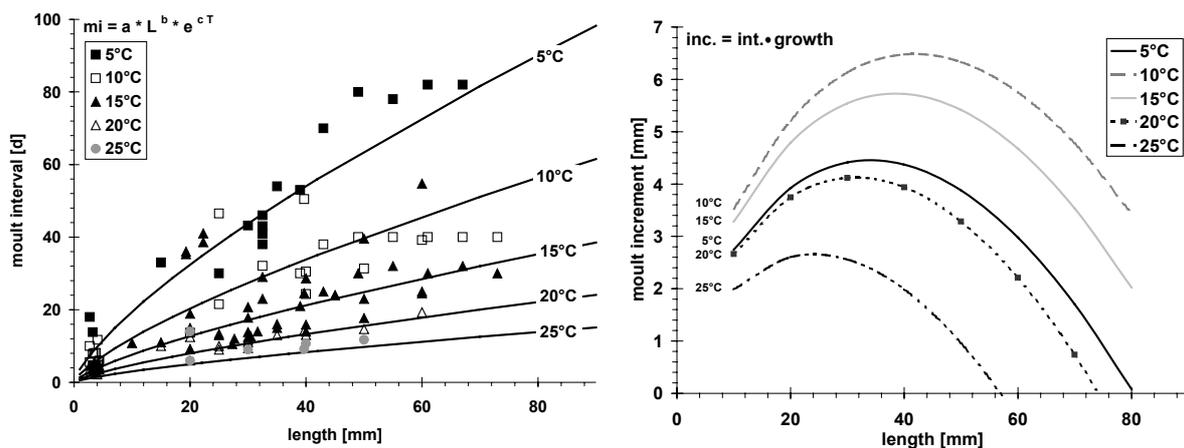


Abbildung 40: *Crangon crangon* Häutungsintervalle und -inkremente. Links: Mittlere Häutungsintervalle aus Literaturdaten und Wachstumsversuchen sowie Gleichung (13) (Linien) angepasst an die Häutungsdaten. Rechts: Häutungsinkrement berechnet als Produkt aus Wachstumsratenmodell und Häutungsintervallmodell.

5.2.3 Aus den Daten abgeleitete Längentrajektorien

Unter Voraussetzung der zuvor bestimmten Wachstumsraten Gleichung (6) und der küstennahen Wassertemperaturen (11) kann man die theoretische Länge einer Garnele zu verschiedenen Zeitpunkten bestimmen (Abbildung 41). Berechnet man die Länge mit mittleren Wachstumsgeschwindigkeiten so erreichen Garnelen die im Januar geschlüpft sind im Oktober eine Länge von 50 mm. Unter der Voraussetzung das nur die Tiere mit maximaler Wachstumsgeschwindigkeit überleben und die Population bestimmen ergibt sich ein Szenario in dem alle Tiere die von Januar bis Mai geschlüpft sind im September über 50 mm lang sind. Verwendet man die für Weibchen bestimmten Wachstumsraten so ergibt sich ein vergleichbares Bild zu dem unter Verwendung maximaler Wachstumsraten. Verwendet man die Wachstumsparameter die für die männlichen Garnelen bestimmt wurden zeigt sich, dass alle männlichen Tiere marktreife erst im Winter erreichen.

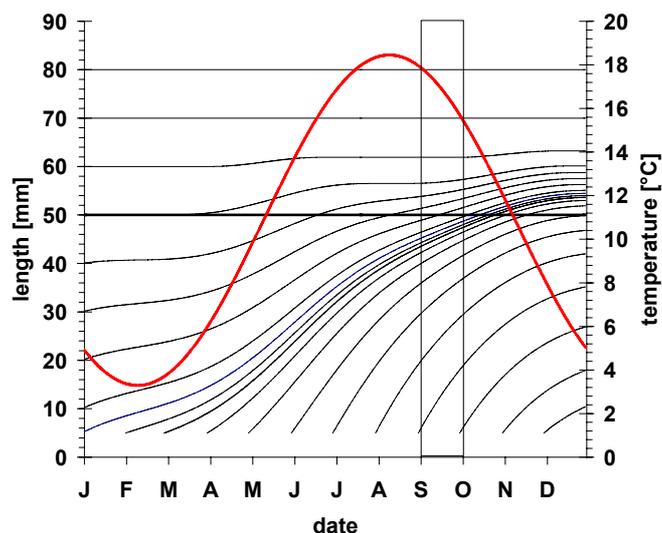
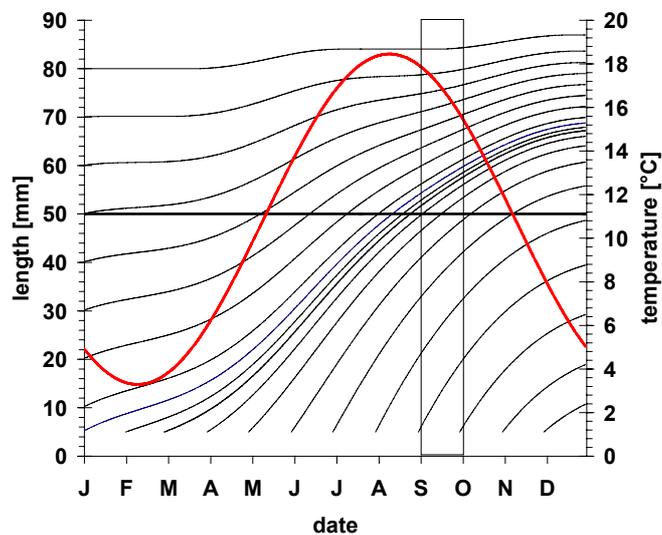
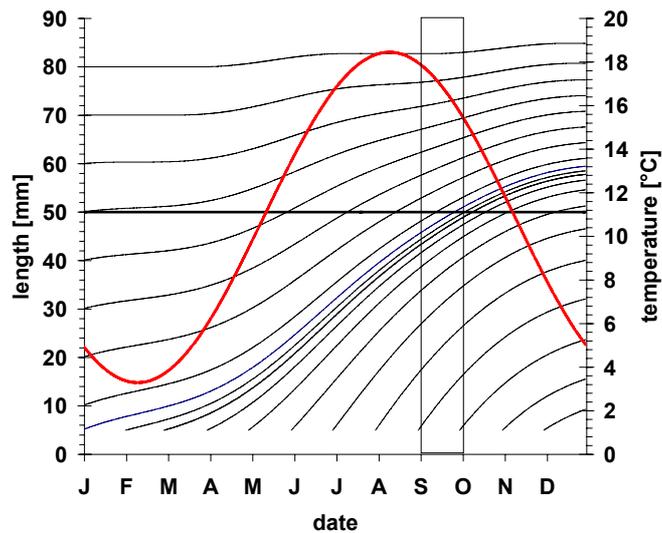


Abbildung 41: Längentrajektorien berechnet über Gleichung (6) und küstennahe Wassertemperatur (11) (rote Linie). Links: Berechnung anhand der mittleren Wachstumsraten. Mitte: Berechnung mit den maximalen Wachstumsraten (0.75 Perzentil). Rechts: Männliche *Crangon crangon*.

Die Ergebnisse die mit dem Modell unter Voraussetzung maximaler Wachstumsraten erzielt wurden entsprechen den im Feld beobachteten Längen und

Häufigkeiten. So konnten (Temming & Damm 2002) zeigen, dass die einwandernden juvenilen Garnelen im Frühjahr aus Wintereiern stammen. Dass wird auch aus Abbildung 41 (Mitte) ersichtlich. Im Mai haben die Garnelen aus den Wintereiern eine Länge von 5-20 mm. Aufgrund des schnelleren Wachstums mit ansteigenden Temperaturen erreichen die Rekruten aus mehreren Monaten gleichzeitig eine Länge von 50 mm im Herbst. Das erklärt die hohe Abundanz marktreifer Tiere in den kommerziellen Fängen und wissenschaftlichen Untersuchungen. Im Winter haben diese Tiere eine Länge von 60 bis 70 mm und daher sind gemäß Abbildung 19 70-90% der Weibchen in der Lage Eier anzulegen aus denen die nächste Generation heranwachsen kann. Überleben diese Tiere ein zweites Jahr, so haben sie eine Länge von ca. 80 mm. Dies entspricht ungefähr der maximalen Länge die eine Nordseegarnele im Feld erreicht (siehe 6.1.3).

5.2.4 Trockengewichtskondition als Proxy für Wachstumsraten

Die Analyse der Wachstumsraten von *Crangon crangon* in Abhängigkeit von Temperatur zeigt keinen direkten Zusammenhang zwischen Wachstum und Trockengewichtskonditionsindex (TKI)(Abbildung 42).

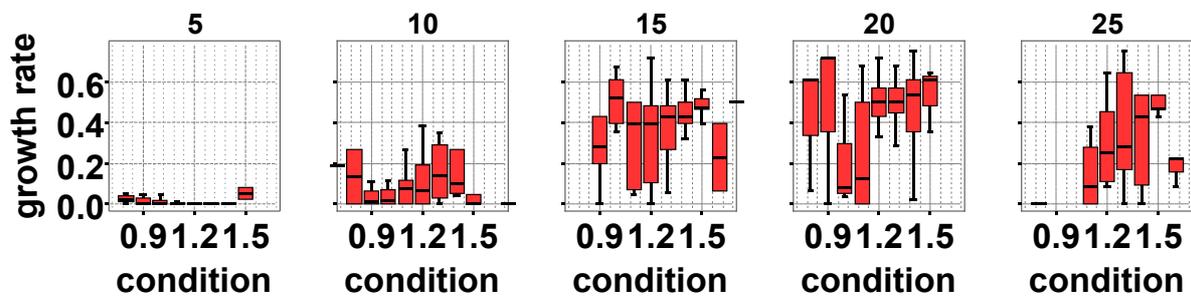


Abbildung 42: Korrelation des Trockengewichtskonditionsindex mit den Wachstumsraten in $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ für unterschiedliche Versuchstemperaturen (5 bis 25°C)

Trennt man die aus den Wachstumsversuchen erhaltenen Wachstumsraten und Konditionsindizes der einzelnen Tiere nach Temperatur und Geschlecht auf so ergibt sich ebenfalls kein funktioneller Zusammenhang bei Betrachtung der Mediane (Abbildung 43 bis Abbildung 47). Zieht man allerdings die Mittelwerte heran, so kann man vor allem bei hohen Temperaturen ($>15^{\circ}\text{C}$) eine höhere Wachstumsrate für Tiere mit einem höheren Konditionsindex erkennen (Abbildung 48).

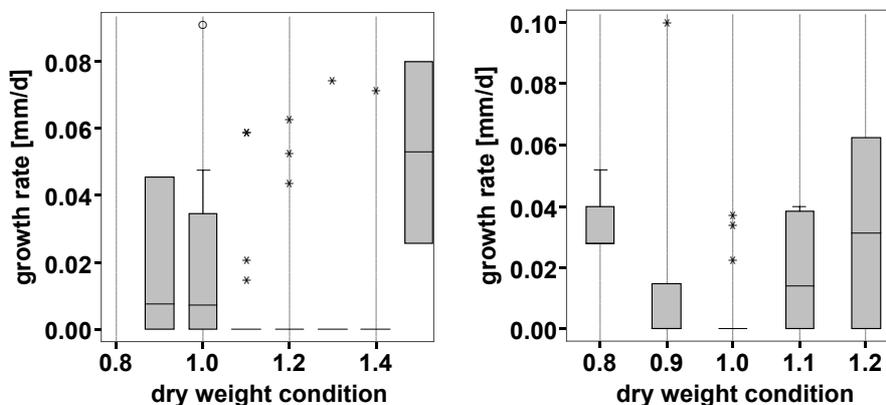


Abbildung 43: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 5°C

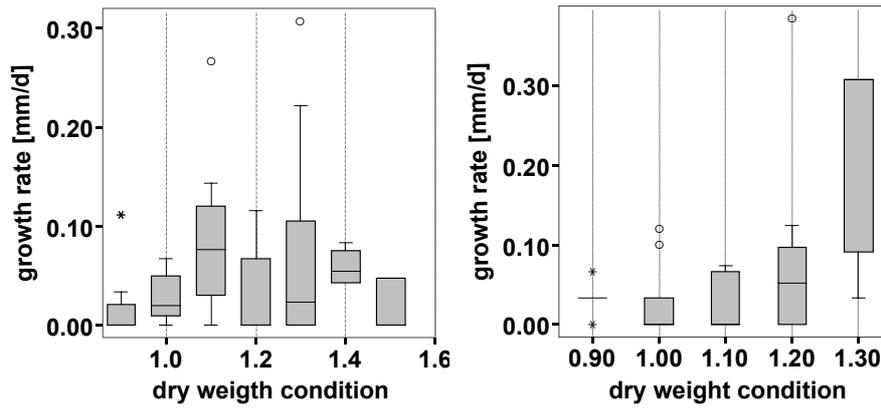


Abbildung 44: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 10°C

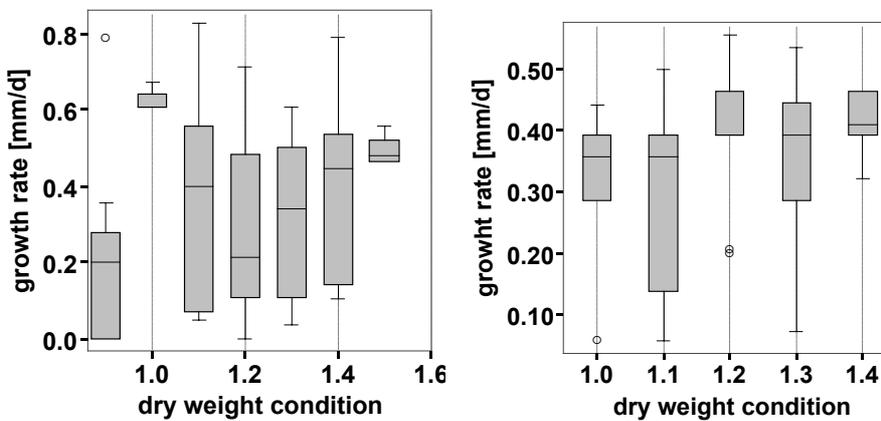


Abbildung 45: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 15°C

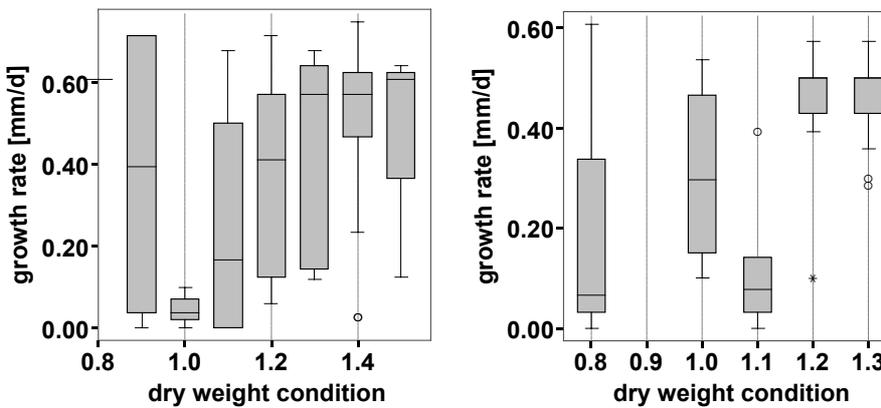


Abbildung 46: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 20°C

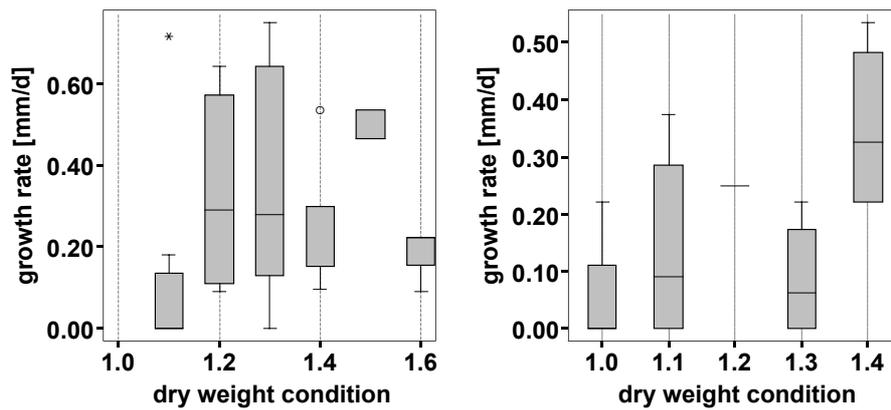


Abbildung 47: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Trockengewichtskonditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 25°C

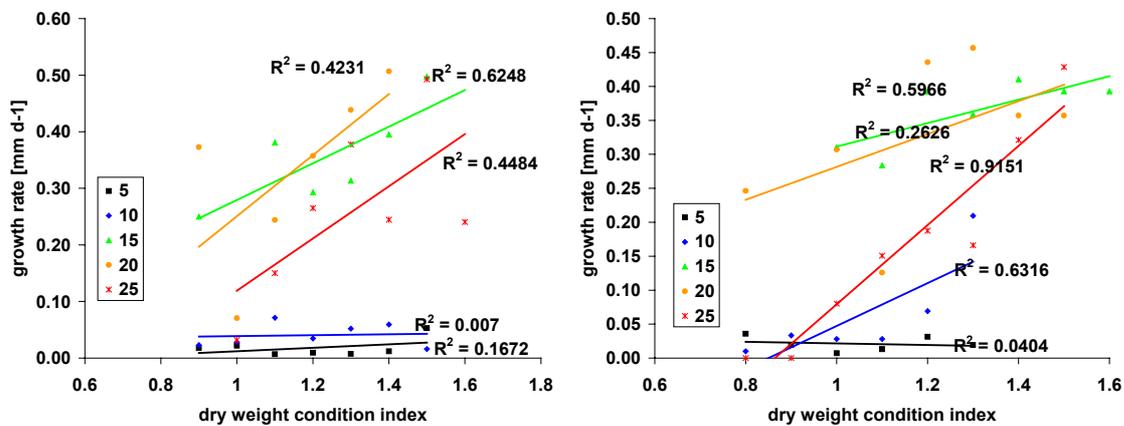


Abbildung 48: Korrelation der mittleren Wachstumsraten mit dem Konditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* bei verschiedenen Temperaturen (5-25°C)

Wertet man die Versuche der verschiedenen Temperaturen gemeinsam aus, so zeigt sich der selbe Trend. Tiere mit einem höheren Konditionsindex weisen im Mittel auch höhere Wachstumsraten auf. Allerdings sind die Schwankungen innerhalb der Werte sehr hoch und es gibt viele Tiere die gar kein oder nur geringes Wachstum zeigen und dennoch eine hohen Konditionsindex haben (Abbildung 49). Obwohl der TKI mit zunehmender Temperatur ansteigt, scheint die Temperatur, aufgrund der hohen Standardabweichung, nicht die Ursache der Korrelation von Wachstum und TKI zu sein (Abbildung 50).

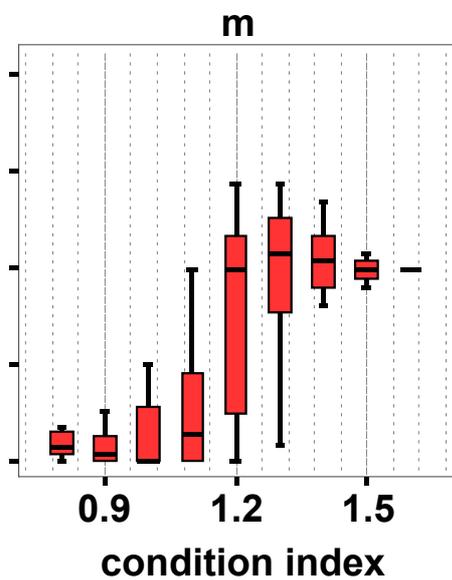
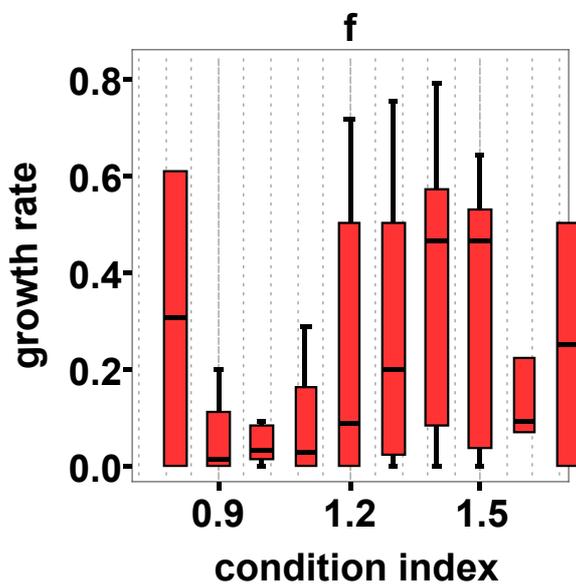
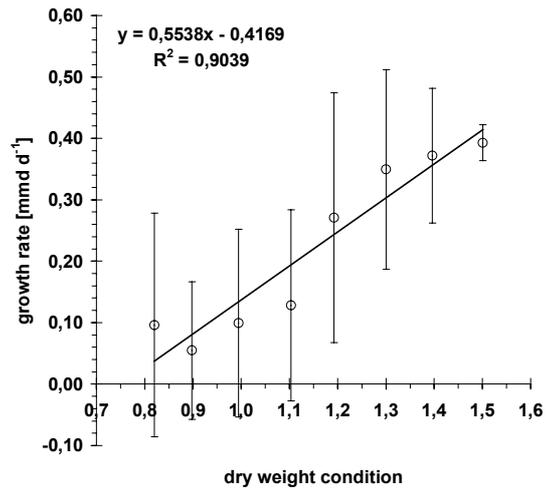
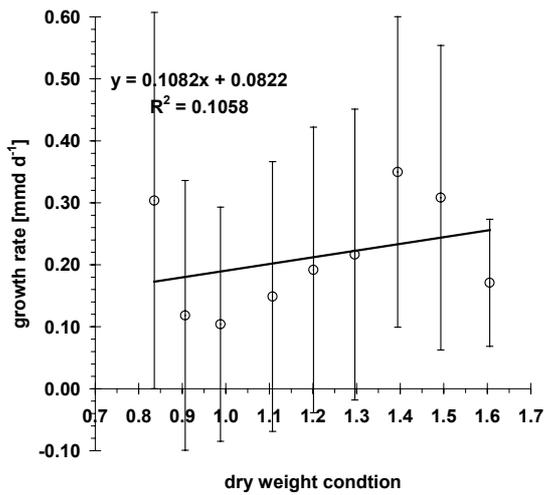


Abbildung 49: Korrelation von Trockengewichtskonditionsindex mit den beobachtete Wachstumsraten. Jeweils links für weibliche und rechts für männliche *Crangon crangon*. Die oberen Grafiken zeigen den Mittelwert und die Standardabweichung, die unteren den Median und das 0.25 und 0.75 Perzentil.

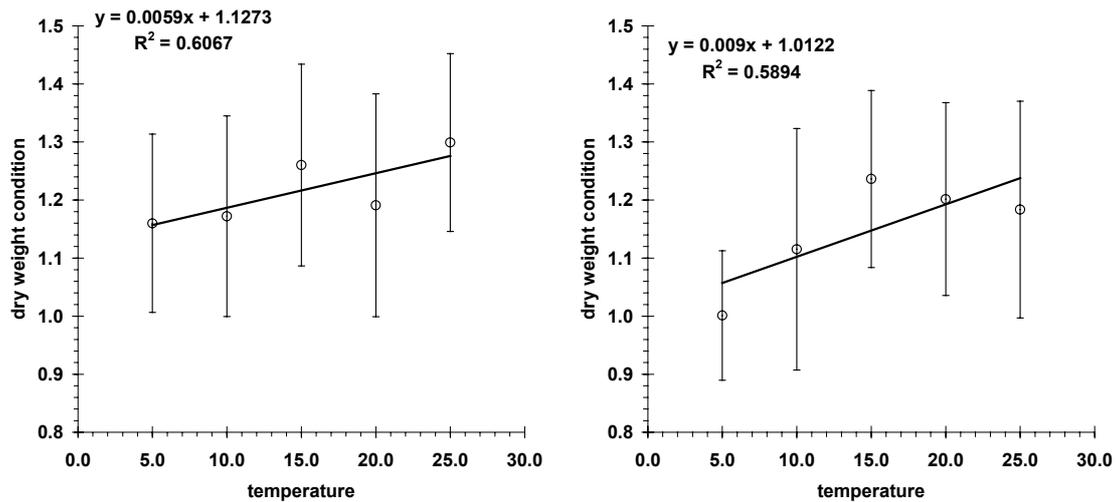


Abbildung 50: Korrelation des Trockengewichtskonditionsindexes mit der Temperatur für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* innerhalb der Wachstumsversuche

Eine große Streuung der Wachstumsraten bei gleicher Kondition ist vor allem bei den weiblichen Garnelen zu beobachten. Dies könnte ein Effekt der Gonadenreifung sein, da vorhandene Energie nicht für Längenwachstum sondern für die Reifung aufgewendet wird. Zudem können große Gonaden bei gleicher Länge ein höheres Gewicht und damit auch einen höheren Konditionsindex erzeugen. Ein Indiz für diese These ist auch die schlechtere Korrelation der Wachstumsraten mit dem TKI großer Weibchen im Vergleich zu kleineren Weibchen.

Der Energieverbrauch für die Reifung von männlichen Spermatothecen ist gering im Vergleich zum Gonadenwachstum der Weibchen. Daher können Männchen die gesamte Energie in das Wachstum und die Suche nach geschlechtsfähigen Weibchen stecken.

Der Schwankungsbereich des Trockengewichtskonditionsindex kann bei gleicher Wachstumsrate, Temperatur und Längeklasse nahezu das gesamte im Feld beobachtete Spektrum ausmachen (Abbildung 51). Für einzelne Tiere kann daher der TKI also nicht zur Bestimmung der Wachstumsrate herangezogen werden. Lediglich für ein Kollektiv aus männlichen Tieren kann eine Abschätzung erfolgen. Für die Auswertung von Felddaten ist diese Betrachtung der Mittelwerte nur von begrenztem Nutzen, da die Konditionswerte im Sommer ohnehin hoch und im Winter niedrig sind, was mit der Temperatur korreliert und daher auch mit dem Wachstum. Lediglich ein niedriger (< 1.1) mittlerer TKI im Sommer bei männlichen Tiere würde anzeigen das diese Tiere langsamer wachsen. Dieser Wert wurde nur im Juli 2006 für Tiere aus dem Jadebusen bestimmt (Abbildung 18). Da die Werte zuvor und danach jedoch deutlich höher liegen, scheint es sich nur um ein kurzzeitiges Ereignis gehandelt zu haben. Bei den Tieren in Büsum war der TKI im Sommer immer deutlich größer als 1, daher kann davon ausgegangen werden, dass die Tiere dort immer maximale Wachstumsraten aufwiesen.

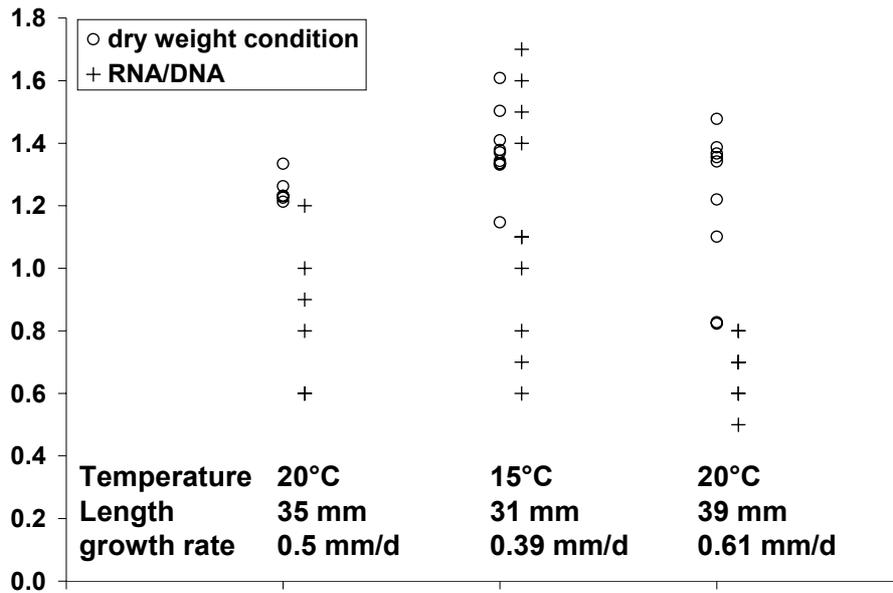


Abbildung 51: Schwankungsbereich von RNA/DNA und Konditionsindex bei gleicher Länge, Temperatur und Wachstumsrate.

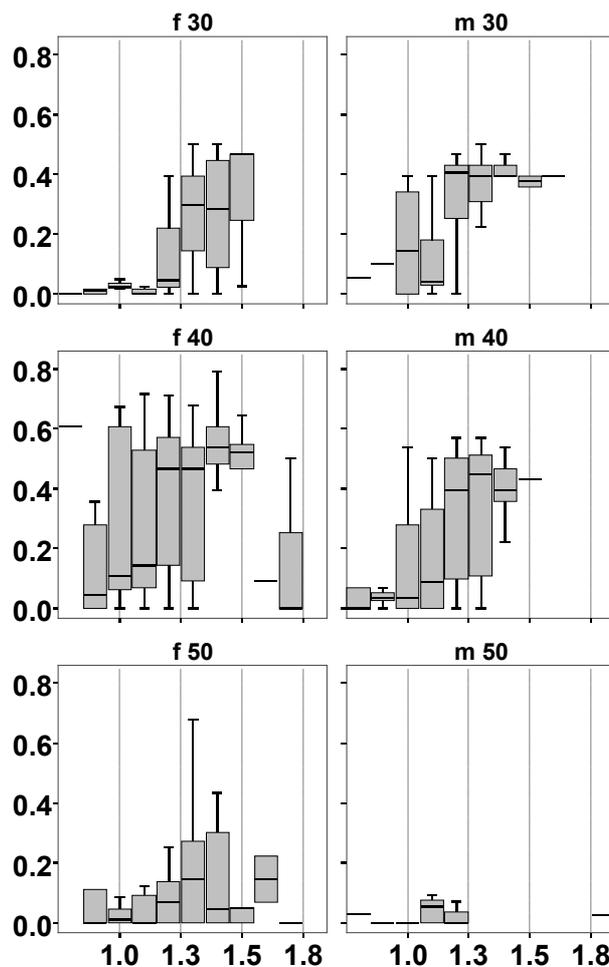


Abbildung 52: Korrelation des Trockengewichtskonditionsindex weiblicher (links) und männlicher (rechts) *Crangon crangon* mit der Wachstumsrate in $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ für verschiedene Größenklassen (Oben 30 mm, Mitte 40 mm, Unten 50 mm)

Ein weiterer Faktor der den großen Schwankungsbereich des Konditionsindexes beeinflusst ist der Häutungsprozess. Das Wachstum bei Crustaceen findet vorwiegend während der kurzen Phase des Häutungsprozesses und der sich daran anschließenden Phase des Aushärtens des Exoskelettes statt. *Crangon crangon* kann sich bei diesem Prozess um bis zu 17% verlängern (Abbildung 40). Dieses schnelle Wachstum ist bei Crustaceen nur durch die Einlagerung von Wasser in die Zellen möglich, das dann nach und nach durch Protein ersetzt wird (Laxter & Outhward 1991) (Tiews 1970). Dadurch variiert vermutlich selbst der Konditionsindex eines Tieres über die Zeit innerhalb eines gewissen Bereiches. Dieser ist allerdings nicht abschätzbar, da für die Bestimmung des TKI das Tier getötet werden muss. Abbildung 51 gibt zumindest eine Größenordnung an, kann aber auch auf der Variabilität zwischen den Tieren beruhen.

5.2.5 RNA/DNA als Proxy für Wachstumsraten

Die in den Wachstumsversuchen beobachteten RNA/DNA Verhältnisse variierten zwischen 0.2 und 2.1. In stärkerer Ausprägung als bei dem Trockengewichts-Konditionsindex konnte auch in diesem Fall eine Zunahme der Korrelation zwischen Wachstum und RNA/DNA Verhältnis mit der Temperatur beobachtet werden (Abbildung 53). Für niedrige Temperaturen (5 und 10°C) war das Wachstum gering wodurch eine mögliche Korrelation vermutlich in der natürlichen Variabilität verborgen liegt. Allerdings zeigt sich eine hohe Variabilität auch in den 15°C Versuchen, in denen Wachstumsraten von bis zu 0.7 mm·d⁻¹ beobachtet wurden. Diese Variabilität lässt sich geringfügig verringern wenn die Daten nach Temperatur und Geschlecht aufgetrennt werden (Abbildung 56).

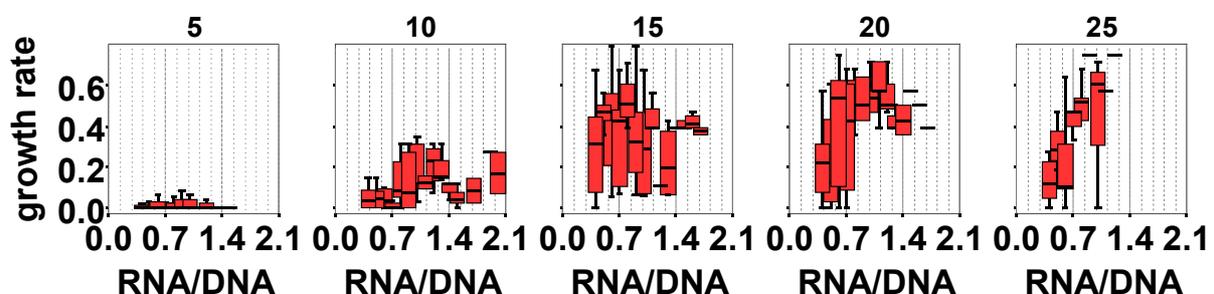


Abbildung 53: Korrelation des RNA/DNA Verhältnisses mit den Wachstumsraten in mm·d⁻¹ für unterschiedliche Versuchstemperaturen (5 bis 25°C)

Die Verwendung der Mittelwerte in der Analyse ergibt einen ähnlichen Trend wie die Verwendung der Mediane und ergibt höhere Korrelationskoeffizienten bei höheren Temperaturen (Abbildung 59). Zudem lassen sich, im Gegensatz zum Trockengewichts-Konditionsindex, generell höhere r² Werte für weibliche als für männliche Garnelen beobachten.

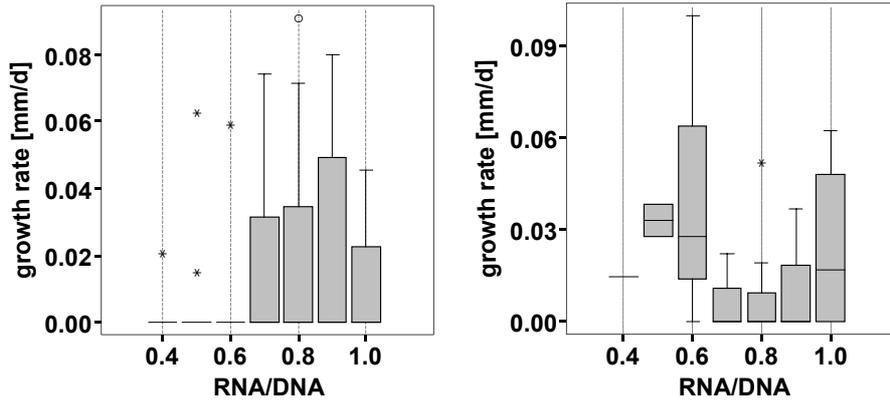


Abbildung 54: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 5°C

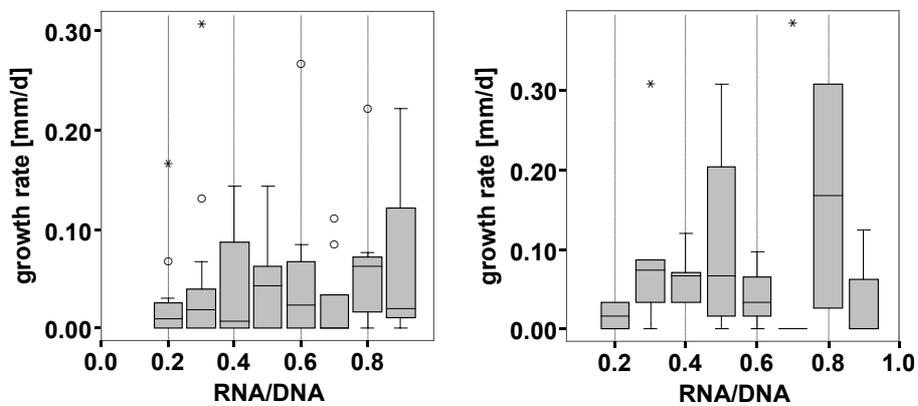


Abbildung 55: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 20°C

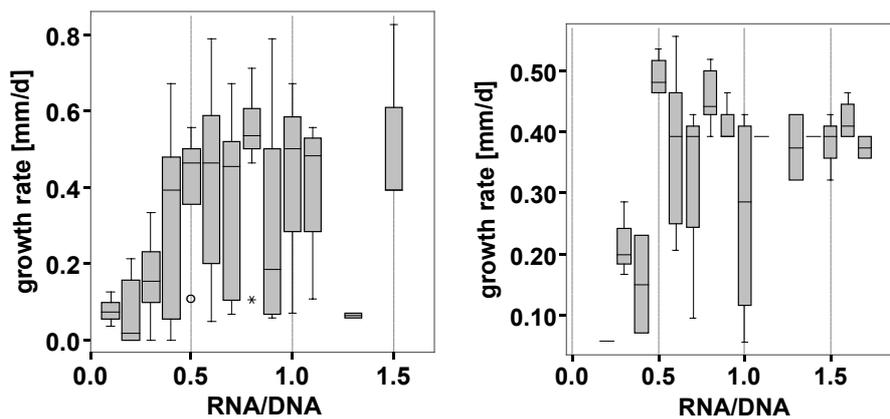


Abbildung 56: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 15°C

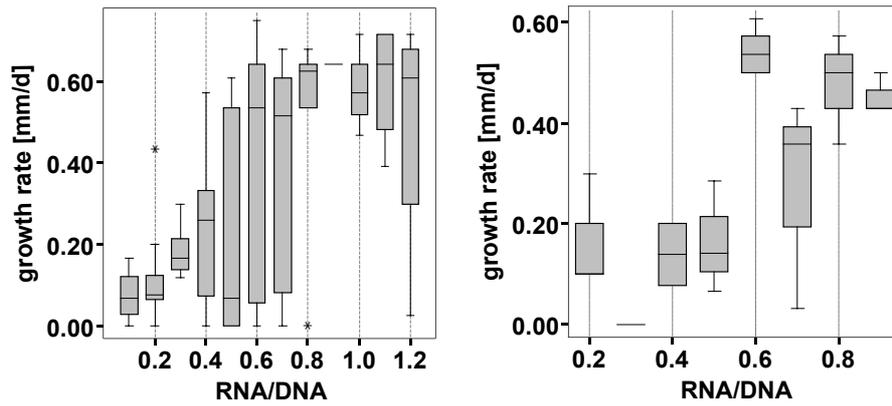


Abbildung 57: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 20°C

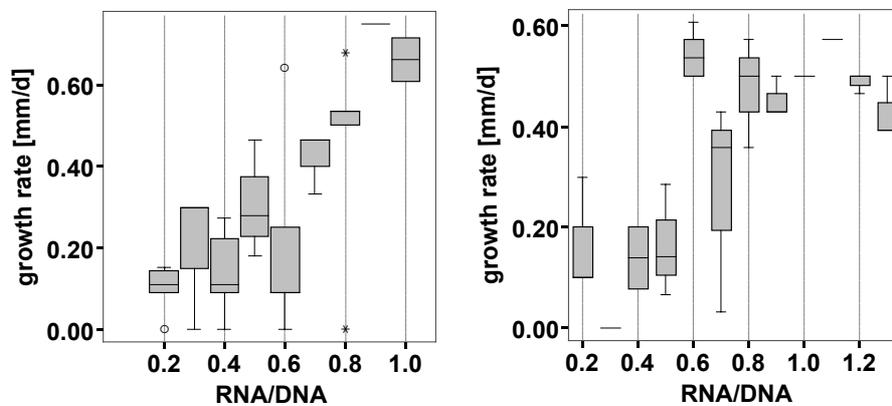


Abbildung 58: Median, 0,25 und 0,75 Perzentil der Wachstumsraten über den Quotienten aus RNA/DNA für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* gehalten bei 25°C

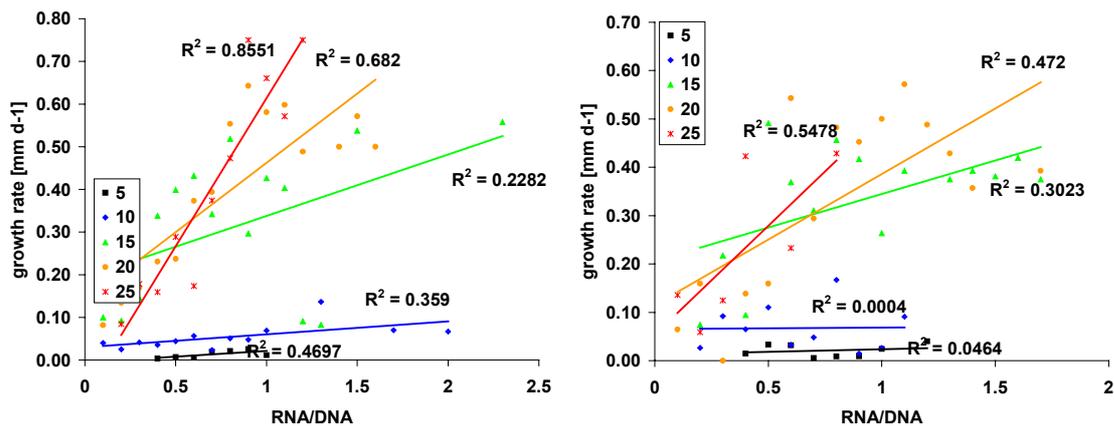


Abbildung 59: Korrelation der mittleren Wachstumsraten mit dem Konditionsindex für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* bei verschiedenen Temperaturen (5-25°C)

Die Temperatur scheint bei der Variabilität der beobachteten Werte eine größere Rolle zu spielen als bei dem TKI. So ist eine kombinierte Betrachtung aller Temperaturen, jedoch getrennt nach Geschlecht (Abbildung 60) nur bedingt möglich. Es zeigt sich zwar das höhere RNA/DNA Werte auch im Mittel höhere

Wachstumsraten mit sich bringen, allerdings ist auch hier die Streuung der Wachstumsraten bei den verschiedenen RNA/DNA Werten sehr hoch und umfasst Werte von 0 bis 0.8 mm·d⁻¹. Im Mittel kann eine leichte Abnahme des RNA/DNA Wertes mit Zunahme der Temperatur beobachten allerdings gibt es auch hier kein signifikantes Ergebnis aufgrund der großen Streuung (Abbildung 61).

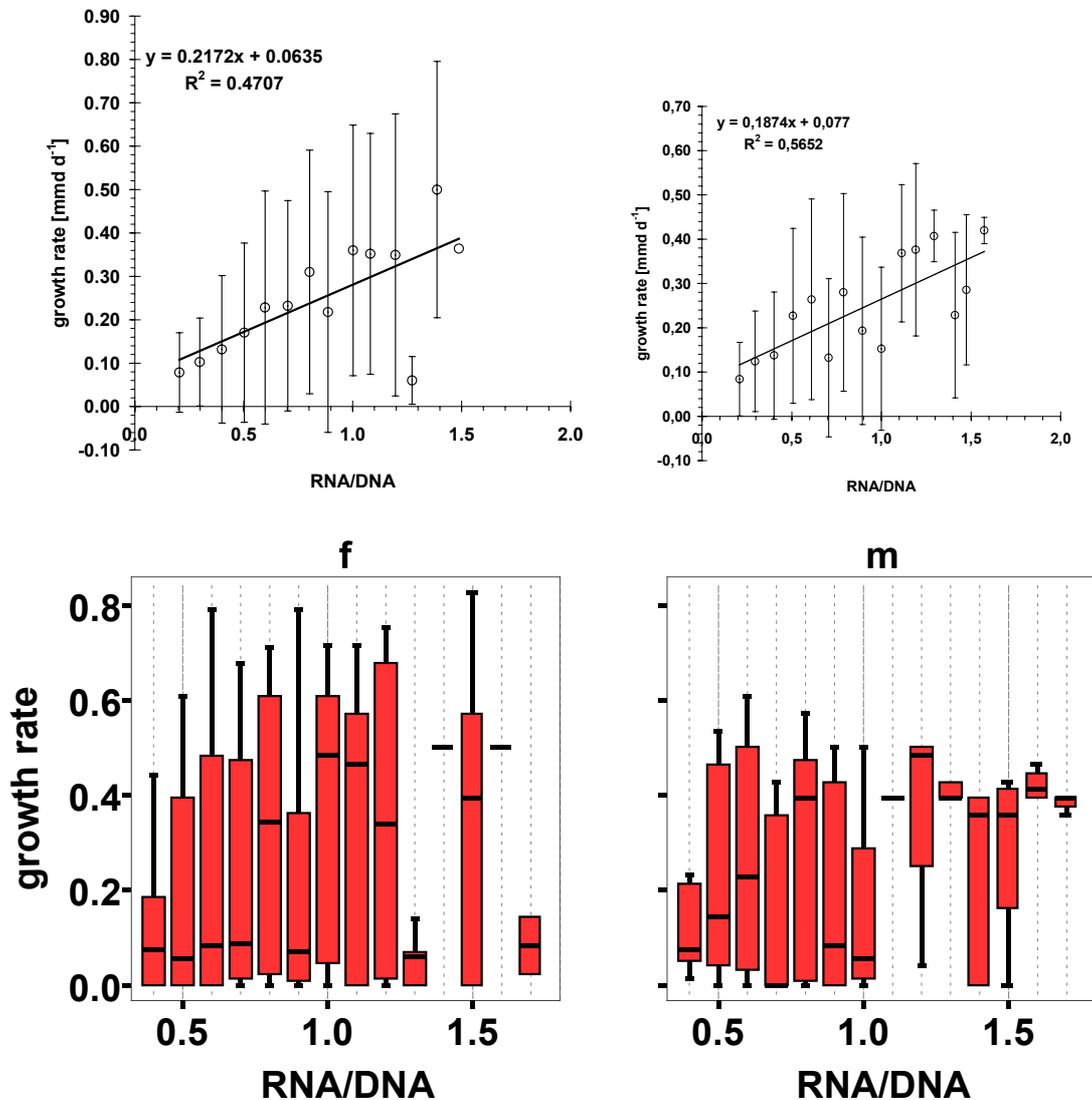


Abbildung 60: Korrelation von RNA/DNA mit den beobachteten Wachstumsraten. Jeweils links für weibliche und rechts für männliche *Crangon crangon*. Die oberen Grafiken zeigen den Mittelwert und die Standardabweichung, die unteren den Median und das 0.25 und 0.75 Perzentil.

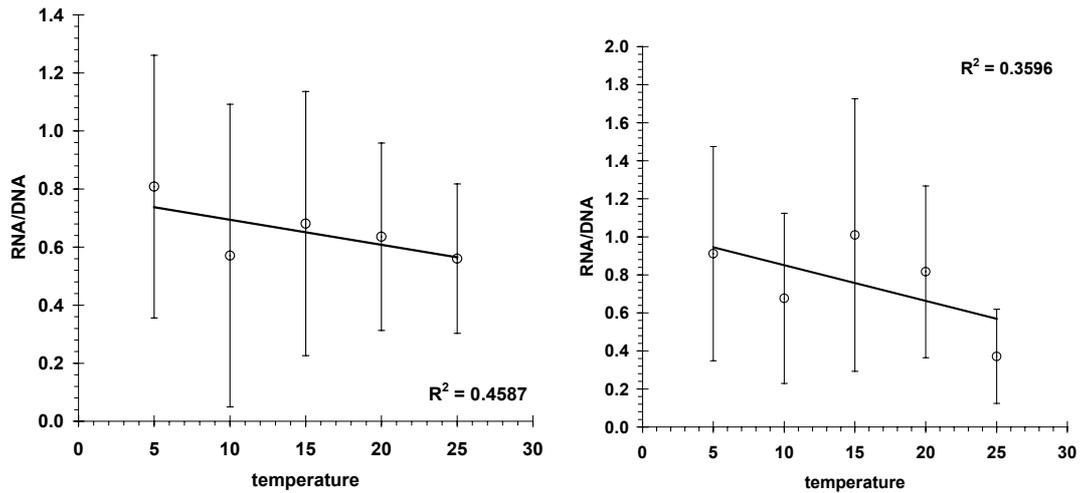


Abbildung 61: Korrelation des RNA/DNA mit der Temperatur für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon*

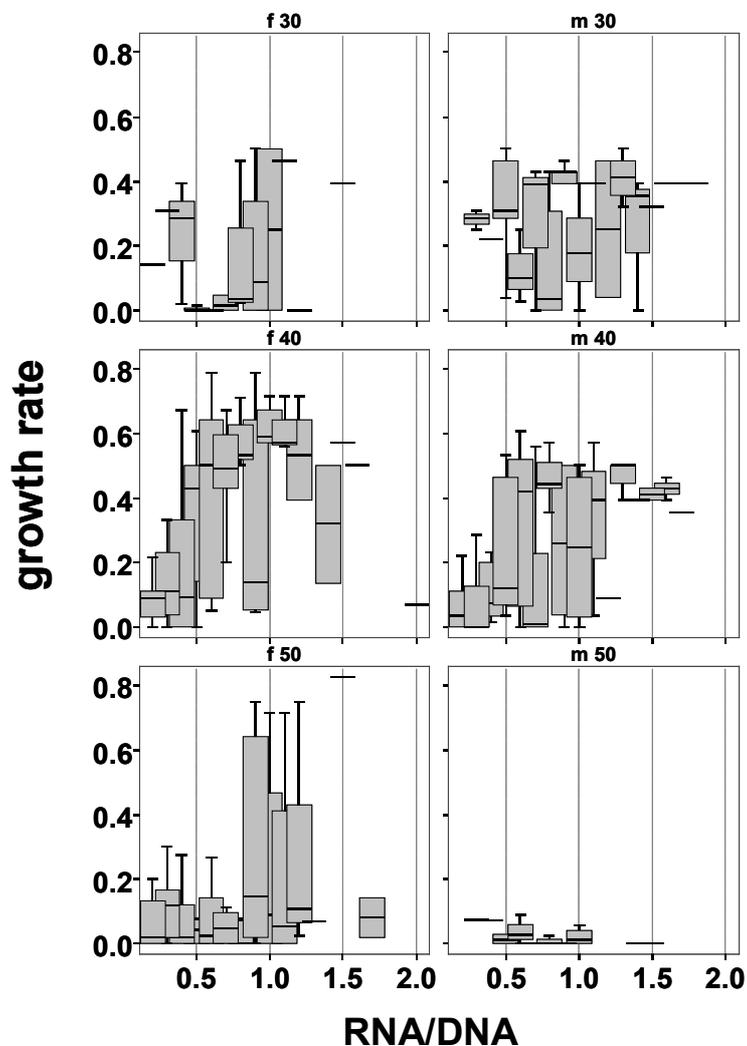


Abbildung 62: Wachstumsraten in Abhängigkeit von dem RNA/DNA Verhältnis für weibliche (links) und männliche (rechts) *Crangon crangon* verschiedener Größenklassen (Oben: 30 mm, Mitte: 40 mm, Unten: 50 mm)

Eine Aufteilung der Daten nach Größenklassen und Geschlecht zeigt keine Verbesserung der Korrelation (Abbildung 62)

5.2.6 Auswertung des RNA/DNA Verhältnisses sowie des TKI mittels multilinearer Regression

Methode

Für alle Korrelationen wurde die Software SPSS verwendet. Als Maß für die Korrelation wurde der r^2 Wert verwendet. Eiertragende Weibchen sowie Juvenile unter 25 mm Länge wurden nicht berücksichtigt. Zum Einen sind in diesem Kapitel noch einmal die Korrelationen der Untergruppen zusammengefasst, wie sie zum Teil schon in dem vorherigen Kapitel beschrieben sind. Zum Anderen wurde eine Multilineare Regression durchgeführt um einen übergreifenden Zusammenhang zwischen Temperatur, Länge und den betrachteten Parametern darzustellen. Die Ergebnisse der Regressionen der einzelnen Untergruppen wie zum Beispiel aller Tiere einer Längenklasse und einer Temperatur geben Aufschluss darüber für welche Gruppen RNA/DNA und TKI als Wachstumsproxy verwendet werden können bzw. nicht verwendet werden können. Die Multilineare Regression dagegen zeigt wie groß die Variabilität in alle beobachteten Wachstumsraten ist die mit Temperatur, Länge und dem entsprechenden Parameter RNA/DNA oder TKI erklärt werden kann.

Dafür wurden die Ergebnisse gemäß der folgenden Regression ausgewertet.

$$\text{Wachstum} = a + b \cdot \text{var1} + c \cdot \text{var2} + d \cdot \text{var3} + e \cdot \text{var4} \quad (14)$$

mit a , b , c , d , e als Konstanten und var1 to var4 den Faktoren die das Wachstum beeinflussen, sprich Temperatur, Länge, $\text{RNA} \cdot \text{DNA}^{-1}$ und Trockengewichtskondition.

TKI und Korrelationskoeffizienten der Untergruppen

Der Trockengewichtskonditionsindex erklärte nur einen kleinen Teil der Variabilität in den Wachstumsraten wenn alle Daten verwendet wurden (Tabelle 6, Reihe 1). Eine Aufteilung nach Geschlecht erhöhte die Korrelation für Männchen r^2 of 0.24 wie schon zuvor beschrieben wurde. Für Weibchen konnte keine Korrelation festgestellt werden (Tabelle 6, Reihe 2 und 3). Eine weitere Aufteilung der Daten nach Geschlecht und Temperatur lieferte $r^2 < 0.1$. Eine weitere Aufteilung der Daten nach Länge zeigte in manchen Fällen eine leichte Korrelation in diesen Klassen war aber die Anzahl der beobachteten Werte gering, so z.B. für 30 mm Männchen bei 10°C (Reihe 15) für die zwar ein r^2 von 0,632 berechnet wurde die Klasse aber nur 3 Werte enthielt.

RNA·DNA⁻¹ ratio and correlation within the subsets

Bei Einbeziehung aller Daten konnte keine Korrelation zwischen Wachstum und RNA/DNA Verhältnis bestimmt werden. Eine Aufteilung nach Geschlecht lieferte wie zuvor beschrieben hohe Korrelationskoeffizienten bei hohen Temperaturen (20 and 25°C, Tabelle 6, Zeile 8 und 12, 13). Eine weitere Gruppierung nach Längeklassen ergab $r^2 > 0.15$ für: 40 mm Männchen bei 20°C (Zeile 21), 50 mm Männchen bei 5 °C und 50 mm Männchen bei 10°C (Zeile 23, 24). Für Weibchen wurden Korrelationen für Wachstumsraten und RNA/DNA bei Temperaturen $> 10^\circ\text{C}$ mit Ausnahme der 60 mm Tiere bei 20°C (line 39) beobachtet.

Multilineare Regression

Zwischen Wachstum und Länge konnte nur eine geringe ($r^2 = 0.14$ für alle Tiere, $r^2 = 0.15$ für Männchen und Weibchen getrennt) und zwischen Wachstum und Temperatur nur eine geringfügig höhere Korrelation festgestellt werden ($r^2 = 0.31$ für alle Tiere, $r^2 = 0.29$ für Männchen und 0.32 für Weibchen). Eine kombinierte Betrachtung des Wachstums mit Temperatur und Länge lieferte ein r^2 von 0.39 für alle Daten und ein r^2 von 0.37 und 0.41 wenn der Datensatz nach Männchen und Weibchen unterteilt wurde. Für eine Verwendung des Trockengewichtes oder des RNA/DNA Verhältnisses zur Vorhersage von Wachstumsraten müsste nun der r^2 Wert deutlich steigen wenn die zuletzt genannten Parameter mit in die Regression mit einbezogen werden. Nimmt man den TKI mit in die Regression so ergibt sich ein r^2 von 0.40 für alle Daten und ein r^2 von 0.42 für Männchen und für Weibchen. Der r^2 Wert erhöht sich daher um 0.03 und 0.01 . Wird das RNA/DNA Verhältnis in der Korrelation mit berücksichtigt so ergibt sich für das multilineare Modell ein r^2 von 0.46 für alle Daten und 0.48 für Geschlechterspezifische Wachstumsraten. Die Korrelation verbessert sich daher um 0.11 für Männchen und 0.07 für Weibchen.

Die Ergebnisse bestätigen die zuvor gezeigten Zusammenhänge und legen nahe, dass der TKI und das RNA/DNA-Verhältnis zwar einen Teil der Variabilität innerhalb der Wachstumsraten erklären, aber als Wachstumsproxy nicht geeignet sind.

Tabelle 6: Ergebnisse der einfachen und multilinenen Regression dargestellt als r^2 Werte für die Korrelation des RNA/DNA und des Trockenkonditionsindexes mit dem Wachstum der Nordseegarnele bei verschiedenen Temperaturen und Längen.

	Geschlecht	Temperatur	Länge	n	r^2 RNA·DNA⁻¹	r^2 TKI
1	Alle	Alle	alle	522	0.076	0.065
2	Männchen	Alle	alle	163	0.101	0.235
3	Weibchen	Alle	alle	358	0.068	0.029
4	Männchen	5°C	alle	29	-0.006	-0.030
5	Männchen	10°C	alle	36	-0.021	-0.043
6	Männchen	15°C	alle	44	0.024	-0.010
7	Männchen	20°C	alle	34	0.196	0.094
8	Männchen	25°C	alle	16	0.045	0.357
9	Weibchen	5°C	alle	70	-0.014	-0.013
10	Weibchen	10°C	alle	86	0.045	-0.010
11	Weibchen	15°C	alle	82	0.042	-0.008
12	Weibchen	20°C	alle	79	0.224	0.021
13	Weibchen	25°C	alle	37	0.564	0.018
14	Männchen	5°C	30 mm	10	0.024	0.171
15	Männchen	10°C	30 mm	3	-0.203	0.632
16	Männchen	15°C	30 mm	19	-0.055	0.074
17	Männchen	20°C	30 mm	10		0.012
18	Männchen	5°C	40 mm	6	0.088	0.054
19	Männchen	10°C	40 mm	20	-0.035	0.037
20	Männchen	15°C	40 mm	23	0.088	-0.042
21	Männchen	20°C	40 mm	22	0.330	0.103
22	Männchen	25°C	40 mm	13	0.065	0.334
23	Männchen	5°C	50 mm	11	0.240	0.297
24	Männchen	10°C	50 mm	11	0.191	-0.049
25	Männchen	15°C	50 mm	11	0.081	
26	Weibchen	5°C	30 mm	18	-0.057	-0.050
27	Weibchen	15°C	30 mm	8	-0.123	-0.082
28	Weibchen	5°C	40 mm	13	-0.050	0.171
29	Weibchen	10°C	40 mm	17	0.021	0.020
30	Weibchen	15°C	40 mm	50	0.305	-0.019
31	Weibchen	20°C	40 mm	43	0.150	0.111
32	Weibchen	25°C	40 mm	24	0.550	0.024
33	Weibchen	10°C	50 mm	41	0.079	-0.140
34	Weibchen	15°C	50 mm	11	0.181	-0.078
35	Weibchen	20°C	50 mm	24	0.171	0.061
36	Weibchen	25°C	50 mm	11	0.534	-0.710
37	Weibchen	10°C	60 mm	25	0.041	-0.340
38	Weibchen	15°C	60 mm	10	0.140	0.020
39	Weibchen	20°C	60 mm	9	-0.022	-0.020

Zusammenfassung

Bedingt durch die hohe Streuung kann das RNA/DNA Verhältnis ebenso wie der TKI nur bedingt und unter bestimmten Voraussetzungen für die Bestimmung der Wachstumsraten einzelner Tiere herangezogen werden. Lediglich bei Temperaturen größer 15°C lässt sich die Variabilität zu 30-80% über das RNA/DNA Verhältnis erklären.

Die großen Schwankungen die selbst innerhalb einer Gruppe von Tieren mit gleichen Wachstumsraten auftreten (Abbildung 51). können verschiedene Ursachen haben. Die Wahrscheinlichste ist das regelmäßige Häuten der Tiere. Dieser Vorgang wird

durch eine Vielzahl von verschiedenen Hormonen geregelt. Zu diesen Hormonen gehören das MIH (Moult inhibiting Hormone), das Crustecdysone und das CHH (crustacean hyperglycaemic hormone). Des weiteren scheinen MS (methyl farnesoate) und andere Proteine die Häutung zu beeinflussen (Hartnoll 2001). Bei den Weibchen kommen zusätzlich, neben dem MIH, Hormone dazu die die Häutung während der Zeit in der Eier getragen werden unterbinden und auch die Reifung der Ovarien beeinflussen (Klek-Kawinska & Bomirski 1975). Alle diese Substanzen werden durch RNA reguliert wodurch RNA Schwankungen innerhalb des Häutungszyklusses wahrscheinlich sind. Auch wenn die Hormonbildung vorwiegend in den Drüsen und den Augenstielen stattfinden, ist eine veränderte Aktivität aller Zellen während des Häutungszyklusses zu erwarten (Miyawaki & Tsuruda 1984).

Zusätzlich nimmt eine Garnele direkt vor und nach der Häutung weniger Nahrung zu sich (Oh et al. 2001). Dieser Hungereffekt kann ebenfalls das RNA/DNA Verhältnis insbesondere in den Proteinspeichern, also den Muskelzellen, eine Rolle spielen. Der Einfluss der Häutung auf den Energiehaushalt von Garnelen wird unterschiedliche diskutiert. So konnte gezeigt werden dass in vielen Fällen die Glykogen, Glukose und Lipide der Hämolymphe und des Hepatopankreas genutzt werden (Sánchez-Paz et al. 2007, Clifford & Brick 1983, Barclay et al. 1983). Andere Autoren gehen jedoch davon aus das *Crangon crangon* während der Häutung bis zu 10% seiner Proteinreserven verliert (Regnault & Lagardère 1983).

Ein Indiz für den Einfluss des Häutungszustandes zeigt Abbildung 63. In der höchsten Temperaturklasse (25°C), in der die beste Korrelation zwischen Wachstum und RNA/DNA festgestellt wurde, befand sich der Großteil der Tiere im Zwischenhäutungsintervall, wohingegen bei den niedrigeren Temperaturen der Zustand bezüglich der Häutung variabler war. Trägt man die mittleren RNA/DNA Werte über den Häutungszustand auf (Abbildung 64) so ergibt sich allerdings kein funktionaler Zusammenhang.

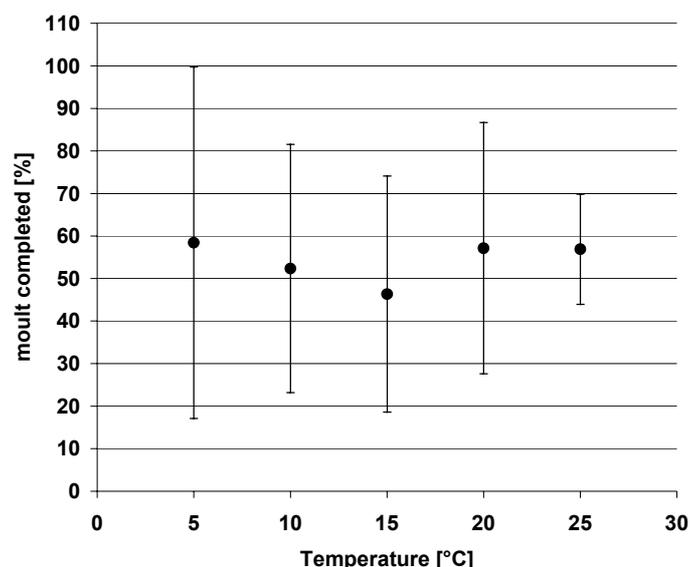


Abbildung 63: Mittelwert für den Häutungszustand der Garnelen bei den verschiedenen Temperaturen. Zustand wurde berechnet über den Versuchstag (nur für die markierten Tiere möglich) und Gleichung (13)

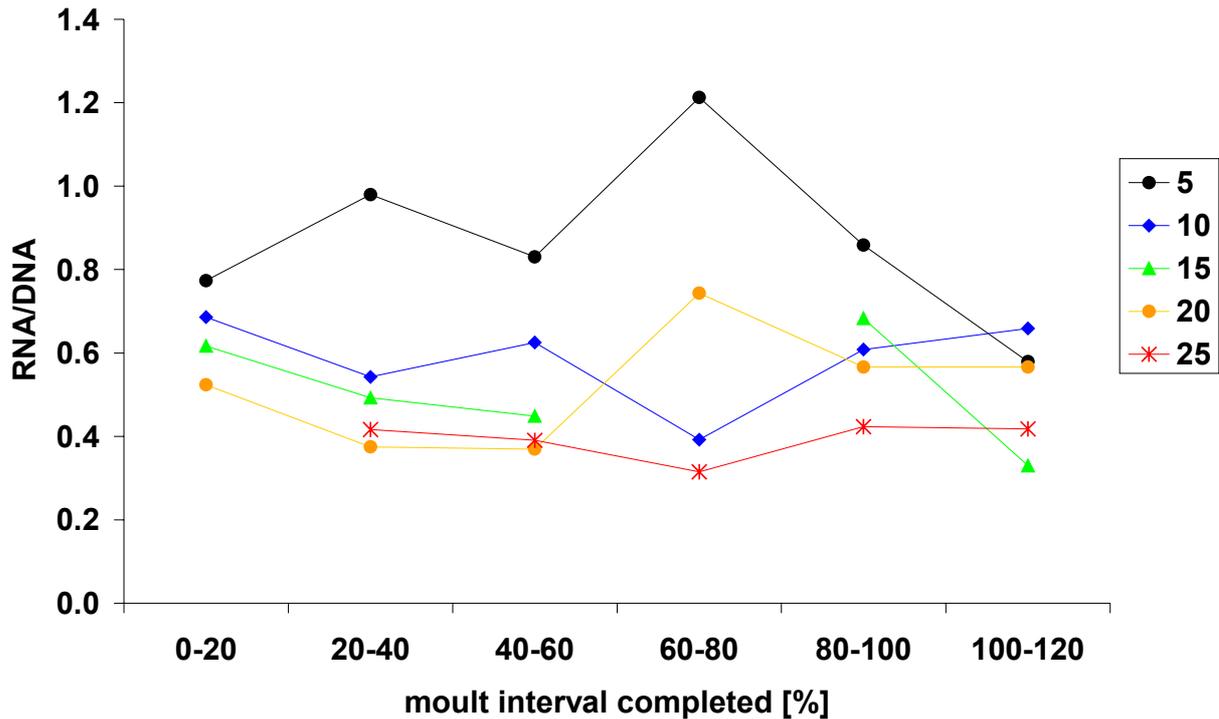


Abbildung 64: RNA/DNA Verhältnis in Abhängigkeit vom Häutungszustand der Garnelen bei den verschiedenen Temperaturen. Zustand wurde berechnet über den Versuchstag und Gleichung (13)

Neben dem Häutungszustand gibt es noch weitere Faktoren, welche hormonelle Regelungen erfordern und darüber das RNA/DNA Verhältnis verändern. Dazu gehören die Anpassung an die Wassertemperatur, den Salzgehalt sowie Veränderungen in der Futterzusammensetzung. Enzymanalysen von *Crangon crangon* haben auch gezeigt, dass Verdauungsenzyme von Tier zu Tier variabel sein können. Selbst unter gleichen Futterbedingungen werden verschiedene Enzyme synthetisiert (Teschke & Saborowski 2004).

Neben diesen transkriptionsspezifischen möglichen Variabilitäten, können noch andere Faktoren das RNA/DNA Verhältnis beeinflussen. So ist eine Grundlage auf der bisher sämtliche Arbeiten bezüglich Wachstum und RNA/DNA basieren nicht belegt und bisher auch nicht ausreichend untersucht und in Betracht gezogen worden. Es ist nicht zwingend notwendig, dass die Menge an DNA pro Zelle konstant ist. Gerade in aktiven Muskelzellen kann der Anteil an Mitochondrien schwanken und je nach Aktivität des Muskels zu- oder abnehmen. Jede einzelne Mitochondrie hat ihr eigenes Genom und damit DNA. Im Vergleich zum Zellkern ist die Menge gering, kann aber in der Summe dennoch die Messwerte beeinflussen. Des weiteren können Crustaceen und Muskelzellen allgemein je nach Aktivität auch mehrere Zellkerne besitzen (somatische Polyploidie (Korpelainen et al. 1997, Bachmann & Rheinsmith 1973)) und in Abhängigkeit von der Wachstumsrate können sich auch viele Zellen in der Zellteilung befinden und sind damit kleiner und können einen doppelten Chromosomensatz haben. Alle diese Faktoren können das RNA/DNA Verhältnis auch in gut wachsenden und gut ernährten Tieren in verschiedene Richtungen verschieben.

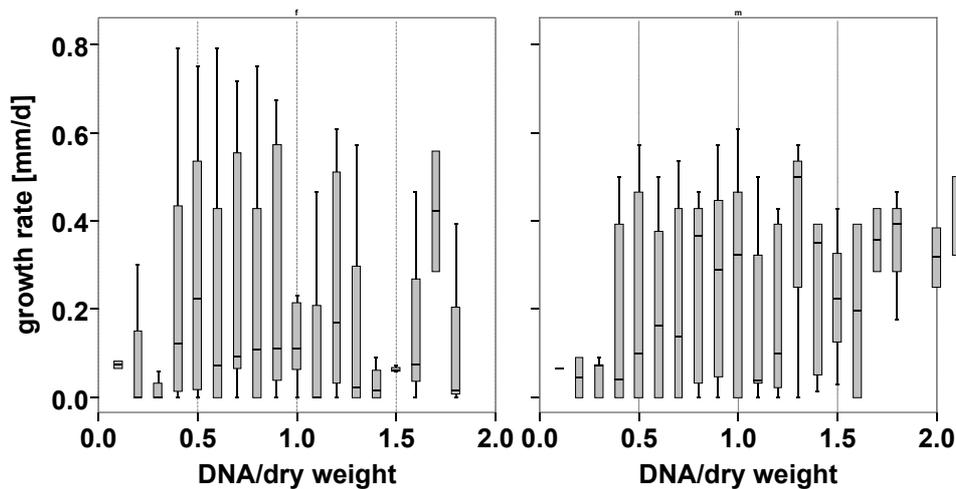


Abbildung 65: Wachstumsrate weiblicher (links) und männlicher (rechts) *Crangon crangon* in Abhängigkeit von DNA pro Trockengewicht [$\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$]

Ein weiterer Parameter der für larvale Fische oft herangezogen wird ist das Verhältnis von DNA pro Trockengewicht oder Kohlenstoff (Dänhardt et al. 2007, Bergeron 2000, Richard et al. 1991). Auch hier ist die Idee, dass die Menge an DNA pro Zelle konstant ist und die Anzahl pro Zellen pro Tier einer Längenklasse konstant ist. Daher kann über das DNA pro Trockengewicht Verhältnis die Größe und Anzahl der Zellen pro Larve abgeschätzt werden. Dieser Parameter ist daher nur sinnvoll verwendbar wenn man ganze Tiere und nicht wie hier nur Muskeln in Betracht zieht. Unter zusätzlicher Berücksichtigung der zuvor genannten Variabilität der DNA Menge pro Kern ist daher keine Korrelation zwischen der Wachstumsrate und dem DNA pro Trockengewicht erkennbar (Abbildung 65).

Bei den Tieren aus den Versuchen zeigt sich allerdings eine Abnahme des DNA/Trockengewicht Verhältnisses mit zunehmender Gesamtlänge (Abbildung 66). Nimmt man an, dass die Menge an DNA pro Zelle konstant ist, so bedeutet dies, dass die Menge an Trockengewicht pro Zelle zunimmt was z.B. auf mehr Speichersubstanz oder mehr Zellwandmaterial zurückgeführt werden kann. Größere Zellen bei größeren Tiere wurden für Fruchtfliegen beschrieben (Stevenson et al. 1995, Alexander 1995). Das diese mit mehr Speichersubstanzen angefüllt sind, kann mit den in diesem Projekt erhobenen Daten allerdings nicht überprüft werden. Zwar nehmen der Energiegehalt und das Aschegewicht mit der Größe der Tiere nicht zu (Abbildung 24, Abbildung 25) aber diese Ergebnisse können nicht auf die Anzahl der Zellen normiert werden, da es keine histologischen Schnitte gibt.

Das kleinere Tiere kleinere Zellen haben, könnte ein Effekt des Wachstums sein: während des Wachstumsprozesses befinden sich mehr Zellen in der Teilung und dadurch wird mehr DNA pro analysiertem Trockengewicht gemessen. Ein Indiz für diese Theorie wäre die Korrelation der prozentualen Gewichtszunahme, berechnet aus dem Nassgewicht pro Länge (Abbildung 2), der Wachstumsgleichung (6) und dem DNA pro Trockengewichtsverhältnis (Abbildung 67).

Gegen diese Theorie spricht allerdings, dass in den Hungerversuchen (Kapitel 5.3), in denen kein bzw. nur geringes Wachstum stattgefunden hat, DNA/Trockengewicht ebenfalls mit der Größe der Tiere abnimmt (Abbildung 66). Für die endgültige Klärung dieser Frage wären histologische Schnitte der Zellen verschieden großer Tiere nötig.

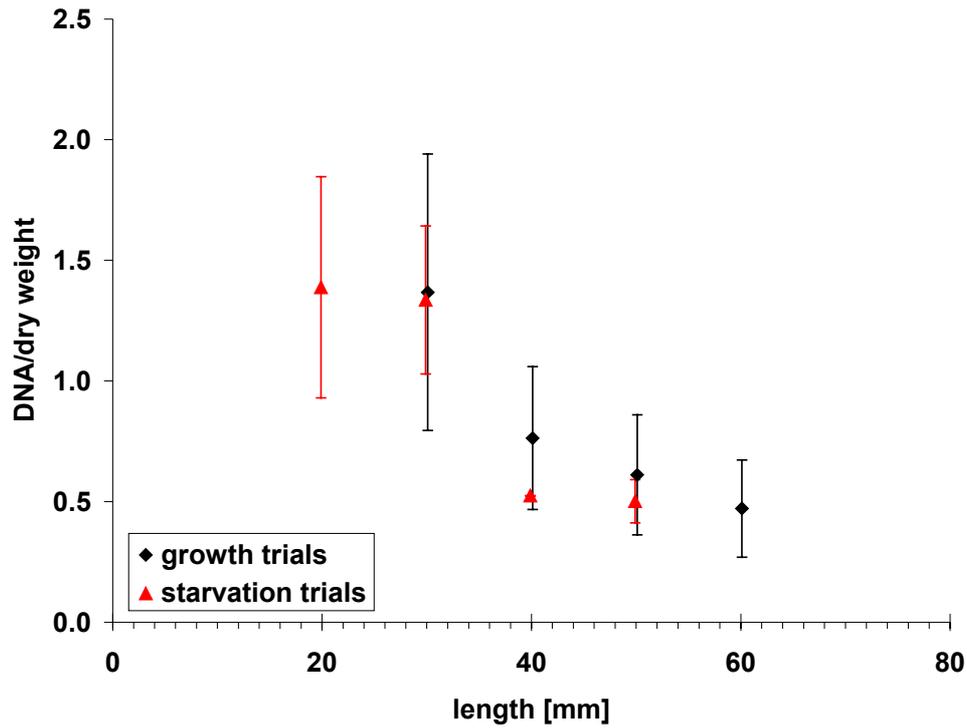


Abbildung 66: DNA pro Trockengewicht (präparierter Muskel) in Abhängigkeit von der Gesamtlänge von *Crangon crangon* aus Hunger- und Wachstumsversuchen.

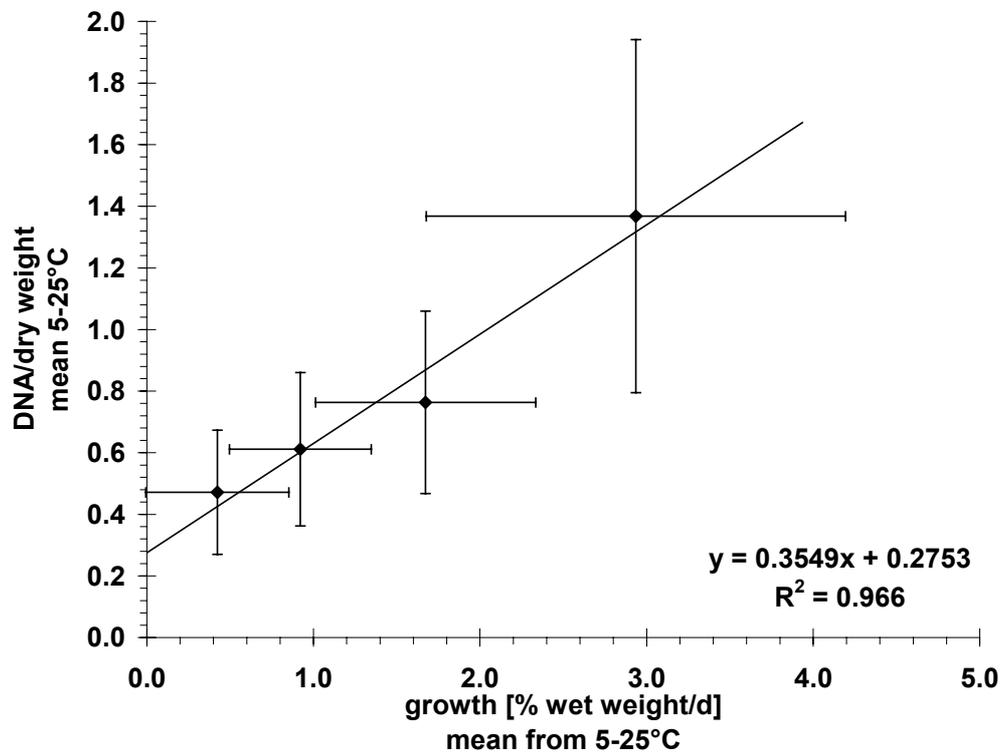


Abbildung 67: Korrelation des DNA/Trockengewicht [$\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$] (Muskel) mit der Wachstumsrate in [$\%\text{ww}\cdot\text{d}^{-1}$] bestimmt in den Wachstumsversuchen mit *Crangon crangon*.

5.3 Hungerversuche

5.3.1 Material und Methoden

Die Hungerversuche wurden 2006 und 2007 am IHF durchgeführt. Die Versuchstiere wurden in Büsum gefangen und in belüfteten Behältern ins Labor transportiert. Am Tag nach der Probennahme wurden die Tiere vermessen und in Kautexflaschen gesetzt. Einzelhaltung war aufgrund von Kannibalismus (Pihl & Rosenberg 1984) (Regnault 1976) (Evans 1984) notig um jegliche Futterquellen auszuschlieen. Zur Vermeidung nicht bestimmbarer Futterquellen wurden die Versuche auerdem in einem geschlossenen Kreislauf durchgefohrt. Dieser wurde nach jedem Versuch grundlich gereinigt und mit frisch angesetztem (3-4 Tage zuvor) kunstlichem Seewasser befüllt. Der Kreislauf enthielt insgesamt ca. 1100 l Wasser. Die Wassertemperatur in dem Kreislauf betrug $\pm 2^\circ\text{C}$ der Wassertemperatur beim Fang der Versuchstiere. Der Salzgehalt wurde auf 27 bis 30 psu eingestellt.

Jeweils 10 der 500 ml Kautexflaschen mit den Tieren wurden in ein Aquarien (Polypropylen, 40 x 30 x 20 cm, 17 l befüllt) gestellt. Der Wasseraustausch war durch kleine Locher ($\text{Ø} \sim 1\text{mm}$) und eine Schlauchschlinge im Ablauf gewahrleistet (Abbildung 68 und Abbildung 69). Durch diese Schlinge sank der Wasserspiegel in regelmaigen Abstanden (ca. alle 30 min) und das Wasser in den Kautexflaschen wurde teilweise ausgetauscht.

Nach 10, 20, 30, 60, 130, 190, 230, 280 und 330 Temperatur-Tagen ($\text{Temperatur}[\text{°C}] \cdot \text{Zeit}[\text{d}]$) wurden 5 Garnelen entnommen und bei -80°C fur die spatere Analyse eingefroren.



Abbildung 68: Versuchsaufbau für die Hungerversuche. Aquarien mit Kautexflaschen. In jede Kautexflasche wurde eine Garnele gesetzt.

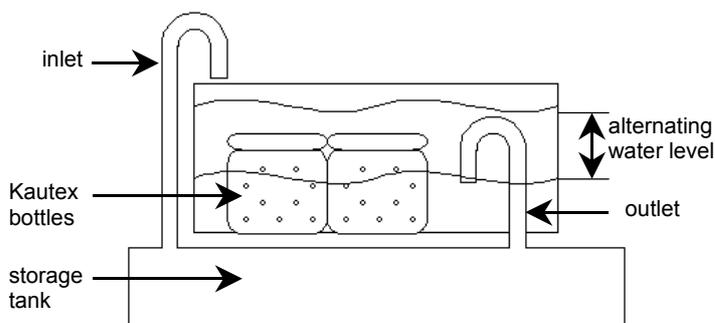


Abbildung 69: Schematische Zeichnung des Versuchsaufbaus. Der Wasseraustausch wurde durch die geknickten Ausfluss gewahrleistet.

5.3.2 Ergebnisse der Hungerversuche

5.3.2.1 Trockengewichts-Konditionsindex

Der Trockengewichtskonditionsindex (TKI) nimmt in allen Hungerversuchen, bei allen Temperaturen und Größenklassen kontinuierlich mit der Zeit ab (Abbildung 71, Tabelle 7). Bei großen Tieren und niedrigeren Temperaturen sank der TKI langsamer als bei kleinen Tieren und hohen Temperaturen. Die Anfangswerte waren in allen Versuchen > 1 und nahmen dann auf Werte bis 0.8 ab. Für alle Versuche konnte Linearität dieser Abnahme nachgewiesen werden, ein nicht lineares Modell ergab keine signifikant bessere Beschreibung der Abnahme des TKI über die Zeit.

Die schnellere Abnahme des TKI bei höheren Temperaturen ist eine Folge des exponentiellen Anstiegs des Grundmetabolismus der Tiere mit der Temperatur (Gillooly et al. 2001). Allerdings nimmt der Metabolismus auch potentiell mit der Körpergröße zu. Daher könnte man erwarten, dass größere Tiere schneller an Gewicht verlieren als kleinere, was nicht der Fall ist. Vermutlich haben größere Tiere effektivere Energiespeicher. Zudem sind sie weniger aktiv als kleinere Tiere.

Eine andere Ursache könnte die Art der Energiereserve sein. So wird der Hauptteil der Energie zwar vermutlich in Protein gespeichert (Referenzen siehe 4.1.3) aber ein Teil der gespeicherten Energie kann bei Crustaceen auch als Fettsäurereserven in der Mitteldarmdrüse (Muhlia-Almazán & García-Carreño 2008, Sánchez-Paz et al. 2007) oder als Blutzuckerreserven (Clifford & Brick 1983) vorliegen. Eventuell reichen diese Reserven bei größeren Tieren auf Grund der geringeren Aktivität länger als bei kleineren Tieren. Letztere müssen daher schneller auf die Proteinreserven zugreifen und verlieren daher mehr an Gewicht. Das größere Tiere mehr Energiereserven haben konnte jedoch nicht festgestellt werden (Kapitel 4.2.4).

Tabelle 7: Abnahme des Trockengewichtskonditionsindex von *Crangon crangon* pro Tag (links) und Korrelationskoeffizient r^2 (rechts) für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.

	20 mm	30 mm	45 mm	60 mm		20 mm	30 mm	45 mm	60 mm
9°C		-0.0080	-0.0076				0.827	0.643	
12°C	-0.0155	-0.0108	-0.0107	-0.0059		0.910	0.895	0.804	0.630
17°C		-0.0170	-0.0104				0.893	0.780	
21°C		-0.0161	-0.0188				0.657	0.916	

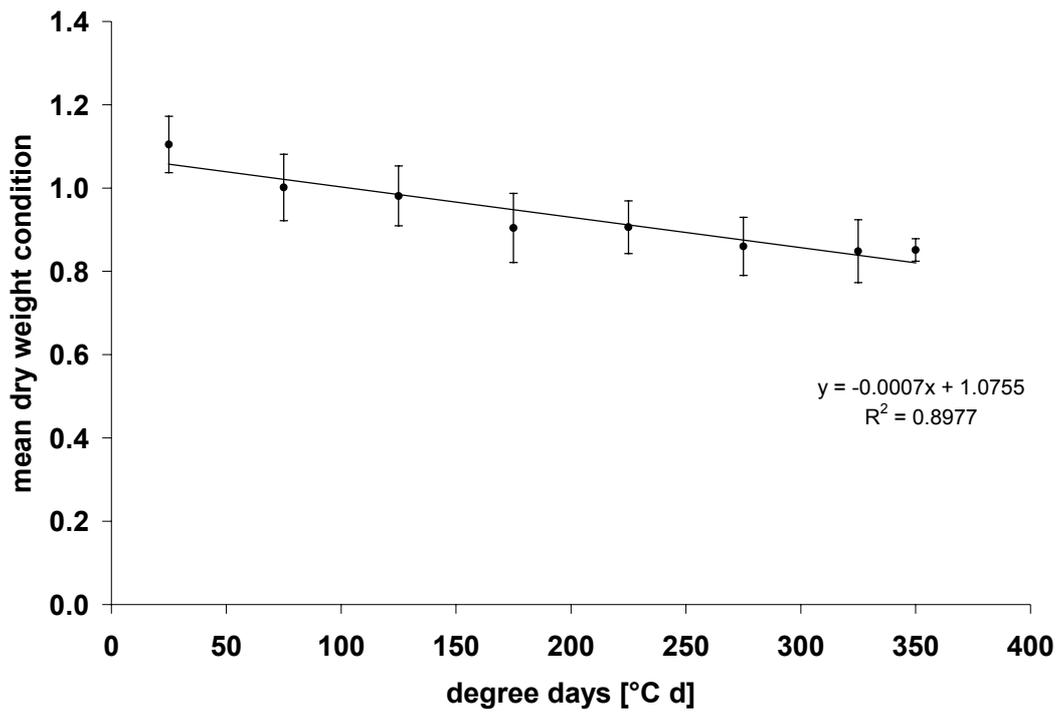


Abbildung 70: Mittleres Trockengewicht aller mit *Crangon crangon* durchgeführten Hungerversuche in Abhängigkeit vom Temperaturtag [°C·d]

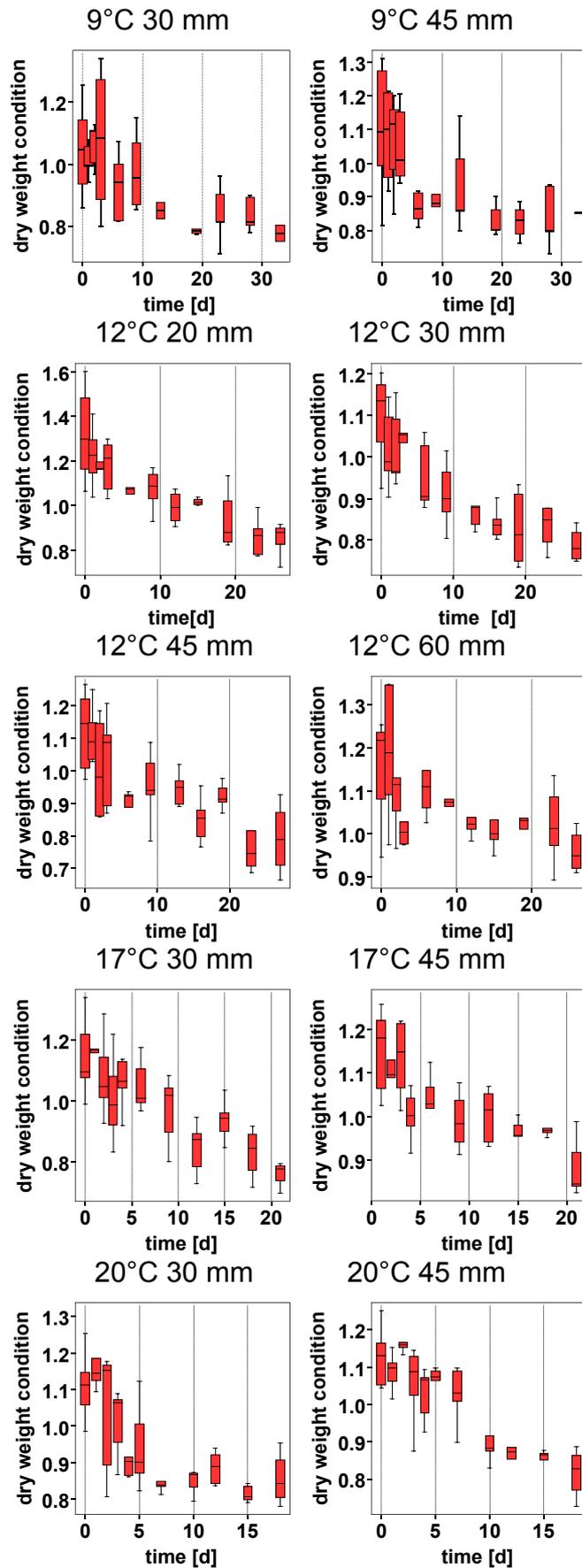


Abbildung 71: Abnahme des Trockengewichtskonditionsindex von *Crangon crangon* pro Tag für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.

5.3.2.2 Abschätzung der Wachstumskonstanten k über die Hungerversuche

Anhand der Gewichtsabnahme der Garnelen aus den Hungerversuchen lässt sich die Wachstumskonstante k abschätzen. Durch das Angleichen einer exponentiellen Funktion an diese Daten ergab sich der folgenden Zusammenhang zwischen k und der Temperatur (T in $^{\circ}\text{C}$):

$$k = 0.3909 \cdot e^{0.0758 \cdot T} \quad (15)$$

Nimmt man eine mittlere Nordseetemperatur von 10°C an so ergibt sich daraus ein k von 0.68.

Dieser Wert ist geringer als der in den Wachstumsversuchen bestimmte Wert. Hierbei muss allerdings beachtet werden, dass k auch von L_{∞} abhängt (Tabelle 12) und das in den Hungerversuchen vorwiegend der Ruhemetabolismus beobachtet wurde. Nimmt ein Tier Nahrung auf oder bewegt es sich so ist der Energieverbrauch wesentlich höher (Watson in (Zhang & Lin 2005)).

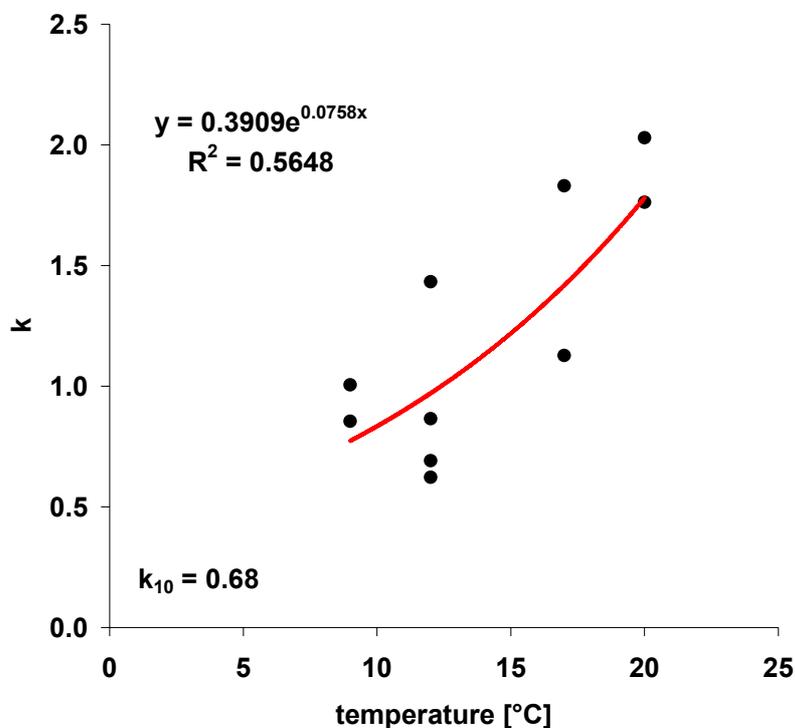


Abbildung 72: k berechnet über den Gewichtsverlust in Hungerversuchen in Abhängigkeit von der Temperatur

5.3.2.3 RNA/DNA Verhältnisse

Im Verlauf der Hungerversuche nahm das RNA/DNA Verhältnis mit der Zeit ab. Die Abnahme ist bei niedrigen Temperaturen und für kleinere Tiere etwas stärker ausgeprägt als für größere Tiere. Pro Tag nimmt das Verhältnis von RNA/DNA um 0.07 bis 0.02 ab. Die Startwerte lagen zwischen 0.8 und 1.3 und nahmen im Verlauf des Versuches auf minimal 0.4 ab. Eine Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses in Hungerversuchen wurde bei Fischen und Copepoden ebenfalls beobachtet (Ali et al. 2005, Wagner et al. 1998, Richard et al. 1991). Eine deutliche Abnahme konnte dabei teilweise bereits nach einem Tag beobachtet werden was in den in diesem

Projekt durchgeführten Versuchen nicht der Fall war. Hier konnte zu Beginn in manchen Versuchen eine geringere Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses während der ersten Tage gezeigt werden die danach Anstieg.

Die höhere Korrelation der RNA/DNA Veränderung mit der Zeit bei niedrigen Temperaturen kann verschiedene Ursachen haben. So ist bei niedrigen Temperaturen der RNA pro DNA Gehalt höher wodurch auch mehr RNA mit der Zeit abgebaut werden kann. Der höhere RNA Gehalt kommt vorwiegend durch geringere Umsatzraten zustande. Bei niedrigen Temperaturen ist der Metabolismus geringer, daher wird für die Proteinsynthese mehr RNA benötigt, um die gleiche Menge an Protein zu transkribieren wie bei höheren Temperaturen. Im Gegensatz zu höheren Temperaturen ist allerdings auch die Zellaktivität geringer wodurch dieser Effekt teilweise negiert wird. In allen Fällen ist aber eine feste Menge an RNA nötig um die grundlegenden Zellaktivitäten zu regeln. Daher ist die Menge an RNA die pro DNA abgebaut werden kann bei niedrigeren Temperaturen höher, wodurch bei niedrigen Temperaturen die Abnahme deutlicher zu sehen sein könnte.

Tabelle 8: Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses von *Crangon crangon* pro Tag (links) und Korrelationskoeffizient r^2 (rechts) für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.

	20 mm	30 mm	45 mm	60 mm		20 mm	30 mm	45 mm	60 mm
9°C		-0,0214	-0,0166				0,911	0,796	
12°C	-0,0213	-0,0107	-0,0074	-0,0113		0,671	0,824	0,819	0,700
17°C		-0,0122	-0,0116				0,872	0,451	
21°C		-0,0113	-0,0096				0,327	0,600	

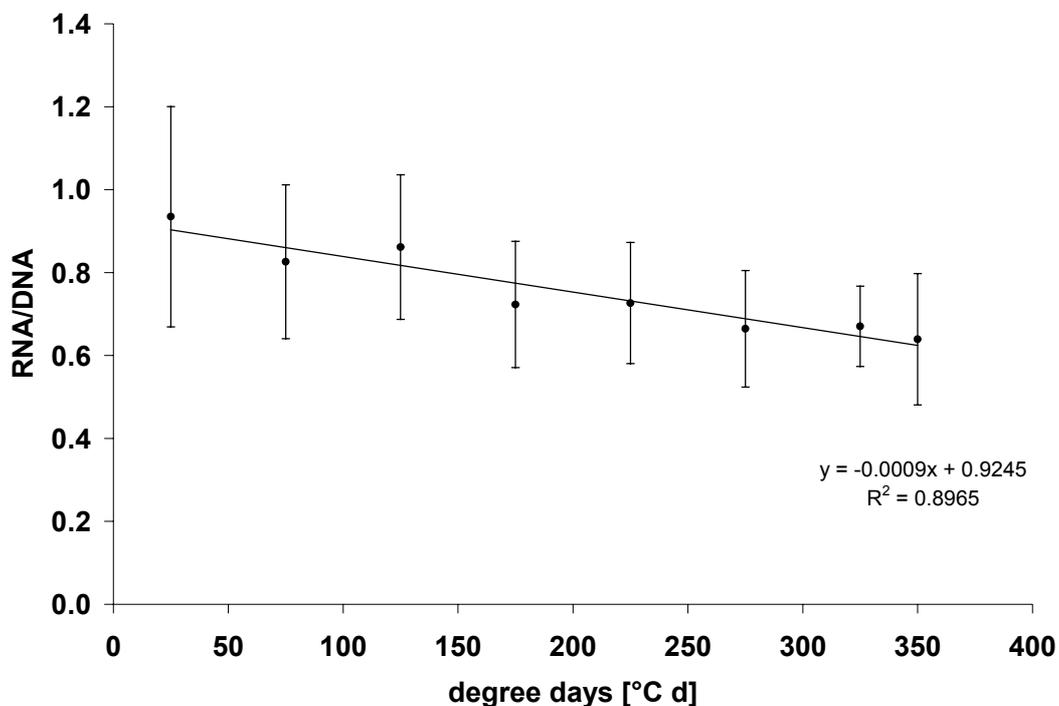


Abbildung 73: Mittleres RNA/DNA Verhältnis aller mit *Crangon crangon* durchgeführten Hungerversuche in Abhängigkeit vom Temperaturtag [°C·d]

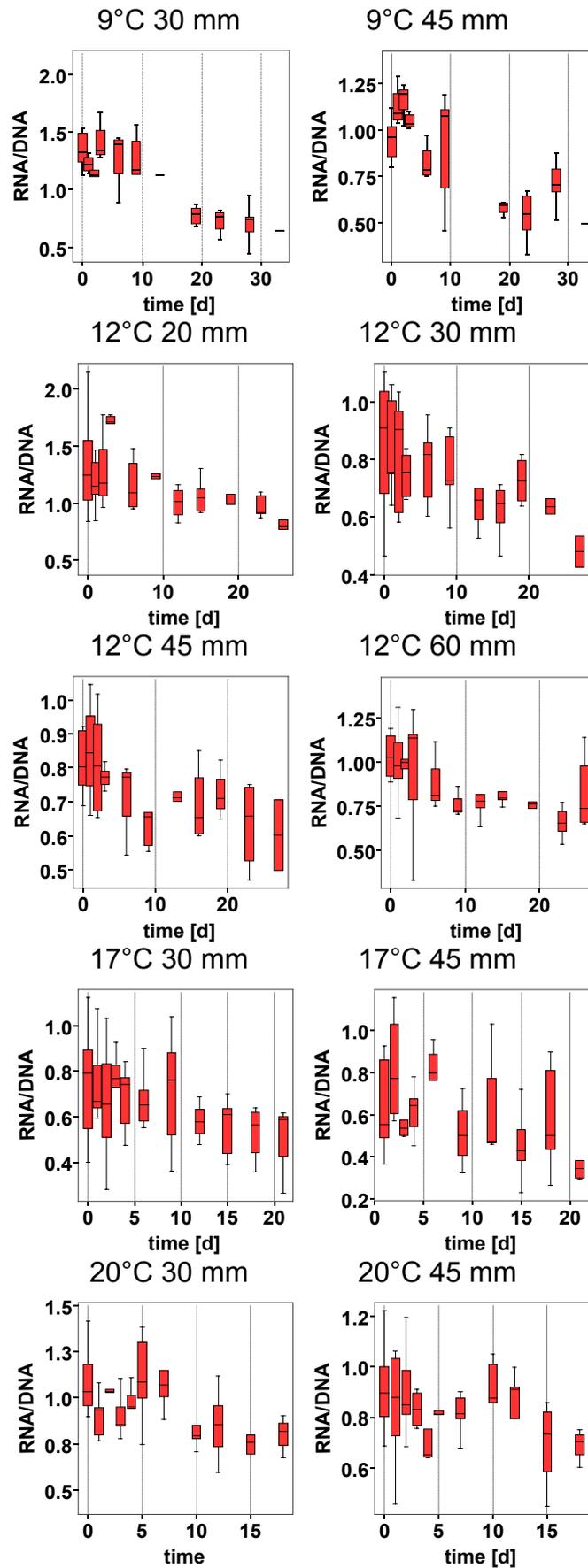


Abbildung 74: Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses von *Crangon crangon* pro Tag für die verschiedenen Längen und Temperaturklassen innerhalb der Hungerversuche.

Bei einem Teil der Versuche ist eine Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses erst nach ein 4-5 Tagen zu erkennen. Dieser Zeitraum liegt in der Größenordnung der Zeiträume die eine Garnele hungern muss, wenn sie sich häutet. Das vollständige Aushärten des Chitinpanzers benötigt ca. 2 Tage. Während dieser Zeitspanne wird die Energie vermutlich aus dem Hepatopankreas gewonnen (Sánchez-Paz et al. 2007). Vermutlich schaltet *Crangon crangon* erst wenn diese Energiereserven erschöpft sind auf einen Hungerstoffwechsel um und reduziert die Synthese von RNA oder aktiviert Enzyme zum Abbau des Proteins. Letzteres könnte den Anstieg an RNA in manchen der Versuche erklären.

5.3.3 Zusammenfassung der Hungerversuche

Gemäß der Hungerversuche scheint das minimale RNA/DNA Verhältnis bei 0.5 bis 0.6 (Abbildung 73) und der minimale TKI bei ca. 0.8 (Abbildung 70) zu liegen. Nach 350 Temperaturtagen konnte für das RNA/DNA Verhältnis noch keine asymptotische Annäherung an einen Wert festgestellt werden (Linearität). Bei dem TKI zeigt sich nur bei 20°C eine entsprechende asymptotische Annäherung an 0.8.

Die Mortalität war in allen Versuchen, sogar bei hohen Temperaturen, sehr gering. Zusammen mit der kontinuierlichen Abnahme des TKI und des RNA/DNA Verhältnisses zeigt dies, dass *Crangon crangon* in der Lage sehr lange Zeiträume ohne Nahrungsaufnahme zu überstehen. Dies passiert einerseits durch Abbau der vorhandenen Reserven (Abnahme des TKI) und andererseits durch das Herunterfahren des Metabolismus (Abnahme der RNA/DNA) und Einstellen der Aktivität (geringer k-Wert). Es konnte gezeigt werden, dass *Crangon crangon* seinen Standard Metabolismus bei Hungerereignissen um bis zu 40% senken kann (Regnault 1981) wohingegen während der ersten 5 Tage die beobachteten Respirationsraten auf einem normalen (hohen) Niveau bleiben. Dies spiegelt sich teilweise auch in den hier gezeigten Daten wieder. Während der ersten Tage bleibt in das RNA/DNA Verhältnis auf einem hohen Niveau, da hier der Metabolismus noch nicht reduziert wurde. Sobald aber die Proteinsynthese reduziert wird, nimmt auch das RNA/DNA Verhältnis ab.

5.4 Übertrag der Hungerversuche auf die Feldkonditionen

Aus den Hungerversuchen die im Verlauf des Projektes durchgeführt wurden konnten die Abnahme des RNA/DNA Verhältnisses sowie des TKI bestimmt werden (Abbildung 75). Des weiteren konnte eine Abnahme des Kaloriegehaltes über 21 Tage bei 17°C (357 °Tage) von 15581 auf 11050 J·g⁻¹ bezogen auf das Trockengewicht festgestellt werden (Uhlir 2002). Daraus ergibt sich eine Abnahme von -216 J·g⁻¹ pro Tag und -13 J·g⁻¹ pro °Tag .

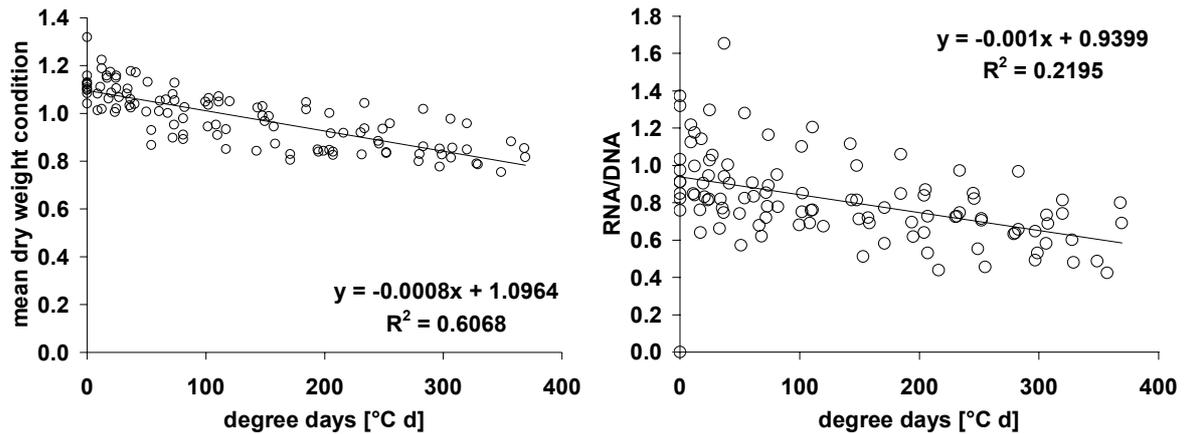


Abbildung 75: TKI (links) und RNA/DNA (rechts) der Garnele *Crangon crangon* bestimmt in Hungerversuchen bei verschiedenen Temperaturen (9, 12, 17, 20°C) und mit verschiedenen Längeklassen (20, 30, 45, 60 mm) dargestellt über Temperaturtage [°C·d]

Basierend auf diesen Raten kann mit Hilfe der Felddaten abgeschätzt werden wie lange ein Tier im Feld gehungert haben muss. Für diese Betrachtung wurden die in Kapitel 4.2.1 und 4.2.2 gezeigten Daten verwendet. Zunächst wurden die vorhandenen RNA/DNA, TKI und Kaloriengehaltswerte für jeden Monat gemittelt. Für die Monate die im Vergleich zum Vormonat geringere Werte aufwiesen wurden anhand der Abnahmeraten (Abbildung 75) die Anzahl der °Tage berechnet die ein Tier gehungert hat. Über die Temperatur in dem aktuellen Monat (Gleichung (11)) kann dann die Anzahl der „Hungertage“ berechnet werden (Abbildung 76).

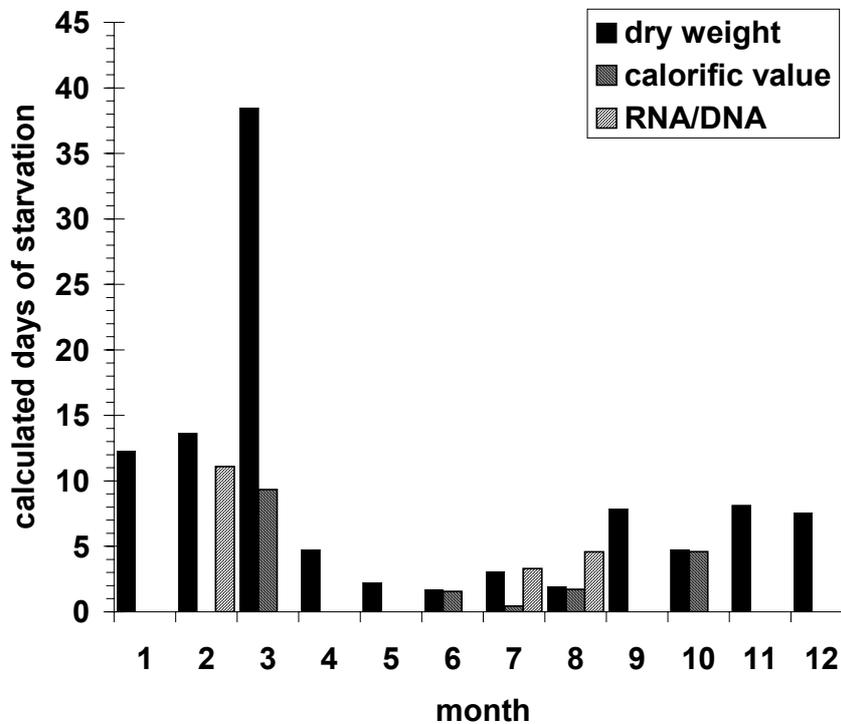


Abbildung 76: Mittlere Anzahl der Tage die ein *Crangon crangon* pro Monat hungert, berechnet aus der Abnahme von RNA/DNA, TKI und Kaloriengehalt in den Hungerversuchen.

Aus der Abnahme des TKI zeigt sich, dass Hungerperioden in jedem Monat auftreten. Allerdings ist die Anzahl der Hunger-Tage in den einzelnen Monaten unterschiedlich. Die höchsten Werte wurden für den März berechnet, die geringsten für Mai und Juni. Legt man für die Berechnungen den Kaloriengehalt oder das RNA/DNA Verhältnis zugrunde ergibt sich ein ähnliches, jedoch abgeschwächeres Bild mit ebenfalls den höchsten Werten im März.

Diese Verteilung ergibt sich höchstwahrscheinlich aus den Futterbedingungen von *Crangon crangon*. Wie bereits erwähnt ist ein Hauptbestandteil der Nahrung der Garnele Zooplankton. Im März wenn die Temperaturen steigen beginnen in der Regel auch die ersten Phytoplanktonblüten. Diese bilden die Grundlage für die darauffolgenden Zooplanktonblüten, die zeitlich um ein paar Wochen versetzt beginnen (vergleiche auch Abbildung 35). Das bedeutet für die Nordseegarnele, dass im März wenig Futter vorhanden ist, gleichzeitig steigen aber die Temperaturen und damit der energetische Grundumsatz. Dies führt zu einer rapiden Abnahme an Körpersubstanz dargestellt über den TKI. Die Anzahl der Hunger-Tage die über das RNA/DNA Verhältnis berechnet wurden ist im Vergleich zu den TKI-Hunger-Tagen geringer. Das resultiert vermutlich aus der zuvor beschriebenen Aufrechterhaltung einer hohen Aktivitätsrate während der ersten Hungerperiode.

An dieser Stelle muss angemerkt werden, dass es sich bei der Berechnung der Hunger-Tage auf diese Weise um eine Maximalabschätzung handelt. In Laborversuchen konnte gezeigt werden, dass *Crangon crangon* in Hungerperioden den Metabolismus reduziert. Im Labor gibt es allerdings keinerlei Störungen durch Artgenossen oder Räuber wodurch im Feld vermutlich ein höherer Energieverbrauch auftreten wird als im Labor.

Zusammenfassend kann jedoch davon ausgegangen werden, dass der Futtermangel sowie die Zunahme der Temperatur einen starken Stress auf die Population bedeutet der zumindest in diesem Zeitraum zu einem verminderten Wachstum vermutlich aber auch zu einer hohen Sterblichkeit führt. Geringes bis Nullwachstum konnte für die Nordseegarnele in verschiedenen Studien gezeigt werden (Uhlig 2002, Regnault 1981) und auch die Tiere die sich in den Hungerversuchen gehäutet haben wiesen kleine bis Null-Inkrementen auf.

6 Mortalitätsbestimmung

6.1 Abschätzung der Gesamtsterblichkeit

6.1.1 Material und Methoden

6.1.1.1 Verwendete Methoden zum Abschätzen von L_∞ und θ

Im Folgenden werden in Kürze die Methoden zur Abschätzung von L_∞ und $\theta = Z/k$ skizziert. Verwendet wurde die Methode von Beverton and Holt (Beverton & Holt 1956)

$$\theta_{BH} = \frac{L_\infty - \bar{L}}{\bar{L} - L_c} \quad (16)$$

mit \bar{L} is der mittleren Länge aller Tiere Größer als L_c der Länge ab der alle Tiere durch das Netz gefangen werden.

Die Methode von Jones and Zalinge in der θ_{JZ} über lineare Regression ermittelt wird (Jones & van Zalinge 1981):

$$\ln(C(L, L_\infty)) = a + \theta_{JZ} \ln(L_\infty - L) \quad (17)$$

mit $C(L, L_\infty)$ der Anzahl der gefangenen Tiere größer zwischen L und L_∞ .

Die Methode von (Hoenig et al. 1983)

$$\theta_H = \frac{\ln(2)}{-\ln\left(1 - \frac{L_{median}}{L_\infty}\right) + \ln\left(1 - \frac{L_c}{L_\infty}\right)} \quad (18)$$

mit L_{median} der Median Länge aller Tiere größer L_c .

Die Methode von (Ssentongo & Larkin 1973)

$$\bar{y} = \ln\left(1 - \frac{\bar{L}}{L_\infty}\right) \quad (19)$$

$$y_c = \ln\left(1 - \frac{L_c}{L_\infty}\right) \quad (20)$$

$$\theta_{SL} = \frac{n}{n+1} \cdot \frac{1}{(\bar{y} - y_c)} \quad (21)$$

mit n der Anzahl der Tiere größer L_c

Die Powell Methode (Powell 1979) die neben θ auch die Abschätzung des L_∞ ermöglicht:

$$L_{\infty P} = \bar{L} + \frac{2 \cdot S_l^2 (\bar{L} - L_c)}{(\bar{L} - L_c)^2 - S_l^2} \quad (22)$$

$$\theta_P = \frac{2 \cdot S_l^2}{(\bar{L} - L_c)^2 - S_l^2} \quad (23)$$

mit S_i^2 der Varianz der Länge aller Tiere größer als L_c

Die modifizierte Wetherall Methode (Wetherall et al. 1987) (Sparre et al. 1989) die ebenfalls über eine Regression die Abschätzung des L_∞ ermöglicht.

$$\bar{L} - L' = a \cdot L' + b \quad (24)$$

$$L_{\infty W} = -\frac{b}{a} \quad (25)$$

$$\theta_W = -\frac{(1+a)}{a} \quad (26)$$

Die Methode von (Miranda 2002)

$$\bar{L} = L_\infty + \frac{Z}{Z+k}(L_\infty - L_i) \quad (27)$$

$$\theta_M = -\frac{a}{1-a} \quad (28)$$

Die Methode der "length converted catch curve" (Pauly 1983) die neben der maximalen Länge L_∞ auch Informationen über das Wachstum k benötigt:

$$\ln \left(\frac{C(L_1, L_2)}{\frac{1}{k} \cdot \ln \left(\frac{L_\infty - L_2}{L_\infty - L_1} \right)} \right) = a - \theta_{LCC} \cdot \ln \left(1 - \frac{L_1 + L_2}{2 \cdot L_\infty} \right) \quad (29)$$

$C(L_1, L_2)$ ist hierbei die Menge der Tiere zwischen den Längenklassen L_1 und L_2 .

Von (de Graaf & Dekker 2006) wurde eine Methode zur Berechnung der saisonalen „length converted catch curve“ erstellt Angelehnt an diese Methode wurde das θ_{sLCCC} bestimmt. t_0 wurde dabei auf 0 und t_s auf 0.5 gesetzt.

In den Methoden in denen eine Regression nötig war wurden die Steigung a und der Achsenabschnitt b über die folgenden Gleichungen berechnet

$$a = \frac{\left(n \cdot \sum_{i=1}^n (x_i \cdot y_i) - \sum_{i=1}^n x_i \cdot \sum_{i=1}^n y_i \right)}{\left(n \cdot \sum_{i=1}^n x_i^2 - \sum_{i=1}^n x_i \cdot \sum_{i=1}^n x_i \right)} \quad (30)$$

$$b = \frac{\sum_{i=1}^n y_i}{n} - \frac{a \cdot \sum_{i=1}^n x_i}{n} \quad (31)$$

6.1.1.2 Datensätze

Für die Abschätzung der Sterblichkeiten wurden verschiedene Datensätze verwendet. Zum Einen die Daten des Demersal Young Fish Surveys der Bundesforschungsanstalt für Fischerei, sowie die Beifangdatenserien von Büsum und Ostfriesland der gleichen Behörde. Des Weiteren konnte durch eine Kooperation

mit dem RIVO in den Niederlanden die Daten des Demersal Fish Surveys verwendet werden.

Der Demersal Fish Survey wird mit einer 3 m Baumkurre durchgeführt mit einer Maschenweite von 35 mm und 20 mm im cod-end. Ein Hol dauert dabei 15 min und die Schleppgeschwindigkeit beträgt 2-3 Knoten. Die Kurre ist mit einer Scheuchkette ausgerüstet. Die Garnelen werden bei diesem Survey von Beginn an in 1 mm Klassen getrennt angegeben.

Der Demersal Young Fish Survey wird seit 1973 im Herbst und im Frühling durchgeführt. Verwendet wird ein 3 m Baumkurre mit 20 mm Maschenweite im Steert. In diesem Survey wird keine Scheuchkette verwendet. Ein Hol beträgt 30 min. Bei diesem Survey wurden die Garnelen ab 1998 in 1 mm Klassen aufgeteilt.

Die Beifangserien aus Ostfriesland und Büsum beihalten Daten von kommerziellen Krabbenkuttern. Diese Daten liegen in 5 mm Klassen vor. Die Daten der Beifangserie aus Cuxhaven wurden nicht ausgewertet, da diese eine unbekannte Menge an kleineren *Crangon allmanni* enthalten zu scheint.

6.1.1.3 Evaluation des Einflusses der Methoden auf θ

Wie in der Einleitung beschrieben kann die Mortalität der Nordseegarnele aufgrund fehlender Altersbestimmungsmerkmale nur über Längen-Häufigkeitsverteilungen abgeschätzt werden. Diese Methoden (Miranda 2002, Wetherall et al. 1987, Pauly & Morgan 1987, Hoenig et al. 1983, Jones & van Zalinge 1981, Powell 1979, Ssentongo & Larkin 1973, Beverton & Holt 1956) basieren allerdings auf verschiedenen Annahmen. So wird davon Ausgegangen, dass es keine Saisonalität im Wachstum, dem Rekrutment oder der Mortalität gibt und, dass die Wachstumskonstante k und die maximale Länge L_∞ für alle Tiere gleich ist. Diese Annahmen treffen auf die Nordseegarnele nicht zu (siehe 3.2). Innerhalb dieses Projektes wurde daher ein Computermodell erstellt, dass vom Prinzip einer rudimentären Version des Y/R Modell entspricht und Längenhäufigkeitsverteilungen erstellt.

6.1.1.3.1 **Modell zur Erstellung der Längen-Häufigkeitsverteilungen**

Das Modell besteht im Wesentlichen aus drei Schleifen. Die erste Schleife ist die Zeitschleife in der jeden Tag im Jahr eine Kohorte von Tieren startet. Die zweite Schleife umfasst alle Tiere in dieser Kohorte und ermöglicht es Tiere mit verschiedenen Eigenschaften (k , L_∞) zu erstellen. Innerhalb der dritten Schleife werden jeden Tag die aktuellen Längenhäufigkeitsverteilungen ermittelt und am Ende gemittelt, so dass es möglich wird eine mittlere Längen-Häufigkeitsverteilung für ein Jahr anzugeben.

Bei dem Wachstum konnte unterschieden werden ob es sich um saisonales oder nicht saisonales Wachstum handeln sollte (Gl. (32) oder Gl. (33))

$$L_t = L_\infty \cdot \left(1 - e^{-k \cdot (t-t_0)}\right) \quad (32)$$

$$L_t = L_\infty \cdot \left(1 - e^{-k \cdot (t-t_0) - \left(\frac{C \cdot k}{2 \cdot \pi}\right) [\sin(2 \cdot \pi \cdot (t-t_s)) - \sin(2 \cdot \pi \cdot (t_0-t_s))]} \right) \quad (33)$$

dabei ist L_t die Länge zur Zeit t (in Jahren), L_∞ ist die maximal Länge, k die Wachstumskonstante pro Jahr, t_0 der Zeitpunkt an dem ein Tier die Länge 0 hat und C und t_s in (33) beschreiben die Oszillation des Wachstums übers Jahr.

Die Mortalität wurde berechnet über

$$N_t = N_0 \cdot e^{-Z \cdot t} \quad (34)$$

mit N_t der Anzahl der Tiere nach der Zeit t . N_0 der Menge an Tieren zum Zeitpunkt $t = 0$.

Für eine saisonal schwankende Mortalität wurde eine Kosinusfunktion verwendet.

$$Z = Z + \Delta Z \cdot -\cos(2\pi \cdot t) \quad (35)$$

mit ΔZ der Amplitude der Schwankung um den Wert Z . In dieser Form erfährt das Tier die maximale Mortalität im Sommer. Die Anzahl der verbleibenden Tiere an einem Tag ist dann

$$N_t = N_0 \cdot e^{-\frac{1}{365} \cdot \sum_{i=1}^n Z + \Delta Z \cdot Z \cdot \left(-\cos\left(2 \cdot \pi \cdot \frac{t}{365}\right)\right)} \quad (36)$$

Da die Berechnung der Summe in dieser Gleichung innerhalb des Modells sehr zeitaufwendig ist, wurde die Summe durch eine trigonometrische Funktion vereinfacht. Je nach Saison der maximalen Sterblichkeit ergibt sich dann

Maximale Mortalität im Sommer:

$$-\frac{1}{365} \cdot \sum_{i=1}^n Z + \Delta Z \cdot Z \cdot \left(-\cos\left(2 \cdot \frac{t}{365}\right)\right) = -\frac{Z \cdot t}{365} - \frac{\Delta Z}{365} \cdot \left(-\sin\left(\frac{t}{365} \cdot 2 \cdot \pi\right) \frac{365}{2 \cdot \pi}\right) \quad (37)$$

Maximale Mortalität im Herbst:

$$-\frac{1}{365} \cdot \sum_{i=1}^n Z + \Delta Z \cdot Z \cdot \left(-\sin\left(2 \cdot \frac{t}{365}\right)\right) = -\frac{Z \cdot t}{365} - \frac{\Delta Z}{365} \cdot \left(-\cos\left(\frac{t}{365} \cdot 2 \cdot \pi\right) \frac{365}{2 \cdot \pi} \frac{365}{2 \cdot \pi}\right) \quad (38)$$

Maximale Mortalität im Frühling:

$$-\frac{1}{365} \cdot \sum_{i=1}^n Z + \Delta Z \cdot Z \cdot \left(\sin\left(2 \cdot \frac{t}{365}\right)\right) = -\frac{Z \cdot t}{365} - \frac{\Delta Z}{365} \cdot \left(-\cos\left(\frac{t}{365} \cdot 2 \cdot \pi\right) \frac{365}{2 \cdot \pi} + \frac{365}{2 \cdot \pi}\right) \quad (39)$$

Maximale Mortalität im Winter:

$$-\frac{1}{365} \cdot \sum_{i=1}^n Z + \Delta Z \cdot Z \cdot \left(\sin\left(2 \cdot \frac{t}{365}\right)\right) = -\frac{Z \cdot t}{365} - \frac{\Delta Z}{365} \cdot \left(\sin\left(\frac{t}{365} \cdot 2 \cdot \pi\right) \frac{365}{2 \cdot \pi}\right) \quad (40)$$

Für eine Berechnung mit einem variablen Schlupftag ergibt sich (max. Mortalität im Sommer)

$$N_t = N_0 \cdot e^{-\frac{Z \cdot t}{365} - \frac{\Delta Z}{365} \left[\left(-\sin\left(\frac{t}{365} \cdot 2 \cdot \pi\right) \frac{365}{2 \cdot \pi}\right) - \left(-\sin\left(\frac{t_0}{365} \cdot 2 \cdot \pi\right) \frac{365}{2 \cdot \pi}\right) \right]} \quad (41)$$

Um eine Berechnung mit verschiedenen Anzahlen geschlüpfter Tiere zu ermöglichen konnte N_0 , die Größe der Startkohorte, ebenfalls variiert werden. Hierfür konnten Daten entweder aus einer Datei eingelesen werden oder durch eine Sinusfunktion berechnet werden.

Für die Variation der Wachstumsparameter k und L_∞ wurden normalverteilte Zufallsvariablen erstellt mit denen die Wachstumsparameter multipliziert wurden. Zur Vermeidung unrealistischer Größen wurde die maximale Variabilität des L_∞ auf die dreifache Standardabweichung limitiert.

6.1.1.3.2 Methodengenauigkeit wenn Daten nur aus dem Herbst vorhanden sind

Das zuvor beschriebene Modell wurde verwendet um Längenhäufigkeitsverteilungen unter den folgenden Annahmen zu erstellen.

- Saisonales Wachstum gemäß (33)
- Saisonale Mortalität gemäß (38) mit einem Maximum im Herbst
- Saisonales Rekrutment nach Temming und Damm (2002)
- Variabilität mit einer Standardabweichung um ein mittleres k von 30%
- Variabilität mit einer Standardabweichung um ein mittleres L_{∞} von 5%
- Längen-Häufigkeitsverteilungen sind nur für den Herbst verfügbar

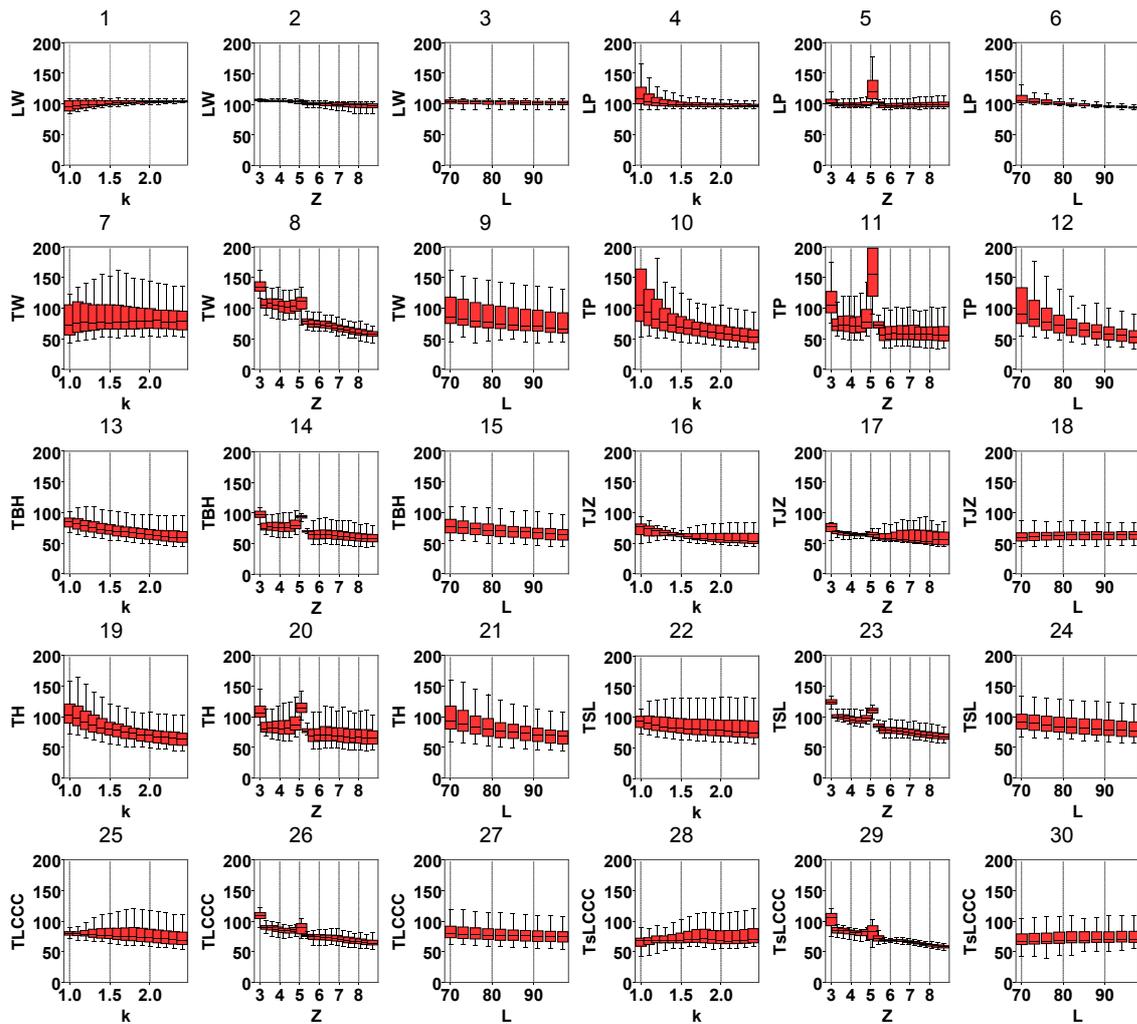


Abbildung 77: Übereinstimmung (in %) der mit den verschiedenen Methoden geschätzten Werte (Z und L_{∞}) mit den im Modell zur Erstellung künstlicher Längen-Häufigkeitsverteilungen angenommenen Werten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen nur für den Herbst vorhanden sind. (1-3) L_{∞} Wetherall et al. (4-6) L_{∞} Powell (7-9) θ Wetherall (10-12) θ Powell (13-15) θ Beverton & Holt (16-18) Jones & Zalinge (19-21) Hoening (22-24) Ssentongo & Larkin (25-27) nonseasonal und (28-30) seasonal Length Converted Catch Curve.

Die verschiedenen Methoden zur Abschätzung des θ und des L_{∞} wurden auf die erstellten Längen-Häufigkeitsverteilungen angewendet und dadurch die Genauigkeit der Methode bestimmt. Die Übereinstimmung der Schätzungen mit den angenommenen Werten ist in Abbildung 77 in Abhängigkeit von k , Z und L_{∞} dargestellt. In Abbildung 79 ist die Abweichung des vorhergesagten Wertes von dem angenommenen Wert dargestellt.

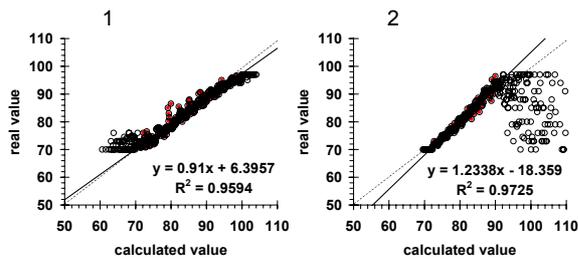


Abbildung 78: Regression der berechneten gegen die angenommenen L_{∞} Werte. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen nur für den Herbst vorhanden sind. (1) Wetherall et al. (2) Powell

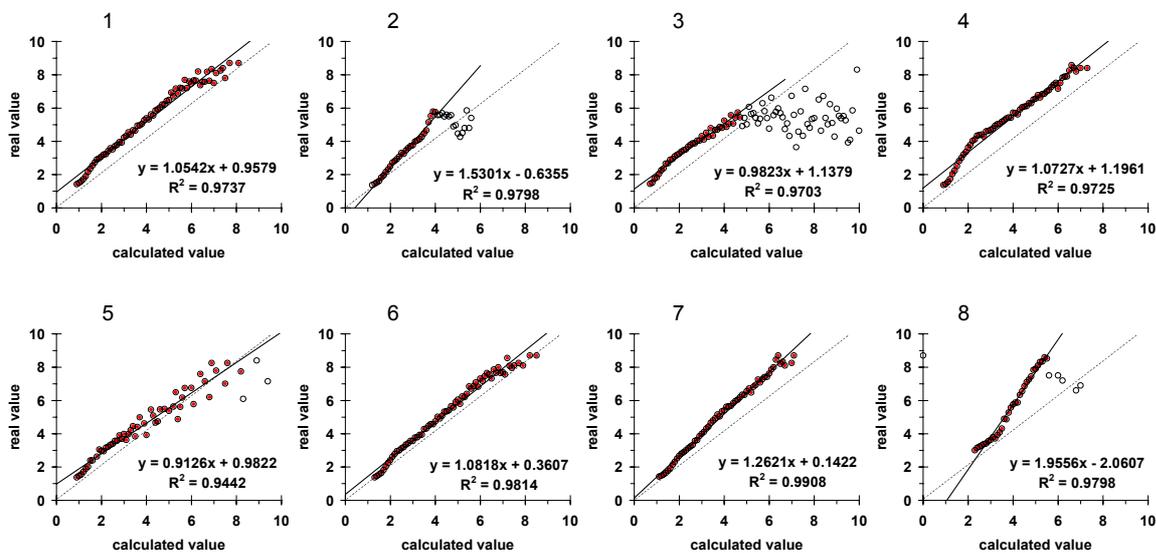


Abbildung 79: Regression der berechneten gegen die angenommenen Sterblichkeiten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen nur für den Herbst vorhanden sind. (1) Wetherall et al., (2) Powell, (3) Beverton & Holt, (4) Jones & Zalinge, (5) Hoenig, (6) Ssentongo & Larkin, (7) nonseasonal, (8) seasonal Length Converted Catch Curve.

Aus den Daten wird ersichtlich, dass die Genauigkeit der Methoden im Wesentlichen unabhängig sind von L_{∞} und größtenteils auch von Variationen in k . Den größten Einfluss auf die Genauigkeit hat die Sterblichkeit Z .

Es ergeben sich unterschiedliche Abhängigkeiten der Schätzungen der verschiedenen Methoden. Ein größeres Z führt bei den Methoden (Wetherall et al. 1987) und (Powell 1979) und im geringen Umfang bei (Beverton & Holt 1956), (Hoenig et al. 1983) und (Ssentongo & Larkin 1973) zu einer Überschätzung und bei (Jones & van Zalinge 1981) sowie der saisonalen und nicht saisonalen „length converted catch curve“ (Pauly & Morgan 1987) zu einer Unterschätzung des tatsächlichen Z .

Das L_{∞} wird in der Regel mit der Wetherall Methode genauer geschätzt als mit der Powell Methode.

6.1.1.3.3 Methodengenaugigkeit wenn Daten aus dem ganzen Jahr vorhanden sind

Unter den gleichen Voraussetzungen die in dem vorherigen Absatz beschrieben sind wurden Längen-Häufigkeitsverteilungen erstellt, in diesem Fall allerdings unter der Annahme das Daten für das gesamte Jahr vorhanden sind. Die Ergebnisse sind in Abbildung 80 dargestellt. Im Vergleich zu den Ergebnissen in Abbildung 77 und Abbildung 79 zeigt sich, dass die Genauigkeit der Schätzung größer wird wenn man Daten aus dem gesamten Jahr vorliegen. Des Weiteren zeigt sich das die „length converted catch curve“ und die Jones und Zalinge Methode die Daten weniger unterschätzen.

Die Genauigkeit der Wetherall Methode zur Abschätzung des L_∞ liegt bei vorhandenen Daten aus dem ganzen Jahr bei nahezu 100%.

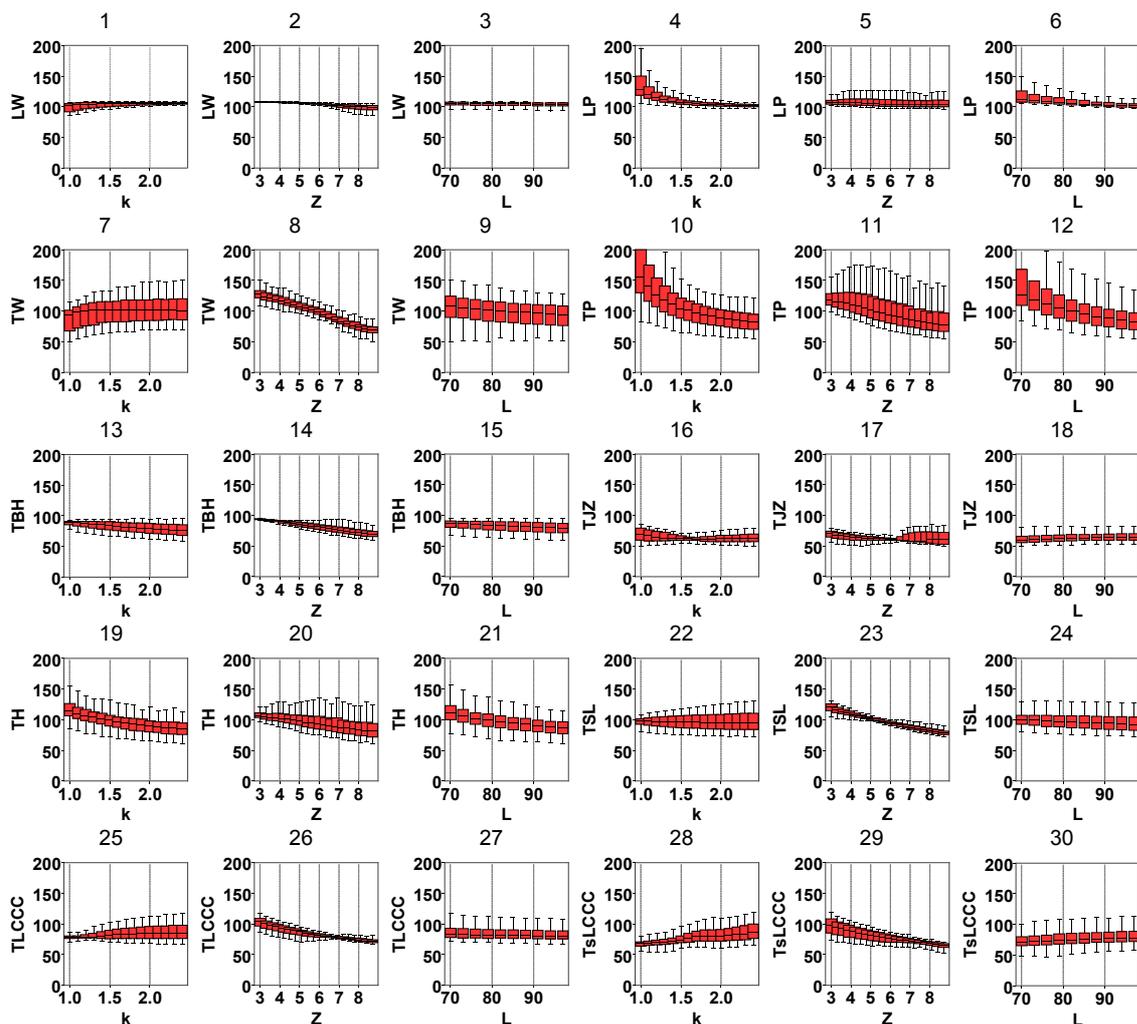


Abbildung 80: Übereinstimmung (in %) der mit den verschiedenen Methoden geschätzten Werte (Z und L_∞) mit den im Modell zur Erstellung künstlicher Längen-Häufigkeitsverteilungen angenommenen Werten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_∞ (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen für das gesamte Jahr vorhanden sind. (1-3) L_∞ Wetherall et al. (4-6) L_∞ Powell (7-9) θ Wetherall (10-12) θ Powell (13-15) θ Beverton & Holt (16-18) Jones & Zalinge (19-21) Hoenig (22-24) Ssentongo & Larkin (25-27) nonseasonal und (28-30) seasonal Length Converted Catch Curve.

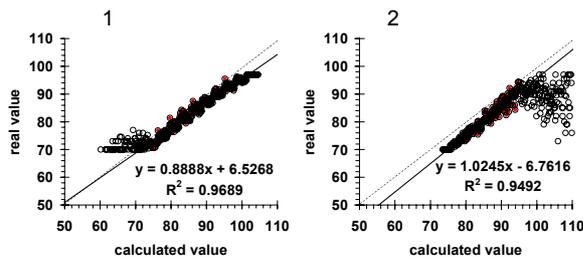


Abbildung 81: Regression der berechneten gegen die angenommenen L_{∞} Werte. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen für das gesamte Jahr vorhanden sind. (1) Wetherall et al. (2) Powell

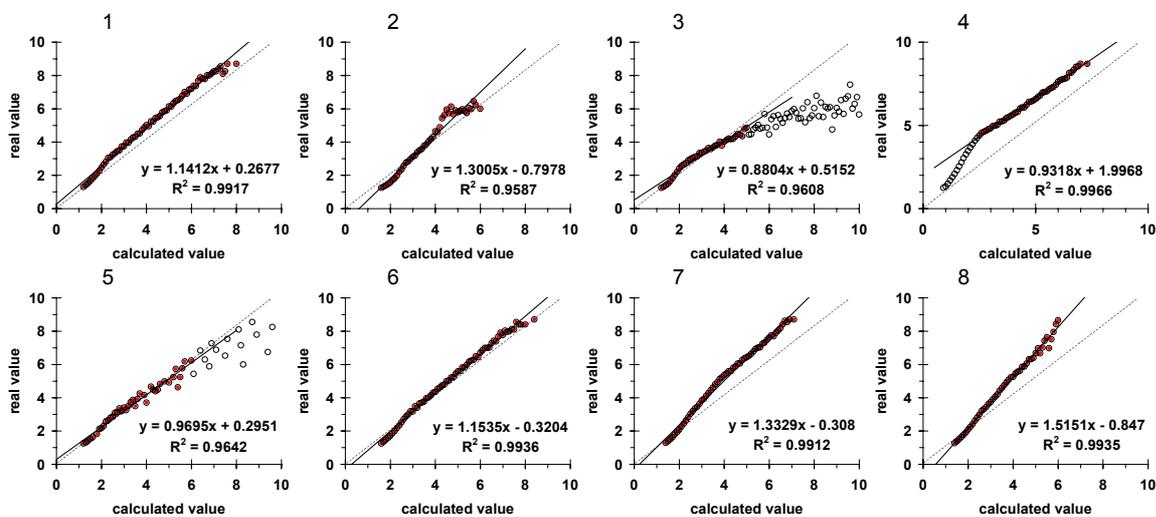


Abbildung 82: Regression der berechneten gegen die angenommenen Sterblichkeiten. Grundlage der Modellläufe waren saisonales von Bertalanffy Wachstum, saisonales Rekrutment (basierend auf Felddaten), saisonale Mortalität (Maximum im Herbst), variables L_{∞} (5% Standardabweichung) und variables k (30% Standardabweichung). Es wurde des weiteren angenommen das Längen-Häufigkeitsverteilungen für das gesamte Jahr vorhanden sind. (1) Wetherall et al., (2) Powell, (3) Beverton & Holt, (4) Jones & Zalinge, (5) Hoening, (6) Ssentongo & Larkin, (7) nonseasonal, (8) Length Converted Catch Curve.

6.1.1.4 Zusammenfassung der Modell-basierten Methodenevaluation

Basierend auf den künstlich erzeugten Längenhäufigkeitsverteilungen wurde die Robustheit der einzelnen Methoden gegen Variationen der Basisannahmen untersucht. Es konnte gezeigt werden, dass die Abschätzung des L_{∞} mit der Wetherall und der Powell Methode genaue Werte liefert, die jedoch von der Variabilität des L_{∞} und des k des zu untersuchenden Organismus abhängen. Je größer die Standardabweichung auf k bzw. L_{∞} gesetzt wurde, desto mehr wurde das angenommene L_{∞} unterschätzt.

Wird θ mit Daten aus dem Herbst geschätzt so ergibt sich in den Ergebnissen eine höhere Variabilität als wenn θ basierend auf Ganzjahresdaten geschätzt wird. Für die einzelnen Methoden konnte ein Einsatzbereich abgeschätzt werden innerhalb dessen genaue Werte erzielt werden können. Des weiteren wurde für jede Methode

eine Korrekturfunktion entwickelt mit deren Hilfen man die erhaltenen Schätzung korrigieren kann.

Tabelle 9: Einsatzbereich und Parameter für die lineare Korrekturfunktion bestimmt für die einzelnen Methoden unter Annahmen basierend auf den Bedingungen der Nordseegarnele *Crangon crangon*.

	Daten für das gesamte Jahr					Daten für den Herbst				
	min	max	a	b	R ²	min	max	a	b	R ²
L_∞ Wetherall	75.0	100.0	0.9	6.53	1.0	70.0	105.0	0.9	11.2	1.0
L_∞ Powell	60.0	95.0	1.0	-6.76	0.9	60.0	90.0	1.2	-18.4	1.0
θ Wetherall	0.0	8.0	1.1	0.27	1.0	0.0	10.0	1.1	1.0	1.0
θ Powell	0.0	6.0	1.3	-0.80	1.0	0.0	4.0	1.5	-0.6	1.0
θ Beverton & Holt	0.0	5.0	0.9	0.52	1.0	0.0	5.0	0.9	1.3	0.9
θ Jones Zalinge	2.5	7.0	0.9	2.00	1.0	2.0	8.0	1.1	1.2	1.0
θ Hoenig	1.0	7.0	1.0	0.30	1.0	1.0	9.0	0.9	1.0	0.9
θ Ssentongo & Larkin	1.0	9.0	1.2	-0.32	1.0	1.0	10.0	1.1	0.4	1.0
θ Length Converted Catch Curve	1.0	8.0	1.3	-0.31	1.0	1.0	10.0	1.3	0.1	1.0
θ seasonal Length Converted Catch Curve	1.0	5.0	1.8	-1.06	1.0	1.0	5.0	1.8	-1.0	1.0

6.1.1.5 Evaluation des Einflusses der Daten auf die Gesamtsterblichkeit Z

Wie in Kapitel 6.1.1.3 gezeigt werden konnte, haben die vorhandenen Daten einen großen Einfluss auf die Abschätzung der Gesamtsterblichkeit Z. Um diesen Einfluss nicht nur theoretische über hypothetische Längenverteilungen abschätzen zu können wurden weitere Untersuchungen durchgeführt.

1. Einfluss der zeitlichen Auflösung (saisonal)
2. Einfluss des Zusammenhangs zwischen L_∞ und k
3. Einfluss der Tiefe in der gefischt wurde
4. Einfluss der Region

Zu 1.

Für die Abschätzung ob es zu relevant Unterschieden kommt, wenn die Daten nur für den Herbst oder das gesamte Jahr vorhanden sind wurden die BC Daten verwendet. Diese liegen für das gesamte Jahr vor. Die Sterblichkeit wurde daher einmal mit der mittleren Längen-Häufigkeitsverteilung des gesamten Jahres berechnet und zum Anderen nur mit den Herbstdaten.

Anhand Tabelle 10 wird ersichtlich, dass die Verwendung der Gesamtjahresdaten oder lediglich der Herbstdaten die Ergebnisse der einzelnen Methoden unterschiedlich beeinflusst. Im Mittel weichen die Daten um bis zu 8% voneinander ab. Allerdings sind die Standardabweichungen der einzelnen Methoden hoch und zeigen, dass die Verwendung von Fängen nur aus dem Herbst größere Unsicherheiten beinhalten als Berechnungen basierend auf dem gesamten Jahr. Die größten Variabilitäten ergaben sich für die Hoenig (std 44%), die Powell (std 25%) und die seasonal LCCC (std 21%).

Tabelle 10: Mittlere prozentuale Abweichung der basierend auf den Herbstfänge berechneten Werte von den auf den Ganzjahresdaten basierenden θ und L_∞ .

	Mittelwert	Standardabweichung
L_∞ W	-2	4
L_∞ P	1	6
θ W	-8	16
θ LCCC	-1	16
θ SL	-4	17
θ JZ	-4	14
θ BH	-2	18
θ sLCCC	3	21
θ P	5	25
θ H	3	44

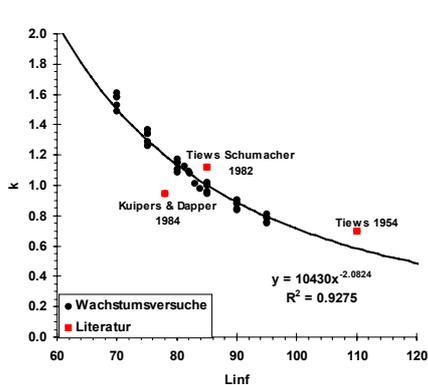
Zu 2.

Gleichung (7) zeigt, dass die Wachstumskonstante k und die maximale Länge L_∞ nicht unabhängig voneinander sind (siehe auch (Summerfelt & Hall 1987)). Es wurden daher für die Daten des DYFS zum Einen die Sterblichkeiten unter Annahme eines konstanten k und zum Anderen unter der Annahme, das k abhängig ist von L_∞ , geschätzt. Hierfür wurden bestehende Abschätzungen des k und L_∞ sowie die Ergebnisse der Wachstumsversuche verwendet (Tabelle 12). Für die zuletzt genannten Werte wurden Längentrajektorien mit der Wachstumsfunktion für maximale Wachstum erzeugt und die von Bertalanffy Wachstumsfunktion an die Trajektorien angepasst. Dabei wurde das L_∞ fixiert und somit das k in Abhängigkeit von L_∞ geschätzt.

Tabelle 11: Mittlere Abweichung des berechneten Z wenn ein festes k von 1.25 im Vergleich zu einem variablen k (berechnet über L_∞ nach Tabelle 12) verwendet wird.

	Mittelwert [%]	std	n (Jahre)
DYFS	5	8	10
DFS	11	8	37
Büsum	1	9	42
East Frisia	12	7	33

Tabelle 12: Zusammenhang zwischen k und L_∞ basierend auf Daten aus den Wachstumsversuchen und den Angaben anderer Autoren.



$$K = 2542.6 \cdot L_\infty^{-1.7101} \quad r^2 = 0.6676$$

Kuipers & Dapper (1984)	78	0.95
Neuauswertung der Daten mit (6)	119	0.64
Tiew's (1954):	110	0.7
Tiew's Schumacher (1982)	85	1.12

Die Berechnung des k in Abhängigkeit von L_∞ hat nur einen geringen Einfluss auf die Abschätzung des Z bei Verwendung der DYFS (Deutschland) und der BF-Ostfriesland Daten (Tabelle 12).

Zu 3.

Nordseegarnelen weisen Längen-abhängige Wanderungen auf. Größere Tiere sind in tieferen Gewässern zu finden wohingegen kleiner Tiere das Flachwasser bevorzugen (Beukma 1992). Die verschiedenen hier verwendeten Datensätze wurden in unterschiedlichen Tiefen gefangen. Die DFS Fänge werden in der Regel in tieferen Küsten-ferneren Gebieten durchgeführt wohingegen die DYFS Fänge nahe der Küste und in den Prielen durchgeführt werden (Tabelle 13). Für die Beifang-Serien gibt es keine Tiefenangaben. Um den maximalen Fehler der entstehen kann abzuschätzen wurden die DYFS Daten in Tiefenstrata unterteilt und die Sterblichkeit für die verschiedenen Tiefenklassen abgeschätzt.

Fänge die in tieferem Wasser durchgeführt werden führen zu einer Unterschätzung des Z . Je tiefer das Wasser ist, desto größer ist die Abweichung (Tabelle 14). Die größten Abweichungen mit bis zu 22% wurden für die Hoenig, Powell und seasonal Length converted catch curve bestimmt.

Tabelle 13: Mittlere Wassertiefe der Fänge die innerhalb des DFS (Holland) und des DYFS (Deutschland) durchgeführt werden.

DYFS			DFS			DFS		
Jahr	mittlere Tiefe [m]	std	Jahr	mittlere Tiefe [m]	std	Jahr	mittlere Tiefe [m]	std
1998	6.2	6.2	1970	8.8	5.1	1989	9.4	5.1
1999	5.4	5.9	1971	9.5	5.3	1990	9.7	5.0
2000	5.5	6.3	1972	9.3	4.7	1991	9.4	4.7
2001	5.6	6.1	1973	9.0	4.4	1992	9.3	5.5
2002	5	5.9	1974	9.8	4.7	1993	9.1	4.6
2003	6.2	7	1975	9.3	4.8	1994	9.5	5.5
2004	5.4	4.8	1976	8.4	4.1	1995	8.8	4.8
2005	6.6	7.5	1977	10.5	5.6	1996	9.7	5.1
2006	6.6	6.7	1978	10.5	5.0	1997	9.9	5.6
			1979	10.4	4.8	1998	9.2	5.5
			1980	8.8	5.1	1999	10.3	5.9
			1981	9.8	4.8	2000	10.1	4.8
			1982	9.4	4.9	2001	11.0	5.8
			1983	8.8	4.5	2002	9.8	5.5
			1984	9.2	4.8	2003	9.0	4.3
			1985	8.9	4.6	2004	9.5	4.6
			1986	9.0	4.6	2005	9.5	5.5
			1987	8.9	4.9	2006	10.4	4.9
			1988	8.9	4.2			

Tabelle 14: Abweichung der berechneten Sterblichkeiten (Z) basierend auf den Daten verschiedener Tiefenstrata im Bezug auf die Sterblichkeit die mit allen Daten berechnet wurde.

	<5 m		5-10 m		10-25 m	
	Mittelw.	std	Mittelw.	std	Mittelw.	std
L_∞ W	-2	2	-1	3	-2	3
L_∞ P	-1	2	0	5	-4	7
θ W	-14	7	-14	11	-12	14
θ LCCC	-9	4	-10	9	-15	16
θ SL	-9	4	-11	10	-13	21
θ JZ	-8	5	-10	8	-12	19
θ BH	-10	4	-11	9	-17	17
θ sLCCC	-10	7	-14	9	-24	10
θ P	-7	5	-8	14	-16	23
θ H	-16	11	-16	13	-22	16

Zu 4.

Sowohl der DYFS als auch der DFS Survey umfassen ein großes Gebiet. Um regionale Unterschiede bestimmen zu können wurden daher die DFS und die DYFS Daten in Regionen aufgeteilt und die Sterblichkeit für die verschiedenen Bereiche berechnet. Um dennoch eine ausreichend hohe Anzahl an Fänge für die Abschätzung zu erhalten wurden die Daten mehrerer Jahre aggregiert.

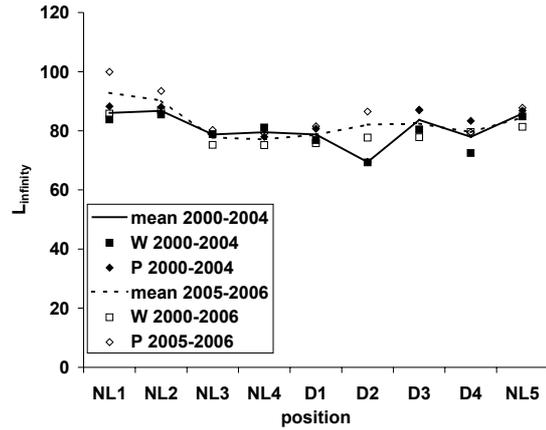
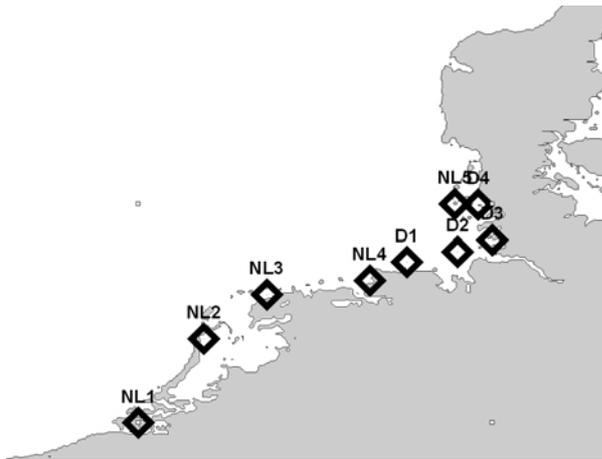
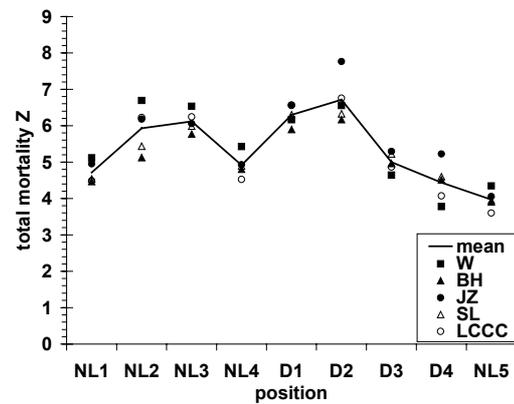


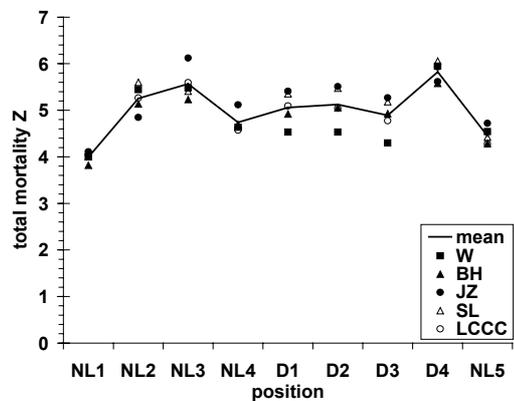
Abbildung 83: Links: Mittlerer Längen und Breitengrad der verwendeten Regionen. Die Punkte NL1 bis NL5 sind von den holländischen DFS Daten abgeleitet, die Punkte D1 bis D4 von den Deutschen DYFS Daten. Rechts: L_{∞} in Abhängigkeit von der Position berechnet nach der Wetherall et al. (W) und der Powell (P) Methode. Die Linien geben die jeweiligen Mittelwerte an.

Tabelle 15: Sterblichkeiten und L_{∞} berechnet für die verschiedenen Regionen entlang der Küste Hollands und Deutschlands. Wetherall et al. (W), Powell (P), Beverton & Holt (BH), Jones & Zalinge (JZ), Miranda (M), Hoenig (H), Ssentongo & Larkin (SL), length converted catch curve (LCCC) und seasonal length converted catch curve (sLCCC).

2000-2004	long	Lat	k	Linf	Z	W	BH	JZ	SL	LCCC
NL1	0.98	86.01	0.98	86.01	4.71	5.11	4.47	4.95	4.54	4.48
NL2	0.96	86.77	0.96	86.77	5.93	6.69	5.12	6.18	5.43	6.22
NL3	1.18	78.78	1.18	78.78	6.12	6.53	5.77	6.06	5.99	6.24
NL4	1.16	79.53	1.16	79.53	4.91	5.43	4.80	4.93	4.89	4.52
D1	1.18	78.61	1.18	78.61	6.34	6.22	5.92	6.60	6.33	6.60
D2	1.26	76.32	1.26	76.32	4.54	4.67	4.61	4.65	4.66	4.10
D3	1.02	84.25	1.02	84.25	5.02	4.63	4.98	5.32	5.26	4.90
D4	1.20	77.93	1.20	77.93	4.42	3.75	4.50	5.22	4.59	4.05
NL5	0.99	85.81	0.99	85.81	3.97	4.34	3.90	4.05	3.95	3.60



2005-2006	long	Lat	k	Linf	Z	W	BH	JZ	SL	LCCC
NL1	3.80	51.54	0.84	92.84	3.99	4.00	3.82	4.11	4.00	4.04
NL2	4.77	52.78	0.89	90.20	5.26	5.44	5.13	4.85	5.60	5.26
NL3	5.80	53.40	1.21	77.73	5.57	5.48	5.23	6.12	5.41	5.60
NL4	7.04	53.54	1.23	77.10	4.74	4.63	4.68	5.12	4.69	4.57
D1	7.63	53.84	1.20	78.17	5.04	4.49	4.92	5.37	5.34	5.06
D2	8.35	53.99	1.07	82.34	5.16	4.55	5.09	5.54	5.52	5.09
D3	8.84	54.16	1.08	82.29	4.85	4.27	4.89	5.23	5.13	4.71
D4	8.64	54.67	1.16	79.43	5.84	5.95	5.60	5.62	6.08	5.93
NL5	8.30	54.71	1.02	84.53	4.45	4.54	4.28	4.72	4.42	4.27



Die Sterblichkeiten dargestellt in Tabelle 15 und die maximalen Längen, dargestellt in Abbildung 83 zeigen keinen Trend bezüglich des Längen oder Breitengrades.

6.1.1.6 Aufgrund der Voruntersuchungen verwendeten Methoden zur Abschätzung der Sterblichkeit

Die Ergebnisse des vorherigen Kapitels haben gezeigt, dass die Abschätzung der Mortalität und der Maximallänge nicht von der Fangposition, leicht von der Wahl eines konstanten k und stärker von der zeitlichen Verfügbarkeit (Herbst oder gesamtes Jahr) und der Fangtiefe abhängen. Des Weiteren konnten Korrekturfunktionen für die einzelnen Methoden bestimmt werden. Basierend auf den theoretischen und datenbasierten Evaluationen der Methoden zeigte sich, dass die Hoenig Methode sowie die Powell (für θ) und seasonal Length Converted Catch Curve hohe Unsicherheiten beinhalten wenn damit die Sterblichkeit der Nordseegarnele abgeschätzt werden soll. Diese Methoden wurden daher für die folgende Abschätzung nicht verwendet. Des Weiteren wurden die Ergebnisse der übrigen Methoden mit den entsprechenden Korrekturfunktionen gewichtet (Tabelle 9).

Für die Abschätzung der Maximallänge L_∞ wurden sowohl die Wetherall et al. als auch die Powell Methode verwendet.

6.1.2 Ergebnisse der Bestimmung von L_∞

Aus Abbildung 85 wird ersichtlich, dass die maximale Länge der Nordseegarnele seit den 1970er abnimmt bis ab 1990 der Anteil der Tiere >70 mm nur noch ca. 2% ausmacht. Aus der L_∞ Abschätzung wird dies nur bedingt sichtbar. L_∞ ist für den Zeitraum ab 1970 < 80 mm wohingegen in der Zeitspanne davor Werte um 85 mm erreicht werden. Allerdings nimmt L_∞ nach 1995 wieder zu und Werte über dem Langzeitmittelwert von 78,8 mm werden erreicht.

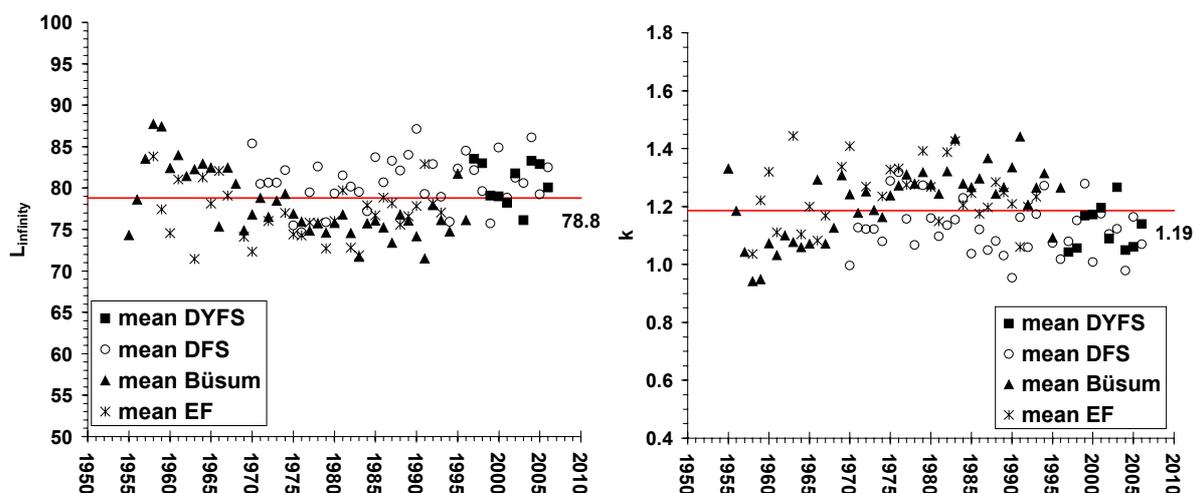


Abbildung 84: Links: L_∞ berechnet als Mittelwerte aus der Wetherall et al. und Powell Methode für die DYFS, DFS, Büsum und Ostfriesland Beifang Daten. Rechts: Wachstumskonstante k berechnet aus den L_∞ Werten.

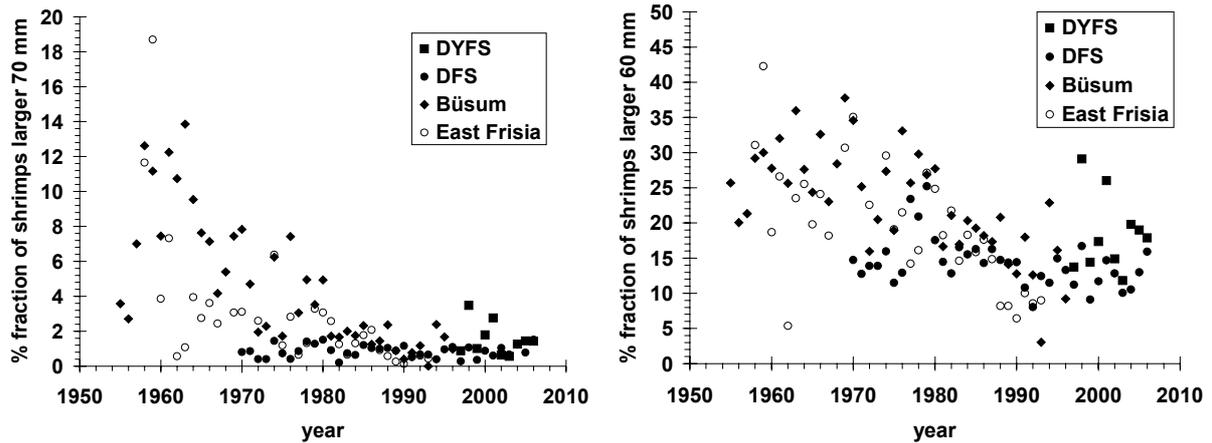
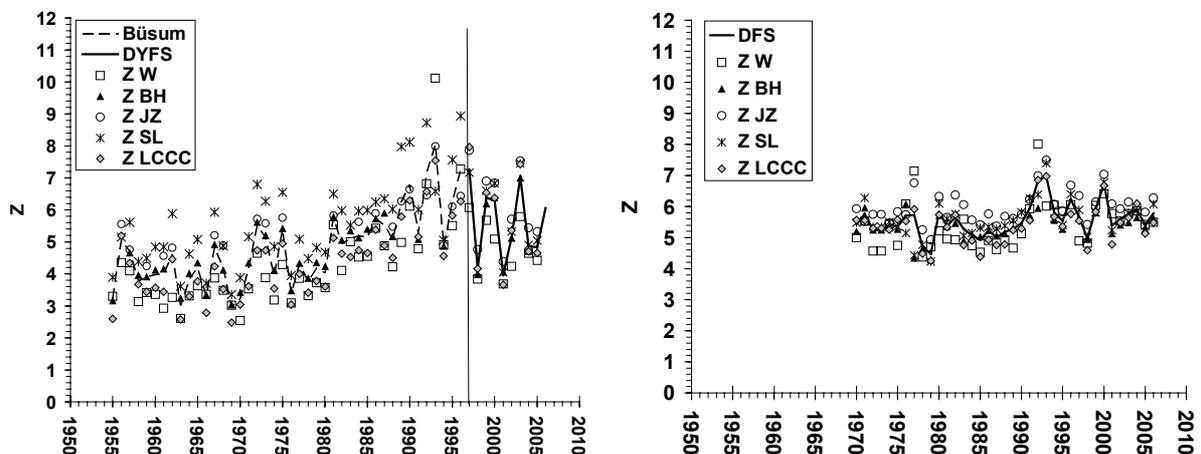


Abbildung 85: Anteil der Tiere größer als 70 mm (links) bzw. größer als 60 mm (rechts) sind in den Fängen des Demersal Young Fish Survey (Germany), Demersal Fish Survey (Netherlands) und der Buisum und Ostfriesland Beifang Serie.

6.1.3 Ergebnisse der Bestimmung der Gesamtsterblichkeit Z

Die mittlere Gesamtsterblichkeit von *Crangon crangon* beträgt über den gesamten Zeitraum im Mittel $Z = 5.2$. Die höchsten Werte traten um 1990 und sind seitdem wieder zurück gegangen auf Werte zwischen $Z = 5$ und 6 in 2006. Die geringsten Sterblichkeiten wurden für den Zeitraum vor 1970 (Mittelwert $Z = 4.45$) berechnet. Der Verlauf der Sterblichkeit über den Beobachtungszeitraum ist in allen vier Datenserien vergleichbar.



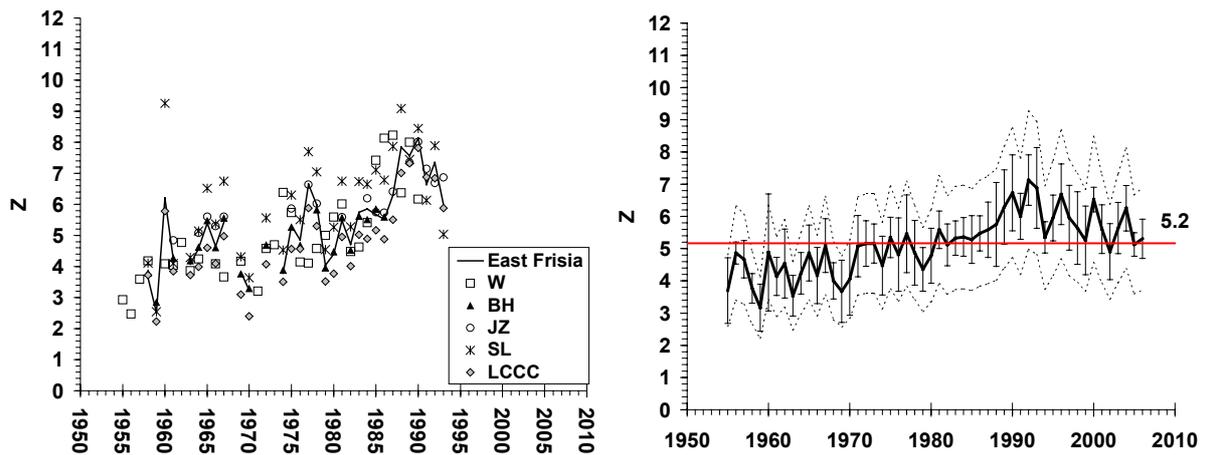


Abbildung 86: Gesamtsterblichkeit berechnet als Mittelwerte aus Wetherall et al., Beverton & Holt, Jones & Zalinge, Ssentongo & Larkin und Length converted catch curve. DYFS und Büsum Beifang Serie (oben links), DFS (oben rechts), Beifangserie Ostfriesland (unten links). Unten rechts: Gesamtsterblichkeiten aller Datenserien und Jahre mit Standardabweichung und Langzeitmittelwert.

6.1.4 Gründe für die Abnahme der Gesamtlänge in den Fängen

In Abbildung 85 ist die Abnahme der Gesamtlängen in den Fängen über den gesamten Betrachtungszeitraum gezeigt. Diese Abnahme kann vor allem zwei Ursachen haben. Zum Einen eine Zunahme der Sterblichkeit Z oder zum Anderen eine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit k . Eine Trennung dieser Parameter in der Analyse ist allerdings nicht möglich, da alle hier verwendeten Methoden nur $\theta = Z/k$ abschätzen. Für eine Abschätzung der Veränderung des k über die Zeit wären Kohortenverfolgungen aus verschiedenen Jahren nötig. Selbst wenn es derartige Daten gäbe, würden die zuvor erläuterten Ungenauigkeiten (Kapitel 3.2.3.3.1, 3.2.4.2 und 3.2.4.3) aber einen Trend in den Daten überlagern. Würde allerdings von einem konstanten Z ausgegangen werden und würde man versuchen die berechneten θ Werte nur über eine Abnahme des k zu erklären, so hätte k im Verlauf von 1970 bis 1990 von 1,8 auf 0,9 abnehmen müssen, was einer Halbierung der Wachstumsleistung gleich kommt. Da in den 1990ern eine positive Temperatur Anomalie mit milden Wintern beobachtet wurde (Becker & Pauly 1996) ist dies unwahrscheinlich, da k mit der Temperatur steigt. Auf der anderen Seite wurde in Kapitel 3.2.3 wurde die Abhängigkeit des k und L_{∞} von der Temperatur gezeigt. Bei höheren Temperaturen sinkt die maximale Länge und die Wachstumsrate steigt. Eine Temperaturerwärmung, wie sie in der Nordsee seit mehreren Jahren zu beobachten ist, könnte daher beides zur Folge haben: entweder eine Vergrößerung der Fraktion der großen Tiere in den Fänge durch eine Erhöhung des k oder eine Verringerung durch ein Absinken des L_{∞} . Des weiteren hängt k auch von dem im Feld vorhandenen Futter. Diese unterliegt Schwankungen von Jahr zu Jahr Abbildung 35 und daher kann sich auch k von Jahr zu Jahr ändern. Der Einfluss von k auf die beobachtete Abnahme des L_{∞} kann daher nicht genau bestimmt werden allerdings ist auf Grund der zuvor bestimmten eher unwahrscheinlichen Halbierung der Wachstumsleistung davon auszugehen das Z über den Zeitraum und besonders in den 1990 zugenommen hat.

6.1.5 Gründe für die jährlichen Änderungen der Sterblichkeit

Anhand der berechneten Sterblichkeiten wird ersichtlich, dass Z von Jahr zu Jahr großen Schwankungen unterliegt. Es wurden daher verschiedene Korrelationsanalysen durchgeführt mit:

- Wittlingsdichten und Anlandungen
- Temperaturen (Holland und Deutschland monatlich und saisonal aufgelöst)
- *Crangon crangon* Dichten (aus den DFS Fängen)
- North Atlantic Oscillation Index (NAOI)
- *Crangon crangon* Anlandungen

Es ergaben sich für keine der genannten Daten signifikante Korrelationen. Lediglich bei dem Dez-Mär NAOI zeigte sich eine geringfügige Korrelation der Daten. Ein Zusammenhang zwischen dem NAOI und *Crangon crangon* konnte bereits von (Siegel et al. 2005) und (Henderson et al. 2006) beobachtet werden. Da der NAOI aber eine Vielzahl von Organismen beeinflusst, unter anderem das Zooplankton (Piontkovski et al. 2006) und damit eine der Hauptfutterquellen der Nordseegarnele kann eine Ursache dieser Korrelation nicht genau bestimmt werden.

6.1.6 Gründe für die hohe Sterblichkeit in den 1990ern

Da sich aus den Korrelationsanalysen keine Faktoren als signifikant die Sterblichkeit beeinflussend herausgestellt haben kann davon ausgegangen werden, dass die hohen Sterblichkeiten in den 1990ern auf mehreren Ursachen beruht. Denkbar sind Veränderungen des Lebensraumes sowie „bottom up“ und „top down“ Effekte wobei letztere z.B. Räuber und Fischerei beinhalten.

In dem entsprechend Zeitraum gab es in der nördlichen Nordsee eine Salinitätsanomalie (Heath et al. 1991) sowie im gesamten Nordseebereich eine Temperaturanomalie die zu milden Wintern führte (Becker & Pauly 1996). Auf Grund des Tidengeprägten Lebensraum der Nordseegarnele ist diese an wechselnden Temperaturen und Salzgehalte angepasst, daher ist ein direkter Einfluss dieser Änderungen auf *Crangon crangon* unwahrscheinlich. Allerdings wurde in dem entsprechenden Jahren ein „regime shift“ der Zooplankton Arten festgestellt (Beaugrand 2003, Beaugrand et al. 2000). Evt. hat dies zu einer Verschlechterung der Nahrungsbedingungen von *Crangon crangon* geführt. Gleichzeitig ist in den 1990ern ein Maximum an benthivoren Fischen beobachtet worden (Litzow et al. 2006, Heath 2005). 1990 war zudem ein starkes Wittlingsjahr (Knijn & Boddeke 1991) (Berghahn 1996). Ein Maximum an Garnelenräuber ist außerdem in Kapitel 6.2.2 in Abbildung 93 zu sehen.

6.1.7 Vergleichbarkeit der festgestellten Mortalitäten

Anhand der BF Daten für den Zeitraum 1955-1988 wurde ein Z für 5 Jahreszeiträume von 2,78 bis 6,08 geschätzt (Temming et al. 1993). Werden die aktuellen Schätzungen nicht mit den Korrekturfunktionen gewichtet ergeben für den gleichen Zeitraum vergleichbare Werte. Für den holländischen Bereich liegen Schätzungen aus den 1970ern vor (Kuipers & Dapper 1981) die zwischen $Z = 7,7$ und $9,3$ liegen. Die dort bestimmten höheren Werte hängen höchstwahrscheinlich von der gewählten Methode ab. Dort wurde Z über den Quotienten Produktion / Biomasse abgeschätzt was auf Grund des zuvor beschriebenen Wanderverhaltens von *Crangon crangon* problematisch ist. Das gleiche gilt für Daten die Portugal $Z = 8.7$ (2003/4) and 10.9 (2004/5) (Viegas et al. 2007) und England $Z = 2.92$ (1981-2004) (Henderson et al. 2006) und $Z = 1.92-2.28$ (Henderson & Holmes 1987) erhoben wurden, gelten.

6.2 Natürliche Sterblichkeit M

6.2.1 Konsumptionsdaten

Fische die sich vornehmlich oder teilweise von *Crangon crangon* ernähren sind in Tabelle 16 gelistet. Gemäß (Evans 1984) werden 60-80% juveniler Garnelen durch Räuber vertilgt, wobei der Hauptzeitraum zwischen Mai und August liegt. Die Anzahl der Garnelenräuber nimmt mit der Größe der Tiere ab. Zu den Wichtigsten gehören dann Kabeljau, Wittling sowie in geringerem Umfang Scholle, Flunder und Steinbutt und in tieferen Gewässern der graue Knurrhahn.

Gemäß (Singh-Renton & Bromley 1999) machen Garnelen 40% der Nahrung von Wittling aus. Daten aus dem „stomach sampling project“ zeigen das im Mittel Garnelen bis zu 22% des Mageninhalts von Wittling ausmachen (Hislop et al. 1991), wobei es dabei regionale Unterschiede gab und *Crangon crangon* in Mägen südlicher Tiere abundanter war. Vorwiegend kleinere Wittlinge ernähren sich von *Crangon crangon* wohingegen die Anteilsprozente in größeren Tieren abnehmen.

Im Verlaufe dieses Projekts wurden Wittlinge die in der Jade Bucht gefangen wurden auf ihren Mageninhalt analysiert. Die analysierten Mägen enthielten dabei bis zu 20 Garnelen unabhängig von der Größe des Wittlings. Die Garnelenlängen variierten zwischen 10 und 50 mm in größeren Tieren wurden auch Garnelen von über 60 mm Länge gefunden. Die Anzahl der Garnelen in den Mägen war am höchsten im Juli.

Die mittlere Länge der Garnelen die Büsum gefangen wurden war größer als die in den Wittlingsmägen beobachtete mittlere Länge. Da in den flachen beprobten Gebieten aber eher kleinere Garnelen vorkommen und Wittlinge eher in Wassertiefen fressen in denen größere Garnelen vorkommen, kann davon ausgegangen werden, dass Wittlinge Größen spezifisch *Crangon crangon* fressen. So konnte auch trotz einer Zunahme der Gesamtlänge der Fische von 8 auf 16 cm keine Zunahme der Länge der Garnelen in den Mägen beobachtet werden.

Tabelle 16: Artenliste von bekannten Garnelenräubern

Art	deutscher Name	englischer Name
<i>Agonus cataphractus</i>	Steinpicker	armed bullhead
<i>Ciliata mustela</i>	Seequappe	fivebeard rockling
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Wolfsbarsch	European seabass
<i>Eutrigla gurnadus</i>	grauer Knurrhahn	grey gurnard
<i>Gadus morhua</i>	Dorsch/Kabeljau	cod
<i>Hippoglassoides platessoides</i>	Doggerscharbe	
<i>Limanda limanda</i>	Kliesche	dab
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Schellfisch	haddock
<i>Merlangius merlangus</i>	Wittling	whiting
<i>Merluccius merluccius</i>	Seehecht	hake
<i>Microstomus kitt</i>	Rotzunge	Lemon sole
<i>Mullus surmuletus</i>	Meerbarbe	red mullet
<i>Platichthys flesus</i>	Flunder	flounder
<i>Pleuronectes platessa</i>	Scholle	plaice
<i>Pollachius virens</i>	Köhler	saithe
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Grundel	goby
<i>Psetta maxima</i>	Steinbutt	turbot
<i>Salmo solar</i>	Lachs	salmon
<i>scomber scombrus</i>	Makrele	mackerel
<i>Solea solea</i>	Seezunge	sole
<i>Trachurus trachurus</i>	Stöcker	horse mackerel
<i>Trisopterus luscus</i>	Zwergdorsch	Pouting
<i>Trisopterus minutus</i>	Franzosendorsch	poor cod

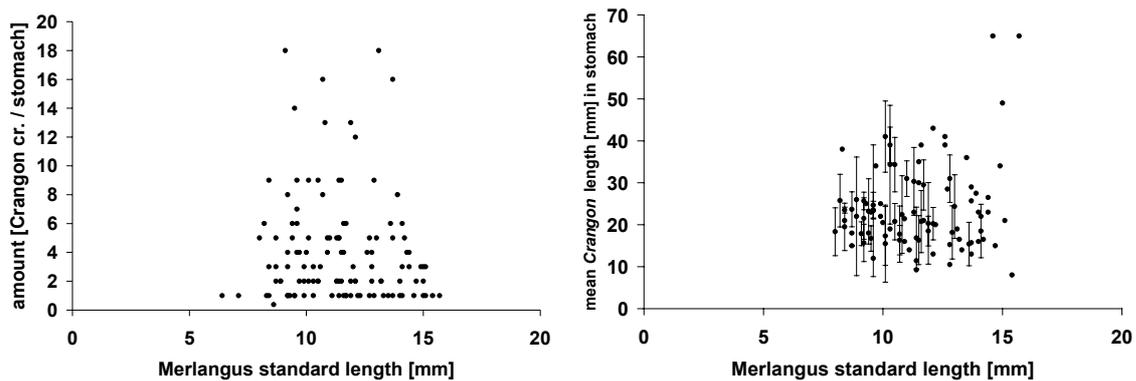


Abbildung 87: Anzahl und Länge von *Crangon crangon* in Wittlingsmägen gefangen an verschiedenen Stationen im Jade Busen.

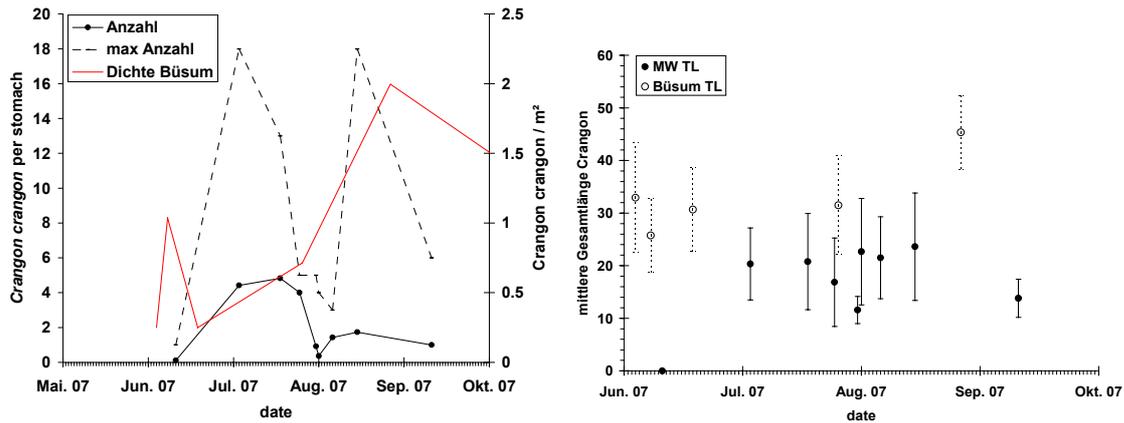


Abbildung 88: Mittlere und maximale Anzahl von *Crangon crangon* in Wittlingsmägen gefangen an verschiedenen Stationen im Jade Busen und *Crangon crangon* in Büsum (links). Mittlere Länge der Garnelen in den Wittlingsmägen sowie mittlere Länge der Garnelen in Büsum (rechts)

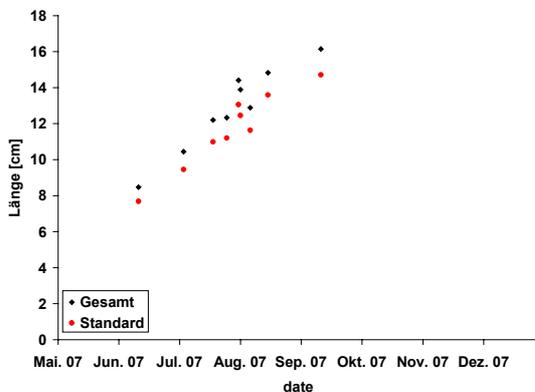


Abbildung 89: Gesamt und Standardlänge der in der Jade Bucht beprobten Wittlinge.

Bei der Scholle *Pleuronectes platessa* können Garnelen bis zu 10% (August) des Mageninhalts ausmachen (Basimi & Grove 1985). Werte der selben Größenordnung wurden für Schollen in der Ostsee beobachtet (Aarnio et al. 1996). In Schollen die 1973 untersucht wurden tauchte *Crangon crangon* allerdings nur in 2 % der Mägen auf, dafür aber in 30% der Steinbutt- und 20% der Klieschenmägen (Braber & de Groot 1973).

Bei juvenilem Kabeljau besteht ca. 60% der Nahrung aus Crustaceen. Mit der Größe der Tiere nimmt der Anteil ab und macht bei 50 bis 100 cm langem Kabeljau nur noch ca. 20% der Nahrung aus (Daan 1989). *Crangon crangon* macht davon 31% (10-29 cm Größenklasse) bis 2% (>70) aus (Daan 1973).

Juveniler Knurrhahn (bis 15 cm) ernährt sich fast ausschließlich von Nordseegarnelen. Diese verliert aber an Bedeutung je größer das Tier wird.

Neben der Predation durch die oben genannten Fischen geht ein Teil der Population durch *Crangon crangon* selber verloren, da Kannibalismus regelmäßig beobachtet werden kann (Pihl & Rosenberg 1984) (Regnault 1976) (Evans 1984).

Da die Fischpopulationen der wichtigsten Räuber nämlich Wittling und Kabeljau in den letzten Jahren zurück gegangen sind (ICES-CIEM)(Cook et al. 1997) könnte ein Rückgang des Predationsdrucks auf *Crangon crangon* auch die Zunahme der Garnelen Abundanzen in den kommerziellen Anlandungen erklären.

6.2.2 Bestandsdichten der Garnelenräuber

Aus den Daten des holländischen Demersal Fish Surveys konnten die Abundanzen verschiedener Garnelen Räuber über das Jahr und über den Zeitraum von 1970 bis 2006 gewonnen werden. Aus Abbildung 90 und Abbildung 91 wird ersichtlich, dass im Herbst die Anzahl der vorhandenen Räuber nahezu doppelt so hoch ist wie im Frühjahr. Die Jahr zu Jahr Variabilität ist gering hohe Räuberabundanzen wurden vorwiegend zwischen 1987 und 1992 beobachtet.

Wittlingsdichten gewonnen aus dem deutschen Demersal Fish Survey (Abbildung 94) zeigen maximale Werte in den Jahren 1995, 1998 und 2001. Die Anlandungen zeigen keine Maxima in diesen Jahren sondern nehmen seit 1987 kontinuierlich ab.

Die Analyse von Wittlingsmägen die an verschiedenen Punkten im Jade Busen gefangen wurden (Abbildung 87 und Abbildung 88) zeigen, dass Wittlinge mit einer Standardlänge von 5 bis 17 cm bis zu 20 *Crangon crangon* in ihrem Magen haben können. Diese haben eine mittlere Länge von 20 bis 40 cm unabhängig von der Länge des Fisches. Maximale Anzahlen wurden im Juli und Ende August in den Mägen beobachtet.

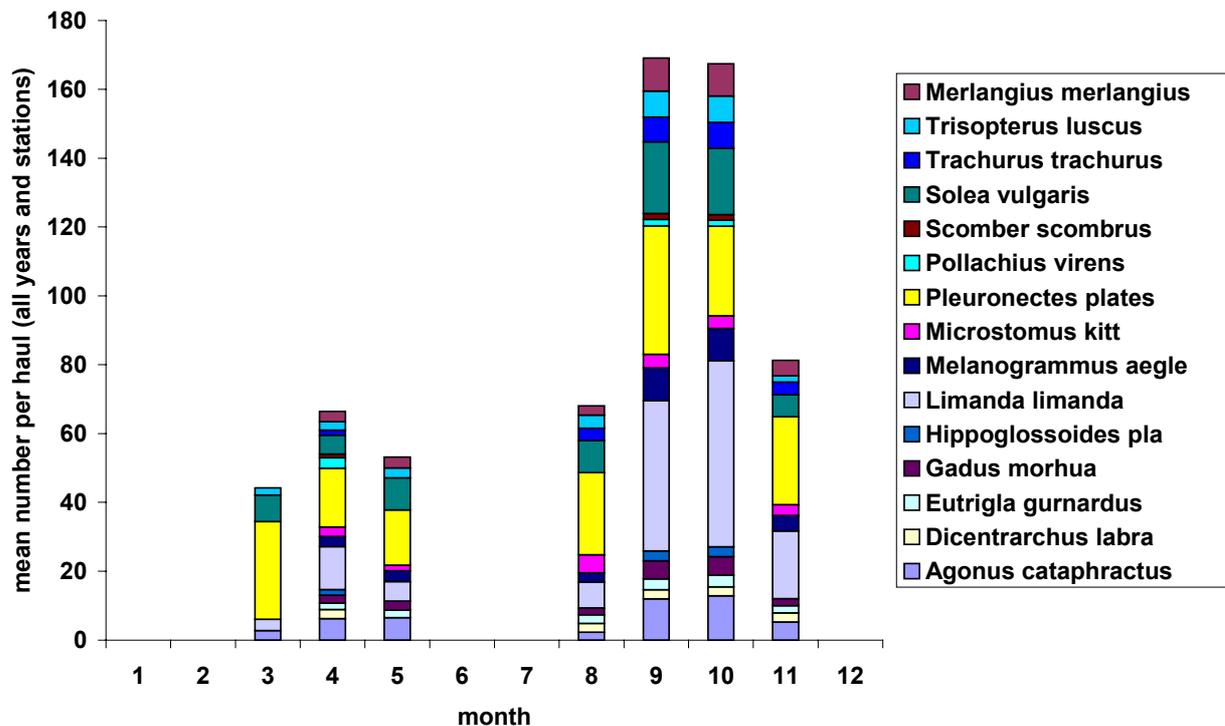


Abbildung 90: Mittlere Abundanzen verschiedener Garnelenräuber in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.

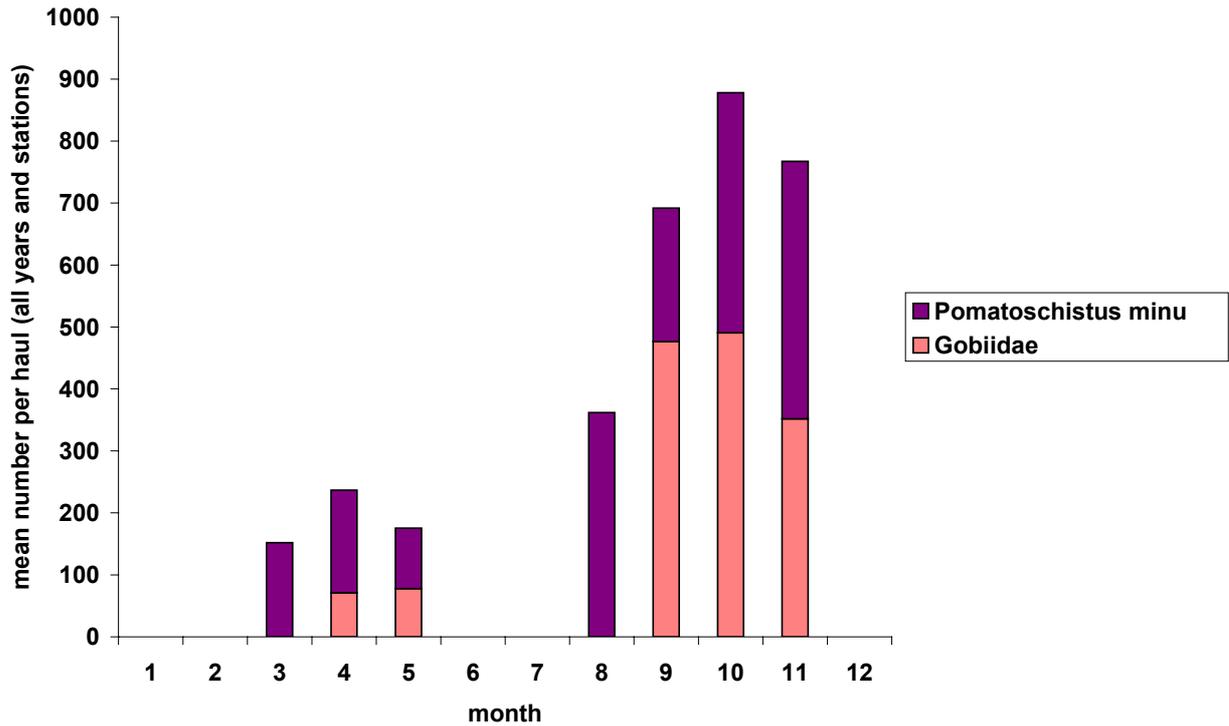


Abbildung 91: Mittlere Abundanzen gobiider Fische in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.

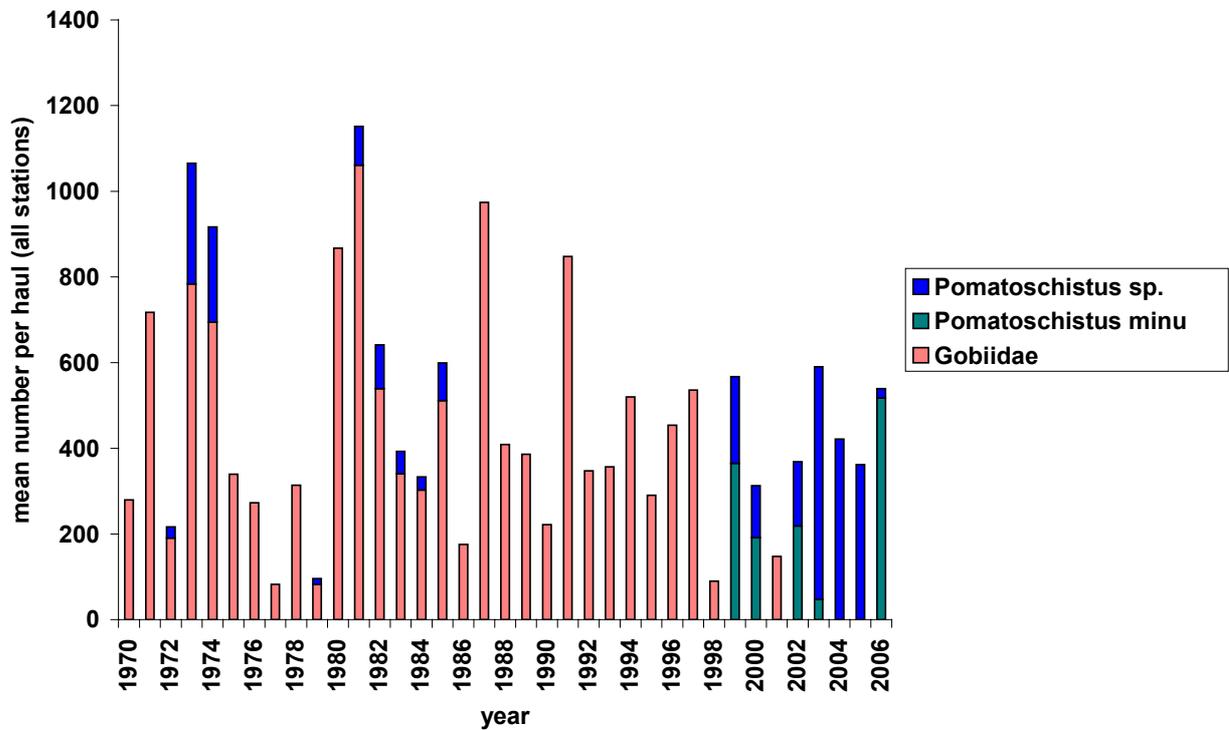


Abbildung 92: Mittlere jährliche Abundanz gobiider Fische in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.

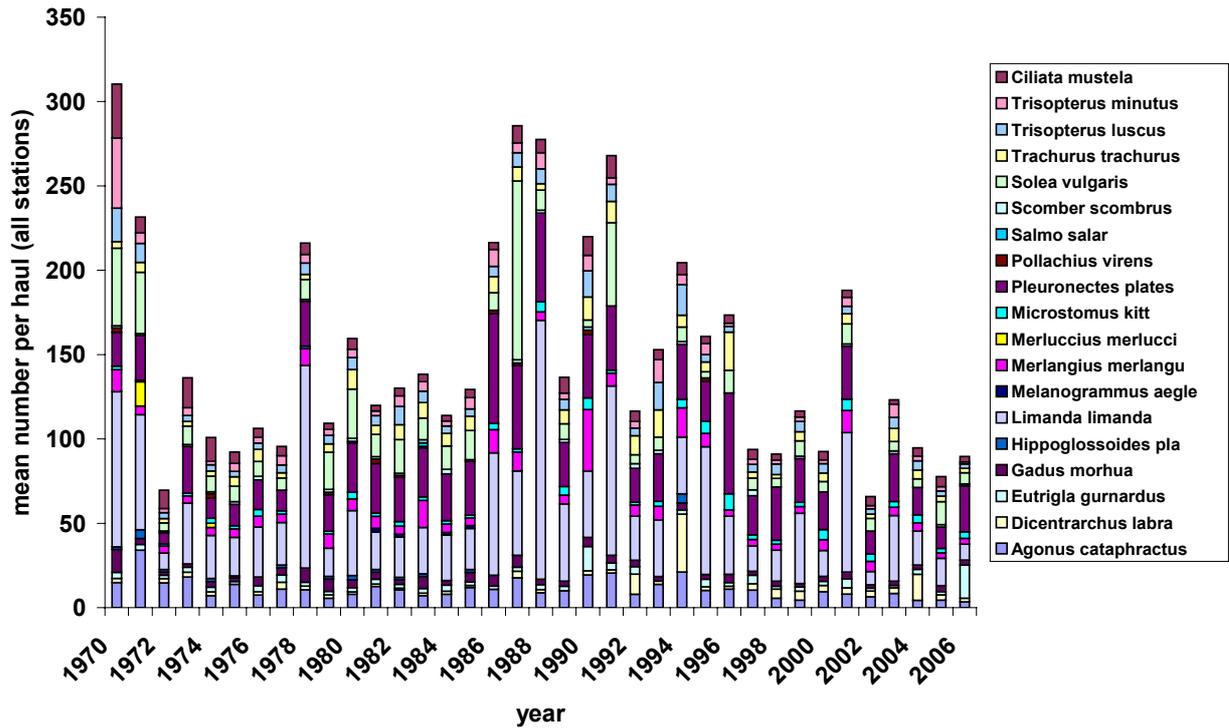


Abbildung 93: Mittlere jährliche Abundanz verschiedener Garnelenräuber in den Fängen des niederländischen Demersal Fish Surveys seit 1970.

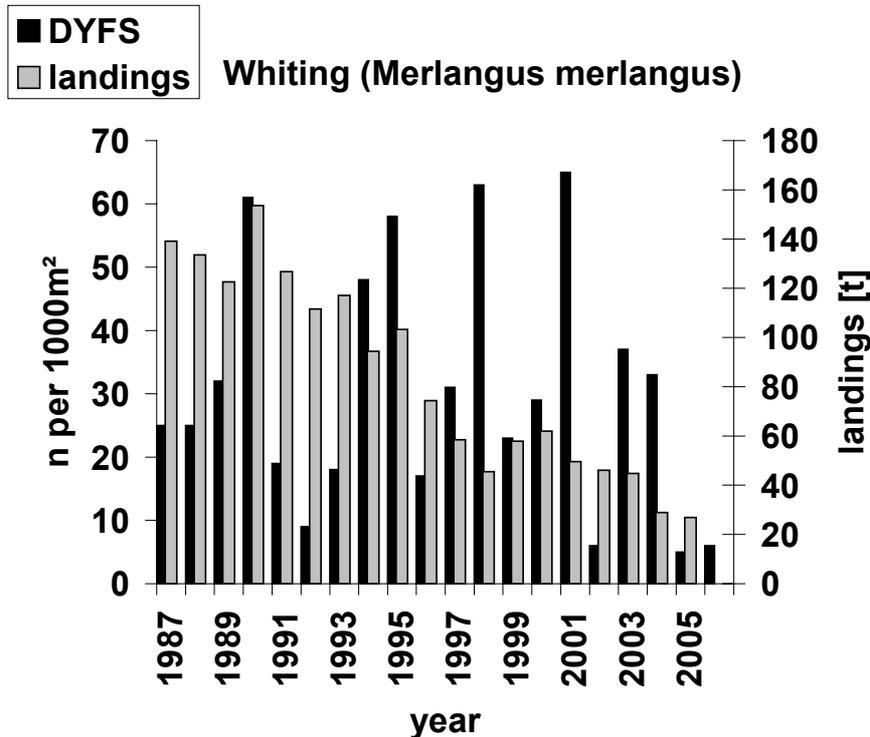


Abbildung 94: *Merlangius merlangus* Abundanzen in den Fängen des deutschen Demersal Young Fish Surveys (schwarze Balken) und kommerzielle Anlandungen (graue Balken).

6.2.3 Saisonale Konsumtion der Garnelenräuber

Aufgrund der großen Anzahl an Garnelenräubern ist eine Abschätzung der gesamten Konsumtion und des Predationsdrucks auf die Garnelen nur sehr schwer möglich. Für viele Fischarten gibt es keine Daten und selbst die Größenordnung des Kannibalismus ist nicht abschätzbar. Zudem scheinen nicht einzelne Fischarten sondern nur das gehäufte Auftreten vieler benthivorer Räuber die Sterblichkeit zu beeinflussen (Kapitel 6.1.3). In vielen Fällen ist das Auftreten der Räuber auch auf einen Bereich beschränkt. So können z.B. Wittlingsschwärme lokal begrenzt Garnelenpopulationen reduzieren. Ein anderes Beispiel sind Seehunde, deren Mageninhalt bis zu 10 % aus Garnelen bestehen kann, die aber ebenfalls nur auf ein sehr begrenztes Gebiet Einfluss haben (Behrends 1985).

Eine Abschätzung des Prädationsdrucks ist daher quantitativ nicht möglich. Anhand Abbildung 90 und Abbildung 91 lässt sich aber erkennen, dass die Abundanz an potentiellen Garnelen räubern im Herbst um das 3 bis 5 -fache höher ist als im Frühjahr.

6.3 Fischerei und fischereiliche Sterblichkeit F

Der größte Teil der Fischerei findet in vor den Küsten Hollands, Deutschlands und Dänemark statt (Abbildung 96). Insgesamt sind die Anlandungen seit den 1970ern angestiegen und wiesen im Jahr 2005 ein Allzeithoch von 37000 t auf (Abbildung 95).

Die steigenden Anlandungen sind nicht auf einen erhöhten Aufwand der Fischer zurückzuführen. Die Verwendung leistungsstärkerer Motoren und größerer Schiffe ging mit einem Schrumpfen der Fangflotte einher. Dadurch ist der Fang bezogen auf den Aufwand in Deutschland und Holland gleich geblieben wogegen er in Frankreich und Belgien gesunken ist und in Dänemark gestiegen ist.

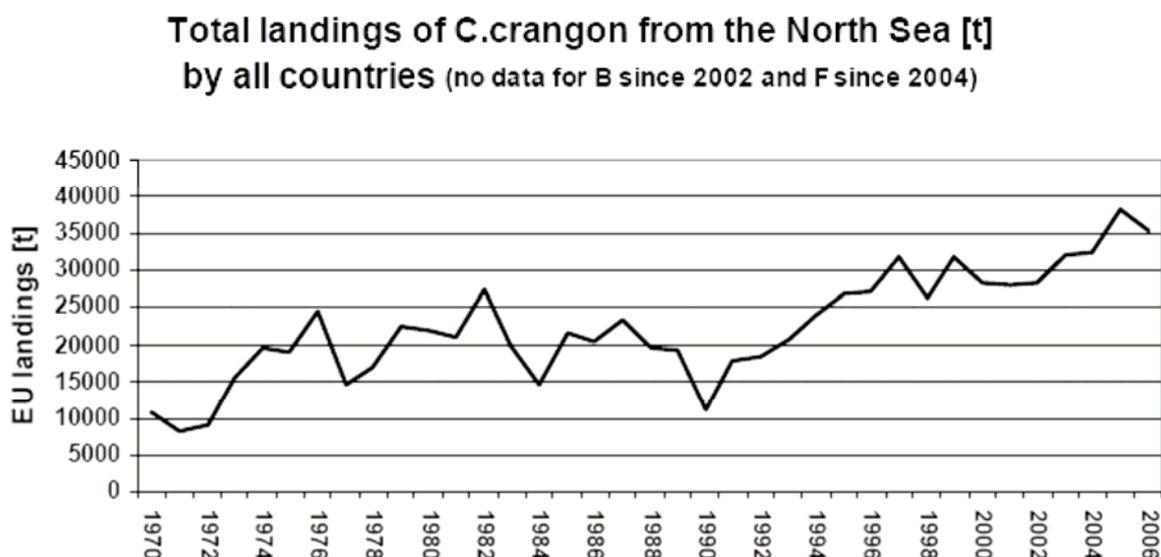


Abbildung 95: Gesamtanlandungen von *Crangon crangon* aus der Nordsee seit 1970 in [t]. Quelle: (ICES 2007)

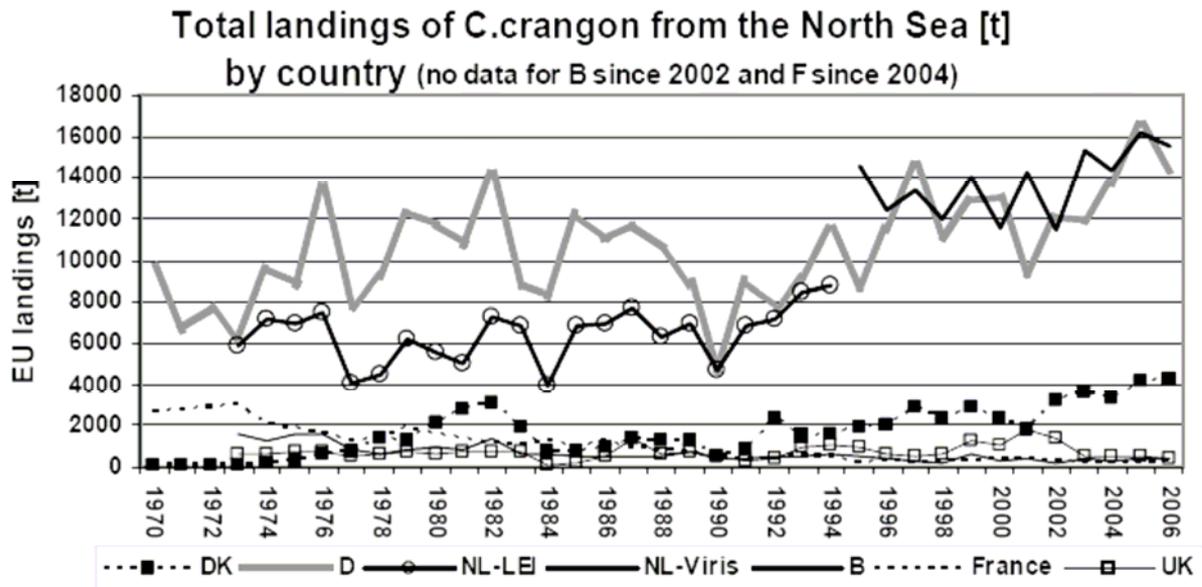


Abbildung 96: Anlandungen von *Crangon crangon* aus der Nordsee seit 1970 in [t] aufgeteilt nach den Anlandungen der einzelnen Nationen. Quelle: (ICES 2007)

Gefangen wird *Crangon crangon* vorwiegend mit 3 oder 5 m Kurren die teilweise mit Scheuchketten eingesetzt werden um im Boden eingegrabene Tiere aufzuschrecken. Von dem Gesamtfang wird ein Großteil der Tiere sowie der Beifang ausgesiebt und wieder dem Meer zugeführt. Dieser Anteil kann 2/3 des gesamten Fangs ausmachen (Neudecker et al. 2006) und enthält vorwiegend untermaßige Tiere (< 50 mm). Gemäß (Lancaster & Frid 2001) haben diese eine relativ hohe Überlebenschance von 88%. Gemäß (Neudecker et al. 2006) ergibt sich dadurch pro Jahr folgende Bilanzierung: gefangene Garnelen 172000 t, angelandete Garnelen 38000 t, lebender Discard 114000 t, Discard tot plus tot durch Folgen des Siebens 32200 t plus ca. 4000 t als Sieb-, Quetsch- und Futterkrabben. Das heißt, dass den Anlandungen an Speisegarnelen ungefähr ein gleich großer Anteil an Tieren gegenübersteht die durch den Sortierprozess sterben. Zusätzlich wird ersichtlich, dass es sich bei der fischereilichen Sterblichkeit F nicht um eine „knife edge selectivity“ handelt, die nur die Adulten, sondern auch Juvenile beeinflusst. Für eine Abschätzung des F muss die Menge der Anlandungen daher ungefähr mal 2 genommen werden. Allerdings bezieht sich dieser Faktor vor allem auf untermaßige Garnelen < 50 mm, da diese durch den Siebprozess ausgesiebt werden.

Neben dem Anteil der Discards muss zusätzlich beachtet werden, dass für die Fischer Fänge unter 50 kg nicht meldepflichtig sind. Die gemeldeten Fänge müssen daher um eine nicht definierbare Menge nach oben korrigiert werden.

Bis in die Siebziger wurden neben den Speisegarnelen auch eine große Menge Futter und Industriekrabben angelandet. In (Schumacher 1979) veröffentlichte Zahlen zeigen, dass selbst im Jahr 1975 die Futterkrabbenanlandungen in Deutschland ungefähr in der Größenordnung der Speisegarnelenanlandungen lagen und in den Fünfzigern und Sechzigern ungefähr das vier bis sechsfache ausmachten.

6.4 Verhältnis von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit

Um die ermittelte Gesamtsterblichkeit (Kapitel 6.1) auf die fischereiliche und natürliche Mortalität zu verteilen, muss deren Verhältnis zueinander bestimmt werden.

Wie die Bestandsabschätzungen von Martin 2008 zeigten, machen die adulten *Crangon* nur einen geringen Teil der Gesamtbiomasse aus (entlang der schleswig-holsteinischen Küste etwa 4000 zu 80000 Tonnen). Gleichzeitig wird es mit abnehmender Größe methodisch immer schwieriger ein Vorkommen von *Crangon* in Räubermägen zu detektieren und auch die Anzahl der Räuberspezies nimmt mit abnehmender Länge der Garnelen zu. Klar ist, dass die Haupträuber adulter Nordseegarnelen junge Wittlinge und Kabeljau sind. Deren *Crangon*-Konsumption wurde für ein EU-Projekt (Anonymus 1996) berechnet. Die Summe beider Konsumtionen liegt im Bereich der Entnahme durch die Fischerei in diesem Gebiet. In dieser Arbeit wird das M/F-Verhältnis daher mit 1/1 bis 2/1 angenommen. Weitere Angaben hierzu finden sich in der Parametrisierung des Standardlaufs (Kapitel 8.1.5.3.3).

7 Bestimmung der Bestandsdichte

Langzeitsurvey Daten über die Verbreitung und die Abundanz von *Crangon crangon* liegen vorwiegend aus küstennahen Gebieten vor. Dabei kommen vor allem der deutsche Demersal Young Fish Survey und der holländische Demersal Fish Survey in Frage. Diese Datensätze wurden bereits für die Abschätzung der Gesamtsterblichkeit verwendet (Kapitel 6.1) und die Tiefen sowie mittlere Längen und Breitengrade sind in dem entsprechenden Kapitel angegeben. Neuere Daten aus küstenfernen Gebieten haben jedoch überraschenderweise gezeigt, dass *Crangon crangon* entgegen der weitverbreiteten Meinung auch in Küsten-fernen Gebieten vorkommen. Des Weiteren konnte Martin (2008) zeigen, dass Abschätzungen der Bestandsdichte von der Selektivität der Netze sowie den Korrekturfunktionen abhängen und dass sich dadurch besonders Unsicherheiten bei kleinen Garnelen ergeben. Die genannte Referenz kann bei Bedarf nachgereicht werden.

7.1 In küstennahen Gebieten

Innerhalb der ICES Crangon working group wurde im Jahr 2007 eine Abschätzung der Garnelendichten vorgenommen (ICES 2007). Demnach bewegt sich die Gesamtpopulation in einem Bereich von 5000 bis 40000 t. Bei diesen Daten wurden die in Kapitel 3.2.4 angesprochenen Probleme wie Fängigkeit nicht mit berücksichtigt. Die Abschätzung bezieht sich zudem nur auf das Wattenmeer. Eine Abschätzung der Gesamtbestände ist sehr schwierig. In einer Diplomarbeit die am Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaften durchgeführt wurde, wurden die Garnelen-Dichten des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeers berechnet (Martin, 2008). Wie zuvor bereits erwähnt geht aus diesen Daten hervor dass eine Abschätzung der Garnelen <50 mm mit großen Unsicherheiten behaftet ist.

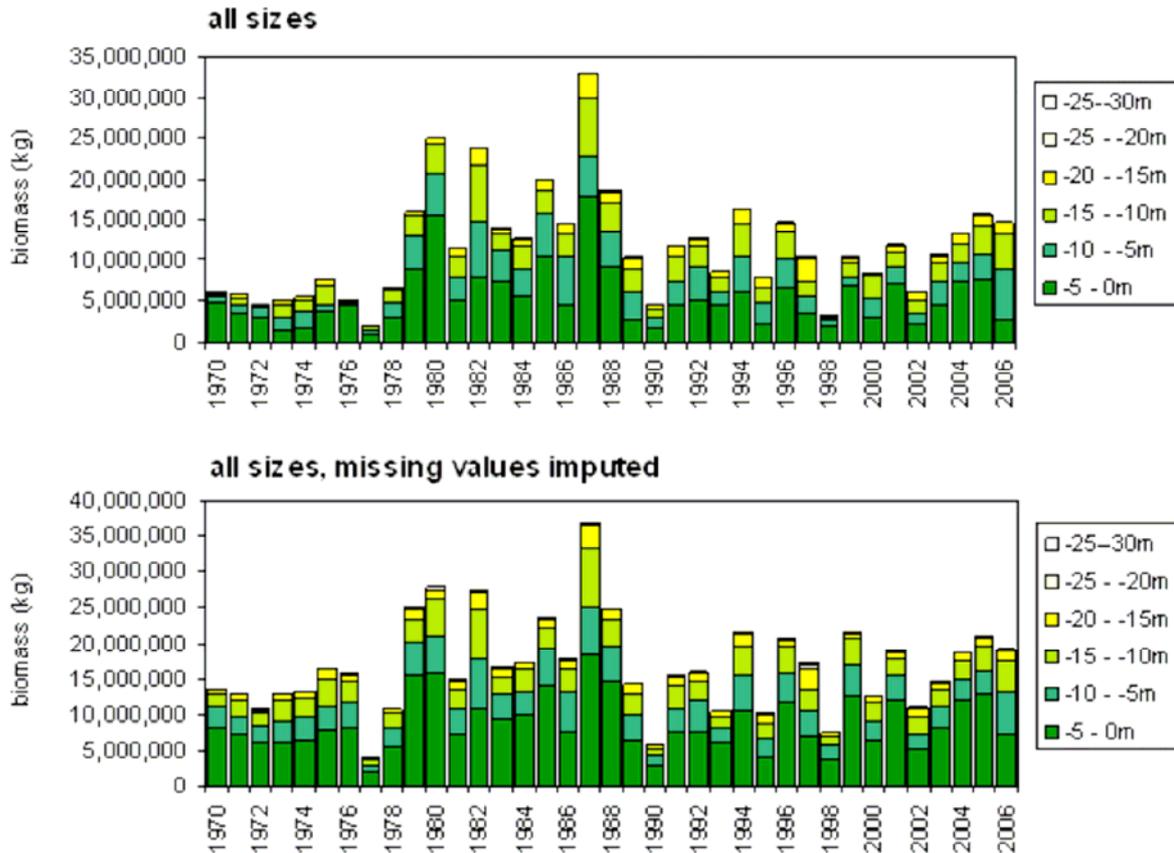


Abbildung 97: Crangon-Biomasse übernommen aus ICES (2007)

7.2 In küstenfernen Gebieten

In (Callaway et al. 2002) wurden Epibenthos Daten der gesamten Nordsee gesammelt und ausgewertet. Daten die *Crangon crangon* betreffen wurden dem IHF freundlicherweise durch die Autoren für Berechnungen zur Verfügung gestellt. Anhand dieser Daten konnte die Dichte der Nordseegarnele für küstenferne Gebiete für die Jahre 1999 und 2000 abgeschätzt werden.

In Abbildung 98 sind die in den Fängen bestimmten Dichten angegeben. Mit Hilfe des Programmes Surfer wurde aus diesen Daten ein Gitter mit Dichteangaben für die gesamte Nordsee erstellt. Bereiche die tiefer als 200 m liegen wurden bei den Surveys nicht befischt, daher wurde im nächsten Schritt der Auswertung aus dem Contourplot alle Bereiche mit einer Topographie <200 oder <20 m auf eine *Crangon crangon* Abundanz von 0 gesetzt. Anhand der verbleibenden Daten wurde die Dichte wie in Abbildung 98 gezeigt berechnet.

Aus diesen Daten ergibt sich eine mittlere *Crangon crangon* Dichte von 7.9 Tieren pro 100 m². Nimmt man an das die Fläche zwischen 20 und 200 m der Nordsee ca. 444000 km² beträgt (berechnet aus Abbildung 100) und eine Garnele ca. 0.8 g Nassgewicht hat so ergibt sich eine Gesamtbiomasse für die küstenfernen Regionen von 27600 t. Für diese Daten sind keine Größenangaben vorhanden enthalten aber auf Grund des verwendeten Fanggerätes vermutlich kleinere Garnelen als die in Kapitel 7.1 berechneten Dichten.

Auch diese Zahl unterliegt den gleichen Fehlern und Einschränkungen was Fängigkeit und Maschenselektion wie die in (ICES 2007) berechneten Werte. Sie

liegen in etwa in der Größenordnung der Abundanzen der küstennahen Gebiete. Das bedeutet, dass den hohen Abundanzen des Wattenmeers auf einer Fläche von 3500 km² in etwa die gleiche Biomasse auf einer Fläche von 444000km² gegenübersteht.

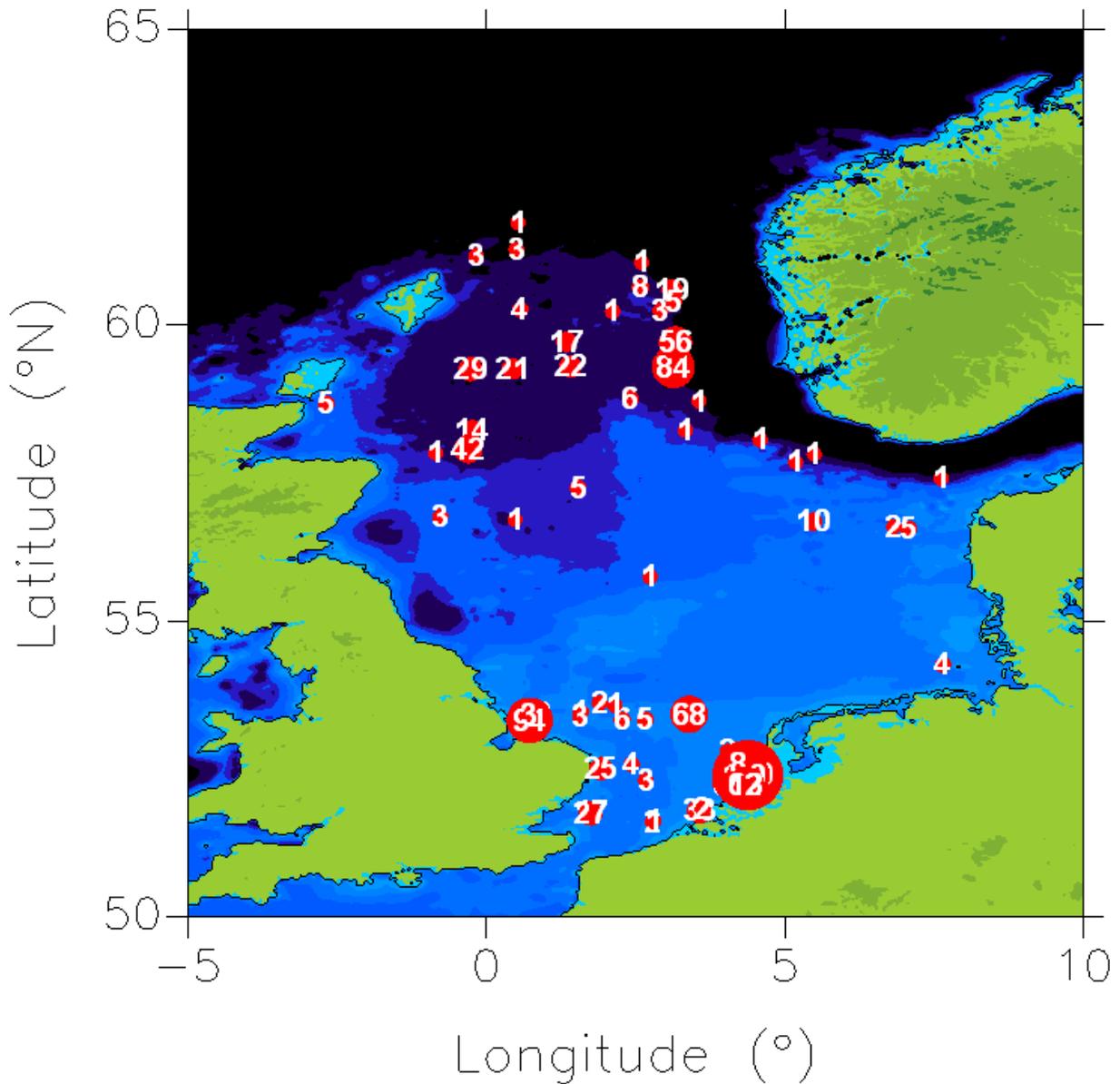


Abbildung 98: Abundanzen von *Crangon crangon* in Küsten fernen Gebieten basierend auf Daten von (Callaway et al. 2002). Die Zahlen und Symbole geben die Anzahl an *Crangon crangon* pro 100 m² an.

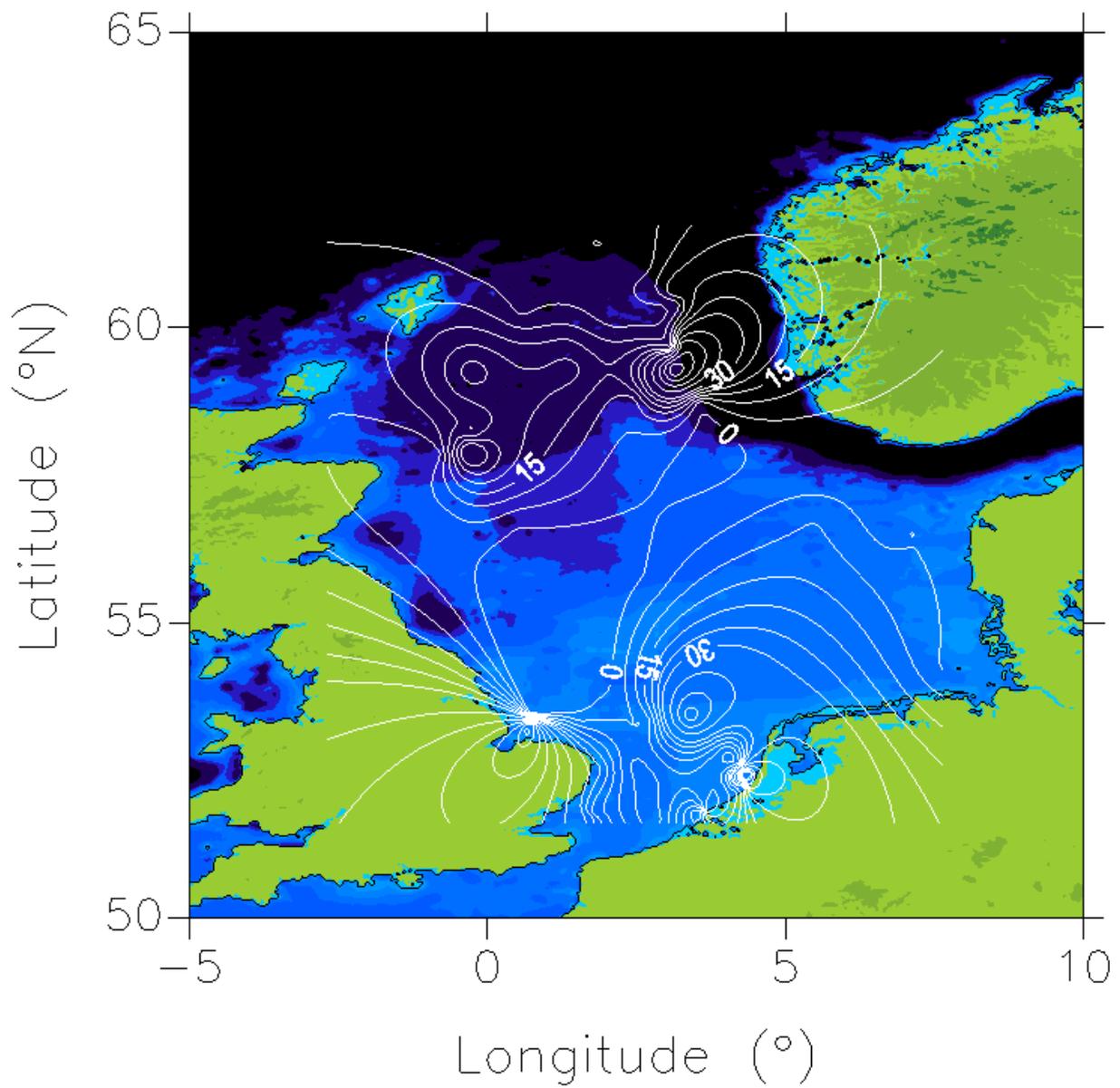


Abbildung 99: Contourplot genutzt für eine Abschätzung von *Crangon crangon* in Küsten fernen Gebieten basierend auf Daten von (Callaway et al. 2002). Die Zahlen an den Isolinien geben die Anzahl an *Crangon crangon* pro 100 m² an.

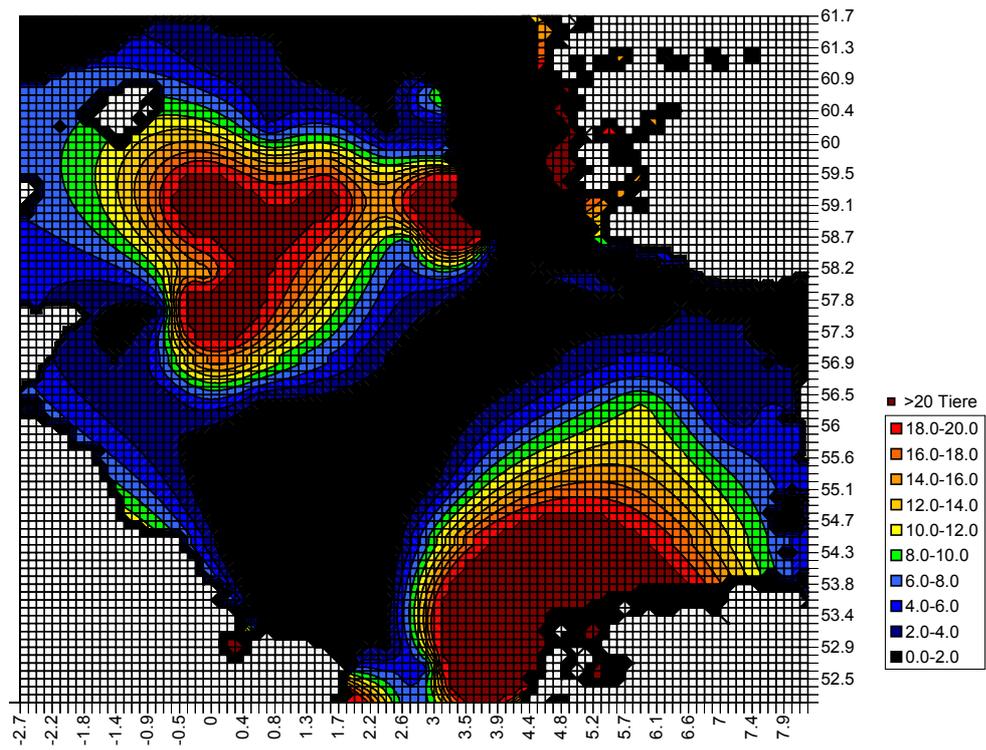


Abbildung 100: Contourplot genutzt für eine Abschätzung von *Crangon crangon* in Küsten fernen Gebieten basierend auf Daten von (Callaway et al. 2002).

8 Modell und Modellvalidierung

8.1 Material und Methoden

Bei der für diese Arbeit entwickelten Software handelt es sich im Wesentlichen um vier Programme. Das Modellierprogramm, das Simulationsprogramm, Analyseprogramm und das Datenbankwerkzeug. In der Beschreibung des Modellierprogramms wird nur darauf hingewiesen, wo und wie die Einstellungen eines Modells geändert werden. Die Submodelle selbst werden im Kontext des Simulationsprogrammes behandelt um Redundanz zu vermeiden.

8.1.1 Modellierprogramm

8.1.1.1 Allgemeines

Im Modellierprogramm werden die Parameter und Modifikationen der Submodelle voreingestellt. Gespeicherte Parameter- und Einstellungskombinationen werden in dieser Arbeit als „Modell“ bezeichnet und in einer Datenbank abgelegt. Darüber hinaus können sie auch als Textfile ausgegeben und (z.B. in andere Rechner) eingelesen werden.

8.1.1.1.1 Modellverwaltung

Jedes Modell hat einen Namen, der sich in die Modelldatenbank nur einmal eintragen lässt. Unter diesem Namen ist es sowohl für das Modellierungsprogramm als auch das Simulations- und das Analyseprogramm zugreifbar.

Einmal in der Datenbank, können Modelle in die Modellierungsumgebung zurückgespielt werden um sich die Einstellungen nochmals anzeigen zu lassen oder auch zu modifizieren. Veränderungen müssen im Sinne sicherer Dokumentation der Simulationen jedoch unter neuem Namen gespeichert werden. Andernfalls könnte es zu der Situation kommen, dass eine Simulation unter den Bedingungen eines Modells durchgeführt wurde, anschließend die Modelleinstellungen geändert wurden und somit die Simulationsbedingungen nicht mehr einsehbar, zuzuordnen und nachvollziehbar wären. Alle nachfolgenden Modelleinstellungen sind stets Bestandteil eines Modells. Thematisch zusammengehörende Einstellungen werden im Modellierungsprogramm jeweils unter einer gemeinsamen Reiterkarte, oder auch Tab, gesammelt.

Informationen zur Modellverwaltung finden sich auf der Reiterkarte „Model Settings“ (Abbildung 8-1).

Neben dem zur Identifikation in allen Programmen genutzten Modelnamen, kann eine Modellbeschreibung eingegeben werden, die vor allem bei späteren Modifikationen der Parameterisierung aber auch der Analyse vergangener Simulationen nützlich sein kann. Entsprechend kann man im unteren Bereich des Tabs Modelle aus der Datenbank auswählen (die Modellbeschreibung wird dann in einem eigenen Textfeld angezeigt) und die Einstellungen aller Reiterkarten mit den gespeicherten Werten des Modells aus der Datenbank überspielen. Ebenfalls im unteren Bereich des Tabs befinden sich Schaltflächen, die ein Speichern des aktuellen Modells in der Datenbank oder die Ausgabe sowie das Einlesen eines „Ini-Files“ veranlassen. Ein Ini-File enthält die gleichen Informationen, die auch in der Modell-Datenbank enthalten sind. Da es sich um eine ASCII-Datei handelt eignen sich diese Ini-Files sowohl zum simplen Archivieren von Modelleinstellungen, als

auch zum Austausch zwischen verschiedenen Rechnern (z.B. Weitergabe von Szenarien an Kollegen).

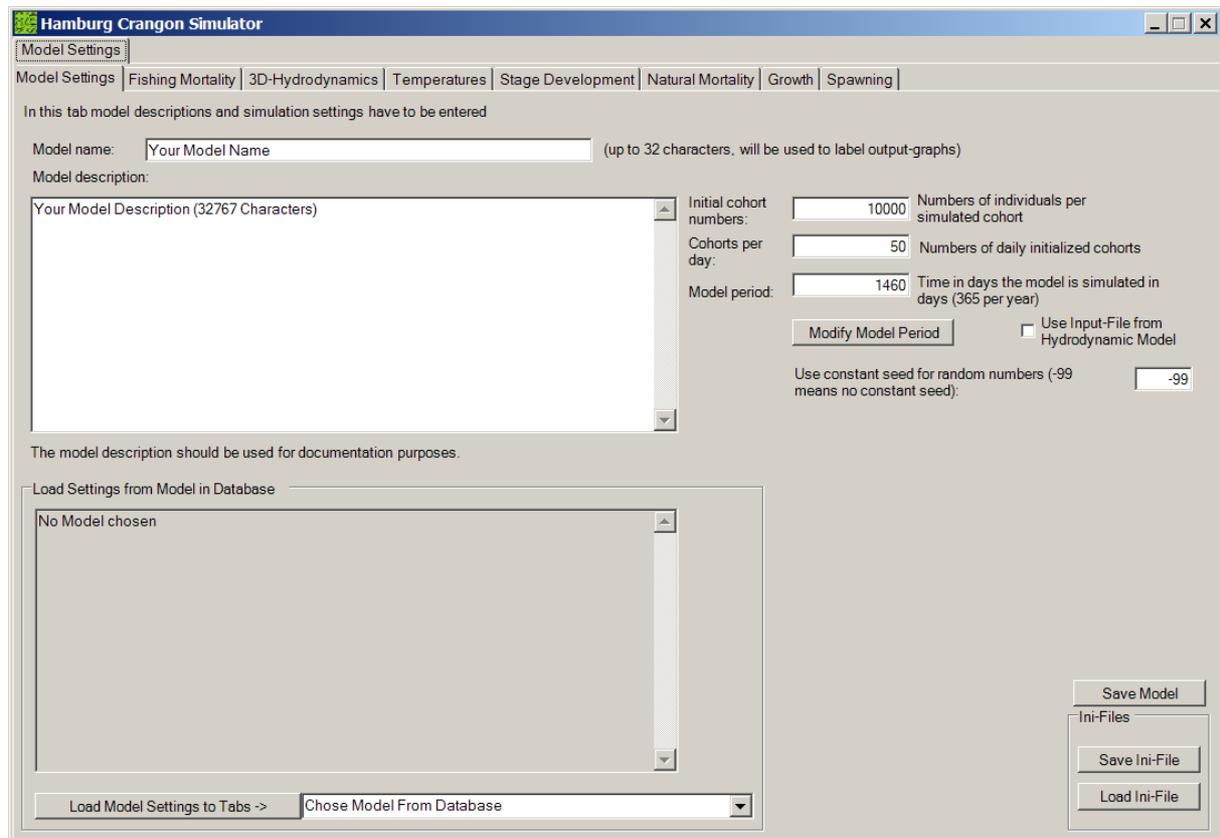


Abbildung 8-1 Tab "Model Settings" des Modellierprogramms.

8.1.1.2 Allgemeine Modelleinstellungen

Neben den in 8.1.1.1.1 beschriebenen, für die Modellverwaltung notwendigen Einstellungen, beinhaltet das Tab „Model Settings“ auch allgemeine Modelleinstellungen mit Einfluss auf die Modelle selbst. Die Initiale Kohortengröße, die Anzahl parallel startender Kohorten pro Tag und die Simulationsdauer des Modells müssen angegeben werden. Außerdem können hier Angaben gemacht werden, ob Ergebnisse eines hydrodynamischen Modells als Modelleingabe verwendet werden sollen und ob ein voreingestellter „Seed“ für die Erstellung von (Pseudo-) Zufallszahlen verwendet werden soll oder dieser von der Laufzeitumgebung (also außerhalb der Kontrolle des Nutzers) gewählt wird. Festlegungen in dieser Reiterkarte können das Aussehen der Reiterkarten „Temperatures“ und „3D-Hydrodynamics“ bedingen. Sie sollten also als erstes modifiziert werden.

8.1.1.3 Einbeziehung von Ergebnissen physikalischer Modelle

Wurde ein Haken im entsprechenden Kontrollkästchen auf der Reiterkarte „Model Settings“ gemacht um hydrodynamische Modellergebnisse zu nutzen, sind Einstellungen auf der Reiterkarte „3D-Hydrodynamics“ möglich. Sonst nicht.

Das Tab erlaubt die Auswahl einer passenden Datei und die Angabe ob diese auch eine raumzeitlich explizite Mortalität enthält. Auf der rechten Seite wird angezeigt ob die eingelesene Datei den vorgaben des Programms genügt.

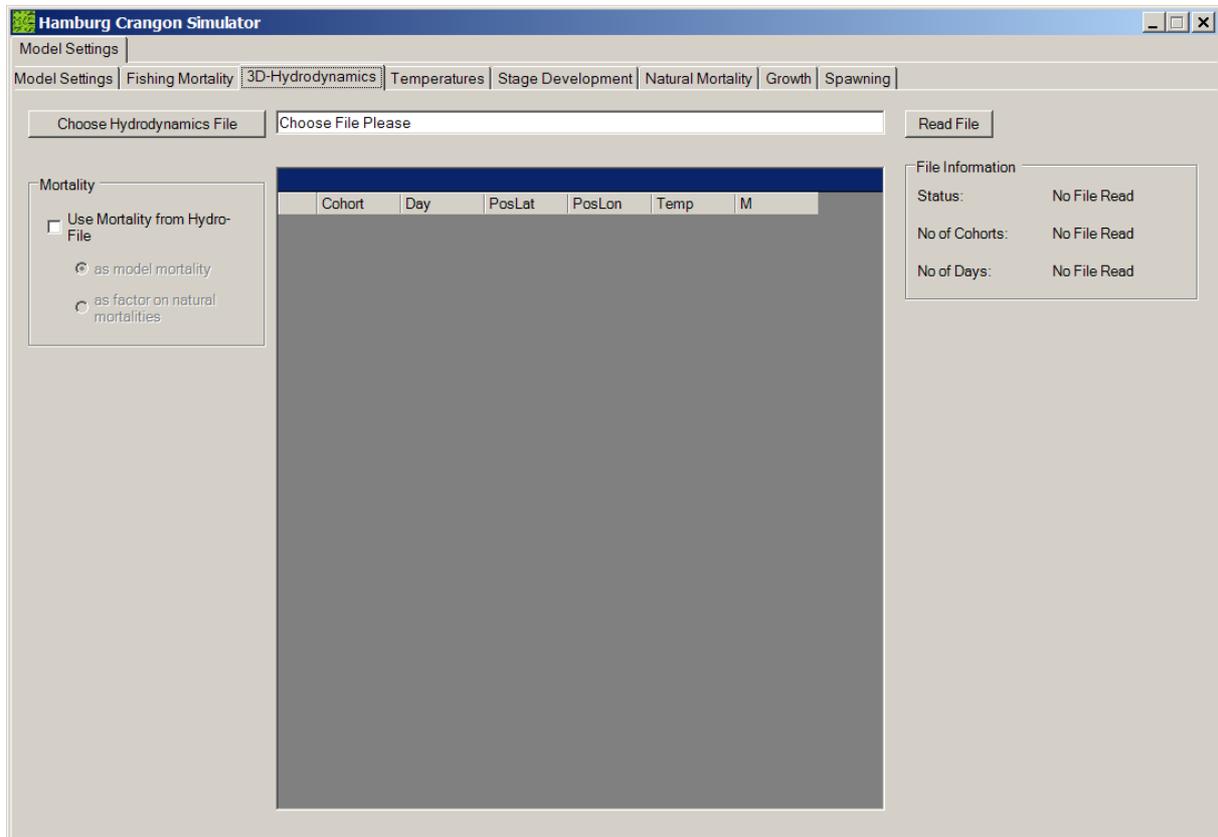


Abbildung 8-2 Tab "3D-Hydrodynamics" des Modellierprogramms.

8.1.1.4 Temperatur

Die in der Simulation verwendeten Temperaturen werden über die Einstellungen des „Temperatures“-Tab verwaltet (Abbildung 8-3). Nachdem, wie in 8.1.1.2 bemerkt, die Simulationsdauer festgelegt wurde, können bis zu sechs verschiedene Temperatur-Dateien ausgewählt und, wahlweise als Jahresmuster oder als Werteliste mit je einem Wert pro Tag der Laufzeit, eingelesen werden.

Anschließend können aus verschiedensten Kombinationen dieser eingelesenen Temperaturen Maxima, Mittelwerte und Minima gebildet werden, die dann adulten Weibchen (und an ihnen haftenden Eiern), adulten Männchen, Juvenilen oder Larven zugeordnet werden.

Mit einem Klick auf die Schaltfläche „Diagram“ lässt sich eine graphische Darstellung der berechneten Werte anzeigen.

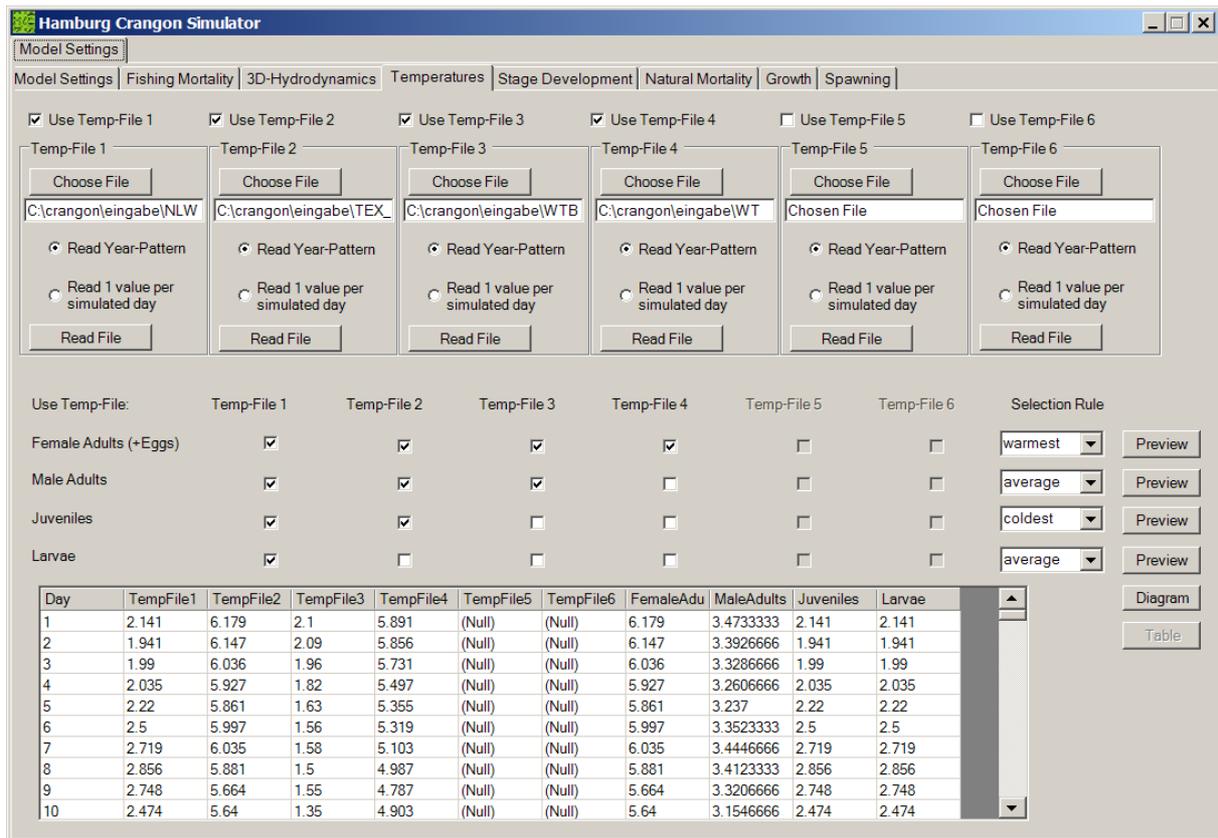


Abbildung 8-3 Tab "Temperatures" des Modellierprogramms.

8.1.1.5 Natürliche Sterblichkeit

Die Reiterkarte „Natural Mortality“ ist die wohl komplexeste der Modellierungsumgebung (Abbildung 8-4). Dies liegt in der Vielzahl an Interaktionen zwischen verschiedenen Annahmen, die die Modellierung der natürlichen Sterblichkeit im Kontext der hier präsentierten Simulationsmodelle bedingen.

Im Groben ist das Tab in einen linken und einen rechten Block geteilt. Auf der rechten Seite kann man unabhängig von der grundlegenden Berechnung der natürlichen Sterblichkeit, bis zu sechs zusätzliche Prädatoren modellieren, die ähnlich wie eine Fischereiflotte, eine monatlich definierte mittlere jährliche Sterblichkeit auf ein durch minimale und maximale Länge beschränktes Segment der Population wirken lassen. Die in den Simulationen durch diese Prädatoren gefressenen Tiere werden sowohl in der gefressenen Biomasse als auch einzeln, je Prädatoren, in die Ergebnisdateien eingetragen.

Die linke Seite des Tabs dient der Berechnung der verbleibenden, durch die Prädatoren der rechten Seite nicht abgedeckten, natürlichen Sterblichkeit. Die mittlere jährliche Sterblichkeit kann einerseits manuell eingegeben werden, wobei der Nutzer an festgelegte Größenbereiche gebunden ist und im Falle der Larven entscheiden kann, ob er eine Angabe für alle Larven oder eine je Larvenstadium machen möchte. Alternativ dazu kann die natürliche Sterblichkeit nach Peterson und Wroblewski berechnet werden. Wie alle Submodelle wird auch dieses en detail im Kontext der Simulation behandelt (8.1.2.3.4). Es sei jedoch hier schon erwähnt, dass diese Berechnung neben spezifischen Parametern auf dem Trockengewicht der Tiere basiert. Somit müssen Nass-Trocken-Gewichtsbeziehungen, Längen-Nass-Gewichtsbeziehungen als auch Parameterwerte definiert werden.

Unabhängig von der Sterblichkeitsdefinition, müssen die längenabhängigen mittleren jährlichen natürlichen Sterblichkeiten mit einer Saisonalität belegt werden um in längenabhängige mittlere monatliche Sterblichkeiten der Larven, Juvenilen bzw. Adulten zu werden.

Einmal berechnet, kann die berechnete natürliche Sterblichkeit graphisch dargestellt werden, indem die Schaltfläche „Visualize“ betätigt wird. Dies dient der Plausibilitätsprüfung der verwendeten Parameterkombination.

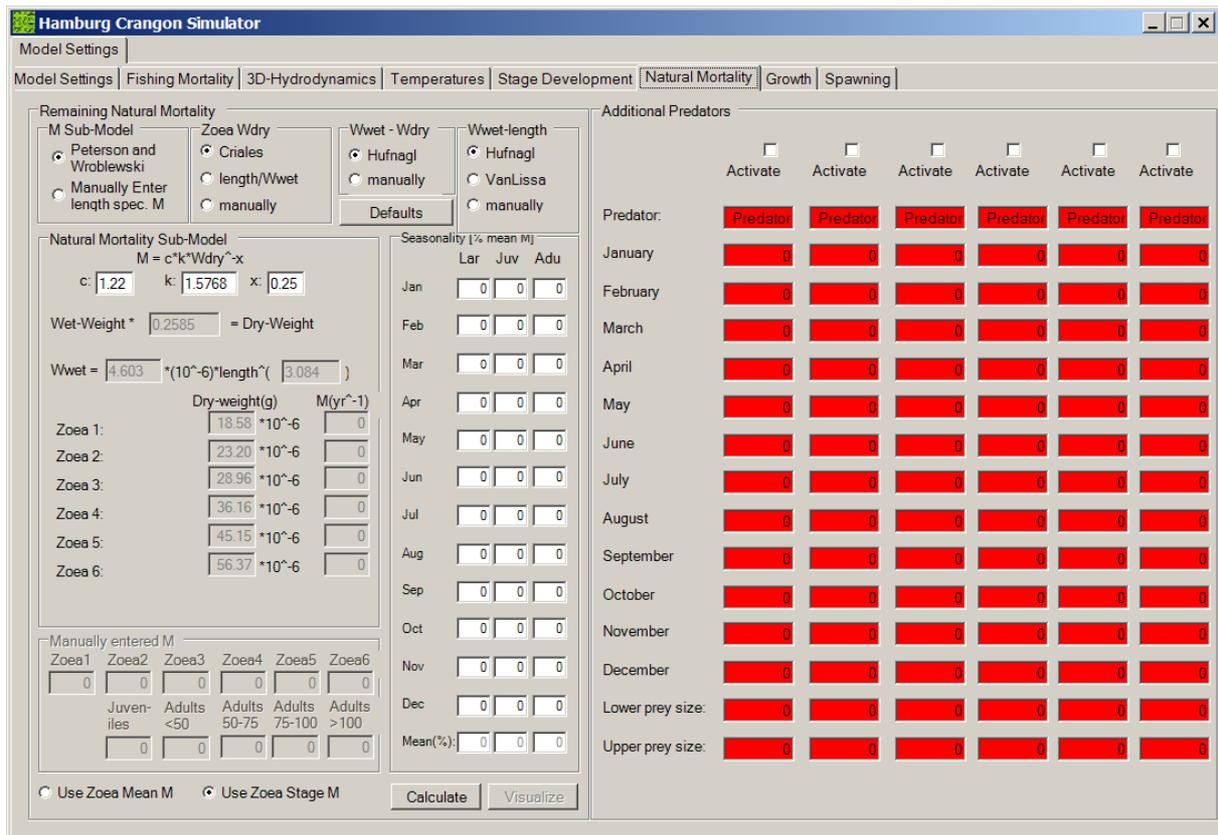


Abbildung 8-4 Tab "Natural Mortality" des Modellierprogramms.

8.1.1.6 Fischereiliche Sterblichkeit

Ähnlich wie bei den zusätzlichen Prädatoren im „Natural Mortality“ Tab, können auch in der „Fishing Mortality“-Reiterkarte bis zu sechs verschiedene „Fleets“ definiert werden (Abbildung 8-5). Jede Fischereiflotte wirkt mit einer für jeden Monat definierbaren Mortalität auf Tiere in einem definierbaren Längenspektrum.

Im Unterschied zu den Prädatoren des „Natural Mortality“-Tabs, kann man bei den Flotten eine Netzselektivität definieren. Zwei Selektivitätsvarianten, die jeweils auf die untersten 25mm der Befischung unterliegenden Größen wirken, können erstellt werden. Jeder Flotte kann eine der beiden Netzselektionen zugeordnet werden.

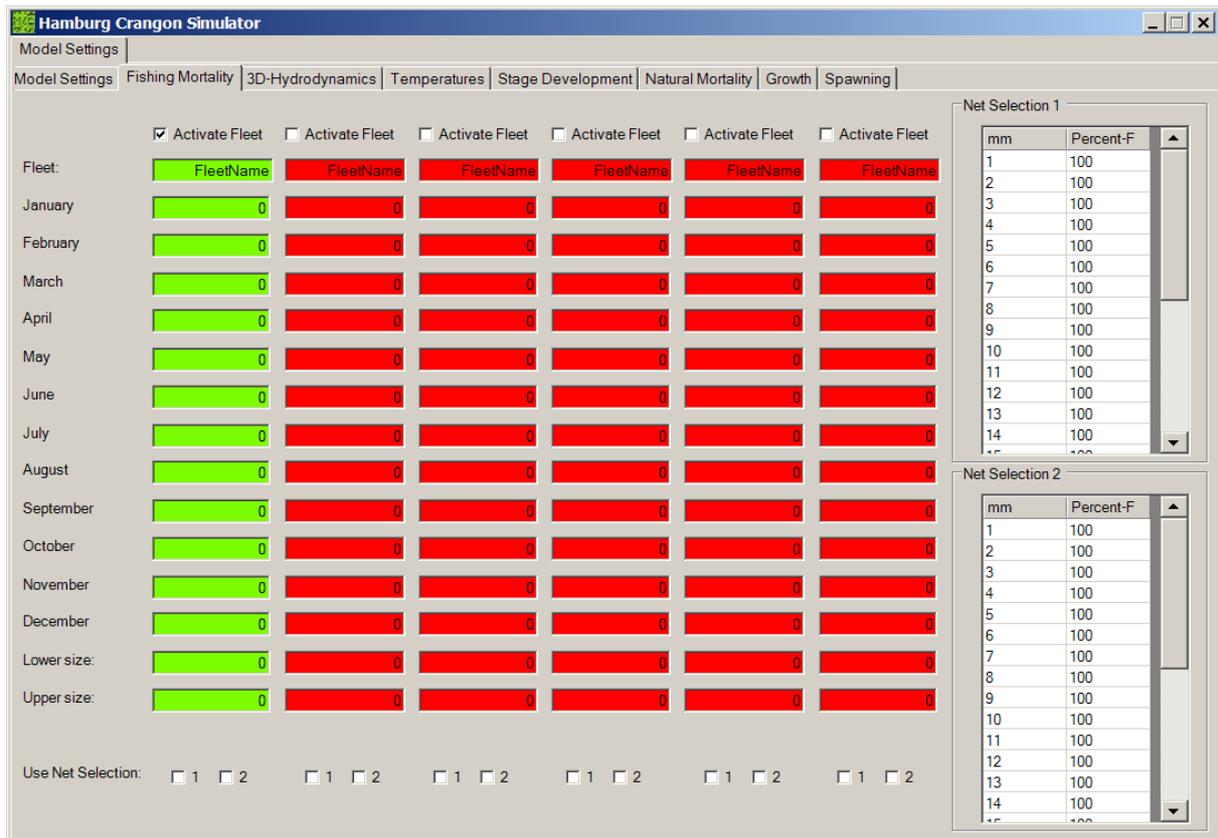


Abbildung 8-5 Tab "Fishing Mortality" des Modellierprogramms.

8.1.1.7 Ei- und Larvalentwicklung, Postlarvale Häutungen und Reife

Das „Stage Development“-Tab bündelt die Einstellungen für die Submodelle der Ei-entwicklung, der Larvalentwicklung, der Steuerung der postlarvalen Häutungen und dem Berechnen der Länge der ersten Reife (Abbildung 8-6).

Dabei werden stets im oberen Bereich der Reiterkarte die Parameter der Submodelle, die im Kontext des Simulationsmodells (8.1.2.3.5 bis 8.1.2.3.8) behandelt werden, definiert. Darunter findet sich eine Schaltfläche, mittels derer jederzeit die Ausgangswerte wiederhergestellt werden können.

Im unteren Bereich der Reiterkarte finden sich schließlich graphische Darstellungen der Submodellfunktionen zur Kontrolle der Parameterwirkung.

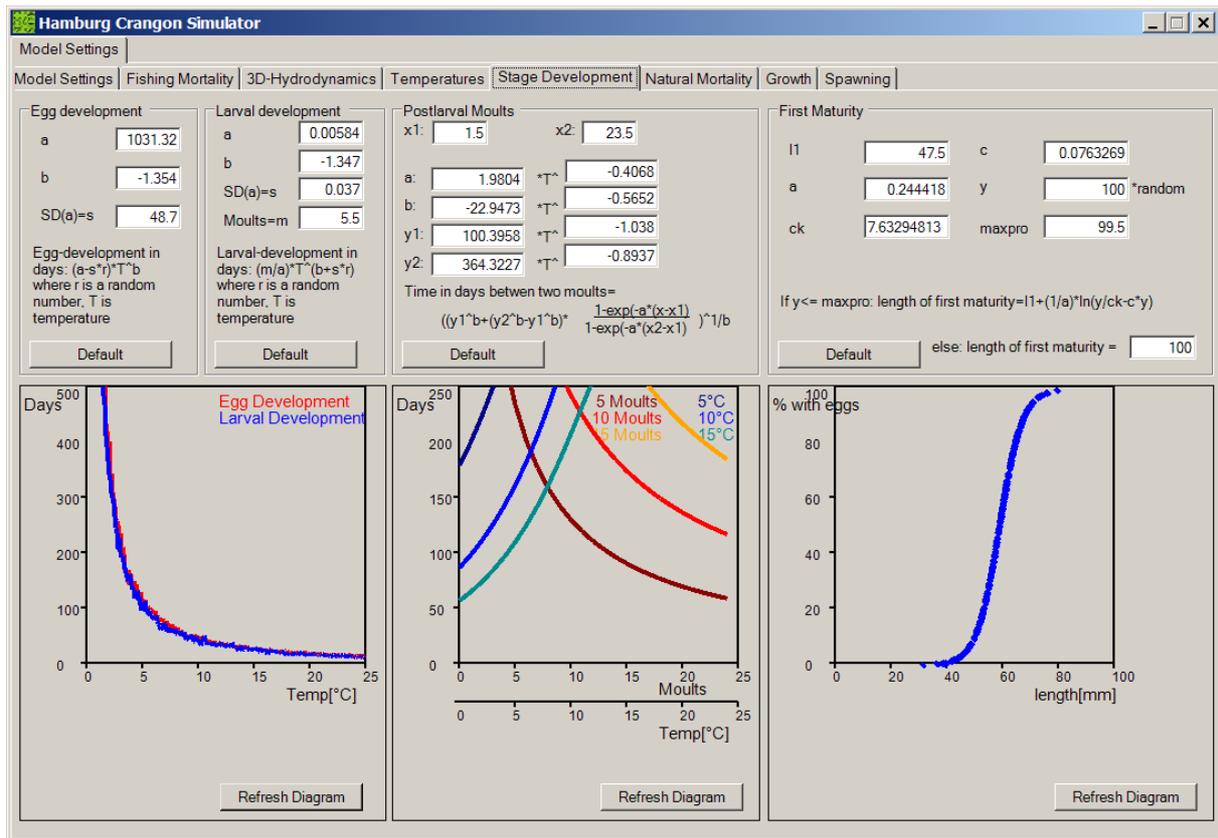


Abbildung 8-6 Tab "Stage Development" des Modellierprogramms.

8.1.1.8 Wachstum

Das Simulationsprogramm kann unterschiedliche Wachstumsparameter für die beiden Geschlechter nutzen, aber auch die Stadien (Juvenile und Adulte) im Wachstum unterscheiden. Im oberen Teil der Reiterkarte „Growth“ lassen sich die zusätzlichen Parameterisierungen zuschalten und händisch modifizieren (Abbildung 8-7). Schaltflächen ermöglichen zusätzlich die Anwendung spezifischer Parameterisierungen, die in 8.1.2.3.9 näher behandelt werden.

Zusätzlich wird das Wachstum graphisch dargestellt um die Parameterwirkung prüfen zu können. Wachstum und Länge werden beispielhaft für verschiedene Temperaturen dargestellt.

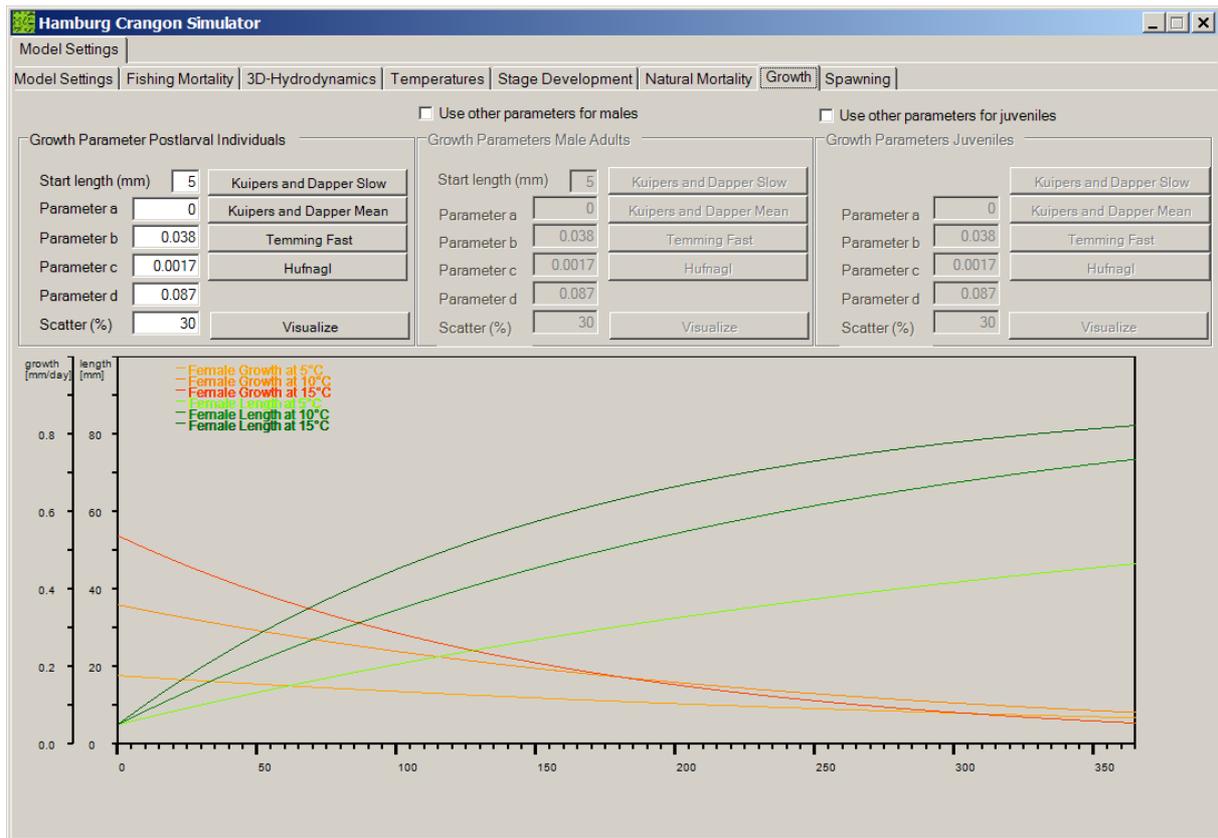


Abbildung 8-7 Tab "Growth" des Modellierprogramms.

8.1.1.9 Laichfrequenz

Die Startgröße der Individuenanzahlen der Kohorten kann auf unterschiedliche Weisen bestimmt werden; die Einstellungsmöglichkeiten dazu finden sich im Tab „Spawning“ (Abbildung 8-8).

Im Groben gibt es in diesem Simulationsmodell zwei Möglichkeiten, neuen Kohorten diese Startgröße zuzuordnen: Entweder bedient man sich einer vorberechneten Laichfrequenz, deren Herkunft im Kontext des Simulationsmodells (siehe 8.1.2.3.12.1) erläutert wird, oder des Produkts aus Produzierten Eiern und Anzahl der Individuen der laichenden Kohorte (8.1.2.3.12.2) um einen geschlossenen Lebenszyklus zu modellieren.

Die Einstellung dafür, als auch die Auswahl der die Laichfrequenz beinhaltenden Datei, können im oberen Teil der Reiterkarte getroffen werden.

Ferner ist hier ein initiales Geschlechterverhältnis festgelegt werden. Gibt man dort eine 0 ein, werden ausschließlich Weibchen modelliert.

Den unteren Teil der Reiterkarte nehmen, links eine tabellarische, rechtes eine graphische Darstellung der vorberechneten Laichfrequenz ein.

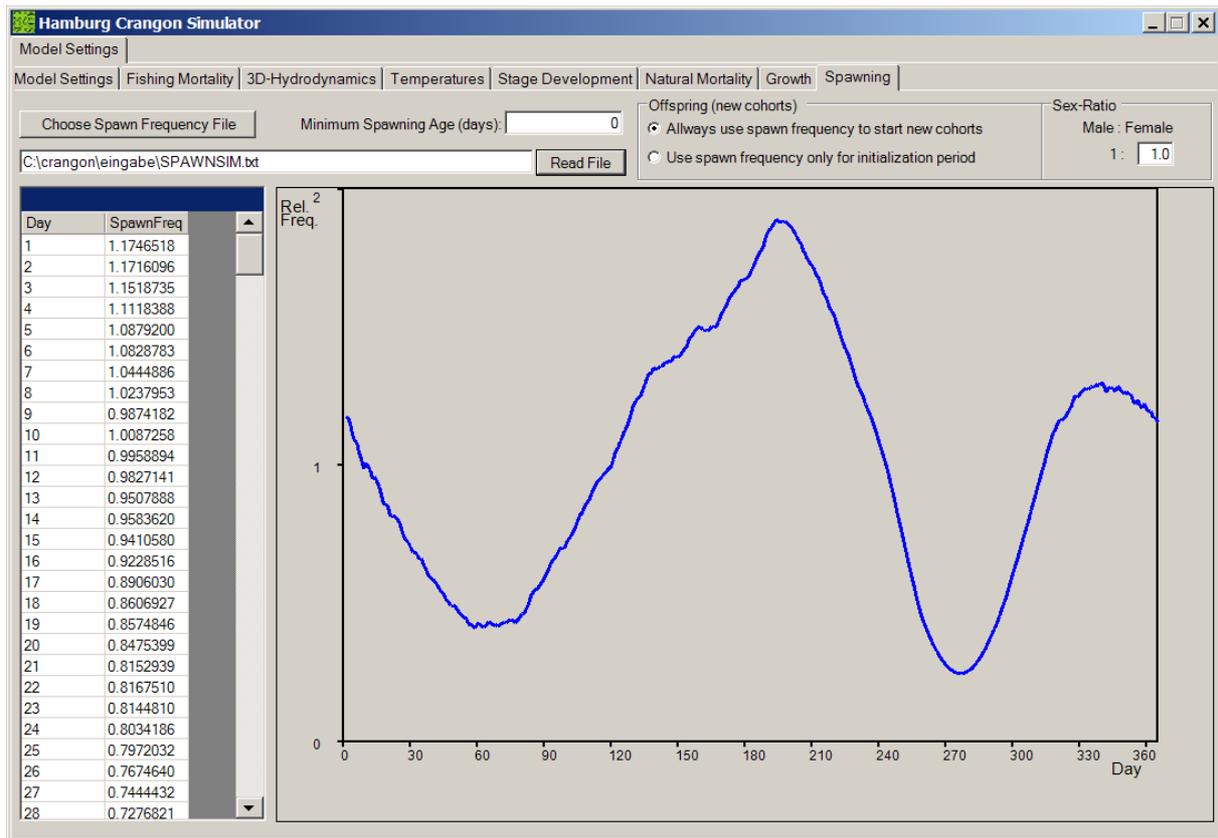


Abbildung 8-8 Tab "Spawning" des Modellierprogramms.

8.1.2 Simulationsprogramm

8.1.2.1 Allgemeines

Das Graphische User Interface (GUI) des Simulationsprogrammes bietet die Möglichkeit, ein oder mehrere Modelle aus der Datenbank auszuwählen, um mit diesen Simulationsläufe durchzuführen.

Während der Simulationsläufe informieren Fortschrittsbalken darüber, welcher Anteil der ausgewählten Simulationen abgearbeitet ist (Abbildung 8-9).

Die Komplexität des GUIs dieses Programmes ist weitaus geringer, als die des Modellierungsprogrammes. Die aufwendige Modell- und Simulationslogik verbirgt sich „unter der Haube“ also für den Nutzer nur derart wahrnehmbar, dass er die Berechnungen abwarten und schließlich die Ergebnisse analysieren kann.

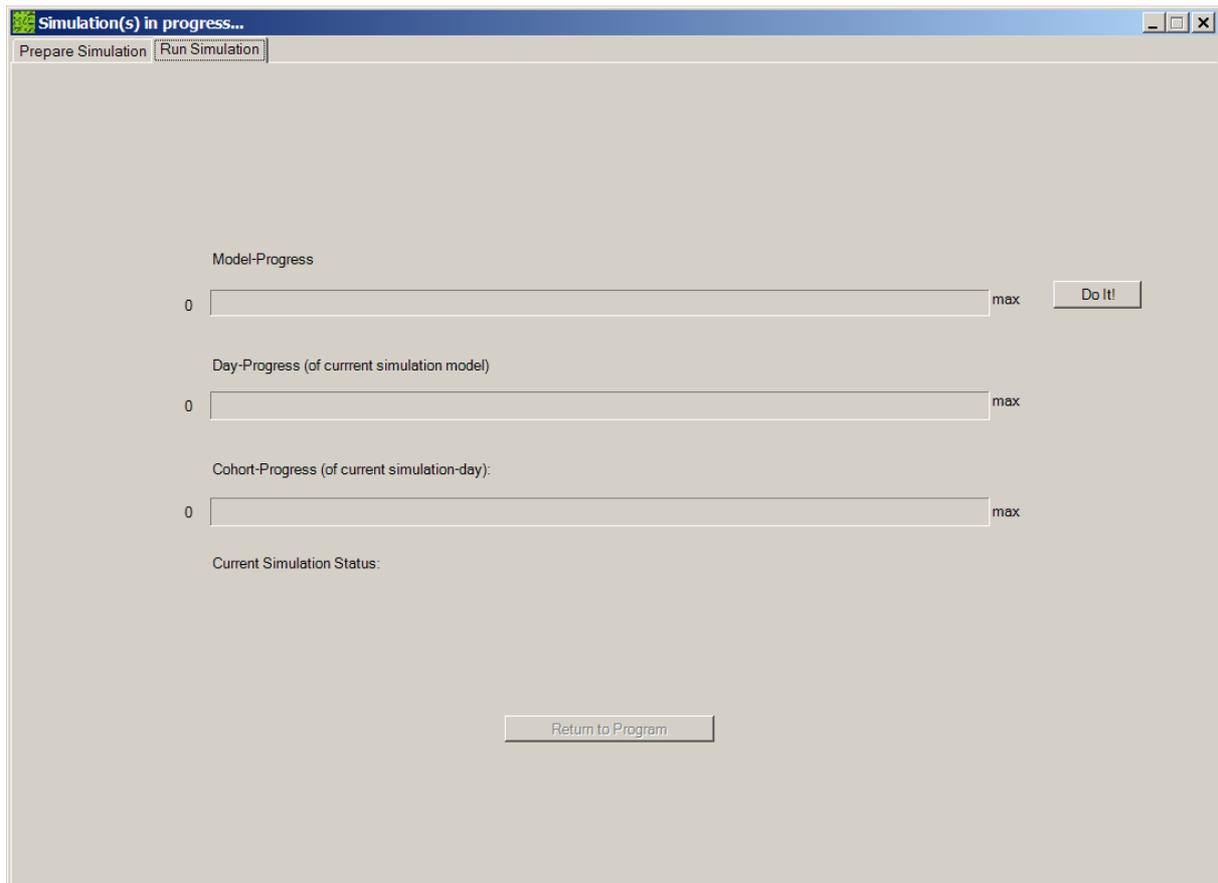


Abbildung 8-9 Tab "Run Simulation" des Simulationsprogramms.

8.1.2.2 Einstellungsmöglichkeiten

8.1.2.2.1 **Auswahl der Modelle**

In einer Liste auf der Rechten Seite des Tabs „Prepare Simulation“ des Simulationsprogramms können die in der Datenbank abgelegten Modelle ausgewählt und durch Druck auf eine Schaltfläche in die Liste der zu simulierenden Modelle übertragen werden (Abbildung 8-10).

Danach hat man die Möglichkeit Simulationen dieser Modelle zu initialisieren (So werden die notwendigen Arrays und Datenbankeinträge angelegt, die für die Simulationen benötigt werden) und schließlich laufen zu lassen.

In der Regel wird der Nutzer dies in einem Schritt tun. Das Programm bietet aber auch die Möglichkeit, nur den Initialisierungsschritt zu durchlaufen, damit im Anschluss daran Änderungen an den Datenbankeinträgen vorgenommen werden können, die die Modellier- und Simulationsprogramme sonst nicht erlauben. Dies kann zwar leicht zu instabilen Programmzuständen führen, ermöglicht aber unter Umständen Analysen, die sonst nicht möglich wären.

8.1.2.2.2 **Einfacheres Submodell für die natürliche Sterblichkeit**

Es können zusätzliche Angaben zum Ablauf der Simulation gemacht werden. Dies betrifft einerseits eine alternative Möglichkeit der Berechnung der natürlichen Mortalität um Vergleichbarkeit mit einem Vorgängermodell möglich zu machen (nähere Erläuterungen hierzu finden sich in Kapitel 8.1.2.3.4.7).

8.1.2.2.3 Simulation bestehender Population

Andererseits kann man eine berechnete Population aus einem vorangegangenen Simulationslauf als Basis für eine neue Simulation nutzen.

Dies ermöglicht beispielsweise unterschiedliche Szenarienläufe von einer vergleichbaren Ausgangslage aus und erspart darüber hinaus die immer wieder neue Berechnung der Anfangszeit des Simulationslaufes, in der sich das System zunächst „einpendelt“.

Diese Einstellungen können im linken Teil des Tabs „Prepare Simulation“ des Simulationsprogramms gemacht werden (Abbildung 8-10).

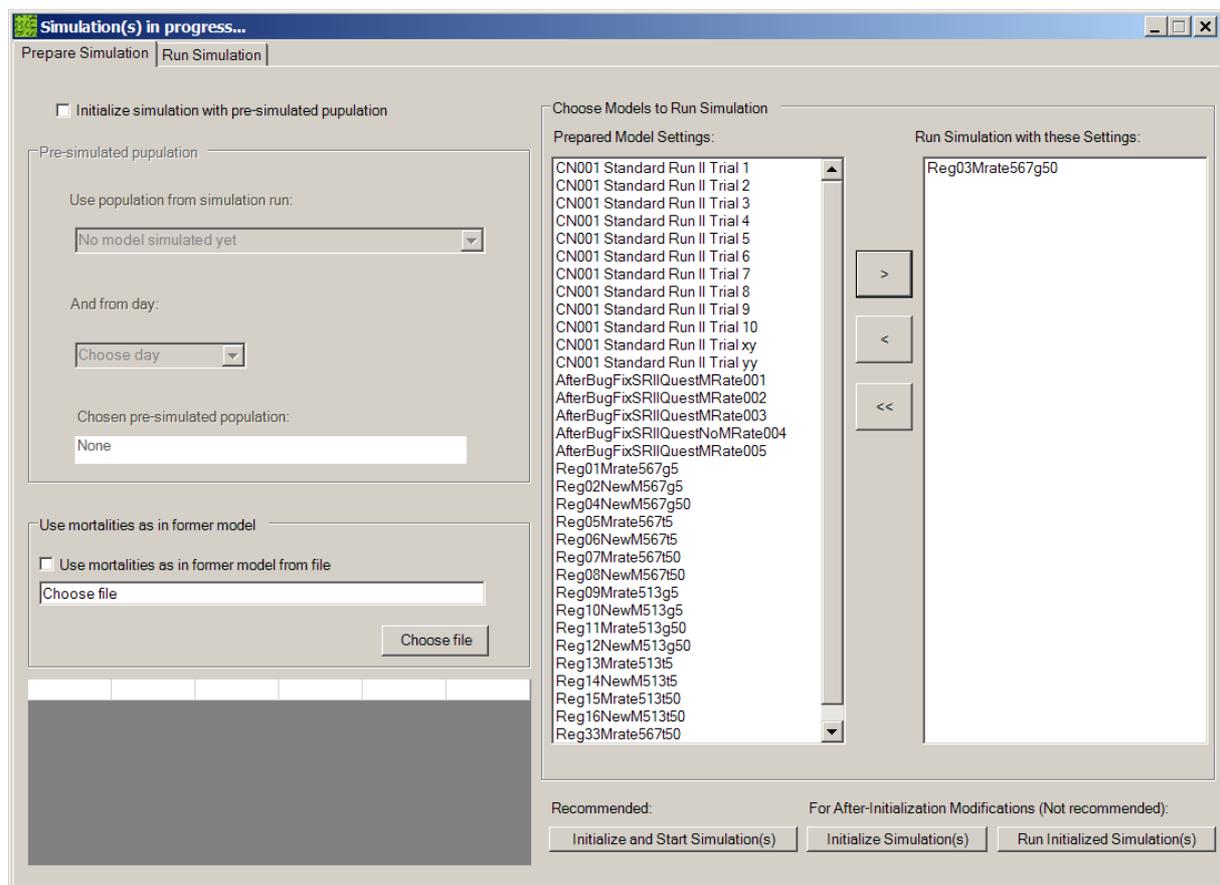


Abbildung 8-10 Tab "Prepare Simulation" des Simulationsprogramms.

8.1.2.3 Das Simulationsmodell

8.1.2.3.1 Allgemeines

Das Simulationsmodell ist *die* (Programm-)Logik die nicht sichtbar im Simulationsprogramm enthalten ist.

Vom informatischen Standpunkt aus handelt es sich bei dem hier verwendeten Simulationsmodell um ein numerisches prozessorientiertes Modell: Für jeden Zeitschritt werden alle Zustandsgrößen der modellierten *Crangon*-Kohorten berechnet und in Textfiles ausgegeben. Dabei durchlaufen die Kohorten zu jedem

Zeitschritt abhängig von ihrem dann aktuellen Zustand Prozesse, deren Auswirkungen die Zustände dieser Kohorte im folgenden Zeitschritt verändern.

Aus fischereiwissenschaftlicher Sicht handelt es ein Yield-per-Recruit-Modell (Y/R-Modell). Diese Modelle haben in der Fischereiwissenschaft eine lange Tradition, weil sie keine verlässliche Schätzung der Populationsgröße zum Beginn der Simulation voraussetzen.

Y/R-Modelle geben Auskunft über Trends und Muster einzelner Zustandsgrößen des Modells. Während die Zustandsgrößen sich im Timing explizit verhalten, sind ihre absoluten Werte lediglich zu verschiedenen Zeitpunkten derselben Simulation miteinander vergleichbar, da die Größenordnung der Zustandsvariablen vom Input der Modelle, hier der Anzahl der parallel startenden Kohorten und ihrer initialen Individuenanzahlen, abhängen.

Simulationsergebnisse unterschiedlicher Läufe vergleicht man, in dem man relative Anteile der Zustandsgrößen betrachtet. Somit stellt man ihre zeitliche Entwicklung und Trends dar, nicht aber die überflüssige, weil nichtsaussagende, absolute Größe der Zustandsvariablen.

Eine mögliche Variante (siehe Kapitel 8.1.2.3.12.2) macht das Simulationsmodell zu einem geschlossenen Lebenszyklusmodell (life-cycle-model), gleichzeitig könnte man die lückenlose Verfolgung einzelner (Pseudo-)Kohorten, wie sie diesem Programm zugrunde liegt, auch als Individuenbasiertes Modell (IBM) bezeichnen. Die Möglichkeit unterschiedliche Flotten auf die Population wirken zu lassen, macht das Programm darüber hinaus zu einem Befischungsmodell.

Ein Vorläufermodell dieses Simulationsmodells existiert schon seit 2003 ((ICES 2003, Lüthke Nils 2002, Temming & Damm 2002)). Eine fehlerbereinigte Version dieses Modells wurde als Ausgangsbasis genutzt um neue Funktionen und Submodelle zu entwickeln.

8.1.2.3.2 Die Kohorte als Entität

Jedes Simulationsmodell betrachtet sogenannte Entitäten. Dabei handelt es sich, allgemein beschrieben, um Objekte die Informationsträger sind. In diesem Fall betrachten wir die „Kohorte“ als Entität des Simulationsmodells.

Es sei an dieser Stelle erwähnt, dass die Kohorte des Simulationsmodells nur bedingt etwas mit dem üblicherweise in der Ökologie verwendeten Begriff der Kohorte gemein hat: Auf Populationsebene arbeitende Wissenschaftler verstehen unter einer Kohorte in der Regel eine im Feld zu identifizierende Gruppe von Tieren, deren Maximum in einer Längen-Häufigkeitsverteilung über gewisse Zeit verfolgt werden kann, wobei man sich darüber bewusst ist, dass solche Kohorten aus mehreren zuvor individuellen Kohorten „zusammenwachsen“ können. Populationsdynamiker benutzen den Begriff zuweilen um die Gruppe von Individuen die zu einem gemeinsamen Zeitpunkt (oder während einer mehr oder weniger großen Zeitspanne) in das System kamen.

Die Kohorten dieses Simulationsmodells jedoch sind die Gruppe von Tieren, deren Eigenschaften gleich sind. An jedem Tag können beliebig viele Kohorten starten. Diese Kohorten könnten theoretisch gleiche Eigenschaften haben, dies ist in der Regel aber nicht der Fall. Eigenschaften der Kohorte sind beispielsweise Anzahl der Individuen der Kohorte, Länge, Wachstumsparameter, Länge der Ersten Reife, etc (Tabelle 8-1). Die Gesamtheit der Eigenschaften einer Kohorte zu genau einem Zeitpunkt (informatisch: ihr Zustand) wird programmintern in einer logischen Struktur namens DataSet verzeichnet. Dabei handelt es sich um eine Art interner Datenbank.

Pro Zeitschritt den eine Kohorte „erlebt“ wird in diesem DataSet genau ein Datensatz angelegt. Dieser wird auch als Tupel bezeichnet.

Genau genommen könnte man auch die Prozesse des Modells als Entitäten begreifen, die mit der Entität der Kohorte in Beziehung stehen. Da dies jedoch eher von informatischem als ökologischem Interesse ist, bleibe es bei dieser Erwähnung ohne dem näher auf den Grund zu gehen.

Tabelle 8-1 Eigenschaften der Kohorte mit programminternen Feldbezeichnungen, Datentypen und Beschreibung.

Feldbezeichnung	Variablentyp	Feldbeschreibung
ModelID	Long Integer	Modell-Identifikationsnummer
SetModelName	String:32	Modellname
CohortID	Long Integer	Kohorten-Identifikationsnummer
CDay	Long Integer	Simulationstag
CMonth	Long Integer	Simulationsmonat
CNum	Double	Anzahl der Individuen dieser Kohorte in diesem Zeitschritt
CLength	Double	Länge (mm) der Individuen dieser Kohorte
CWeight	Double	Masse (g) der Individuen dieser Kohorte
CStage	String:4	Stadium (Ei (Egg), Larve (Lar), juvenil (Juv), adult (Adu), tot (Dead))
CAge	Long Integer	Alter der Kohorte in Tagen
CDeathMR	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der "verbleibenden" natürlichen Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP1	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator1 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP2	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator2 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP3	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator3 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP4	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator4 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP5	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator5 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP6	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator6 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt

CDeathAll	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch alle Pradatoren ausgeubten Mortalitat in diesem Zeitschritt
CCatchF1	Double	Anzahl durch Flotte1 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF2	Double	Anzahl durch Flotte2 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF3	Double	Anzahl durch Flotte3 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF4	Double	Anzahl durch Flotte4 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF5	Double	Anzahl durch Flotte5 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF6	Double	Anzahl durch Flotte6 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchAll	Double	Anzahl durch Flotten1-6 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CFadedZ	Double	Anzahl aller gestorbener Individuen in diesem Zeitschritt (also aufgrund der Gesamtsterblichkeit Z)
CTemp	Double	Temperatur (°C) des Tages (da der Zeitschritt 1 Tag ist, kann dieser Eintrag auch als day-degree gesehen werden)
COffspring	Double	Von der Kohorte produzierte Eier dieses Tages
CPosLat	Double	Position der Kohorte an diesem Tag (hier: geogr. Breite in Dezimalgrad; nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CPosLon	Double	Position der Kohorte an diesem Tag (hier: geogr. Lange in Dezimalgrad; nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
ChydroM	Double	Naturliche Sterblichkeit aus dem Hydro-File (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CHowlni	String:3	Die Initialisierungsart dieser Kohorte (ini fur Initialisierung aufgrund vorgegebener Laichfrequenz, NtE wenn Coffspring der Mutter-Kohorte zu CNum der neuen Kohorte wird)
CSEX	String:3	Geschlecht (Fem fur weiblich, Mal fur mannlich)
CsumWin	String:3	Sommer- oder Winterkohorte (Sum, wenn die Kohorte zwischen dem 8.Marz und dem 30.September als Ei begann, sonst Win)
CstartDay	Long Integer	Start-Simulationstag der Kohorte
CMoults	Double	Anzahl der bisher absolvierten Hautungen
CMotherLength	Double	Lange der Mutter (mm, fur die Berechnung der Ei-Mortalitat)
Cspawns	Boolean	Kohorte laicht (wahr bedeutet Lange der ersten Reife erreicht, sonst falsch)
CLarDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte
CLarAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte

CLarNum	Double	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Larven-Stadiums.
CLarSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Larven-Stadiums
CLarLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CLarLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CJuvDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CJuvAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CJuvNum	Double	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums.
CJuvSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums
CJuvLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CJuvLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CAduDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CAduAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CAduNum	Double	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Adult-Stadiums.
CAduSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Adult-Stadiums
CAduLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CAduLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CDeadDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte ausstarb
CDeadAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte ausstarb
CDeadSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Aussterben der Kohorte
CDeadLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CDeadLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CSumDeathMR	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der "verbleibenden" natürlichen Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP1	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator1 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn

CSumDeathP2	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator2 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP3	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator3 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP4	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator4 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP5	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator5 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP6	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator6 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathAll	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch alle Prädatoren ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumCatchF1	Double	Anzahl durch Flotte1 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF2	Double	Anzahl durch Flotte2 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF3	Double	Anzahl durch Flotte3 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF4	Double	Anzahl durch Flotte4 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF5	Double	Anzahl durch Flotte5 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF6	Double	Anzahl durch Flotte6 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchAll	Double	Anzahl durch Flotten1-6 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumFadedZ	Double	Anzahl aller gestorbener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn (also aufgrund der Gesamtsterblichkeit Z)
CSumDayDeg	Double	Summe der Tagesgrade dieser Kohorte bis zum aktuellen Zeitschritt
CSumOffspring	Double	Summe der produzierten Eier dieser Kohorte bis zum aktuellen Zeitschritt
CFinalStage	String:4	Letztes Stadium (Ei (Egg), Larve (Lar), juvenil (Juv), adult (Adu), tot (Dead))
CGrowthSmaIRFem	Double	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Weibchen x normalverteilte Zufallszahl)
CGrowthSmaIRMal	Double	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Männchen x normalverteilte Zufallszahl)
CGrowthSmaIRJuv	Double	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Juvenilen x normalverteilte Zufallszahl)
CStagDevSmaIREgg	Double	Stochastischer Ei-Entwicklungsfaktor (max. Abweichung x normalverteilte Zufallszahl)
CStagDevSmaIRLar	Double	Stochastischer Larval-Entwicklungsfaktor (max. Abweichung x normalverteilte Zufallszahl)
CLenFirstMat	Double	Länge (mm) der ersten Reife

CEggDur	Double	relative Anteile der erreichten Ei-Entwicklung
CCatchWAll	Double	Fanggewicht (g) aufgrund aller Flotten in diesem Zeitschritt
CsumCatchWAll	Double	Summe aller Fänge dieser Kohorte seit Simulationsbeginn in g
FofDay	Double	F dieser Kohorte an diesem Tag
MofDay	Double	M dieser Kohorte an diesem Tag
CLenInc	Double	Längenzunahme an diesem Tag

8.1.2.3.3 Kohortenverwaltung

Pro Tag starten eine oder mehrere Kohorten. Üblicherweise werden es mehrere sein, um zwischen diesen Kohorten Mittelwerte bilden zu können. Einmal in das Simulationssystem entlassen, wird die Kohorte durch die Tage hindurch verfolgt, bis sie entweder ausgestorben ist (weniger als 0.01 Individuen pro Kohorte) oder der letzte Tag des Simulationszeitraums erreicht ist. Sind alle Kohorten dieses Starttages durchgelaufen, schaltet die Simulation auf den nächsten Tag, bis alle Simulationstage abgearbeitet sind.

Ei- und später Larvalentwicklungsroutinen entscheiden darüber, ob die Individuen der Kohorte vom Eiern zur Larven und von Larven zu Juvenilen werden. Ist die Kohorte einmal Juvenil, hat sie die Eigenschaft der Länge, das heißt, sie kann wachsen. Überschreitet die Kohorte eine Länge, die ihrer bei Initialisierung der Kohorte festgelegten Reifelänge entspricht, ist die Kohorte adult und legt bei jeder weiteren Häutung Eier ab. Häutungen werden in jedem Zeitschritt berechnet und die Individuenanzahlen um die von der Mortalitätsroutine berechneten gestorbenen Individuen reduziert. Eine graphische Übersicht des beschriebenen Programmablaufs findet sich in Abbildung 8-11.

Am Ende jeden Simulationstages, also wenn alle Kohorten, die an diesem Tag starten bis zum letzten Simulationstag oder ihrem vorzeitigen Aussterben simuliert wurden, werden alle erzeugten Tupel in eine Textdatei ausgegeben. So bleibt jeder einzelne Zustand jeder einzelnen Kohorte erhalten und kann anschließend analysiert werden. Es wurden im Rahmen dieser Arbeit Versuche unternommen die Tupel direkt in eine SQL-Datenbank zu schreiben. Dieser Ansatz erwies sich allerdings als nicht performant genug.

Die Kohorten sind voneinander unabhängig, es werden weder Konkurrenzprozesse (um Futter, Habitat, Fortpflanzungspartner) noch andere dichteabhängige Prozesse wie Kannibalismus oder Parasitismus modelliert.

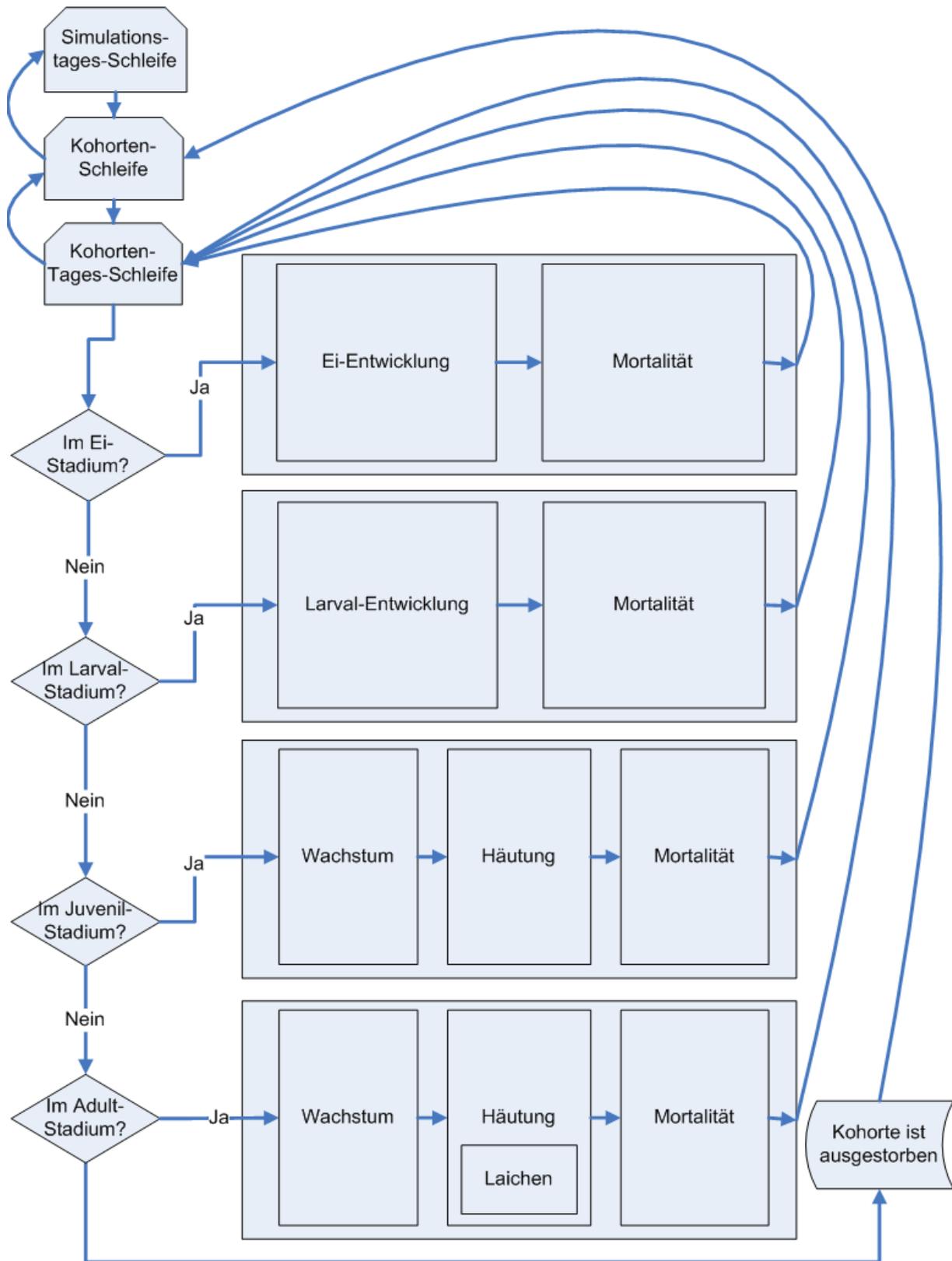


Abbildung 8-11 Grundlegender Programmablauf des Simulationsmodells.

8.1.2.3.4 Mortalität

8.1.2.3.4.1 Allgemeines

Die Individuenzahlen der Kohorten nehmen mit der Zeit ab. Das Simulationsmodell nimmt dafür zwei Gründe an: Prädation und Fischerei.

In jedem Zeitschritt verändert sich die Anzahl der Individuenanzahl einer Kohorte nach folgender Gleichung:

$$N_t = N_{t-1} * e^{-(F+M)*\Delta t}$$

Gleichung 8-1 Allgemeine Sterblichkeitsformel, N_t und N_{t-1} sind die Individuenzahlen zum Zeitpunkt t bzw. $t-1$, F und M sind Mortalitätskoeffizienten, Δt ist der Zeitschritt (ein Tag)

Gleichung 8-1 gilt für alle Stadien, die eine Kohorte einnehmen kann. N_{t-1} ist aus dem vorherigen Zeitschritt bekannt, e ist die Eulersche Zahl, also konstant, und Δt ist immer 1 (Tag). Das unterschiedliche Sterben der Individuen einer Kohorte in Abhängigkeit ihres Stadiums, der Länge, saisonaler Fischerei und Prädation, ist also ausschließlich manifestiert in den Koeffizienten der natürlichen Mortalität (M) und der fischereilichen Mortalität (F).

8.1.2.3.4.2 Biomassespektrum

Für die Berechnung der natürlichen Mortalitäten basiert auf der Theorie über das Biomassespektrum ((Peterson & Wroblewski 1984, Banse & Mosher 1980)). Diese geht davon aus, dass die natürliche Mortalität mit zunehmendem Gewicht abnimmt. Gleichung 8-2 beschreibt dies:

$$M_{yr} = c \times k \times W_{Trocken}^{-x}$$

Gleichung 8-2 M_{yr} ist der mittlere jährliche Mortalitätskoeffizient (Jahr^{-1}), c , k und x sind Parameter.

$W_{Trocken}$ ist Trockengewicht in g.

Die Parameter c , k und x ermöglichen nur eingeschränkte Möglichkeiten, die Funktion anzupassen. Erhöht man c oder k oder vermindert man x um die Sterblichkeit insgesamt zu erhöhen, muss man bei relativ kleinen Änderungen für größere Tiere extreme Änderungen für die kleineren in Kauf nehmen. Eine Erweiterung der Gleichung 8-2 um einen Summanden (M_{RV}) bietet die Möglichkeit kleine, wertgleiche Änderungen für alle Größen vorzunehmen.

$$M_{yr} = \left(c \times k \times W_{Trocken}^{-x} \right) + M_{RV}$$

Gleichung 8-3 Modifikation von Gleichung 8-2. hier zusätzlich Summand M_{RV} (Raise-Value, siehe Text).

Diese mittlere jährliche Mortalität wird mit Saisonalitätsfaktoren auf die Monate umgebrochen um der über den Jahreslauf variierenden Mortalität im Feld Rechnung zu tragen. Das Simulationsmodell erlaubt unterschiedliche Saisonalitäten für Larven, Juvenile und Adulte. Eier unterliegen der Saisonalität der Adulten, da sie an den Weibchen anhängen.

Da die Theorie den Biomasse- oder Energiefluss durch die Gemeinschaft aller Organismen dieses Systems aufgrund von Nahrungszusammenhängen beschreibt, sollte nicht unerwähnt bleiben, dass diese Herangehensweise einige Annahmen impliziert:

- Es ist ein geschlossenes System, das
- sich in einem Fließgleichgewicht befindet.
- Prädation ist der einzige Mortalitätsgrund
- Größere Tiere fressen kleinere Organismus in einem festen Größenverhältnis, somit fließt die Biomasse/Energie generell von kleineren zu größeren Organismen.
- Körperform (Metamorphose), Verhalten (Vertikalwanderung) und unterschiedliche Habitatswahl haben keinen Einfluss.

8.1.2.3.4.3 Natürliche Mortalität der Eier

Weibliche *Crangon crangon* tragen die Eier bis diese als Larven schlüpfen. Man kann also annehmen, dass die Eier dann sterben, wenn das Weibchen, das sie trägt, stirbt. Die Berechnung von M und F erfolgt also analog der Berechnung von M und F eines adulten Weibchens (8.1.2.3.4.5). Da sowohl M als auch F des Weibchens von seiner Länge abhängen, werden bei dieser Berechnung entweder pauschal 50mm als Länge angenommen (wenn die Initialisierung der neuen Kohorten unabhängig von den Ei-legenden Kohorten vorgenommen wird) oder eben die Länge der Mutter-Kohorte (wenn die Initialisierung neuer Kohorten basierend auf der Eiproduktion bestehender Kohorten erfolgt).

8.1.2.3.4.4 Natürliche Mortalität der Larven

Um mittels Gleichung 8-2 den mittleren jährlichen Mortalitätskoeffizienten zu berechnen benötigt man ein Trockengewicht. Laut (Crales & Anger 1986) kann das Trockengewicht von *Crangon*-Larven folgendermaßen berechnet werden:

$$W_{TrockenZS} = e^{2.7+0.222 \times ZS}$$

Gleichung 8-4 $W_{Trocken}$ ist das Trockengewicht in g, ZS das Zoea-Stadium (1-6).

Das Simulationsmodell erlaubt statt Zoea-Stadiumsspezifischen Mortalitäten auch die Verwendung einer mittleren Larven-Mortalität, die als Mittelwert aus den Zoea-spezifischen Werten berechnet wird. Außerdem ist eine händische Eingabe Zoea-spezifischer Mortalitäten oder eines Mittelwertes möglich.

8.1.2.3.4.5 Natürliche Mortalität der Juvenilen und Adulten

Juvenile und adulte *Crangon* innerhalb des Simulationsmodells haben eine Eigenschaft, die den Ei- und Larvalstadien noch fehlt: die Länge. Aus ihr kann man durch eine Längengewichtsbeziehung ein Nassgewicht und aus diesem durch eine Nass-Trockengewichtsbeziehung ein Trockengewicht berechnet werden. Dieses wird schließlich dafür benötigt um nach Gleichung 8-2 den mittleren jährlichen Mortalitätskoeffizienten zu berechnen.

Die Längengewichtsbeziehung hat die Form

$$W = a \times L^b$$

Gleichung 8-5 W ist das Nassgewicht in g, L die Länge in mm, a und b sind Parameter

Die Parameter müssen aus Messungen parameterisiert werden. Die verschiedenen Varianten der Parameterisierung werden in Kapitel 8.1.5 besprochen.

Die Nass-Trockengewichtsbeziehung hat die Form

$$W_{Trocken} = W_{Nass} \times a$$

Gleichung 8-6 $W_{Trocken}$ ist das Trockengewicht in g, W_{Nass} das Nassgewicht in g, a ein Parameter
Auch der Parameter a aus Gleichung 8-6 muss aus Messungen ermittelt werden.

8.1.2.3.4.6 Zusätzliche längenbasierte natürliche Mortalität

Zusätzlich zu der in den vorangegangenen Kapiteln beschriebenen (verbleibenden) natürlichen Mortalität, erlaubt das Simulationsmodell die Definition von bis zu sechs zusätzlichen Prädatoren (siehe Kapitel 8.1.1.5). Diese werden programmintern auf die anderen Mortalitätskoeffizienten aufaddiert. Die gestorbenen Tiere werden anteilig auf die verschiedenen Mortalitätsursachen verteilt. Somit wird dokumentiert, wann welcher Prädatore welchen Erfolg hatte.

8.1.2.3.4.7 Simpleeres Submodell für die natürliche Mortalität

Wie in Kapitel 8.1.2.2.2 besprochen, kann das Simulationsmodell auch noch mit einer simpleren, im Vorläufermodell erprobten, Modellierung der natürlichen Sterblichkeit arbeiten.

Wird diese Möglichkeit genutzt, liest das Programm eine ausgewählte Datei ein, die eine Liste monatlich definierter Sterblichkeitskoeffizienten enthält. Hierbei handelt es sich um die M der Larven (werden mit 5mm Länge angenommen), der 12,5mm langen Individuen, der 35mm langen Individuen und derjenigen, die eine Länge 50mm oder mehr haben..

Die Eier werden auch hier wieder mit den Mortalitäten der Adulten (hier der 50mm langen Individuen) versehen.

8.1.2.3.4.8 Fischereiliche Mortalität

Die fischereiliche Mortalität wird aus der Summe der einzelnen Flotten-F gebildet. Diese F sind monatlich explizit, das heißt, die Saisonalität ist implizit in den Angaben enthalten. Jeder Flotte muss ein Größenbereich angegeben werden, innerhalb dessen die fischereiliche Mortalität angewandt wird.

Zusätzlich kann noch eine Netzselektion definiert werden. Dabei handelt es sich um die Angabe von Prozentwerten, mit denen die untersten 25 mm des angegebenen Größenbereichs belegt werden können.

8.1.2.3.5 **Eientwicklung**

(Redant 1978) entwickelte eine Formel, die die Entwicklungszeit von *Crangon*-Eiern bei einer bestimmten Temperatur beschreibt.

$$f = a \times T^b$$

Gleichung 8-7 f ist die Eientwicklungsdauer in Tagen, T die Temperatur in °C, a und b Parameter

In diesem Simulationsmodell wird die Eientwicklungsdauer in jedem Zeitschritt, also täglich, berechnet. Da die Eier an jedem Tag eine andere Temperaturen erfahren, unterscheiden sich folglich auch die Eientwicklungsdauer. Die Reziproke dieser berechneten Entwicklungszeiten, also der bereits erreichte Anteil der vollständigen

Entwicklung, werden aufaddiert. Überschreitet die Summe dieser Anteile den Wert 1, ist die Eientwicklung abgeschlossen und die Kohorte tritt in das Larvalstadium ein.

Zusätzlich wird die Entwicklungsdauer noch mit einer Zufälligen Abweichung versehen um die Auswirkungen unterschiedlich erfolgreicher Kohorten analysieren zu können.

Die vollständige Formel des an einem Tag erreichten Anteils der Eientwicklung sieht damit folgendermaßen aus:

$$E = \frac{1}{(a + s \times r_k) \times T^b}$$

Gleichung 8-8 E ist der an diesem Tag erreichte Anteil der Eientwicklung, a und b sind Parameter, T ist die Temperatur in °C, der die Kohorte an diesem Tag unterliegt; s ist die maximale Abweichung, r_k die kohortenspezifische normalverteilte Zufallszahl

8.1.2.3.6 Larvalentwicklung

Das Larvalstadium beginnt in dem Zeitschritt, der auf das Abschließen der Eientwicklung folgt. Nach (Miller & Tande 1993) und (Criales & Anger 1986) kann die Zeit, die zum Abschließen des Larvalstadiums benötigt wird, folgendermaßen beschrieben werden:

$$Z_L = \frac{m}{a} \times T^{b+s \times r_k}$$

Gleichung 8-9 Z_L ist die Dauer des Larvalstadiums, m die Anzahl der dafür benötigten Häutungen, a und b sind Parameter, s die maximale Parameterabweichung, r_k die kohortenspezifische normalverteilte Zufallszahl

Wie bei der Eientwicklung (Kapitel 8.1.2.3.5) wird auch hier das Reziprok bis zum Erreichen des Wertes 1 aufaddiert.

8.1.2.3.7 Postlarvale Häutungen

Die Häutungsfrequenz der Juvenilen und Adulten ist von der Temperatur und dem Alter der Tiere abhängig. Der Zusammenhang lässt sich folgendermaßen beschreiben (Funktion nach (Schnute 1981) übernommen aus (Temming & Damm 2002)):

$$Y = y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \times \frac{1 - e^{-a(x-x_1)}}{1 - e^{-a(x_2-x_1)}}$$

Gleichung 8-10 Y ist die Zeit zwischen zwei Häutungen, a, b, y_1 , y_2 sind Modellparameter, die unten näher beschrieben sind, x_1 und x_2 sind frei wählbare Alter in Häutungen, x ist das aktuelle Alter in Häutungen

Die Parameter y_1 , y_2 , a und b können folgendermaßen beschrieben werden:

$$P = F \times T^E$$

Gleichung 8-11 P = Parameter (also y_1 , y_2 , a oder b), F (Faktor) ist ein Parameter, E (Exponent) ist ein Parameter

Die Daten an die die Funktionen zur Parameterschätzung gefittet werden, kommen aus Häutungsversuchen bei drei Temperaturen bei denen die Zeit zwischen den Häutungen stark variiert. y_1 und y_2 beziehen sich auf die Längen von x_1 und x_2 , also die frei wählbaren Alter.

8.1.2.3.8 Reife

Bei Überschreitung einer bei Initialisierung der Kohorte festgelegten Reifelänge werden die Kohorten adult und legen danach bei jeder Häutung Eier ab. Der Anteil reifer Weibchen (gemessen an allen Weibchen) bei einer definierten Länge kann folgendermaßen beschrieben werden.

$$x(l) = \frac{f \times g \times e^{h \times (l - l_0)}}{1 + g \times e^{h \times (l - l_0)}}$$

Gleichung 8-12 $X(l)$ ist der Anteil an reifen Weibchen der Länge l ; f, g, h und l_0 sind Parameter

Nun wird eine zwischen 0 und 1 gleichverteilte Zufallszahl gezogen, die dem Anteil reifer Weibchen entsprechen soll. Da Gleichung 8-12 monoton ist, lässt sich für sie eine Umkehrfunktion formulieren, die die Länge angibt, bei der der Anteil der reifen Weibchen der gezogenen Zufallszahl entspricht. Diese Länge wird dann als Reifelänge verwendet. Die Umkehrfunktion lautet für:

$$l = l_0 + \frac{1}{h} \times \ln \left(\frac{x(l)}{f \times g - g \times x(l)} \right)$$

Gleichung 8-13: Umkehrfunktion von Gleichung 8-12

Fittet man diese Formel an einen Datensatz, dessen maximaler Anteil eitragender Weibchen kleiner ist als 100%, so ist die Gleichung nur bis zum Erreichen dieses Anteils gültig. Für größere Anteile muss dann eine definierte Reifelänge zugewiesen werden.

8.1.2.3.9 Wachstum

Längenwachstum wird häufig nach von Bertalanffy in der Form

$$L_t = L_\infty \times \left(1 - e^{-K \times (t - t_0)}\right)$$

Gleichung 8-14 L_t ist Länge zum Zeitpunkt t , L_∞ , k und t_0 sind Parameter

Kuipers und Dappers (1981) nutzten die diskretisierte Form, die Formel lautet dann

$$\frac{dl}{dt} = a + b \times T - k \times l$$

Gleichung 8-15 dl ist die Längenzunahme, dt das Zeitintervall, a, b und K sind Parameter, T ist die Temperatur und l die Länge

Erweiterung der Formel um eine physiologisch realistischere Variante des katabolischen Terms K

$$k = c \times e^{d \times T}$$

Gleichung 8-16 K ist der Parameter aus Gleichung 8-15, c und d sind Parameter, T die Temperatur
Somit ergibt sich für die Längenzunahme dl während des Zeitschritts dt die Formel

$$\frac{dl}{dt} = a + b \times T - c \times e^{d \times T} \times l$$

Gleichung 8-17 dl ist der Längenzuwachs, dt das Zeitintervall (1Tag), a, b, c und d sind Parameter, T die Temperatur und l die Länge

Für das Simulationsmodell wird nun zusätzlich noch Wachstumsvariabilität in die Formel eingebaut. Diese betrifft den Parameter c . Hierfür definiert man die maximale Abweichung s , welche wiederum mit einer kohortenspezifischen normalverteilten Zufallszahl multipliziert wird:

$$\frac{dl}{dt} = a + b \times T - c \times (1 + s \times r_K) \times e^{d \times T} \times l$$

Gleichung 8-18 zusätzlich zu den Beschreibungen in Gleichung 8-17: s ist die maximale Abweichung, r_K die kohortenspezifische normalverteilte Zufallszahl

In jedem Zeitschritt wird nun unter Anwendung von Gleichung 8-18 der Längenzuwachs berechnet und auf die Länge des Zeitschritts zuvor aufaddiert.

8.1.2.3.10 Massebestimmung

Die Masse der Individuen einer Kohorte resultiert schlicht aus der Anwendung der Formel

$$W_{Nass} = a \times L^b$$

Gleichung 8-19 W_{Nass} ist Nassgewicht in g, L ist Länge in mm, a und b sind Parameter

Die Parameter der Gleichung 8-19 werden durch Anpassung der Funktion an aus Messungen erhaltene Daten bestimmt.

Wird statt des Nassgewichtes das Trockengewicht benötigt, errechnet man dies unter Multiplikation mit einem Nass-Trockengewichts-Faktors, der ebenfalls aus Messungen ermittelt wird.

Alle diese Parameter werden im Modellierungstool eingegeben und vom Simulationsmodell genutzt.

8.1.2.3.11 Eiproduktion

Hat die Kohorte Reifelänge überschritten, wird sie mit jeder erreichten Häutung Eier produzieren. Die Menge der produzierten Eier je Individuum ist abhängig von der Länge dessen Länge.

$$E = a \times L^b$$

Gleichung 8-20 E ist die Anzahl der Eier je produzierendem Individuum, L dessen Länge. a und b sind Parameter

Die Parameter a und b der Gleichung 8-20 werden durch Anpassen der Funktion an Feldbeobachtungen ermittelt.

Die individuelle Eiproduktion wird dann mit der in diesem Zeitschritt aktuellen Individuenzahl der Kohorte multipliziert und archiviert.

8.1.2.3.12 Initialisierung neuer Kohorten

Neue Kohorten werden zu insgesamt drei verschiedenen Gelegenheiten innerhalb des Simulationsmodells initialisiert:

- Während der Modellinitialisierung, also vor Beginn der eigentlichen Simulation. Mit diesen ersten Kohorten wird die Simulation in Gang gesetzt, die Art und Weise ihrer Initialisierung unterscheidet sich nicht von denen der nächsten Kategorie.
- Zu Beginn eines neuen Simulationstages. Diese Variante wird eingesetzt, wenn die Eiproduktion adulter Kohorten nicht für die Initialisierung verwendet wird.
- Als Folge von adulter Eiproduktion

Allen Initialisierungen gemein ist, dass jede neu entstandene Kohorte alle notwendigen Startwerte erhalten muss. In Bezug auf die initiale Individuenanzahl, Geschlecht, Reifelänge, stochastische Entwicklungs- oder Wachstumsparameter sind dies berechnete Werte. „Erlebniswertfelder“ wie erreichte Häutungen, Länge oder Stadium müssen mit stets gleichen, logischen Startwerten, Nullen oder „missing values“, also Fehlwerten, belegt werden.

8.1.2.3.12.1 Gemäß externer Laichsimulation

In diesem Fall wird die Eiproduktion zwar aufgezeichnet, aber zur Initialisierung nachfolgender Kohorten weiterverwendet.

Die Anzahl der täglich startenden Kohorten bleibt konstant. Ihre initialen Individuenzahlen richten sich nach dem Produkt aus einem mittleren Vorgabewert der in der Simulation konstant ist (Initiale Kohortengröße aus Kapitel 8.1.1.2) und dem jahrestagsspezifischen Multiplikator der aus einer Laichfrequenz-Datei (Kapitel 8.1.1.9)

„cMotherLength“, das Feld, das die Länge der Mutter beinhaltet und wichtig für die Berechnung der Ei-Mortalität ist, wird mit 50mm belegt.

Die Kohorten die auf diese Weise initialisiert werden, erhalten im Feld „cHowlni“ den Wert „INI“.

8.1.2.3.12.2 Gemäß erfolgter Eiproduktion

Das Ziel dieser Initialisierungsvariante ist das Schließen des Lebenszyklus. Ist die Funktion „Use spawn frequency only for initialization period“ aktiviert (Kapitel 8.1.1.9), wird Innerhalb des Simulationsmodells immer dann, wenn eine adulte Kohorte Eier produziert eine neue Kohorte produziert, die die Eiproduktion der Mutter-Kohorte als Anfangs-Individuenzahl erhält. Außerdem wird die Länge der Ei-produzierenden Kohorte in das Feld „cMotherLength“ der neu initialisierten Kohorte eingetragen, da von diesem Wert die Ei-Mortalität abhängen wird.

Solcherart initialisierte Kohorten werden mit „NtE“ im Feld „cHowlni“ gekennzeichnet (NtE steht für Numbers times Eggs für Anzahl der Individuen mal ihrer produzierten Eier).

Die fertig initialisierten „NtE“-Kohorten, genauer ihre Tupel, werden in einer programminternen Datenbank gespeichert. Die Anzahl der erstellten „NtE“-Kohorten je Simulationstag wird ebenfalls festgehalten. Zu Beginn eines jeden neuen Simulationstages wird überprüft, wie viele „NtE“-Kohorten für diesen Tag in der Datenbank liegen. Sind dies weniger als die Anzahl parallel startender Kohorten pro Tag (Kapitel 8.1.1.2) wo wird die fehlende Anzahl an Kohorten so initialisiert, wie in Kapitel 8.1.2.3.12.1 dargestellt.

In logischer Folge führt diese Form der Kohorteninitialisierung dazu, dass die Anzahl der parallel startenden Kohorten pro Tag nicht mehr konstant bleibt.

8.1.2.3.13 Zufallszahlen

Herkömmliche Programmiersprachen, und auf einer solchen basieren auch die in dieser Arbeit beschriebenen Simulationsmodelle, können keine *echten* Zufallszahlen erzeugen.

Stattdessen handelt es sich um sogenannte Pseudozufallszahlen, um Reihenfolgen von Zahlen, die zwar zufällig *aussehen*, die aber deterministisch berechnet sind. Neben dem Algorithmus des Pseudozufallszahlengenerators ist es vor allem der *Seed*, der Startwert zur Erzeugung dieser Reihenfolge, der die tatsächlich ausgegebene Pseudozufallszahl bedingt.

Der einfachen Lesbarkeit halber seien diese Pseudozufallszahlen von nun an als Zufallszahlen bezeichnet.

Für Prozesse mit stochastischen Bedingungen werden in diesem Simulationsmodell zwei Typen von Zufallszahlen benötigt:

- Gleichverteilte Zufallszahlen
- Normalverteilte Zufallszahlen

8.1.2.3.13.1 Gleichverteilte Zufallszahlen

Gleichverteilte Zufallszahlen werden von den meisten in Programmiersprachen implementierten Standard-Zufallszahlengeneratoren erzeugt. Dies ist auch in der hier verwendeten Sprache der Fall. Die Zufallszahlen die der Generator erzeugt sind gleichverteilt im Bereich

$$0 \leq x < 1$$

Gleichung 8-21 X ist eine (Pseudo-)Zufallszahl

Durch Aufmultiplizieren mit geeigneten Faktoren und Summieren lässt sich der Bereich skalieren und verschieben.

8.1.2.3.13.2 Normalverteilte Zufallszahlen

Häufig, vor allem wenn es um die Modellierung von Abweichungen eines Parameters vom Mittelwert geht, werden normalverteilte Zufallszahlen benötigt. Diese werden jedoch von den Standard-Zufallszahlengeneratoren der meisten Programmiersprachen nicht ausgegeben. Auch bei der hier verwendeten Sprache ist das der Fall.

Die Polar-Methode die auf George Marsaglia zurückgeht, bietet da einen effizienten und einfachen Ausweg. Zunächst werden zwei gleichverteilte Zufallszahlen y_1 und y_2 gezogen (Kapitel 8.1.2.3.13.1).

Wenn die folgende Gleichung ein $q > 1$ ergibt, muss diese Ziehung solange wiederholt werden, bis $q \leq 1$ ist:

$$q = (2 \times y_1 - 1)^2 + (2 \times y_2 - 1)^2$$

Gleichung 8-22 y_1 und y_2 sind gleichverteilte (Pseudo-)Zufallszahlen

Wenn $q \leq 1$:

$$p = \sqrt{\frac{-2 \times \ln q}{q}}$$

Gleichung 8-23

Nun können zwei normalverteilte Zufallszahlen mit dem Mittelwert = 0 und der Standardabweichung =1 erzeugt werden:

$$z_1 = (2 \times y_1 - 1) \times p \quad \text{und} \quad z_2 = (2 \times y_2 - 1) \times p$$

Gleichung 8-24 z_1 und z_2 sind normalverteilte Zufallszahlen, y_1 und y_2 sind gleichverteilte Zufallszahlen. Tatsächlich wird im Programm nur eine der beiden Zufallszahlen berechnet.

8.1.2.3.13.3 Reihenfolgen-Startwert (Seed)

Wenn ein festeingestellter Seed für die Zufallszahlenerstellung verwendet werden soll, muss dies im Modellierungsprogramm festgelegt werden (Kapitel 8.1.1.2).

Wird im Eingabefeld „Use constant seed for random numbers“ eine -99 eingegeben, wird kein festgelegter Seed verwendet. Stattdessen wird dieser aus der Systemzeit abgeleitet.

Unterscheidet sich der Wert von -99, wird der Wert zum Seed.

8.1.3 Analyseprogramm

Die Ausgaben des Simulationsprogrammes liegen in einfachen Textdateien vor. Insofern kann jedes beliebige Statistikpaket oder Datenberechnungsprogramm (Number-Cruncher) verwendet werden um diese Ergebnisse zu analysieren. Das hier vorgestellte Analyseprogramm gibt eine Reihe häufig genutzter Ausgaben, sowie für die Entwicklung des Simulationspakets nutzbare Angaben, aus.

Die Graphische Benutzeroberfläche ist denkbar einfach aufgebaut (Abbildung 8-12). Im oberen Bereich muss das simulierte Modell und die Anzahl der Länge der Simulationsperiode ausgewählt werden.

Darunter finden sich drei Blöcke:

- „Create Cohort Statistics“ lässt den Nutzer den Tag aussuchen, von dem aus wesentliche Kohortenzustände ausgelesen werden können. Der „Do It“-Button führt dies dann aus. In der Folge wird eine Textdatei erstellt, die immer dann, wenn eine Kohorte als gestorben markiert ist, deren Lebensgeschichte ausliest. Das gleiche geschieht mit allen Kohorten, die am letzten Simulationstag noch leben. Neben kohortenspezifischen Werten, wie Geschlecht, Starttag, Geschlecht der Mutter, den Zufallswerten für Wachstum, Ei- und Larvalentwicklung, werden die Zeitpunkte, das Alter, die Anzahl der Überlebenden und gegebenenfalls die geographische Position bei erreichen markanter Lebensabschnitte (Wechsel vom Ei zur Larve, dann zu Juvenile, schließlich Adulte und Aussterben der Kohorte) ausgeschrieben. Ferner Angaben über die Anzahlen der Gestorbenen, aufgegliedert nach der Flotte oder dem Prädator sowie der produzierten Eier dieser Kohorte. Eine vollständige Liste der ausgegebenen Felder findet sich in Tabelle 8-2.
- „Create Start Population“ sucht in den Simulationsergebnissen alle Kohorteneinträge, die am angegebenen Tag noch lebende Individuen enthält und fügt diese zu einer Datei zusammen. Diese können im Simulationsprogramm als Startpopulation ausgewählt werden (Kapitel 8.1.2.2.3).

- Im mittleren Block können drei Längenangaben gemacht werden, die sich auf angenommene Grenzgrößen beziehen (die Länge der Rekruten im Watt (Standard: 15mm), der Verwertungsgröße (50mm) und eine Ausgabedefinition für einen der Längenhäufigkeitsfiles (45mm). Der „Do It“-Button unter diesen Zahlenfeldern erstellt die Standardausgaben des Analyseprogramms, welche in

Tabelle 8-3 näher beschrieben sind. Hinweis: Ordnet man die Dateierweiterung *.tsf einem geeigneten Editor zu, kann man die Ausgabedateien per Doppelklick öffnen. Kopiert man die Inhalte dieser Dateien in entsprechend vorbereitete Excel-Dateien, erhält man schnell und einfach fertige Graphen.

Tabelle 8-2: Ausgegebene Felder der "Cohort Statistics" Datei.

Feldbezeichnung	Feldbeschreibung
SetModelName	Modellname
CHowIni	Die Initialisierungsart dieser Kohorte (ini für Initialisierung aufgrund vorgegebener Laichfrequenz, NtE wenn Coffspring der Mutter-Kohorte zu CNum der neuen Kohorte wird)
CSEX	Geschlecht (Fem für weiblich, Mal für männlich)
CsumWin	Sommer- oder Winterkohorte (Sum, wenn die Kohorte zwischen dem 8.März und dem 30.September als Ei begann, sonst Win)
CstartDay	Start-Simulationstag der Kohorte
CMoults	Anzahl der bisher absolvierten Häutungen
CMotherLength	Länge der Mutter (mm, für die Berechnung der Ei-Mortalität)
Cspawns	Kohorte laicht (wahr bedeutet Länge der ersten Reife erreicht, sonst falsch)
CLarDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte
CLarAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte
CLarNum	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Larven-Stadiums.
CLarSDD	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Larven-Stadiums
CLarLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CLarLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CJuvDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CJuvAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CJuvNum	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums.
CJuvSDD	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums
CJuvLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CJuvLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CAduDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CAduAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CAduNum	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Adult-Stadiums.
CAduSDD	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Adult-Stadiums
CAduLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CAduLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)

CDeadDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte ausstarb
CDeadAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte ausstarb
CDeadSDD	Summe der Tagesgrade bei Aussterben der Kohorte
CDeadLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CDeadLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CSumDeathMR	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der "verbleibenden" natürlichen Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP1	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator1 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP2	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator2 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP3	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator3 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP4	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator4 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP5	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator5 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathP6	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator6 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumDeathAll	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch alle Prädatoren ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CSumCatchF1	Anzahl durch Flotte1 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF2	Anzahl durch Flotte2 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF3	Anzahl durch Flotte3 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF4	Anzahl durch Flotte4 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF5	Anzahl durch Flotte5 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchF6	Anzahl durch Flotte6 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumCatchAll	Anzahl durch Flotten1-6 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CSumFadedZ	Anzahl aller gestorbener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn (also aufgrund der Gesamtsterblichkeit Z)
CSumDayDeg	Summe der Tagesgrade dieser Kohorte bis zum aktuellen Zeitschritt
CSumOffspring	Summe der produzierten Eier dieser Kohorte bis zum aktuellen Zeitschritt
CFinalStage	Letztes Stadium (Ei (Egg), Larve (Lar), juvenil (Juv), adult (Adu), tot (Dead))
CGrowthSmaIRFem	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Weibchen x normalverteilte Zufallszahl)
CGrowthSmaIRMal	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Männchen x normalverteilte Zufallszahl)

CGrowthSmaIRJuv	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Juvenilen x normalverteilte Zufallszahl)
CStagDevSmaIREgg	Stochastischer Ei-Entwicklungsfaktor (max. Abweichung x normalverteilte Zufallszahl)
CStagDevSmaIRLar	Stochastischer Larval-Entwicklungsfaktor (max. Abweichung x normalverteilte Zufallszahl)
CLenFirstMat	Länge (mm) der ersten Reife
CEggDur	relative Anteile der erreichten Ei-Entwicklung
CsumCatchWAll	Summe aller Fänge dieser Kohorte seit Simulationsbeginn in g

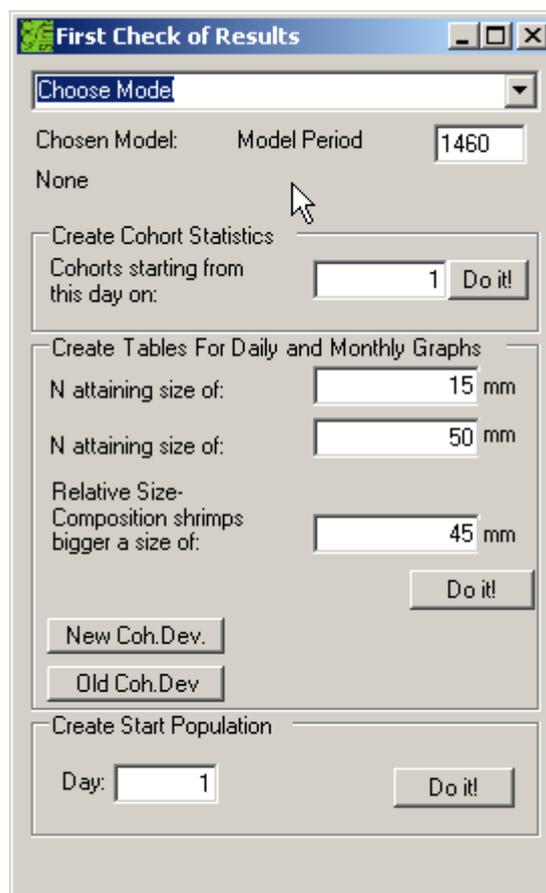


Abbildung 8-12: Screenshot des Analyseprogramms.

Tabelle 8-3: Standardausgabedateien des Analyseprogramms.

Dateiname	Inhalt
BothCohortsExistingPerDay.tsf	Verzeichnet die Anzahl der an diesem Tag existierenden Kohorten
CatchWeight5Day.tsf	Summe des Fangs von jeweils 5 Tagen, verzeichnet nach Herkunftstag der Kohorte
CatchWeightIndividualFleetsMonth.tsf	Monatliche Fangmenge der einzelnen definierten Flotten
CatchWeightMonthMonth	monatliche Gesamtfangmenge nach Herkunftsmonat der Kohorten
EggProduction5Day.tsf	Summe der produzierten Eier von jeweils 5 Tagen, verzeichnet nach Herkunftstag der Kohorte
EggProductionMonthMonth.tsf	monatliche Eiproduktion nach Herkunftsmonat der Kohorten
FemaleAdultsMonthLengthCnum.tsf	Anzahl der weiblicher, adulter Individuen nach Monat und Länge
FemaleAdultsMonthLengthNCoh.tsf	Anzahl weiblicher, adulter Kohorten nach Monat und Länge
FemaleAdultsMonthLengthOffspring.tsf	Monatliche Anzahl an produzierten Eiern, nach Monat und Länge der Mütter
FemaleCohortsExistingPerDay.tsf	Anzahl existierender, weiblicher Kohorten dieses Tages
FemaleCohortsStartingPerDay.tsf	Anzahl startender, weiblicher Kohorten dieses Tages
FemaleJuvenilesMonthLengthCnum.tsf	Anzahl weiblicher, juveniler Individuen nach Monat und Länge
FemaleJuvenilesMonthLengthNCoh.tsf	Anzahl weiblicher, juveniler Kohorten des Tages
FemNumsBigger40MonthAgeClass50days.tsf	Anzahl weiblicher Individuen von mehr als 40mm Länge, je Monat und 50 Tage Altersklasse
MaleCohortsExistingPerDay.tsf	Anzahl männlicher, existierender Kohorten an diesem Tag
MaleCohortsStartingPerDay.tsf	Anzahl männlicher, startender Kohorten an diesem Tag
MeanEggsIfProduced.tsf	Mittlere Anzahl an Eiern (Summe der Kohorte), wenn welche produziert wurden (also Nullwerte ausschließend)
MeanLaengenhaeufigkeit.tsf	Mittlere Anzahl an Individuen nach Monat und Länge
MeanLengthIncreasedPerMonthAndLength.tsf	Mittlerer Längenzuwachs nach Monat und Länge
MeanMoultIncr.tsf	Mittlere Häutungsanzahl nach Monat und Länge
NeamNumsAndIndividualEggs.tsf	Mittlere Anzahl an Eiern (Eines Individuums der Kohorte), wenn welche produziert wurden (also Nullwerte ausschließend)
MeanSufferedFPerMonthAndLength.tsf	Mittlere wirkende fischereiliche Sterblichkeit je Monat und Länge
MeanSufferedMPerMonthAndLength.tsf	Mittlere wirkende natürliche Sterblichkeit je Monat und Länge
MeanTemperaturePerDayAndLength.tsf	Mittlere Temperatur je Tag und Länge
NAttainingXXmm5dayMonthMonth.tsf	Anzahl der Individuen die XXmm Länge überschreiten (Rekruten) nach Monat und Herkunftsmonat der Kohorte
NAttainingYYmm5dayMonthMonth.tsf	Anzahl der Individuen die YYmm Länge überschreiten (Adulte) nach Monat und Herkunftsmonat der Kohorte

NumberOfFEMALEINDIVIDUALSPerLengthAndMonth.tsf	Anzahl weiblicher Individuen nach Monat und Länge
NumberOfMALEINDIVIDUALSPerLengthAndMonth.tsf	Anzahl männlicher Individuen nach Monat und Länge
NumsOfAdultFemPerLengthAndMonth.tsf	Anzahl von Individuen, die ihre Reifelänge überschritten haben, nach Monat und Länge
RelSizeCompBigger45mm.tsf	Mittlere Individuen größer ZZmm für jeweils 5 Tage nach ihrer Länge
SumEggsLengthMonth.tsf	Summe der produzierten Eier je Monat nach Länge der Mütter

8.1.4 Datenbankwerkzeug

Ursprünglich war das gesamte Simulationsmodell als Datenbankfrontend geplant. Der Gedanke hierbei war, die Datenbankmöglichkeiten nutzend, schnelle Analysen verschiedener Läufe machen zu können und automatisierte Berichte hierfür anzulegen.

In den ersten Probeläufen zeigte sich, dass dies weder performant noch praktikabel war. Die Läufe benötigten ein Mehrfaches der jetzigen an Laufzeit (das heißt, mehrere Tage) und die entstandenen Datenbanken ließen die Speicherung lediglich einen Laufs auf der dafür vorgesehenen Maschine zu.

Aus diesem Grunde wurde das Simulationsmodell umprogrammiert und auf die Ausgabe von je einer Textdatei für jeden fertig simulierten Starttag abgeändert. Dies ermöglicht genauso die Bevorratung jeden einzelnen Modellzustands wie die Datenbank und ist in Bezug auf den benötigten Speicherplatz mindestens der Datenbanklösung ebenbürtig.

Ferner kann nun jeder Nutzer, sollten ihm die Ausgaben aus dem Analyseprogramm (Kapitel 8.1.3) nicht ausreichen, alternative Analyseroutinen in beliebigen Softwarepaketen erstellen (Matlab, SPSS, SAS oder andere).

Sollte trotz aller gemachter Erfahrungen jemand versuchen wollen, die Ergebnisse in einer Datenbankumgebung speichern und nutzen zu wollen, gibt ihm das Datenbankwerkzeug die Möglichkeit hierzu.

Das Werkzeug ist denkbar einfach aufgebaut (Abbildung 8-13). Das simulierte Modell muss gewählt werden, die Art der Ausgabe definiert und der Start-Button gedrückt werden.

„Create a tab seperated file“ erstelle eine einzige (!) tabulatorgetrennte Datei, die alle Simulationszustände beinhaltet. Es sei daraufhingewiesen, dass diese Datei sehr groß ist.

„Create M\$ Access DB“ erstellt einen mdb-file, also eine Datenbankdatei, die für Microsoft Access verwendbar ist.

„Write to MS-SQL Server“ schreibt die Ergebnisse in einen Microsoft SQL Server, der entsprechend der in der Simulation verwandten Datenstruktur vorbereitet ist.

Die Verbindungsdaten zum MS-SQL Server können händisch angepasst werden. Dies ist für den Fall gedacht, dass sich der Datenbankserver nicht auf der gleichen Maschine wie die Simulationsumgebung befindet, sondern über das lokale Netz auf diese zugegriffen werden muss.

Das Datenbankwerkzeug ist auf der Entwicklungsumgebung getestet und lief auch in Verbindung mit einem extra dafür eingerichteten Microsoft SQL Server fehlerfrei. Die Nutzung dieses Tools wird ausdrücklich nicht empfohlen und stattdessen auf das ebenfalls mitgelieferte Analyseprogramm verwiesen.

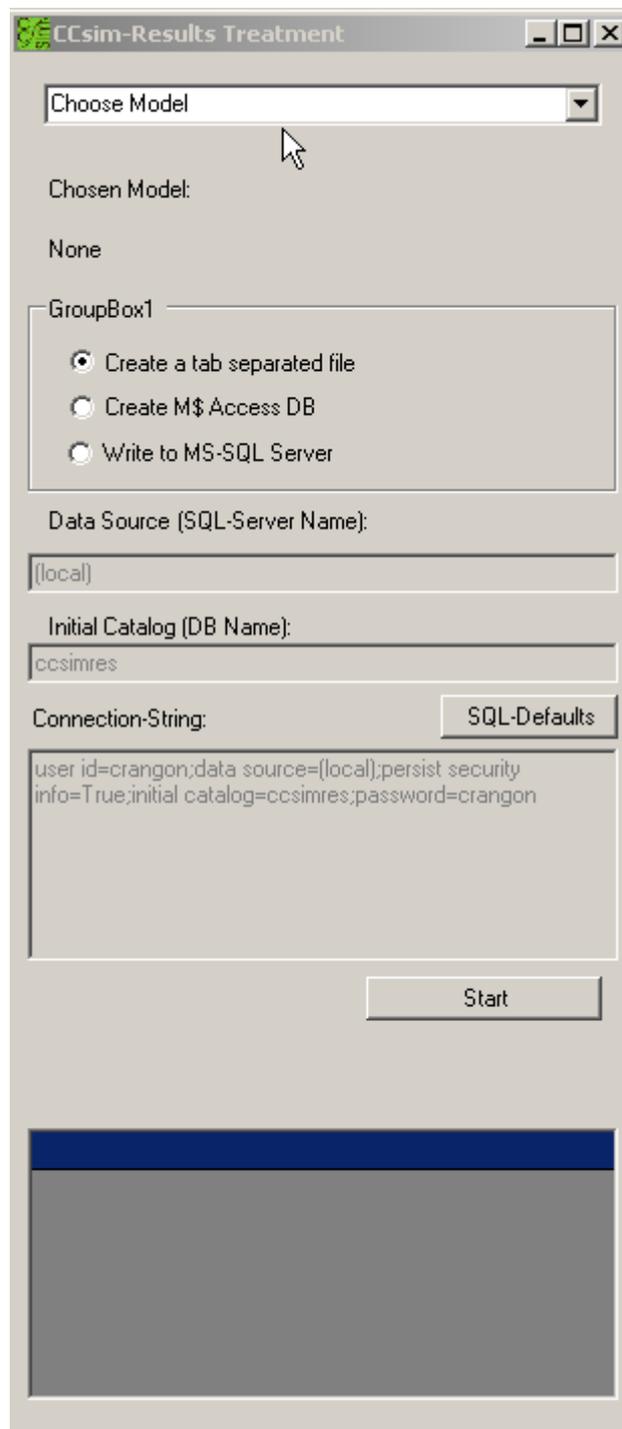


Abbildung 8-13: Screenshot des Datenbankwerkzeugs.

8.1.5 Eingangsdaten

8.1.5.1 Allgemeines

Alle Prozesse des Simulationsmodells benötigen Parameter, die aus Beobachtungen im Feld, Laboruntersuchungen oder aus den Ergebnissen anderer Modelle abgeleitet werden.

8.1.5.2 Temperaturen

Mehrere Prozesse des Simulationsmodells sind temperaturabhängig. Die für die Simulation benötigten Temperaturzeitreihen wurden einzelnen Messstationen, wie Feuerschiffen und stationären Sensoren, aufbereiteten Datensammlungen wie den wöchentlichen Nordseetemperaturkarten des Bundesamtes für Seeschifffahrt und Hydrographie und reinen Modellergebnissen wie dem Hamburg Shelf Ocean Model (HAMSOM) entnommen. Temperaturänderungen aufgrund des zu erwartenden Klimawandels wurden vom Max-Planck-Institut für Meteorologie Hamburg zur Verfügung gestellt und entstammen ebenfalls einem Simulationsmodell. Die Datensätze unterscheiden sich nicht nur in der Anzahl und Position der genutzten Position, sondern auch in bezug auf die temporale Auflösung und das Jahr ihrer Ermittlung.

8.1.5.2.1 Messstationsdaten

In einem Vorläufermodell dieser Arbeiten wurden Temperaturmesswerte vom Feuerschiff Texel, dem Niederländischen Wattenmeer, dem Feuerschiff Weser und aus dem Buisumer Hafen verwendet (Abbildung 8-14). Hierbei handelt es sich nicht um die Originaldaten, sondern um gemittelte Werte für die Jahre 1985, 1992 und 1993. Je Ursprungsposition wurde eine Datei erzeugt die 365 Temperaturwerte enthält. Diese Dateien dienen vornehmlich dem Vergleich mit dem Vorgängermodell, stellen aber auch eine sinnvolle Abbildung des Temperaturregimes des Rekrutierungsgebietes der Nordseegarnelen in der Deutschen Bucht dar.

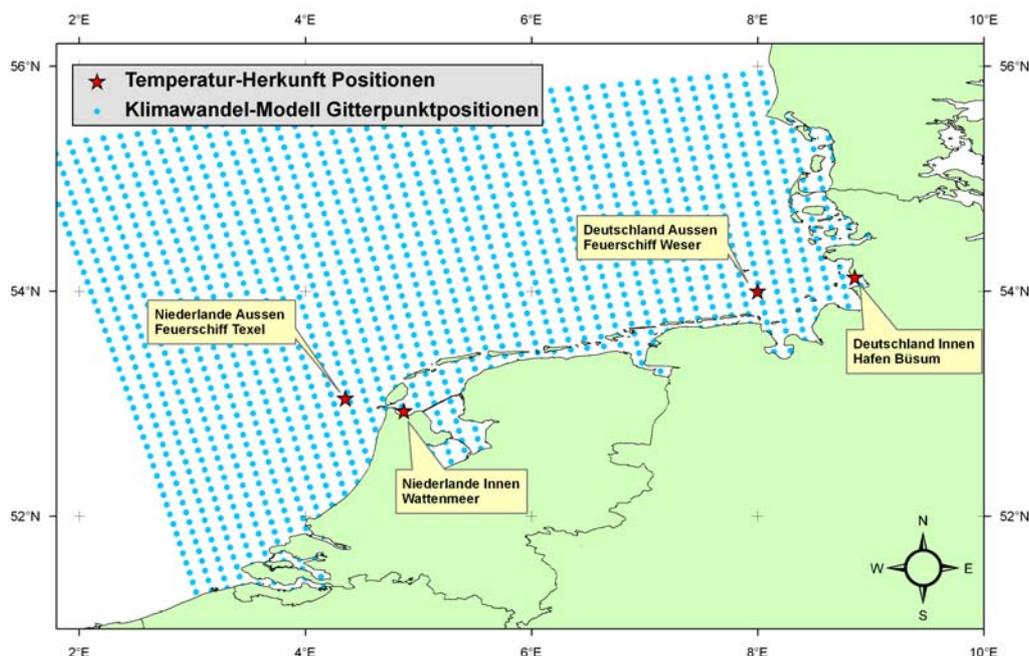


Abbildung 8-14: Gitterpunkt-Positionen des Klimawandel-Modells und Positionen der Temperatur-Messstationen

8.1.5.2.2 Datensammlungsdaten (BSH-Daten)

Das Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie (BSH) sammelt Schiffs- und Stationsdaten (Ferryboxes, Pegelsensoren, Bojen und ähnliche) und interpoliert auf einem flächentreuen 20km Lambert Gitter die Oberflächentemperatur der Nordsee. In datenarmen Gebieten werden zusätzlich Satellitenbeobachtungen (Vollabdeckung der Nordsee etwa Woche⁻¹) mit eingebunden. Das Ergebnis sind Karten, die mittels Farbkodierung und Isolinien einen Wochenmittelwert der Temperatur angeben. Peter Löwe vom BSH stellte für diese Arbeit Temperaturangaben für definierte Positionen zur Verfügung, die aus der BSH-Datenbank für die Jahre 1995-1997 und 2001-2004 extrahiert wurden.

Da diese Daten in wöchentlicher Auflösung vorliegen, wurden ein sinusförmiges Modell an die Daten angepasst und fehlende Tageswerte durch anwenden der resultierenden Formel berechnet.

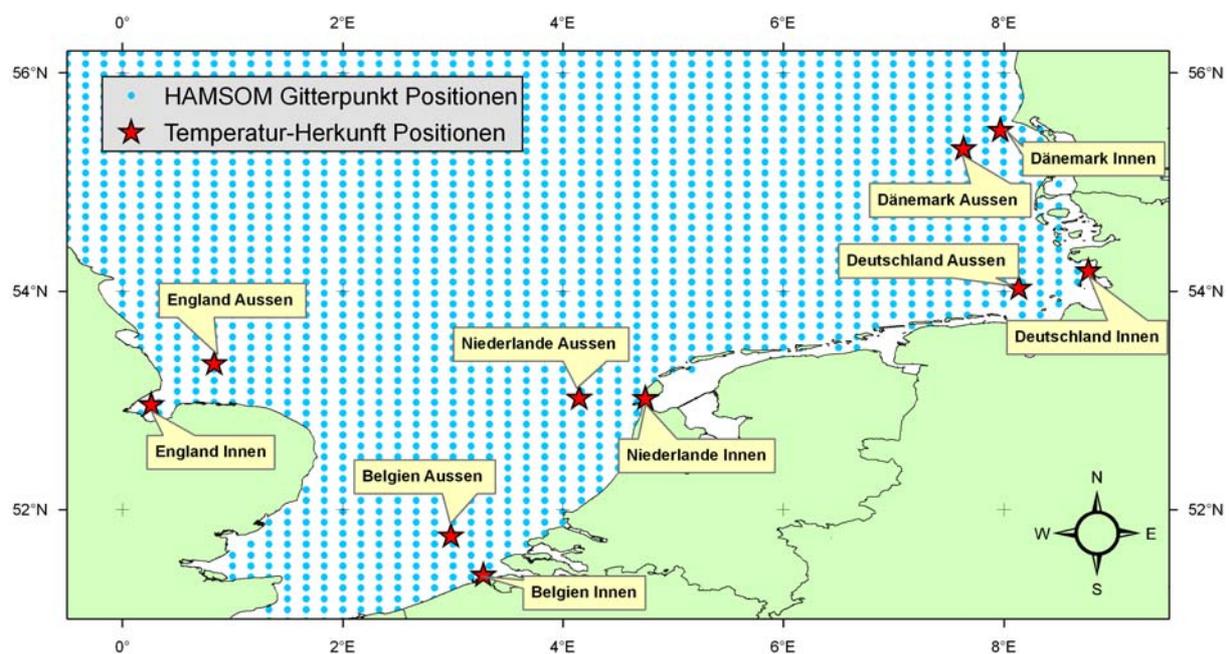


Abbildung 8-15: HAMSOM-Gitterpunktpositionen und ausgewählte Temperaturursprungspositionen in der südlichen Nordsee

Die 10 Positionen für die diese aggregierten Beobachtungen ermittelt wurden (England, Belgien, Niederlande, Deutschland und Dänemark, je eine küstennahe und eine weiter außen liegende, zwischen der 20 und 30m Tiefenlinie liegende Station) sind in Abbildung 8-15 dargestellt. Die exakten Positionen der verwendeten BSH-Gitterpunkte finden sich in Tabelle 8-4.

Tabelle 8-4: Positionen der aus der BSH-Datenbank ausgelesenen Temperaturdaten

Stationsname	Geographische Breite (Dezimalgrad)	Geographische Länge (Dezimalgrad)
England Innen	N 52.97118	E 0.26536
England Außen	N 53.34840	E 0.83542
Belgien Innen	N 51.40920	E 3.27956
Belgien Außen	N 51.76699	E 2.98326
Niederlande Innen	N 53.02903	E 4.74756
Niederlande Außen	N 53.03134	E 4.14952
Deutschland Innen	N 54.19518	E 8.76974
Deutschland Außen	N 54.03872	E 8.13765
Dänemark Innen	N 55.48573	E 7.97099
Dänemark Außen	N 55.31602	E 7.63727

Diese Temperaturen wurden für die Anwendung des Simulationsmodells in verschiedenen Regionen genutzt. Da lediglich einige wenige Messeinheiten über bodennahe Sensoren verfügen, die sonstigen Angaben aber den oberen Wasserschichten oder der Oberfläche entstammen, handelt es sich bei diesen Daten, nicht ausschließlich aber doch eher, um Oberflächentemperaturen.

8.1.5.2.3 Modellergebnisse (HAMSOM-Daten)

Zusätzlich zu beobachteten (und interpolierten) Temperaturdaten, wurden auch Ausgaben aus hydrographischen Simulationen verwendet. Sie entstammen dem „Hamburg Shelf Ocean Model“ (HAMSOM), einem dreidimensionalen hydrodynamischen Modell, dessen horizontale Auflösung einem 6 Seemeilen Lambert Gitter entspricht. Das gekoppelte Eis-Ozean-Modell deckt sowohl die Nordsee als auch die Ostsee ab. (Backhaus 1985) schuf das ursprüngliche Modell und (Schrum 1997) entwickelte es weiter. Im Detail ist es von (Schrum & Backhaus 1999) beschrieben. (Schrum & Siegismund 2002) zeigten, dass das Modell klimatologische Strukturen wie die Schichtung der Nordsee gut reproduzieren kann. Vertikal verfügt das Modell, in der hier verwendeten Konfiguration, über fünf Meter starke Schichten und eine variable unterste Schicht.

Im Gegensatz zu den beobachteten Daten konnten bei den Ergebnissen des HAMSOM-Modells die Temperaturen der Bodenschicht verwendet werden, was ihrem erlebten Temperaturregime näher kommen sollte als die beobachteten Oberflächentemperaturen. Allerdings stellen gerade die randständigen Gitterzellen, in denen die küstennahen Positionen („Innen“) liegen, ein eher schlechtes Abbild der Realität dar. Die kleinskalige Dynamik von Strömungen im Watt können von einem Modell mit etwa 6sm Gitterweite nicht aufgelöst werden.

Mittels eines Geographischen Informationssystems wurden diejenigen HAMSOM-Gitterpunkte bestimmt, die den BSH-Gitterpunkten am nächsten sind. Deren Temperaturen wurden den Modellausgabedateien dann für die gleichen Jahren entnommen wie sie aus der BSH-Datenbank vorliegen (Tabelle 8-5).

Da die HAMSOM-Ergebnisse in wöchentlicher Auflösung vorlagen, wurde ein sinusförmiges Modell an die Daten angepasst und dazu genutzt fehlende Tageswerte zu berechnen.

Tabelle 8-5: Positionen der aus den HAMSOM Ergebnissen extrahierten Temperaturdaten

Stationsname	Geographische Breite (Dezimalgrad)	Geographische Länge (Dezimalgrad)
England Innen	N 52.98333	E 0.33333
England Außen	N 53.38333	E 0.83333
Belgien Innen	N 51.38333	E 3.33333
Belgien Außen	N 51.78333	E 3.00000
Niederlande Innen	N 52.98333	E 4.66667
Niederlande Außen	N 52.98333	E 4.16667
Deutschland Innen	N 54.18333	E 8.66667
Deutschland Außen	N 54.08333	E 8.16667
Dänemark Innen	N 55.48333	E 8.00000
Dänemark Außen	N 55.28333	E 7.66667

8.1.5.2.4 Vergleich von BSH- und HAMSOM-Daten

Vergleicht man die verschiedenen Temperaturreihen miteinander (Abbildung 8-16 bis Abbildung 8-20), erkennt man systematische Unterschiede aufgrund der verschiedenen Herkunft der Daten. Die oberflächendominierten BSH-Temperaturreihen tendieren dazu früher im Jahresverlauf warm zu werden bzw. abzukühlen. Die bodennähe-dominierten HAMSOM-Reihen verbleiben häufig auf insgesamt niedrigerem Niveau als ihre BSH-Pendants.

Obwohl sie der Mittelung anderer Jahre entstammen wurden in Abbildung 8-18 und Abbildung 8-19 zusätzlich die in Kapitel 8.1.5.2.1 beschriebenen Temperaturreihen eingezeichnet. Die küstenferneren Stationen (Feuerschiffe Texel und Weser) zeigen in Muster und Amplitude Ähnlichkeit zu den anderen Reihen. Die küstennahen Stationen (Niederländisches Wattenmeer und Büssumer Hafen) weichen stärker von ihren BSH und HAMSOM-Pendants ab. Die deutschen Reihen sind sich insgesamt ähnlicher als die niederländischen.

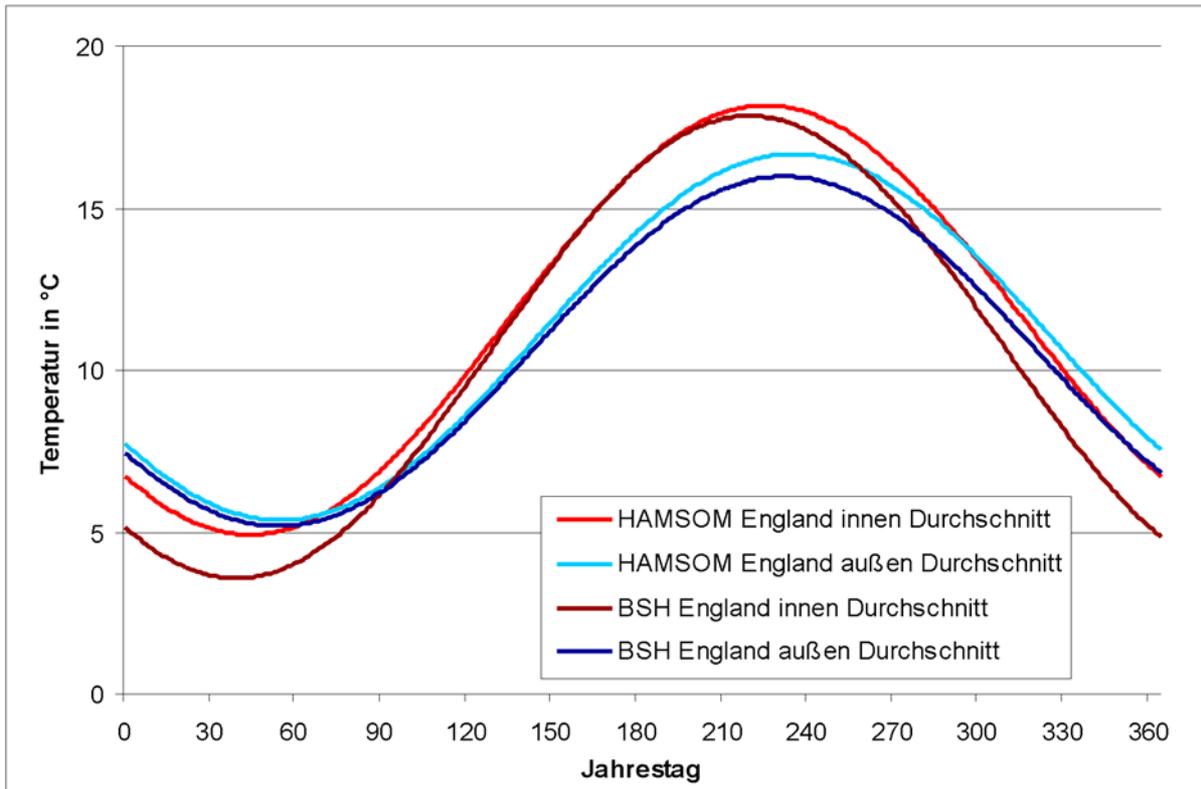


Abbildung 8-16: BSH und HAMSOM Temperaturen "England"-Positionen

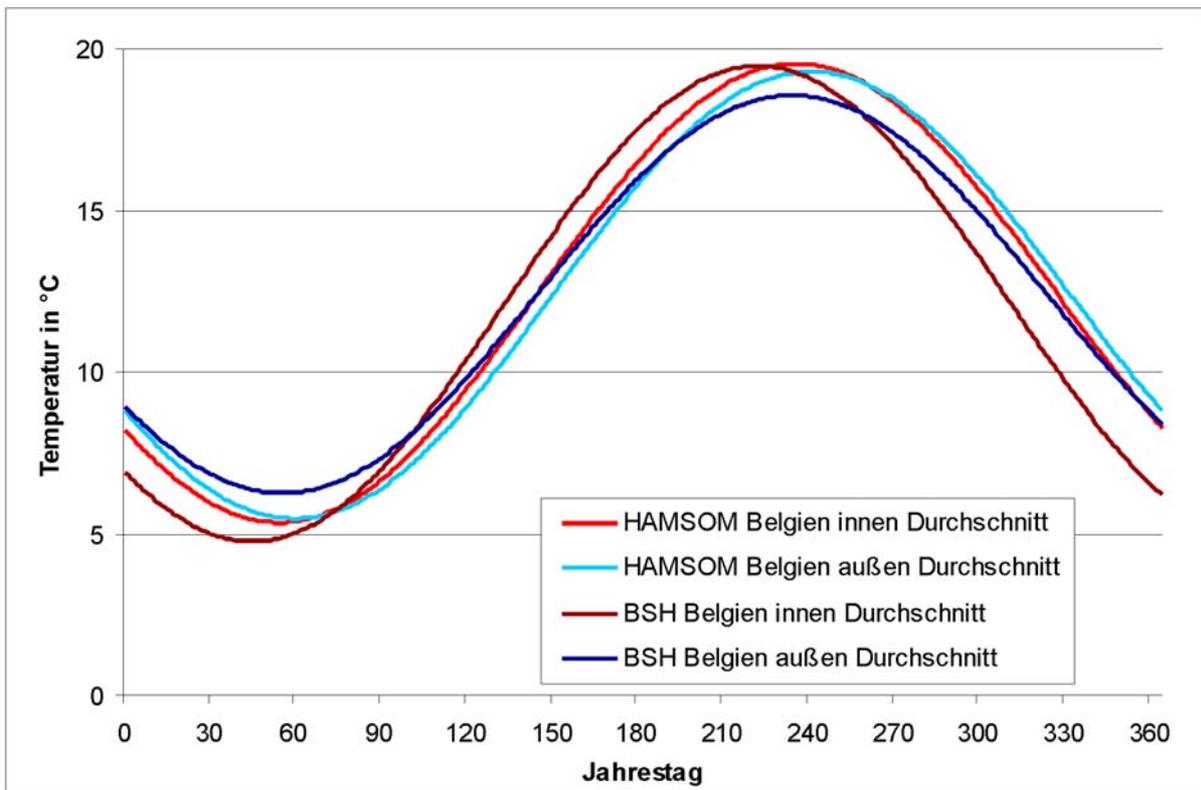


Abbildung 8-17: BSH und HAMSOM Temperaturen "Belgien"-Positionen

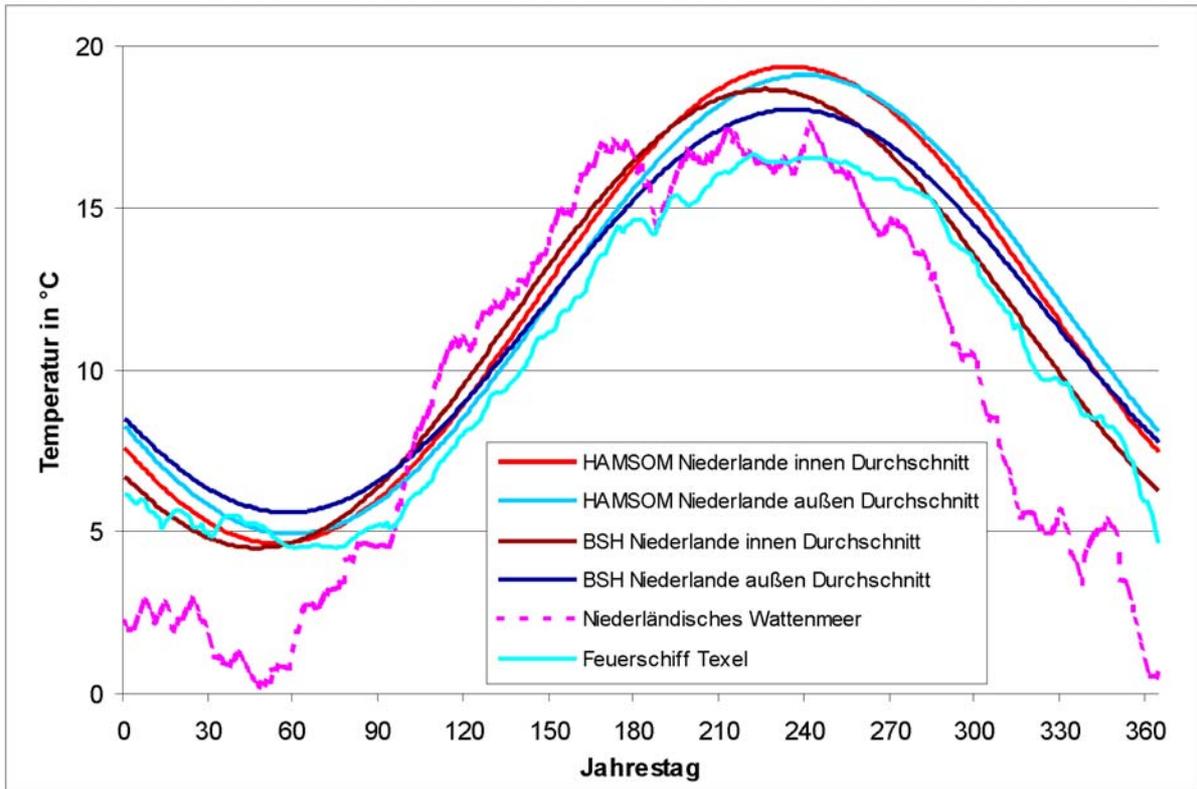


Abbildung 8-18: BSH und HAMSOM Temperaturen "Niederlande"-Positionen. Zusätzlich gemessene Temperaturen vom Feuerschiff Texel und aus dem Niederländischen Wattenmeer (siehe Text).

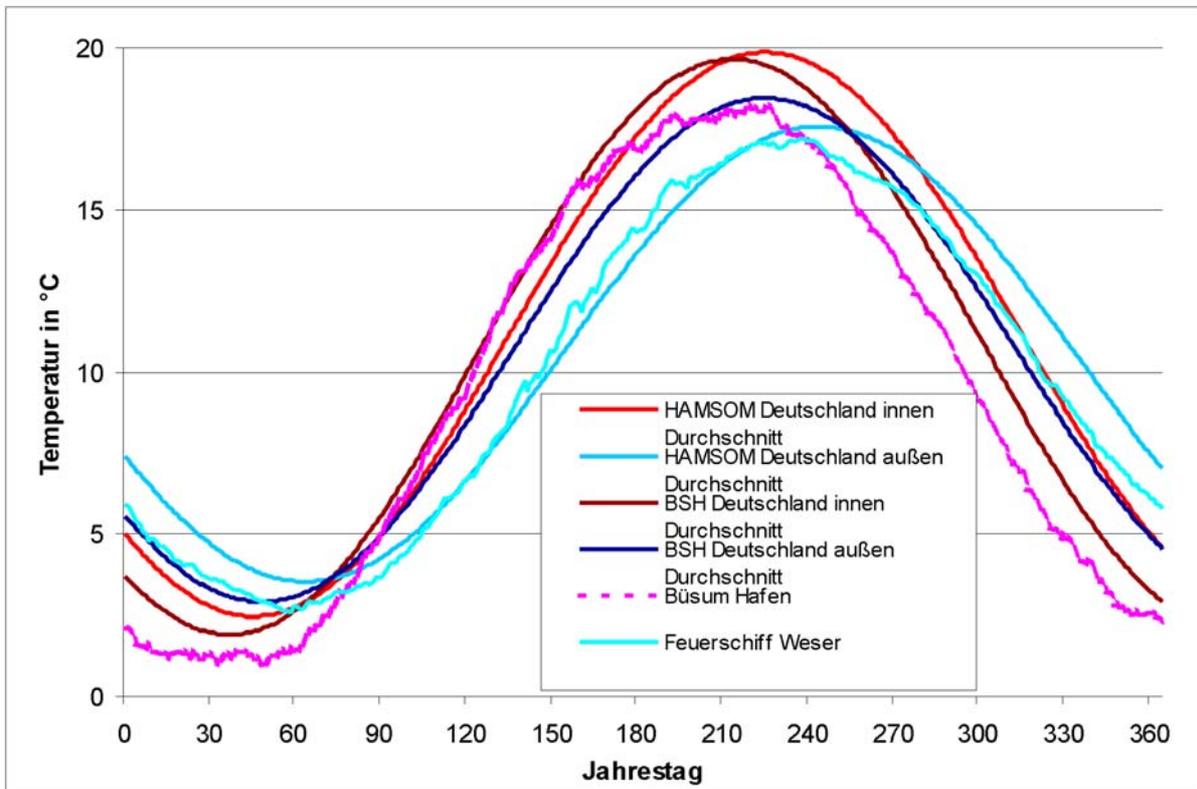


Abbildung 8-19: BSH und HAMSOM Temperaturen "Deutschland"-Positionen. Zusätzlich gemessene Temperaturen vom Feuerschiff Weser und aus dem Büsumer Hafen (siehe Text).

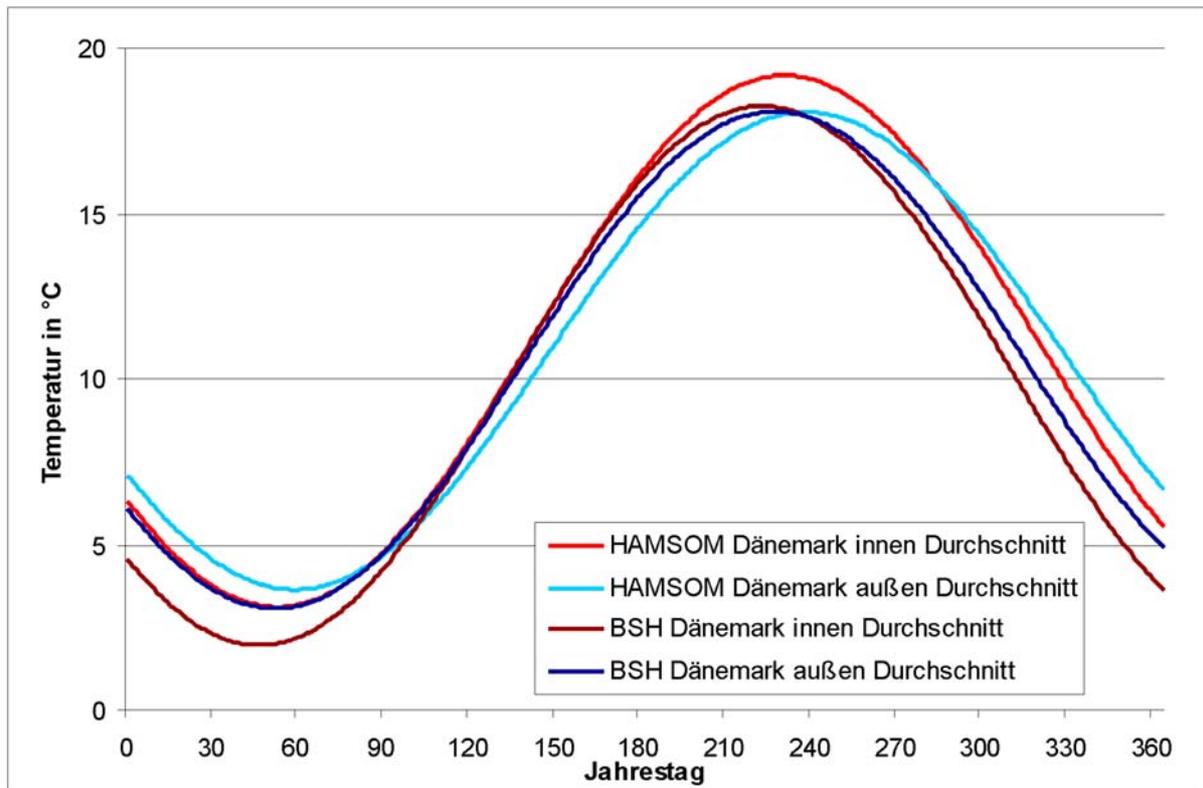


Abbildung 8-20: BSH und HAMSOM Temperaturen "Dänemark"-Positionen

8.1.5.2.5 Klimaänderungsindices

Um dem prognostizierten Klimawandel Rechnung zu tragen, wurden Temperaturdateien erstellt, die auf den Messstationsdaten (Kapitel 8.1.5.2.1) und einem aufaddierten Änderungswert basieren. Letzterer wurde von Daniela Jacob und Philip Lorenz vom Max-Planck-Institut für Meteorologie in Hamburg zur Verfügung gestellt.

Der Änderungswert wurde in einer ähnlichen Weise berechnet und liefert ähnliche Ergebnisse, wie die „mittelschlimmsten“ Simulationsergebnisse des jüngsten IPCC-Reports (<http://www.ipcc.ch/ipccreports/index.htm>). Obwohl die Temperaturänderungen auf einem Gitter, das große Teile der süd-östlich Nordsee abdeckt, berechnet und zur Verfügung gestellt wurden, nutzten wir nur die Gitterpunkte, die den Messstationen am nächsten lagen (Abbildung 8-14).

Da mittlere Temperaturänderungen für zwei Perioden (2021-2050 und 2071-2100) berechnet worden waren, extrahierten wir auch beiderlei Änderungswerte und schufen somit zwei Klimaänderungsdateien für jede Messstationsposition. Die Resultate sind in Abbildung 8-21 bis Abbildung 8-24 zu sehen. Die Vorhersagen für die spätere Periode unterscheiden sich deutlich von denen der früheren und die Änderungen sind nicht gleichförmig über den Jahresverlauf.

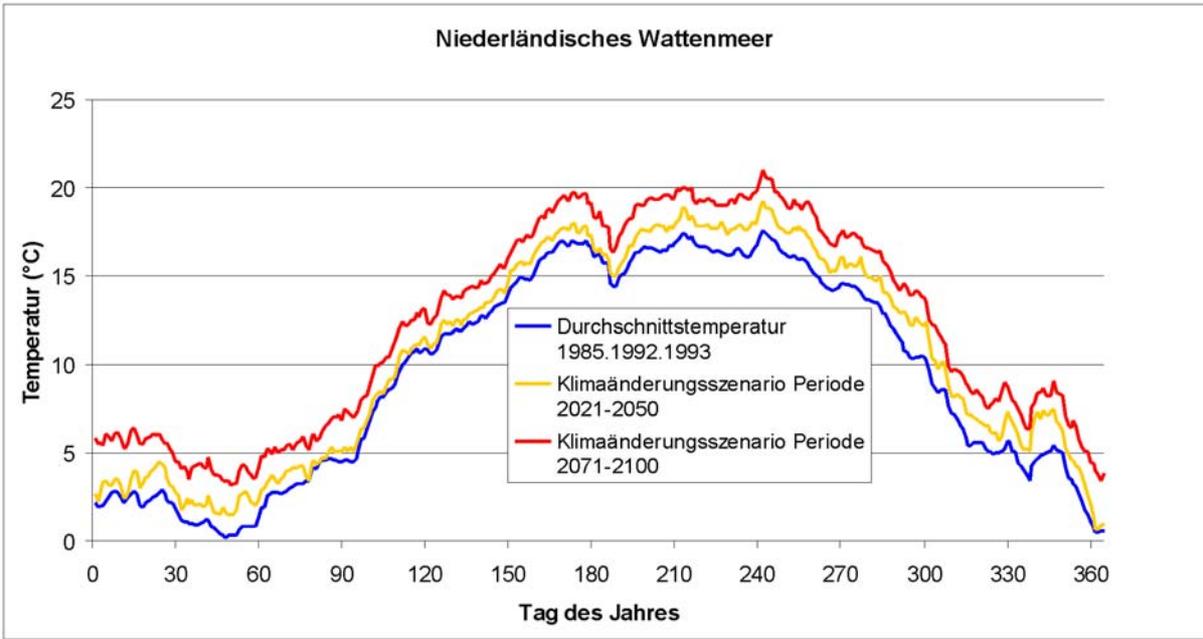


Abbildung 8-21: Erwartete Temperaturen, Messstation Niederländisches Wattenmeer.

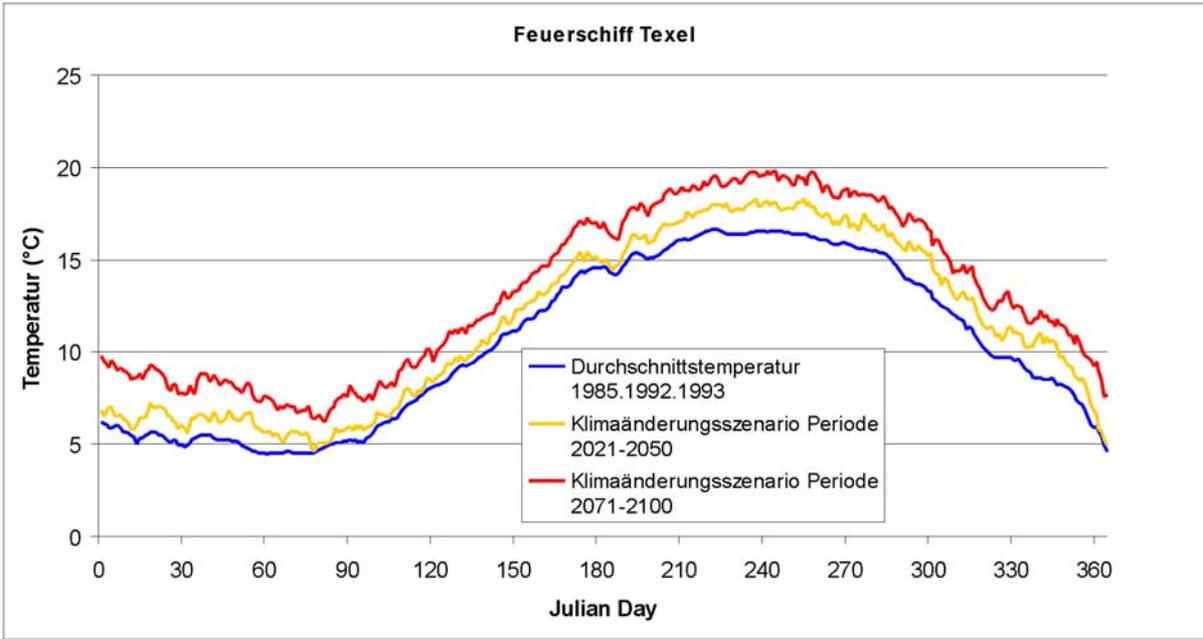


Abbildung 8-22: Erwartete Temperaturen, Messstation Feuerschiff Texel.

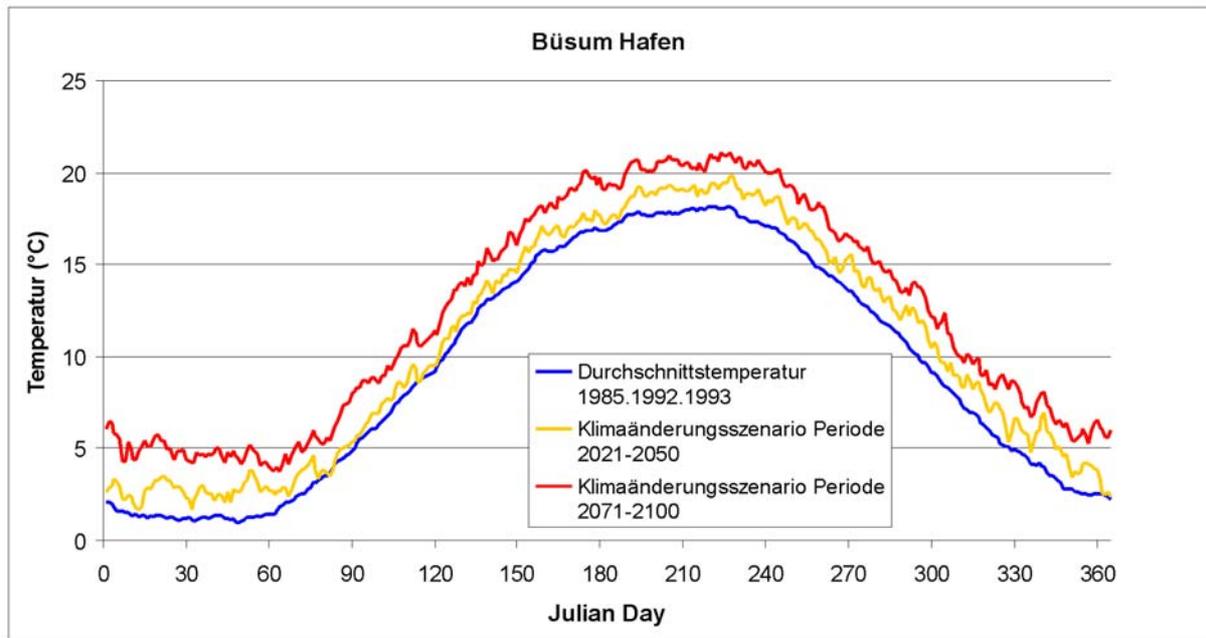


Abbildung 8-23: Erwartete Temperaturen, Messstation Büsum Hafen.

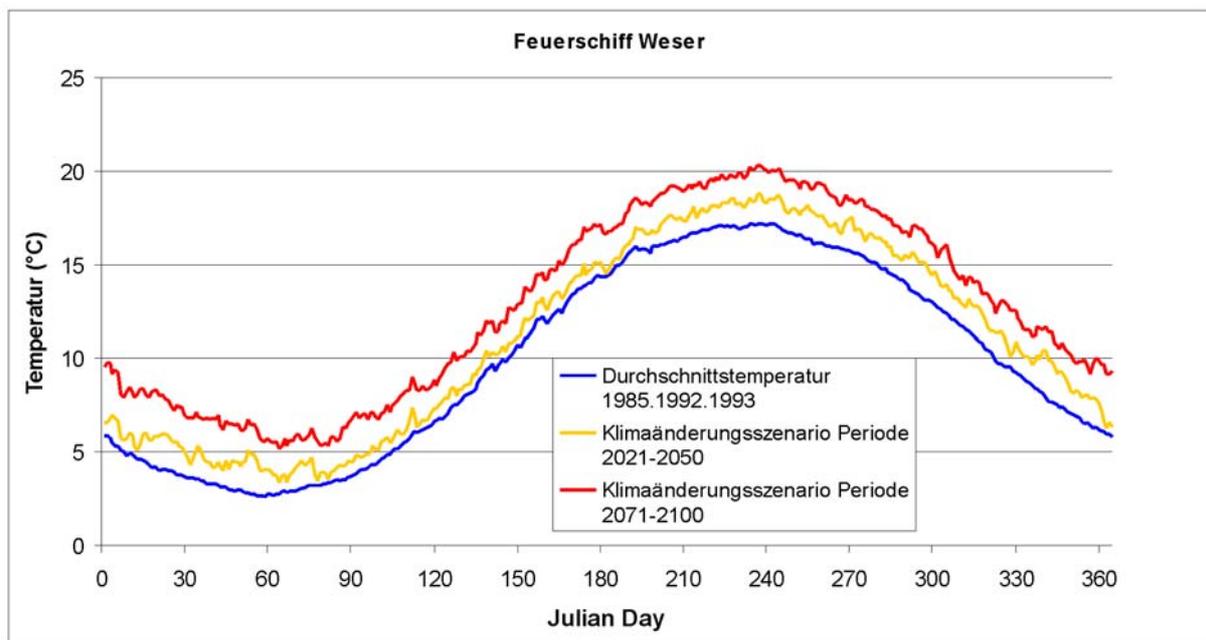


Abbildung 8-24: Erwartete Temperaturen, Messstation Feuerschiff Weser.

8.1.5.3 Mortalität

In der Fischereiwissenschaft werden zunächst zwei Arten von Mortalitäten unterschieden: die fischereiliche Sterblichkeit und die natürliche Sterblichkeit. Nach ihren üblicherweise verwendeten Formelzeichen in der allgemeinen Sterblichkeitsformel (Gleichung 8-1) werden sie im Jargon auch schlicht als F (fischereiliche) und M (natürliche Sterblichkeit) bezeichnet. In der Summe machen sie Z, die Gesamtsterblichkeit, aus.

Bei der fischereilichen Sterblichkeit ist intuitiv richtig zu erfassen, dass es sich hierbei um *die* Mortalität handelt, die durch alle Fischereien auf eine Population einwirkt; hierbei ist es unerheblich ob es sich bei der Population um die Zielart (target species) der jeweiligen Fischerei handelt oder die Tiere als Beifang (discard) dem System verloren gehen.

Die natürliche Mortalität umfasst alles anderen letal wirkenden Einflüsse. Die wichtigsten sind Fraßdruck und mangelndes Nahrungsangebot. Des weiteren können Parasiten, physikalische Parameter (extreme Temperaturen, Salzgehalte und ähnliches), Gifte und andere chemische Substanzen Mortalität erzeugen. Diese Einflüsse sind nicht immer scharf voneinander getrennt, sondern können miteinander durchaus zusammenwirken. Hohe Populationsdichten beispielsweise verstärken oft möglichen Kannibalismus (also Fraßdruck) ermöglichen aber auch Parasiten, sich schneller zu verbreiten. Suboptimale physikalische und chemische Bedingungen wirken auch nicht immer ausschließlich letal, aber schon die Verminderung der Fluchteffizienz, Behinderung bei der Nahrungssuche oder -aufnahme, die Beeinflussung einer notwendigen Migration oder die Verlängerung der Ei- oder Larvalphase können höhere Gesamtsterblichkeit bedeuten.

Berechnet, vergleicht oder diskutiert man Sterblichkeiten, muss man unbedingt im Auge behalten, dass es sich bei Angaben für F und M um exponentielle Faktoren handelt, deren Maßeinheit Zeit^{-1} schon indiziert, dass es ausgesprochen wichtig ist zu wissen, ob es sich um jährliche, monatliche oder gar tägliche Mortalitäten handelt. In dieser Arbeit sind Mortalitäten *immer* als jährliche Angaben gemeint. Dies gilt insbesondere auch dann, wenn von monatspezifischen Mortalitäten die Rede ist.

Auf die zahlenmäßige Bestimmung der verschiedenen Sterblichkeiten wird noch in den folgenden Kapiteln eingegangen, doch sei hier schon erwähnt, dass selbst die geringsten monatspezifischen Gesamtsterblichkeiten im Bereich von etwa 2 Jahr^{-1} liegen. Die geringsten über das Jahr gemittelten Sterblichkeiten gelten für die größten Garnelen und bewegen sich bei $5-6 \text{ Jahr}^{-1}$, Larven erfahren durchschnittliche jährliche Z von ca 25 Jahr^{-1} wobei monatspezifische Gesamtsterblichkeiten von 60 Jahr^{-1} und mehr in manchen Monaten auf die Population wirken. Abbildung 8-25 zeigt die prozentuale Abnahme einer fiktiven Population über die Zeit bei verschiedenen Gesamtsterblichkeiten. Abbildung 8-26 veranschaulicht die Anzahl der Tage, die es dauert, bis diese Population halbiert wurde. Ferner ist dort der Anteil der Überlebenden nach einem Jahr für die verschiedenen Gesamtsterblichkeiten verzeichnet. Angesichts der oben erwähnten Z wird klar, dass nur der geringste Teil der Nordseegarnelen ein Jahr oder älter wird.

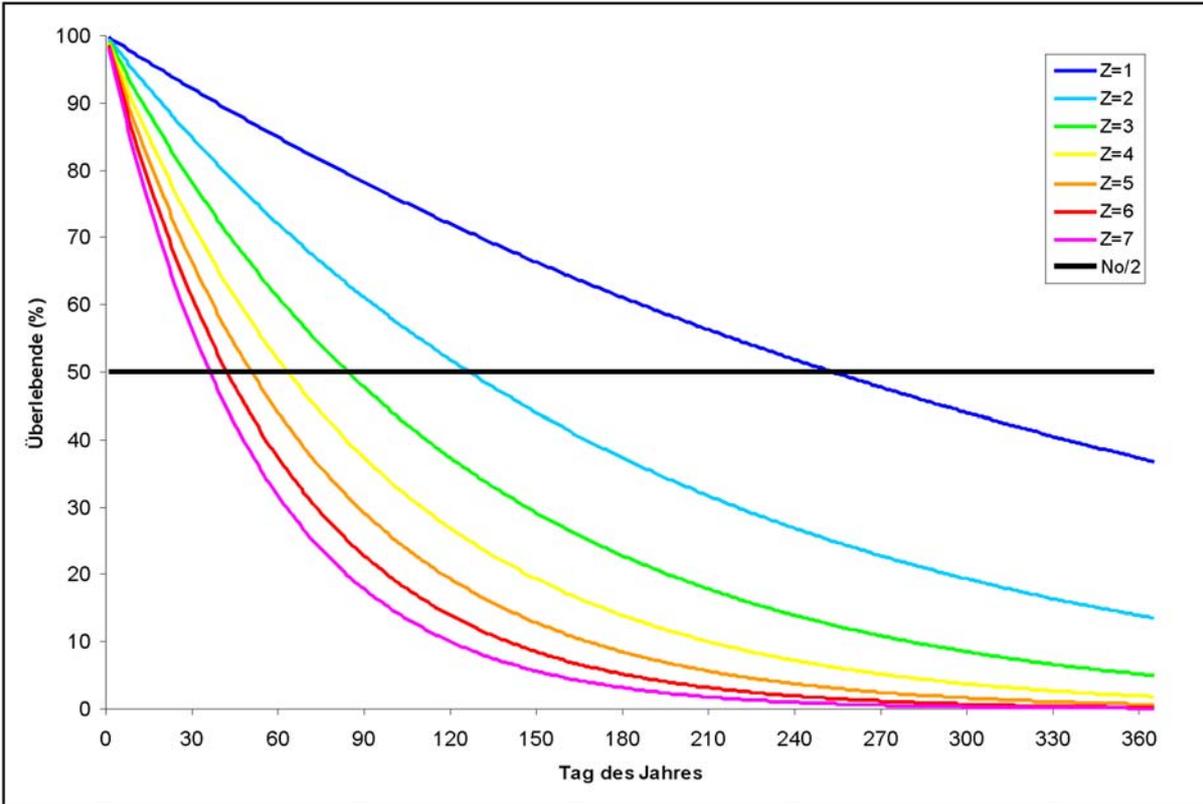


Abbildung 8-25: Überlebende in Abhängigkeit der jährlichen Sterblichkeit und vergangener Zeit in Tagen.

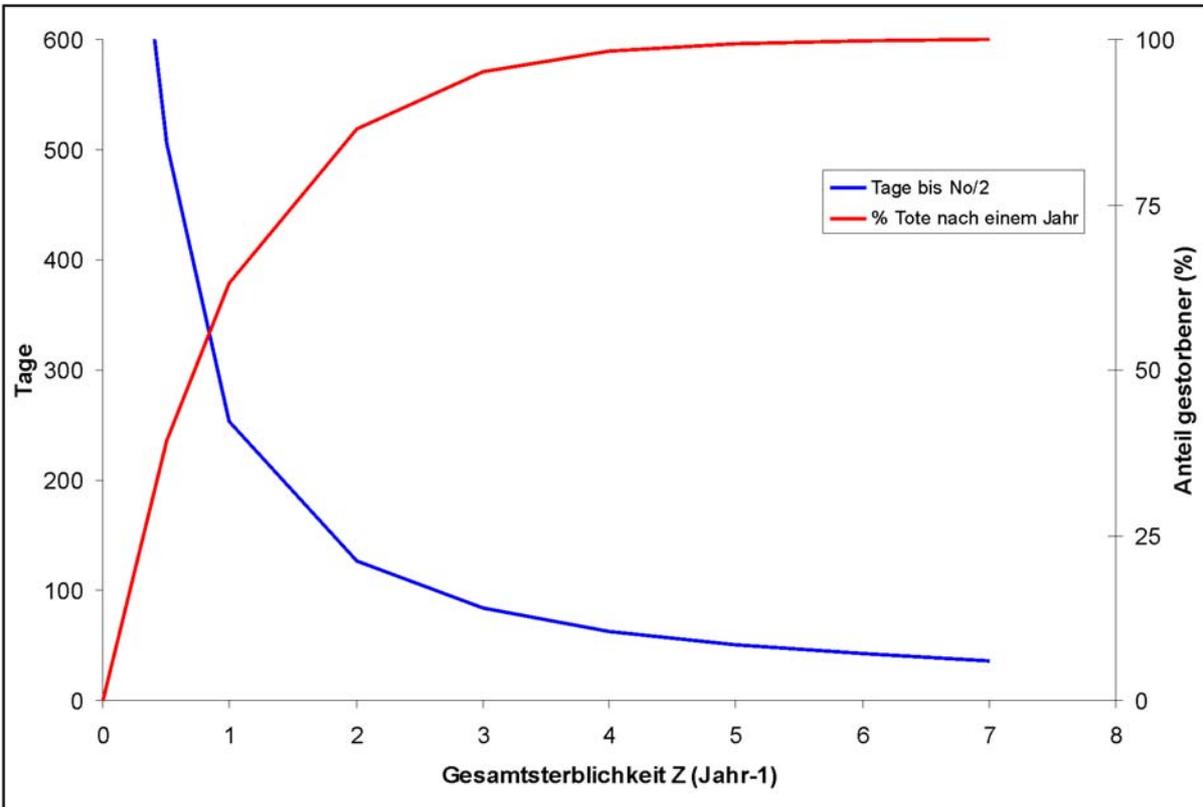


Abbildung 8-26: Dauer bis zum Erreichen von $N_0/2$ und Anteil Toter (%); jeweils in Abhängigkeit der Sterblichkeit Z (Jahr⁻¹).

8.1.5.3.1 Gesamtsterblichkeit Z

Berechnungen mit verschiedenen Methoden ergaben ein mittleres Z von 5.3 Jahr^{-1} für adulte *Crangon crangon* (Kapitel 6.1.3). Im Zeitraum vor 1970 waren sie etwas niedriger, in Spitzenzeiten (Anfang der 1990er) konnten sie über 8 Jahr^{-1} liegen. In den Zeiträumen aus denen die meisten der hier verwendeten Eingangsdaten stammen, ist eine Gesamtsterblichkeit von $5-6 \text{ Jahr}^{-1}$ plausibel. Im Standardlauf wird daher ein Z von 5.5 Jahr^{-1} angewandt.

8.1.5.3.2 M-Bestimmung: Biomassespektrum

Ist die Bestimmung der Gesamtsterblichkeit bei adulten Nordseegarnelen von mehr als 50mm Länge zwar schwierig aber noch möglich, kann ein Z für kleinere Tiere nur noch mit starken zugrundeliegenden Annahmen ermittelt werden. Während die fischereiliche Sterblichkeit bei diesen kleineren Tieren allenfalls in Szenariensimulationen mit Industriefischerei eine Rolle spielt, gilt es eine Vorstellung über die mathematische Beschreibbarkeit der natürlichen Sterblichkeit kleinerer Nordseegarnelen zu entwickeln.

Die Theorie des Biomassespektrums ((Banse & Moscher 1980) und (Peterson & Wroblewski 1984)) bietet hier einen Ausweg (Kapitel 8.1.2.3.4.2).

In dem hier beschriebenen Simulationsmodell wird M nach Gleichung 8-2 aus Peterson und Wroblewski (1984) berechnet. Es werden auch die dort verwendeten Parameter genutzt ($c=1.22$, $k=1.5768$ und $x=-0.25$). Die in Gleichung 8-3 vorgenommene Modifikation wird ebenfalls genutzt. Da im folgenden Kapitel durch die Aufteilung der im vorigen Kapitel besprochenen Gesamtsterblichkeit von 5.5 Jahr^{-1} eine natürliche Sterblichkeit resultieren kann, die von der hier dargestellten Parametrisierung leicht abweichen kann, wird die Differenz durch den in Gleichung 8-3 eingeführten Raise-Value vorgenommen.

8.1.5.3.3 Verhältnis M zu F

Kalkulationen auf Grundlage von Ergebnissen einer Mutispecies Virtual Population Analysis (Eine virtuelle Populationsanalyse unter Einbeziehung von Räuber-Beute-Beziehungen mehrerer Arten (Anonymus 1996)) ergaben, dass Kabeljau und Wittling die wichtigsten Räuber der adulten Nordseegarnele sind. Für Sandgarnelen von 50 mm Länge und mehr in der Roundfish-Area 6 (die im wesentlichen den küstennahen Gebieten entspricht, in denen die Fischerei auf *Crangon crangon* stattfindet), wurde für den Kabeljau ein Nordseegarnelenkonsum von durchschnittlich 10935 Tonnen errechnet (Abbildung 8-27). Die Angabe schwankt zwischen den Extremwerten 1502 Tonnen und 27437 Tonnen in den einzelnen Jahren. Wittling konsumierte im Mittel 10113 Tonnen Nordseegarnelen. Die jährlichen Werte schwanken hier zwischen 2349 und 33833 Tonnen.

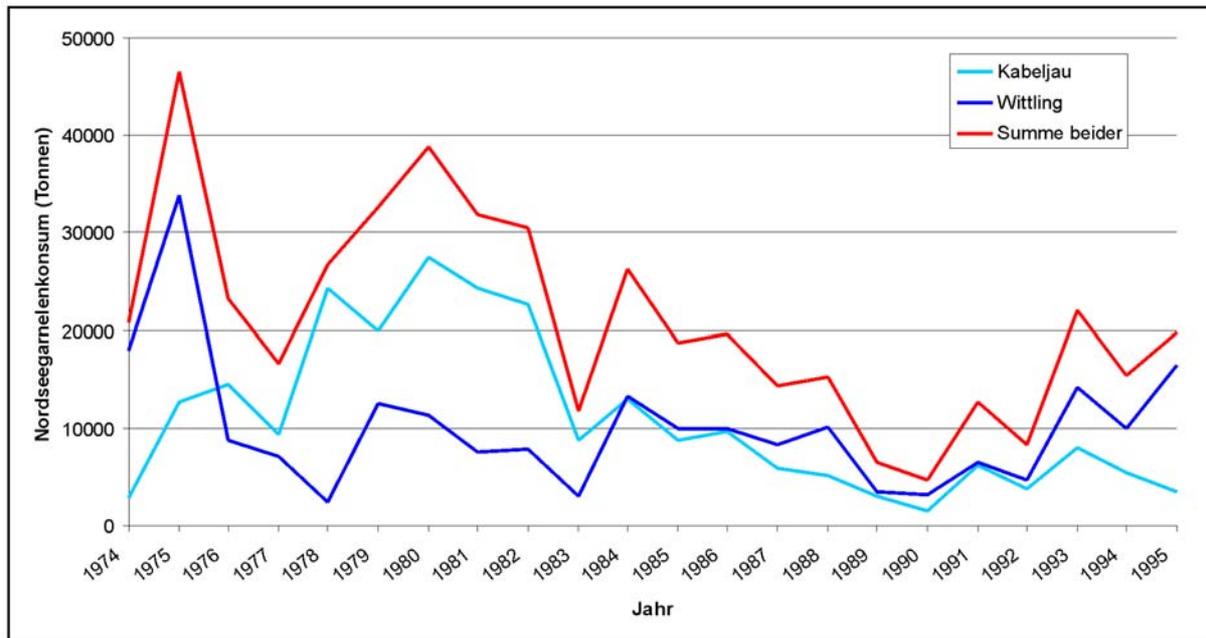


Abbildung 8-27: MSVPA-berechneter Nordseegarnelen (>50mm) Wegfraß durch Kabeljau und Wittling.

Da die individuelle Konsumtion von Wittling und Kabeljau nicht gleichförmig verlaufen, interessiert natürlich auch die Summe beider Konsume: diese liegt zwischen 4637 und 46577 mit durchschnittlichen 21047 Tonnen.

Vergleicht man diese Konsumtion der wichtigsten Räuber mit den fischereilichen Entnahmen (Abbildung 8-28), so stellt man fest, dass sich beide etwa in der gleichen Größenordnung bewegen. Ein M/F-Verhältnis von 1/1 scheint eine sinnvolle Annahme. Berücksichtigt man, dass es außer Wittling und Kabeljau noch weitere Räuber gibt, deren Konsumtion an den großen (>50mm) Garnelen allerdings mangels Daten nicht bestimmt werden kann, so stellt ein M/F-Verhältnis von 2/1 das andere Extrem dar. Auf der Suche nach dem Standardlauf werden beide Varianten und zusätzlich die 1.5/1 Möglichkeit simuliert und bei geringen Unterschieden die letztere als Kompromissmöglichkeit verwandt werden.

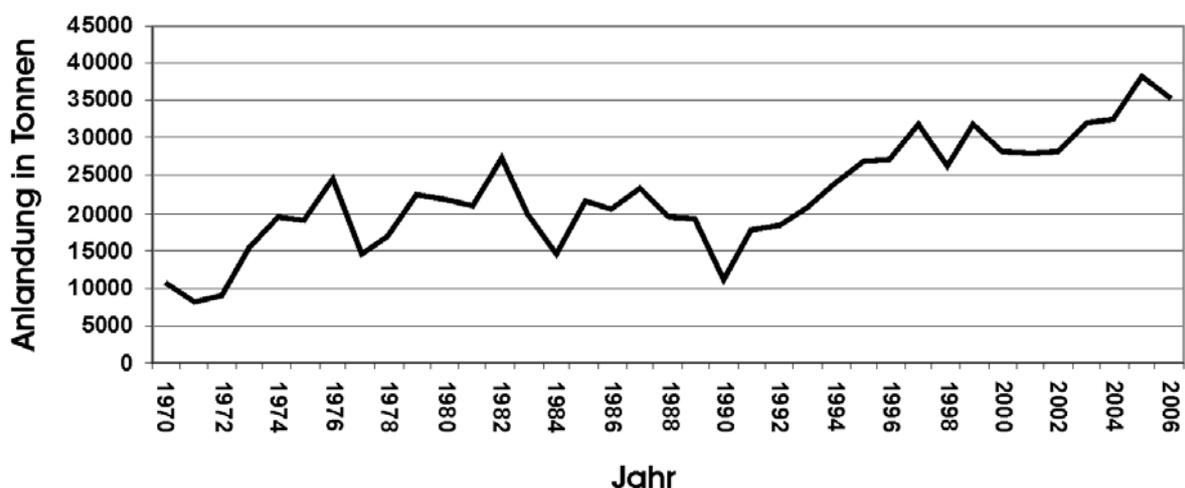


Abbildung 8-28: Nordseegarnelen-Anlandungen der EU (keine Angaben für Belgien ab 2002 und Frankreich ab 2004). Modifiziert aus ICES (2003)

8.1.5.3.4 Saisonalität von M

Die Saisonalität der natürlichen Sterblichkeiten wird in Abhängigkeit der Zugehörigkeit zu einem bestimmten Stadium parametrisiert (Abbildung 8-29):

- Eier hängen an den Weibchen und erhalten daher deren Mortalität.
- Die Mortalität der Larven und der postlarvalen, kleineren Individuen ist grob an der Temperaturentwicklung des Jahresverlaufs orientiert. Dies heißt, dass in den Monaten August und September ein Höhepunkt der Mortalität vorliegt. Somit wird eine Koppelung der natürlichen Sterblichkeit mit den höheren Stoffumsatzraten bei warmen Temperaturen erreicht.
- Die großen, adulten *Crangon crangon* (>50mm) erfahren ihre maximale natürliche Sterblichkeit in den Monaten August bis Oktober, insgesamt also ein bisschen später als die ganz kleinen Individuen.
- Den mittelgroßen (20-50mm) Garnelen wird eine Saisonalität zugewiesen, die aus dem Mittelwert der Adulten und der kleinen Individuen entsteht.

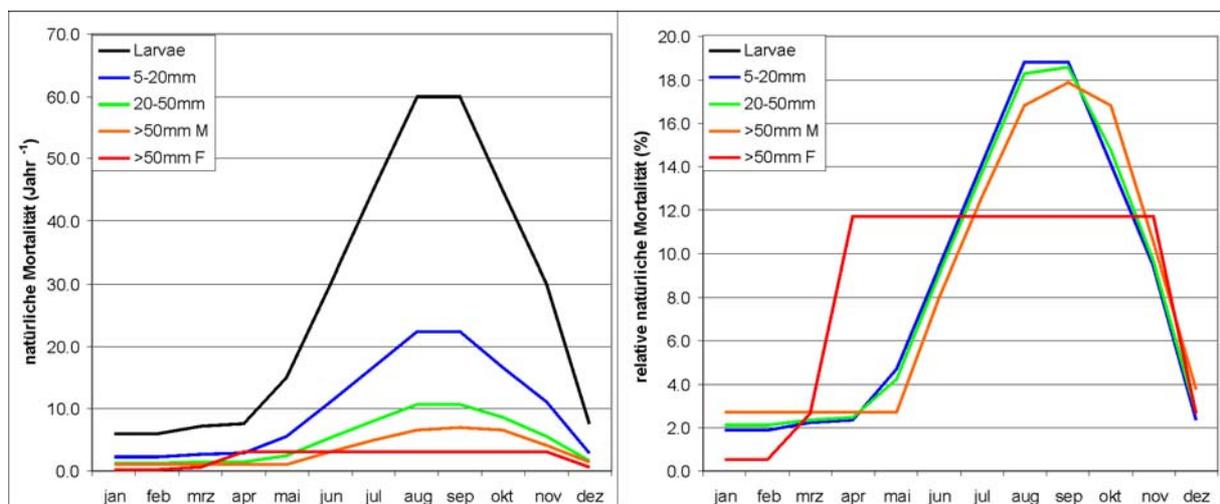


Abbildung 8-29: Saisonale Mortalität, links in absoluten Zahlen (Jahr⁻¹), rechts in relativer Angabe.

8.1.5.3.5 Saisonalität von F

8.1.5.3.5.1 Speisekrabbenfischerei

Die jährlichen fischereilichen Sterblichkeiten werden gemäß ihrer saisonalen, relativen Verteilung auf die einzelnen Monate verteilt (ICES 2003).

Die Saisonalität folgt hierbei dem üblichen Aufwandsmuster der deutschen *Crangon*-Fischer: von April bis einschließlich November fangen betreiben diese maximalem Aufwand. Von Dezember bis einschließlich März findet quasi kein Nordseegarnelenfang statt, wobei März und Dezember als Übergangsmomente zwischen Fangsaison und Winterpause zu sehen sind.

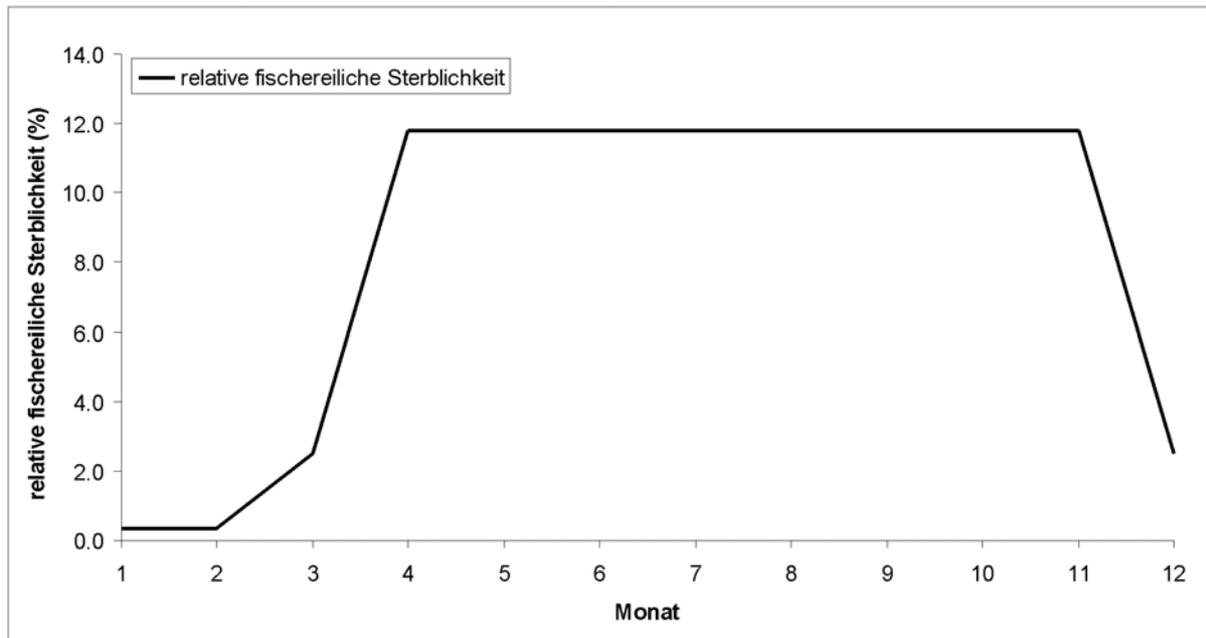


Abbildung 8-30: Monatliche, relative fischereiliche Sterblichkeit

8.1.5.3.6 Futterkrabbenfischerei

Für die bis in die 1970er Jahre noch übliche Futterkrabbenfischerei gibt es keine verlässlichen Aufwandsdaten.

Betrachtet man jedoch die Saisonalität der Speise- und Futterkrabbenanlandungen (Abbildung 8-31), fällt zunächst auf, dass die Zeiten der winterlichen Fischereipause gleich zu liegen scheinen. Zeitlich kommt es etwa einen Monat früher zum Maximum der Anlandungen der Futterkrabben, deren Menge außerdem zu einem Zeitpunkt abnimmt, zu dem die Speisekrabbenanlandungen ihren Höhepunkt erreichen.

Bedenkt man, dass sich die mittlere Länge der Nordseegarnelen vom Frühjahr bis in den Herbst vergrößert (Abwachsen der ca. 15mm langen Tiere vom Frühjahr auf >50mm im Herbst), kann man diese Muster als deutliches Zeichen nehmen, dass es keinen Aufwandsunterschied zwischen Speise- und Futterkrabbenfischerei gab. Stattdessen nimmt es den Anschein, dass die Fischer schlicht engere Maschenöffnungen verwendeten (die auch kleinere *Crangon crangon* zurückhielten) und den Fang schlicht nach Futter- und Speisekrabben sortierten.

Folglich wird die Saisonalität der Sterblichkeit der Futterkrabbenfischerei genauso parametrisiert, wie die der Speisekrabbenfischerei .

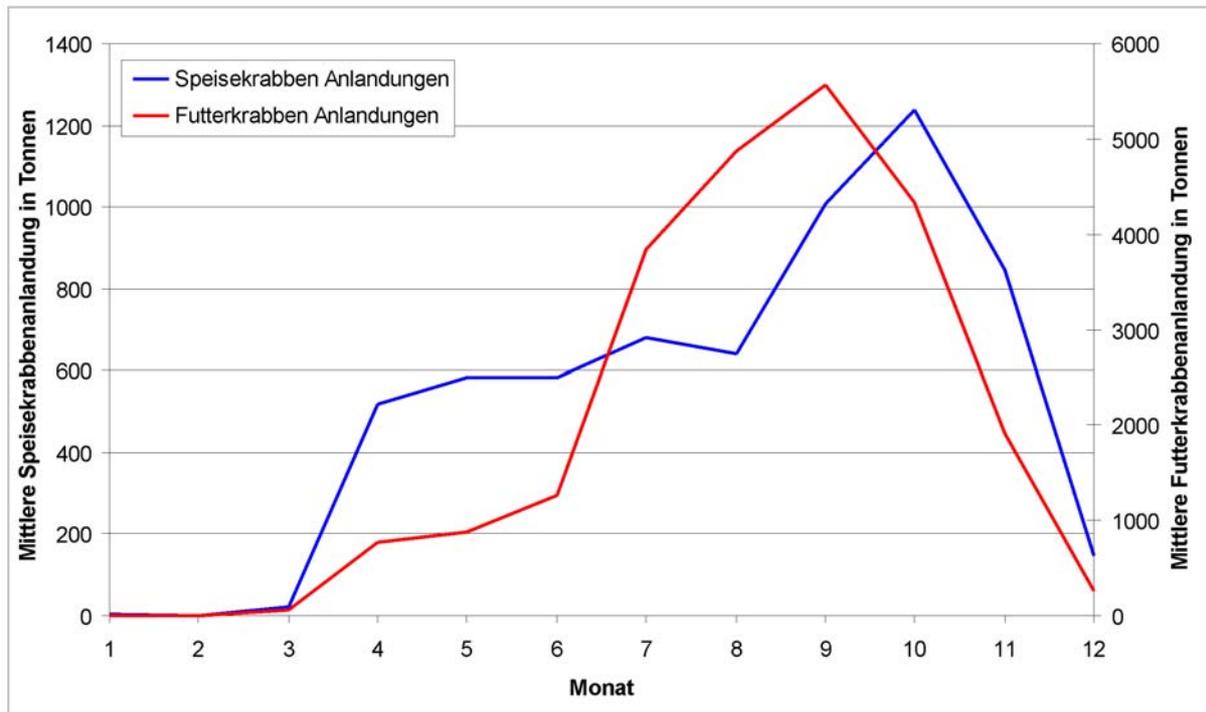


Abbildung 8-31: Mittlere monatliche Futter- und Speisekrabbenanlandungen 1958-1968.

8.1.5.3.7 Resultierende Sterblichkeiten

Hier sollen zunächst ausschließlich die Sterblichkeits-Tabellen gezeigt werden, die sich aus gegebenen M/F-Verhältnissen und den besprochenen Saisonalitäten ergeben:

Tabelle 8-6: Sterblichkeiten bei M/F = 1/1

Monat	Larvae	5-20mm	20-50mm	>50mm M	>50mm F
Januar	5.9	2.1	1.1	0.9	0.2
Februar	5.9	2.1	1.1	0.9	0.2
März	7.1	2.5	1.2	0.9	0.9
April	7.3	2.6	1.3	0.9	3.9
Mai	14.7	5.3	2.2	0.9	3.9
Juni	29.4	10.5	4.7	2.6	3.9
Juli	44.1	15.8	7.1	4.2	3.9
August	58.8	21	9.4	5.5	3.9
September	58.8	21	9.5	5.9	3.9
Oktober	44.1	15.8	7.5	5.5	3.9
November	29.4	10.5	5	3.5	3.9
Dezember	7.3	2.6	1.4	1.2	0.9

Tabelle 8-7: Sterblichkeiten bei M/F = 1.5/1

Monat	Larvae	5-20mm	20-50mm	>50mm M	>50mm F
Januar	6.0	2.2	1.2	1.1	0.1
Februar	6.0	2.2	1.2	1.1	0.1
März	7.2	2.7	1.4	1.1	0.7
April	7.5	2.8	1.4	1.1	3.1
Mai	15.0	5.6	2.4	1.1	3.1
Juni	30.0	11.1	5.2	3.2	3.1
Juli	45.0	16.7	7.9	5.0	3.1
August	60.0	22.3	10.6	6.7	3.1
September	60.0	22.3	10.8	7.1	3.1
Oktober	45.0	16.7	8.6	6.7	3.1
November	30.0	11.1	5.6	4.2	3.1
Dezember	7.5	2.8	1.6	1.5	0.7

Tabelle 8-8: Sterblichkeiten bei M/F = 2/1

Monat	Larvae	5-20mm	20-50mm	>50mm M	>50mm F
Januar	6.1	2.3	1.3	1.2	0.1
Februar	6.1	2.3	1.3	1.2	0.1
März	7.3	2.8	1.5	1.2	0.6
April	7.6	2.9	1.5	1.2	2.6
Mai	15.2	5.8	2.6	1.2	2.6
Juni	30.4	11.6	5.6	3.5	2.6
Juli	45.6	17.3	8.5	5.5	2.6
August	60.9	23.1	11.4	7.4	2.6
September	60.9	23.1	11.6	7.9	2.6
Oktober	45.6	17.3	9.2	7.4	2.6
November	30.4	11.6	6	4.6	2.6
Dezember	7.6	2.9	1.7	1.7	0.6

8.1.5.4 Eientwicklung

Die Eientwicklungszeit wird so parametrisiert, wie in Temming und Damm (2002) demonstriert, also nach Redant (1978), welcher Daten von Havinga (1930), Tiews (1954), Meixner (1969) und Wear (1974) benutzte.

Die Parameter aus Gleichung 8-8 sind Tabelle 8-9 zu entnehmen.

Tabelle 8-9: Eientwicklungsparameter nach Redant (1978).

Parameter	Wert
a	1031.44
s = Standardabweichung(a)	48.7
b	-1.354

8.1.5.5 Larvalentwicklung

In Temming und Damm (2002) findet sich eine Larvaldauerparametrisierung von Criales und Anger (1986), die auch hier verwendet wird.

Die Parameter der Gleichung 8-9 sind Tabelle 8-1 zu entnehmen.

Tabelle 8-10: Larvalentwicklungparameter nach Criales und Anger (1986).

Parameter	Wert
m	5.5
a	0.00584
b	-1.347
s = Standardabweichung (a)	0.037

8.1.5.6 Postlarvale Häutungen

Ebenfalls in Temming und Damm (2002) wird eine Parametrisierung einer Häutungsfunktion nach Schnute (1981) vorgestellt. Diese wird auch in dieser Arbeit verwendet.

Die Parameter der Gleichung 8-10 sind Tabelle 8-11 zu entnehmen.

Tabelle 8-11: Häutungsparameter nach Temming und Damm (2002).

Parameter	Wert
x1	1.5
x2	23.5
a-Faktor	1.9804
b-Faktor	-22.9473
y1-Faktor	100.3958
y2-Faktor	364.3227
a-Exponent	-0.4068
b-Exponent	-0.5652
y1-Exponent	-1.038
y2-Exponent	-0.8937

8.1.5.7 Reife

Für die Gleichung 8-13 wurden gemäß ICES (2003) folgende Parameter verwendet:

Parameter	Wert
l_0	47.5
h	0.244418
$f \cdot g$	7.632948134
g	0.0763269
$x(l)$	$0 < \text{Zufallszahl} < 100$
Maximal möglicher Anteil Eitragender:	99.5
Reifelänge bei überschreiten dieses Wertes:	100

8.1.5.8 Wachstum

Gleichung 8-18 zur Berechnung des Längenwachstums wurde von Hufnagl (Kapitel 3.2.3) in Wachstumsversuchen sowohl für Weibchen als auch für Männchen parametrisiert. Die Parameter finden sich in Tabelle 8-12.

Tabelle 8-12: Wachstumsparameter für Männchen und Weibchen

Parameter	Weibchen	Männchen
a	0	0
h	0.03946	0.03238
c	0.00177	0.00187
d	0.0951	0.0951
s	30%	30%

8.1.5.9 Massebestimmung

Gleichung 8-19 zur Berechnung des Nassgewichts wurde von Hufnagl (Kapitel 4.1.2) bei Feldmessungen parametrisiert. Für a wird 4.063 und für b 3.084 verwendet.

8.1.5.10 Eiproduktion

Die individuelle Eiproduktion (Gleichung 8-20) wurde durch Anpassen einer Potenzfunktion an die Daten von (Havinga 1933) mit den Werten 0.001805 für a und 3.539 für b parametrisiert.

8.1.5.11 Geschlechterverhältnis

Je nach Lauf wird entweder mit einem Geschlechterverhältnis Weibchen/Männchen von 1/0 oder 1/1 initialisiert. Erstere Variante wird genutzt um ausschließlich die Weibchen zu modellieren (Vergleichbarkeit mit alten Simulationen), letztere modelliert beide Geschlechter und erlaubt Analysen, die die Reduktion der Verwertungsgröße betreffen (zunehmender Anteil männlicher Tiere bei kleineren Fanglängen). Außerdem können Läufe mit beiden Geschlechtern gegen zusätzliche Beobachtungen aus dem Feld validiert werden.

8.1.5.12 Laichfrequenz

Wird die Individuenanzahl einer neu initialisierten Kohorte mittels externer Laichsimulation (8.1.2.3.12.1) bestimmt, benötigt das Simulationsmodell die Angabe eines tagesspezifischen Laichindex.

Der von Temming und Damm (2002) eingeführte Laichindex lag vor und wurde verwendet.

Bei der Berechnung dieses Index ging man davon aus, dass die Laichfrequenz der Häutungsfrequenz proportional ist, dass diese sich mit der Temperatur und der Anzahl vorausgegangener Häutungen verändert. Zusammen mit der tagesgenauen Wassertemperatur, der Längenhäufigkeiten der Adulten, dem Anteil der eiträgenden Weibchen je Längensklasse, der ebenfalls längenabhängigen individuellen Eiproduktion je Weibchen und schließlich der Populationsgröße, konnten Temming und Damm einen tagesgenauen relativen Laichindex produzieren (Abbildung 8-32).

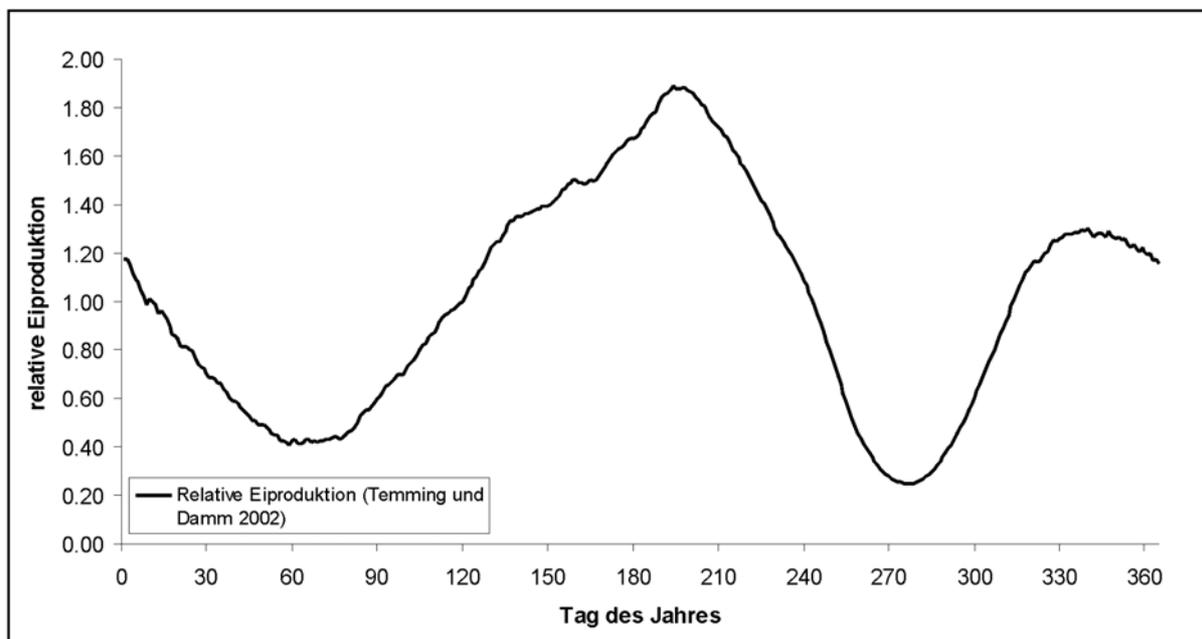


Abbildung 8-32: Index der relativen Eiproduktion nach Temming und Damm (2002)

Dieser Index wird für den Standardlauf und die verschiedenen Szenarienläufe genutzt.

Für die Szenarienläufe die sich mit der Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten als dem deutschen Wattenmeer befassen, wird es nötig,

weitere Ei-Indizes zu berechnen (mit den Eingangsdaten dieser anderen Seegebiete), die in diesem Bericht abweichend zum „Temming und Damm Laichindex“ als Deutschland-Laichindex, England-Laichindex und Dänemark-Laichindex bezeichnet werden.

Obwohl in diesem Bericht die verschiedenen Laichindexe gleichzeitig und vor der Anwendung in Szenarienläufen behandelt werden, fand dies im Arbeitsablauf natürliche getrennt voneinander statt. Der Standardlauf und die meisten Szenarienläufe waren schon fertiggestellt, als sich herausstellte, dass es nicht möglich war, den Laichindex von Temming und Damm zu reproduzieren um anschließend die Laichindexe der anderen Länder daraus zu produzieren. Die Berechnungsmethode für den Laichindex erzeugt Ergebnisse, die ausgesprochen sensitiv für die Eingabewerte sind. Die von Temming und Damm verwendete Datengrundlage konnte nicht wiederhergestellt werden. Dies liegt vermutlich daran, dass die benötigten Daten in der Regel ausschließlich in monatlicher Auflösung vorliegen, aber tägliche Ausgaben benötigt werden.

Daher wurde zwar unter Nutzung der Methodologie von Temming und Damm 2002 aber mit den uns zur Verfügung stehenden Eingangsdaten neue Laichindexe berechnet. Da auch uns nur monatliche Angaben zur Verfügung standen wurden zunächst monatliche Eiproduktionen berechnet und diese dann linear interpoliert und mittels gleitenden Mittels (→10Tage) geglättet.

8.1.5.12.1 Laichindex Deutschland

Für den deutschen Laichindex wurden die Anlandungen der Speisekrabben nach den Angaben der schleswig-holsteinischen Landwirtschaftskammer verwendet. Die Längenhäufigkeiten entstammen der Beifangserie Büsum. Der Anteil eitragender Weibchen wurde der Büsumer Beifangserie (Siegel et al. 2008) entnommen. Die Eiproduktion wurde nach Redant (1978) berechnet und die Temperatur aus den HAMSOM-Daten extrahiert. Bei der Häutungsfunktion wurde auf die Daten aus Kapitel 5.1.5 zurückgegriffen.

8.1.5.12.2 Laichindex England

Der englische Laichindex wurde aus den englischen LPUE-Angaben gemäß (ICES 2007), den *Crangon*-Surveydaten aus dem „The Wash“-gebiet (ICES 2003)(Anzahl Eitragender je Längensklasse und Längenverteilung) und englischen HAMSOM-Temperaturen berechnet. Alle anderen Eingangsdaten wurden wie beim deutschen Laichindex verwendet.

8.1.5.12.3 Laichindex Dänemark

Auch der dänische Laichindex wurde nach dem gleichen Verfahren berechnet. Hier dienten HAMSOM-Temperaturen auf dänischem Gebiet, dänische LPUE des ICES (2003) und dänische Surveydaten (ICES 2003) als Eingangsdaten.

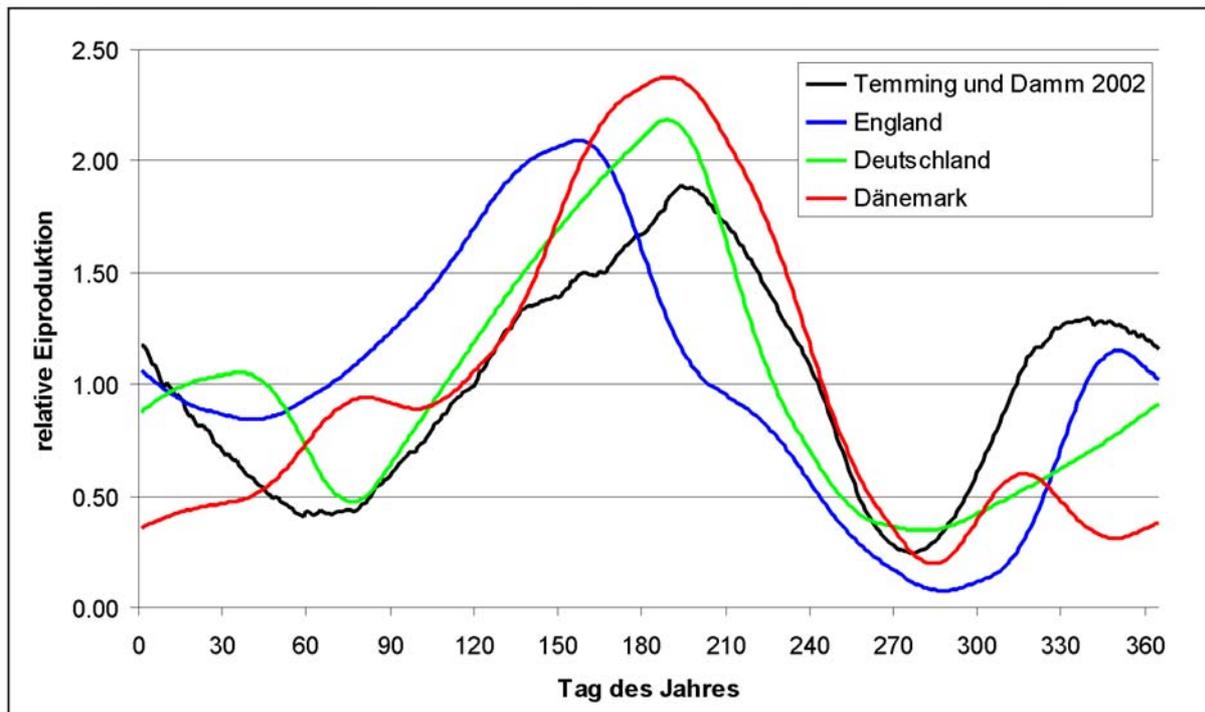


Abbildung 8-33: Neuberechnete Laichindexe mit englischen, deutschen und dänischen Daten.

8.1.5.13 Minimales Laichalter

Obwohl es im Spätsommer und Herbst viele ausreichend große Tiere gibt, sieht man in den Survey-Daten stets ein Minimum an eitragenden Weibchen, je nach Ort und außerdem von Jahr zu Jahr variabel, für einige Wochen zwischen September und November (ICES 2003).

Die Ursache hierfür ist nicht klar, darum lässt sich schwerlich ein Submodell für diesen Umstand anpassen. Dennoch soll diese Eigenheit der Nordseegarnelenpopulation nicht unberücksichtigt bleiben: Nimmt man an, dass externe Faktoren die an den Herbst gekoppelt sind, die ausbleibende Eiproduktion bedingen, dass zum Beispiel Schlüsselreize wie die abnehmende Tageslänge die Tiere veranlasst, keine Eier zu bilden, könnte man das Simulationsmodell schlicht dazu veranlassen 90% oder mehr der Eiproduktion zu löschen. Das Ergebnis der simulierten Eiproduktion wäre wenig überraschend, da nicht unabhängig. Man könnte es außerdem genauso gut dadurch erzielen, dass man die Ergebnistabellen nachträglich bearbeitet. Stattdessen wurde eine Variable in das System eingeführt, die bestimmt, wie lange ein Tier schon der Larvalphase entwachsen sein muss, damit es erstmalig Eier anlegen darf. Mit anderen Worten wird neben der Reifelänge ein weiterer Faktor, das minimale Laichalter, etabliert, der die Reproduktion beeinflusst. Eine biologische Grundlage für ein solches Vorgehen wäre die Annahme, dass *Crangon crangon* Weibchen nicht nur eine gewisse Größe haben müssen, bevor sie Eier anlegen können, sondern die Bildung der Ovarien und die Reifung der Geschlechtsprodukte eine gewisse Zeitspanne benötigt.

Diese Zeitspanne wird in Vorläufen bestimmt werden.

8.1.6 Simulationsläufe

8.1.6.1 Validierungsläufe

Noch bevor das hier entwickelte Simulationsmodell angewandt wird, wird es in Validierungsläufen mit einem Vorgängermodell verglichen. Hier ist die genau definierte Parametrisierung der Submodelle nicht zwingend notwendig, sie müssen nur in beiden Simulationsprogrammen gleich sein. Dafür ist im neuen Simulationsmodell jedes neue Submodell abschaltbar und jedes veränderte Submodell in einer die ursprüngliche Funktionsweise imitierenden Einstellung definierbar.

Zum Verständnis der Unterscheidung der beiden Simulationsprogramme sei gesagt, dass das alte, simplere Programm noch eben den aktuellen Standardlauf simulieren könnte, jedoch weder zwei Geschlechter noch alternative Sterblichkeiten, Fischereien, und viele andere Möglichkeiten des neuen Programms beherrscht. Auch verfügt es nicht über eine Graphische Benutzerschnittstelle oder die Ausgaberoutinen. Die Modellzustände werden im Vorgängerprogramm nicht bewahrt sondern nach dem Aktualisieren von Ergebniszählern verworfen.

Unterscheiden sich die Simulationsergebnisse wesentlich (d.h. über die übliche Variabilität von unterschiedlichen Zufallszahlen (Generatoren), Datenstrukturen (unterschiedlich genaue Gleitkommazahlen in Pascal vs. Delphi.net) oder ähnlichem hinaus) liegt ein Programmierfehler vor, der korrigiert werden muss. Ist diese Phase abgeschlossen, folgt die nächste:

Mit den oben beschriebenen Parametrisierungen der Submodelle soll nun ein Standardlauf gefunden werden von dem ausgehend dann verschiedene Anwendungsfälle (im Folgenden: Szenarien) variiert werden.

8.1.6.2 Standardlauf

Um den Standardlauf zu finden wird folgendermaßen vorgegangen:

- Zunächst wird die Grundparametrisierung (Tabelle 8-13) in drei verschiedenen Varianten simuliert. Diese betreffen die Verhältnisse von natürlicher Sterblichkeit zu fischereilicher Sterblichkeit bei festliegender Gesamtsterblichkeit. Wie in Kapitel 8.1.5.3.3 dargelegt, wird das Verhältnis M/F zwischen 1/1 und 2/1 vermutet. Die Analyse der Standardlauf-Vorläufe Alpha (M/F=2/1), Beta (M/F=1/1) und Gamma (M/F=1.5/1) wird ergeben, ob sich die Hauptausgaben wesentlich unterscheiden. Ist dies nicht der Fall wird das intermediäre Verhältnis von 1.5/1 in den folgenden Läufen verwandt. Andernfalls das Verhältnis mit den sinnvollsten Resultaten.
- In einem vierten Lauf (Delta) wird das ermittelte M/F Verhältnis genutzt und die Initiale Kohortengröße derart variiert, dass der Gesamtjahresfang sich im Bereich von 15000 Tonnen manifestiert (die Größe eines guten deutschen Fangjahres der 1980er Jahre).
- Nun folgen zehn weitere Vorläufe (Vorlauf RC1-RC10, RC steht für Release Candidate), die sich ausschließlich in der Wahl des minimalen Laichalters unterscheiden (Tabelle 8-14).

- Schließlich wird der finale Standardlauf berechnet, der aus dem subjektiv am besten den Laichindex abbildenden RC-Vorlauf mit wiederum angepasster initialer Kohortengröße (~15000 Tonnen Jahresfang) besteht.

Tabelle 8-13: Grundparametrisierung

Eigenschaft	Einstellung												
<i>Allgemeines</i>													
Initiale Kohortengröße	Zunächst 1000000												
Anzahl initialisierter Kohorten pro Tag	50												
Simulationsdauer	1460 Tage (= 4 Jahre)												
<i>Temperaturen</i>													
Auswahl	Messstationsdaten Niederlande außen: Feuerschiff Texel Niederlande innen: NL-Wattenmeer Deutschland außen: Feuerschiff Weser Deutschland innen: Büsum Hafen												
Modus	Alle die wärmste Temperatur außer Larven, die der wärmeren äußeren Temperatur unterliegen												
<i>Mortalität</i>													
Submodell	Simplex, Matrix-basiertes Mortalitätssubmodell												
Gesamtsterblichkeit Z> 50mm	5.5Jahr ⁻¹												
Verhältnis M/F	1/1; 2/1; 1.5/1												
Mindestfanggröße	50mm, knife-edge												
<i>Wachstum</i>													
Wachstumsparameter	Parametrisiert durch Hufnagl, Kapitel 5.2.2 <table style="margin-left: auto; margin-right: auto;"> <thead> <tr> <th>Parameter</th> <th>Wert</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>a</td> <td>0</td> </tr> <tr> <td>h</td> <td>0.03946</td> </tr> <tr> <td>c</td> <td>0.00177</td> </tr> <tr> <td>d</td> <td>0.0951</td> </tr> <tr> <td>s</td> <td>30%</td> </tr> </tbody> </table>	Parameter	Wert	a	0	h	0.03946	c	0.00177	d	0.0951	s	30%
Parameter	Wert												
a	0												
h	0.03946												
c	0.00177												
d	0.0951												
s	30%												
<i>Reproduktion</i>													
Laichindex	Temming und Damm 2002												
Geschlechterverhältnis	1/0 (nur Weibchen)												
Minimales Laichalter	0 Tage												

Tabelle 8-14: Minimale Laichalter der verschiedenen RC-Vorläufe.

Lauf	Minimales Laichalter (Tage)
RC1	120
RC2	140
RC3	160
RC4	170
RC5	175
RC6	180
RC7	185
RC8	190
RC9	195
RC10	200

8.1.6.3 Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle

8.1.6.3.1 Komplexeres Mortalitätssubmodell

Alle bislang beschriebenen Läufe lesen eine Mortalitätsmatrix ein. Das Simulationsprogramm bietet aber auch die Möglichkeit, die Sterblichkeiten intern zu berechnen. Werden die Mortalitäten bei Einlesen einer Matrix (deren Einträge letztlich ebenfalls so berechnet wurden) nur für mittlere Größen eingelesen und dann linear zwischen diesen Größen interpoliert, verhält sich dies beim komplexeren Mortalitätssubmodell anders. Hier werden die Mortalitäten für jede beliebige Größe des Tieres direkt aus den Parametern gemäß Peterson und Wroblewski (1984) berechnet.

Die benötigten Parameter hierfür sind $c=1.22$, $k=1.5768$ und $x=-0.25$. Damit die Mortalitäten dem M/F-Verhältnis von 1.5/1 entsprechen, müssen die natürlichen Mortalitäten mittels des zuvor (Kapitel 8.1.2.3.4.2) besprochenen Raise Values um $0.96142 \text{ Jahr}^{-1}$ angehoben werden. Weitere Änderungen im Vergleich zu Standardlauf werden nicht vorgenommen.

Um die Auswirkungen dieses Submodells zu betrachten, werden zwei Läufe simuliert. Einer mit, einer ohne den Einsatz des Raise Values.

8.1.6.3.2 Beide Geschlechter modellieren

Abweichend zum Standardlauf kann das Simulationsmodell auch dazu genutzt werden, beide Geschlechter zu modellieren. Konzentriert man sich bei Untersuchungen auf die Tiere mit einer Länge von mehr als 50mm, so mag das keine große Rolle spielen, da der Anteil der Männchen in dieser Gruppe sehr gering ist. Bei Untersuchungen, die auch kleinere Tiere betreffen, wird diese Möglichkeit allerdings zur Notwendigkeit.

Anders, als in der Grundparametrisierung wird das initiale Geschlechterverhältnis auf 1/1 verändert und die Wachstumsparameter der Männchen aus Tabelle 8-12 verwendet. Nach der Simulation dieses Laufs wird ein weiterer Lauf mit veränderter

initialer Kohortengröße gestartet, der das Ziel hat, den Gesamtjahresfang auf etwa 15000 Tonnen zu normieren.

8.1.6.3.3 Völlig geschlossener Lebenszyklus

Im Standardlauf wird die Individuenanzahl einer neu initialisierten Kohorte aus dem Produkt aus initialer Kohortengröße und relativem Laichindex des aktuellen Tages berechnet.

Dies determiniert über die komplette Simulationslaufzeit hinweg die Saisonalität in das System gelangenden Eier.

Ein größeres Maß an Realitätsnähe soll das Modell durch einen auch in diesem Sinne geschlossenen Lebenszyklus erhalten. Nutzt man das entsprechende Submodell, so wird die Individuenanzahl neu initialisierter Kohorten nur anfangs nach oben beschriebenen Muster berechnet. Sobald die ersten Kohorten zur Eiablage fähig sind, werden deren Nachkommenkohorten gemäß Kapitel 8.1.2.3.12.2 bestimmt.

Ein entsprechender Lauf, der sich ausschließlich in der Initialisierung neuer Kohorten vom Zweigeschlechterlauf unterscheidet wird simuliert.

8.1.6.3.4 Anbindung an Hydrographisches Modell

Ein Partikelverfolgungslauf wird im 3D-Hydrodynamischen HAMSOM-Modell durchgeführt und die Temperaturen entlang des Driftweges der Partikel herausgeschrieben. Dieser werden dann vom Simulationsmodell eingelesen und zur Grundlage der Simulation gemacht. In allen verbleibenden Parametrisierungen und Einstellungen entspricht der Lauf dem Standardlauf.

8.1.6.4 Szenarien mit veränderter Temperatur

Die Temperatur spielt in vielen der Submodelle eine wesentliche Rolle. Darum zählen Szenarien mit veränderten Temperaturregimen zu den wichtigsten Anwendungen des Simulationsmodells.

8.1.6.4.1 Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern

Für diesen Lauf werden alle Temperaturen pauschal um 1°C angehoben.

8.1.6.4.2 Temperaturzunahme auf Basis der vom ZMAW gelieferten Indices

Die in Kapitel 8.1.5.2.5 eingeführten Klimaänderungstemperaturdateien werden genutzt um Auswirkungen des Simulationssystems auf die erwarteten Temperaturänderungen zu betrachten.

Es wird je ein Lauf für die Vorhersagen des Zeitraums 2021-2050 und 2071-2100 simuliert. Außer dem Temperaturdateien wird die Parametrisierung des Standardlaufs nicht verändert.

8.1.6.5 Szenarien mit veränderten Mortalitäten

Neben den Temperaturen spielen Variationen der verwendeten Mortalitäten eine wichtige Rolle für die Anwendung dieses Simulationsmodells.

8.1.6.5.1 Winterfischerei

Im Moment wird in den Wintermonaten nur ein begrenzter Fischereiaufwand auf *Crangon crangon* betrieben. Allerdings beobachtet man schon jetzt immer häufiger größere Fahrzeuge aus der Plattfisch-Fischerei, die in die Nordseegarnelenfischerei wechseln. Diese können auch bei ungünstigeren Wetterbedingungen operieren als die klassischen Krabbenkutter, sodass in Zukunft ein höherer Fischereiaufwand im Winter nicht unwahrscheinlich ist. Um die Auswirkung einer potentiellen Intensivierung der Winterfischerei zu untersuchen, werden zwei Läufe simuliert, die im Zeitraum von Januar bis März eine fischereiliche Sterblichkeit bei maximaler Rate bzw. bei halbmaximaler Rate parametrisieren (Tabelle 8-15), alle anderen Einstellungen des Standardlaufs bleiben unverändert. Die erste Variante bildet die Möglichkeit ab, dass die Fischer in diesen Monaten die gleiche fischereiliche Sterblichkeit auf den Bestand ausüben, wie in den Sommer- und Herbst-Monaten. Da dies jedoch nicht nur von der Anzahl der Tage auf See abhängt, sondern darüber hinaus von den Einsatzbedingungen auf See, die im Winter durchaus hinderlich für erfolgreiche Fangoperationen sein können, bildet die zweite Variante die Möglichkeit ab, dass die Fischer zwar versuchen zusätzliche Zeit zum Fang einzusetzen, der Effekt auf die Population aber submaximal bleibt.

Tabelle 8-15: Fischereiliche Sterblichkeiten der Winterfischerei-Läufe.

Monat	F, Januar bis März bei maximaler Rate	F, Januar bis März bei halbmaximaler Rate
Januar	3.1	1.55
Februar	3.1	1.55
März	3.1	1.55
April	3.1	3.1
Mai	3.1	3.1
Juni	3.1	3.1
Juli	3.1	3.1
August	3.1	3.1
September	3.1	3.1
Oktober	3.1	3.1
November	3.1	3.1
Dezember	0.7	0.7

8.1.6.5.2 Schließung der Fischerei im Sommer

Eine Schließung der Fischerei in den Sommermonaten gehört zu den wenigen Möglichkeiten, den Beifang an 0-Gruppen Schollen zu minimieren ((Anonymous 1994)). Ein Nebeneffekt einer solchen Schließung könnte sein, die gerade verwertungsfähigen Adulten nicht bereits im Sommer wegzufangen, sondern ihnen die Möglichkeit zu geben weiter abzuwachsen und somit den Gesamtertrag zu erhöhen.

Da nicht klar ist, welche weiteren Randbedingungen eine solche Schließung haben könnte, werden hier zwei Varianten simuliert. Die erste setzt eine Schließung der Fischerei im Juli und August voraus und dass die Fischer den Aufwand in den anderen Monaten nicht erhöhen (Variante ohne F-Kompensation). Im anderen Fall kompensieren die Fischer die Schließung derart, dass in allen verbleibenden Monaten soviel mehr Aufwand betrieben wird, dass im Jahresmittel dieselbe fischereiliche Sterblichkeit ausgeübt wird, wie zuvor. Die F-Parametrisierung kann Tabelle 8-16 entnommen werden. Alle anderen Einstellungen entsprechen dem Standardlauf.

Tabelle 8-16: Fischereiliche Sterblichkeiten, Schließung der Fischerei im Sommer

Monat	F, kein Fang in Juli und August, keine Kompensation	F, kein Fang in Juli und August, gleichmäßige Kompensation
Januar	0.1	0.2
Februar	0.1	0.2
März	0.7	0.9
April	3.1	4
Mai	3.1	4
Juni	3.1	4
Juli	0	0
August	0	0
September	3.1	4
Oktober	3.1	4
November	3.1	4
Dezember	0.7	0.9

8.1.6.5.3 Variation der Verwertungslänge

Tiews (1954) gibt eine Verwertungslänge von 55mm an. Mit dem Wechsel weg von der heimischen Pulung, hin zur Pulung in Marokko, scheint eine Reduktion dieser Länge erreicht worden zu sein.

Derzeit liegt die Verwertungslänge des kommerziellen Nordseegarnelenfangs bei etwa 50mm, möglicherweise teilweise auch darunter. Eine Verminderung oder Erhöhung dieser Verwertungslänge kann Auswirkungen auf die Populationsstruktur und den Gesamtjahresfang haben.

Abweichend von der Grundparametrisierung des Standardlaufs werden zwei Szenarien simuliert, bei denen die fischereiliche Sterblichkeit bereits auf 45mm lange Individuen, bzw. erst auf 55mm lange Individuen wirkt.

8.1.6.5.4 Futterkrabbenfischerei

Über die Saisonalität des durch die Futterkrabbenfischerei ausgeübten F wurde bereits in Kapitel 8.1.5.3.6 informiert. Die dort getroffene Aussage war, dass die Fischer keine getrennten Futter- oder Speisekrabbenfahrten unternahmen, sondern mit kleinerer Maschenweite fischten als in späteren Jahren und die nicht für den Verkauf als Speisegarnele geeigneten als Futterkrabben aussortierten. Somit zeigt sich das früher im Jahr auftretende Fangmaximum der Futtergarnelen lediglich aufgrund ihres im Jahresverlauf früher auftretenden Populationsmaximums.

Nun hält ein Netz mit einer gegebenen Maschenweite nicht alle Größen von Garnelen gleich gut zurück. Daher wurde die Netzselektion nach (Polet 2000) gewählt (Abbildung 8-34).

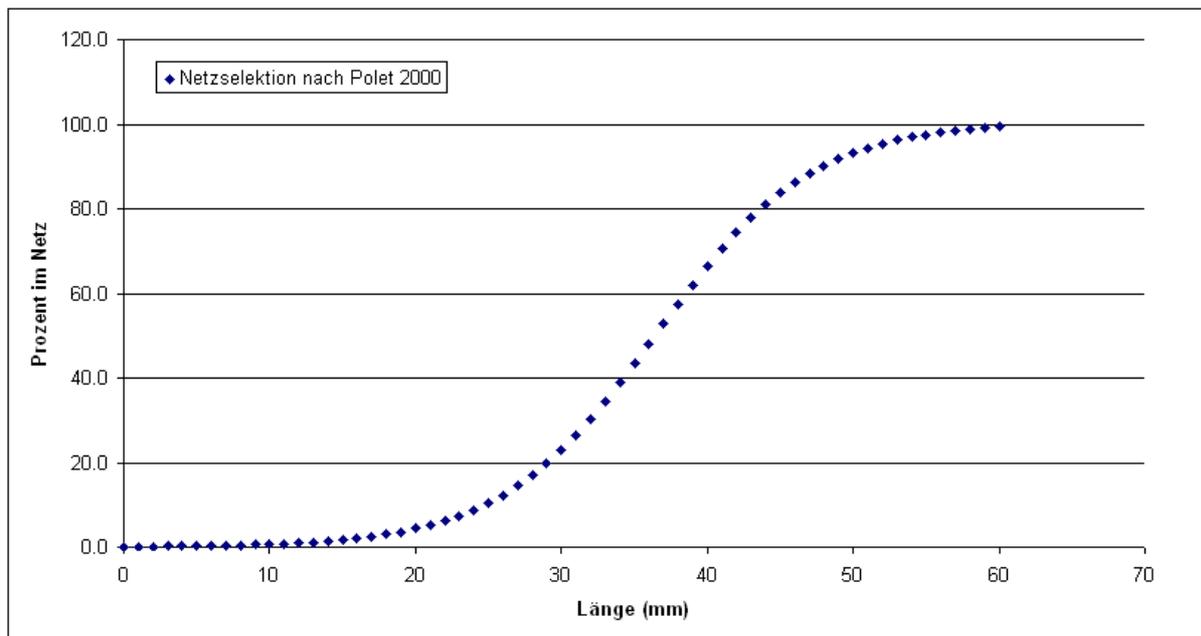


Abbildung 8-34: Netzselektion nach Polet (2000).

Für die Nachstellung der Futterkrabbenfischerei werden drei Läufe vorbereitet. Allen drei gemein ist, dass abweichend von der Grundparametrisierung des Standardlaufs eine zweite Fischereiflotte definiert wird, die mit den gleichen Sterblichkeiten wie die Standardfischerei auf kleinere Garnelen wirkt. Die drei Futterkrabbenläufe unterscheiden sich allerdings in der Wahl der Verwertungsgrenze. Diese wird so abgebildet, dass die Futterkrabbenflotte des Simulationsmodells bis genau zur Verwertungsgrenze wirkt und die Speisegarnelenflotte genau ab der Verwertungsgrenze. Je einer der drei Läufe wurde nun mit einer Verwertungsgrenze von 50, 55 beziehungsweise 60mm versehen um unterschiedliche Selektionen durch die Fischereitreibenden abzubilden.

8.1.6.5.5 Variation der F und Ms (Niedergang Gadiden, Zunahme Fischerei)

In den letzten vier Jahrzehnten war die Nordseegarnelenpopulation zwei gegenläufigen Entwicklungen ausgesetzt. Einerseits wurden die Räuber gerade der großen Garnelen (0-Gruppen des Wittling und Kabeljau) weniger, wodurch die natürliche Sterblichkeit auf die Adulten *Crangon* kleiner wurde. Andererseits intensivierte sich die Krabbenfischerei (weil andere Zielarten unrentabel wurden, aufgrund des Wegfall der Hochseefischerei und schließlich, weil es in diesem Fischereisegment keine Regulation gibt), wodurch die fischereiliche Fischerei erhöht wurde.

Um die oben dargestellten Effekte zu analysieren, wird ein Set von Läufen definiert. Basierend auf der Grundparametrisierung des Standardlaufs wird das F in fünf Läufen um 20 – 100% erhöht, womit fischereiliche Sterblichkeitsniveaus von 120, 140, 160, 180 und 200% des Standardlaufs entstehen. Fünf weitere Läufe werden definiert, bei denen die natürliche Sterblichkeit um 10 bis 50% reduziert ist, womit natürliche Sterblichkeitsniveaus von 90, 80, 70, 60 und 50% des Standardlaufs entstehen.

Schließlich werden fünf Läufe definiert, die alle ein um 50% reduziertes M, aber ein um 20, 40, 60, 80 und 100% erhöhtes F beinhalten, was eine Kombination der beschriebenen Entwicklungen abbildet.

8.1.6.6 Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten

Der Standardlauf ist auf die Deutsche Bucht und die deutsche Fischerei hin parametrisiert.

In weiteren Läufen soll gezeigt werden, dass das Simulationsmodell auch in anderen Seegebieten angewandt werden kann und wo dabei die Grenzen liegen.

Es wird wieder ein ganzes Set an Läufen vorbereitet und simuliert, die den um die Simulation beider Geschlechter erweiterten Standardlauf (Kapitel 8.1.6.3.2) modifizieren:

Für jedes der Länder England, Belgien, Niederlande, Deutschland und Dänemark wurden an bestimmten küstennahen und küstenferneren Positionen Temperaturreihen erstellt (Abbildung 8-15). Für je eines dieser Länder werden Läufe definiert, die mit Temperaturen aus dem BSH-Datensatz oder den HAMSOM-Temperaturen, der im Standardlauf verwendeten oder einer konstanten relativen Laichfrequenz versehen werden.

Zusätzlich werden für die Länder, bei denen es möglich war, einen eigenen Laichindex zu berechnen (Kapitel 8.1.5.12), Läufe erstellt, die eben diesen Laichindex verwenden.

8.1.7 Vergleichsdaten

8.1.7.1 Allgemeines

Die Simulationsergebnisse sollen mit Beobachtungen aus dem Feld oder aus diesen Beobachtungen abgeleiteten Indizes verglichen werden.

8.1.7.2 Einwanderung

Ein im Lebenszyklus der Nordseegarnelen wichtiges Ereignis, ist die Rekrutierung der etwa 15mm langen Rekruten auf den Platen. Temming und Damm (2002) kompilierten aus Beobachtungsdaten von (Herrmann et al. 1998a, Herrmann et al. 1998b, Herrmann et al. 1998c), (Nehrlich 1987), (Del Norte-Campos & Temming 1993) und del Norte Campos und Temming (1998) mittlere monatliche Angaben, die auch in dieser Arbeit verwendet werden (Abbildung 8-35). Die Simulationsergebnisse werden daran gemessen werden, wie bei ihnen der Zeitpunkt des Rekrutierungsmaximums im vergleich zu den Feldbeobachtungen berechnet wird.

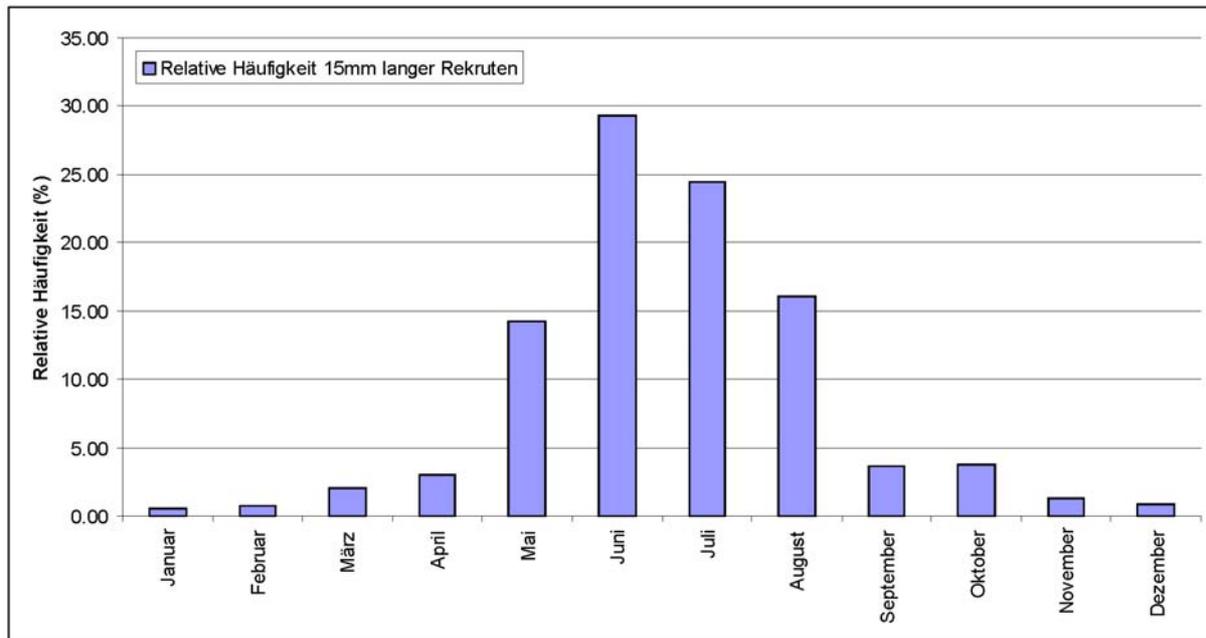


Abbildung 8-35: Relative Häufigkeit 15mm langer Garnelen

8.1.7.3 Erreichen kommerzieller Länge und Fanggewichte

Die Rekrutierungswelle der verwertungsfähigen Adulten (>50mm) bildet sich im Jahresverlauf der Fänge. Die zeitliche Lage des Fischereipeaks im Herbst ist somit eine gute Vergleichsgrundlage für das zeitliche Muster des Auftretens von 50mm Garnelen in der Simulation.

Der saisonale Verlauf der kommerziellen Fänge wurde aus den berichteten belgischen, dänischen, deutschen und niederländischen Fängen (ICES 2000) berechnet (Abbildung 8-36).

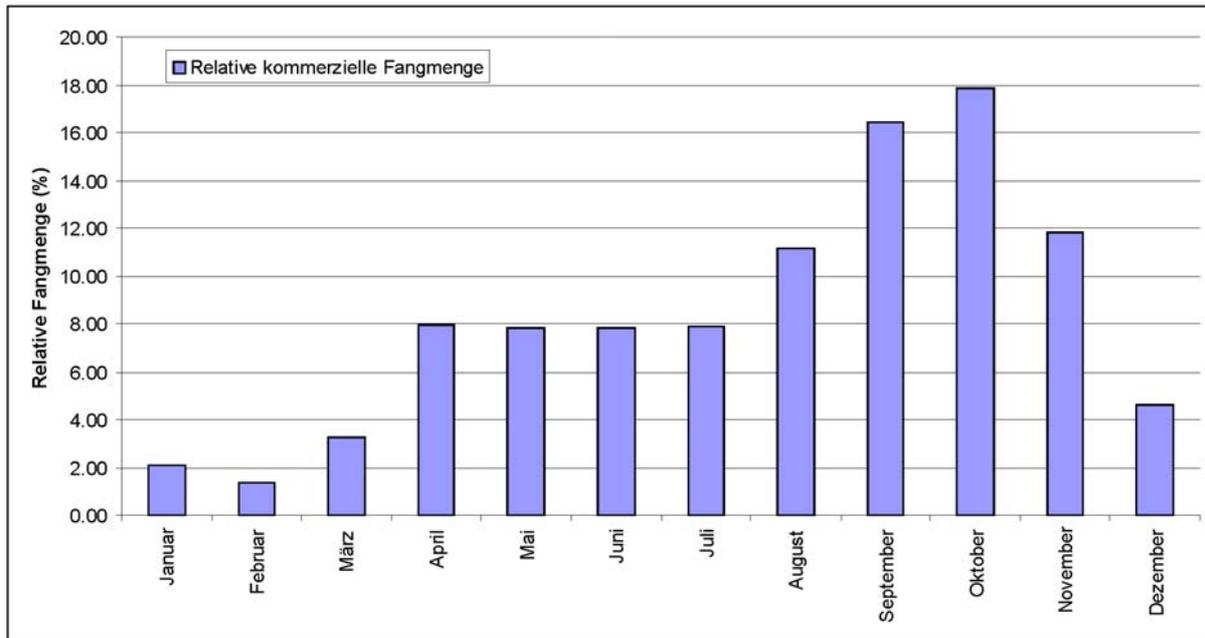


Abbildung 8-36: Relative Fangmenge der Nordseegarnelenfischerei.

8.1.7.4 Eiproduktion

Der relative Laichindex von Temming und Damm (2002) wurde schon in Kapitel 8.1.5.12 vorgestellt.

Zur Ergebnisbeurteilungen wird der neuberechnete deutsche, bei einigen Szenarien auch der englische oder dänische, Laichindex herangezogen ().

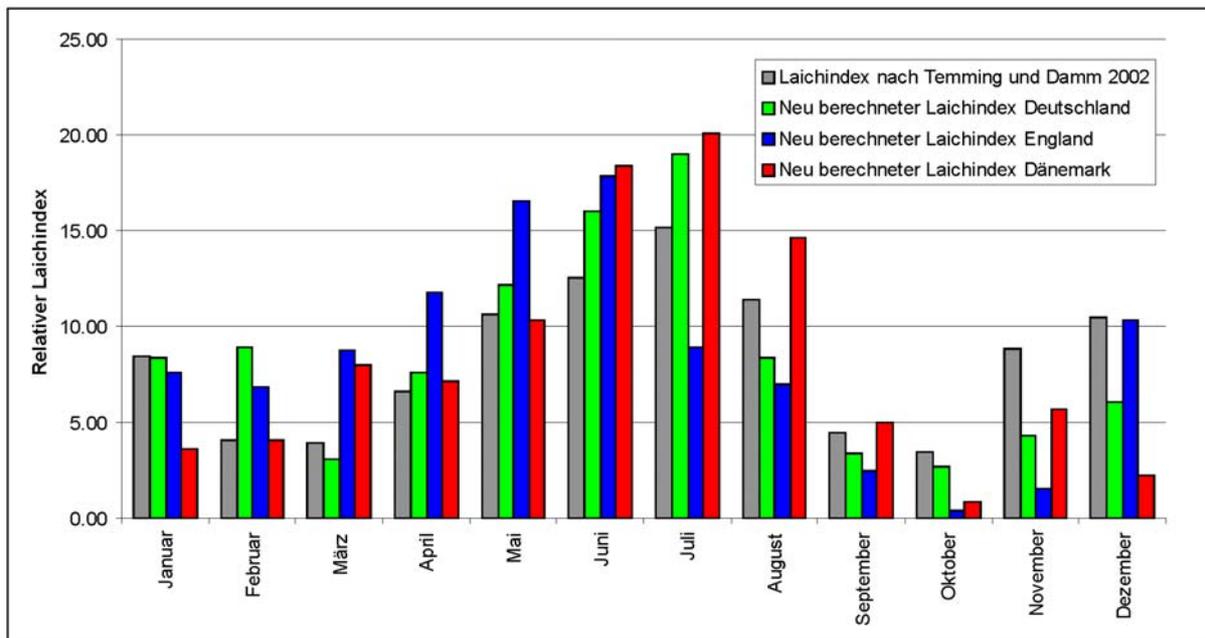


Abbildung 8-37: Laichindizes nach Temming und Damm (2002), sowie die neuberechneten Varianten.

8.1.7.5 Geschlechterverhältnis

Für deutsche Gewässer lagen zwei Quellen für geschlechtsbestimmte Probenahmen vor (Abbildung 8-1):

- Der Demersal Young Fish Survey (DYFS), der im Wesentlichen im September und Oktober stattfindet, hier 1997-2006.
- Die Probenahmen in diesem Projekt von Hufnagl im Wilhelmshaven, Büsum und Meldorf, die zwar aus weniger Beobachtungen bestehen, dafür aber alle Monate abdecken, hier 2005-2008 in den Graphiken „Hufnagl Beobachtungen“ genannt.

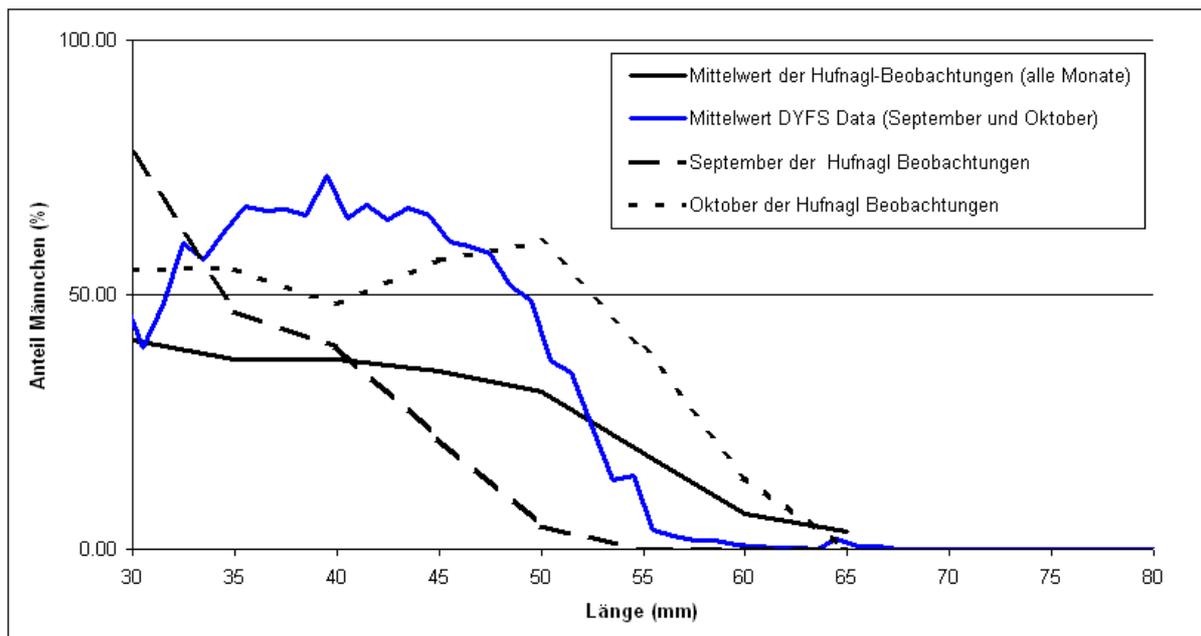


Abbildung 8-38: Geschlechterverhältnisse aus dem DYFS und nach Hufnagl.

Neben den unterschiedlichen raumzeitlichen Abdeckungen unterscheiden die Probenahmen sich zusätzlich darin, dass die DYFS-Daten vom Schiff aus erhoben werden, für dieses Projekt jedoch entweder mit dem Schiebehaken gefangen wurde (Büsum, Meldorf) oder der Einlass eines Kraftwerkes beprobt wurde (Wilhelmshaven).

Die einzelnen Quellen für sich zeigen ebenfalls große Variabilität, wobei beiden gemein ist, dass es oberhalb 60mm Länge fast keine Männchen mehr gibt.

Für die englische Bucht „The Wash“ und für Dänemark gibt es ebenfalls Survey-Daten (ICES 2003). Die für The Wash stammen von 1996-1999 und decken alle Monate ab (Abbildung 8-41). Auch die dänischen Daten liegen monatlich vor, und zwar für die Jahre 2000 und 2001 (Abbildung 8-42).

Die englischen Surveydaten zeigen eine erstaunlich geringe saisonale Variabilität.

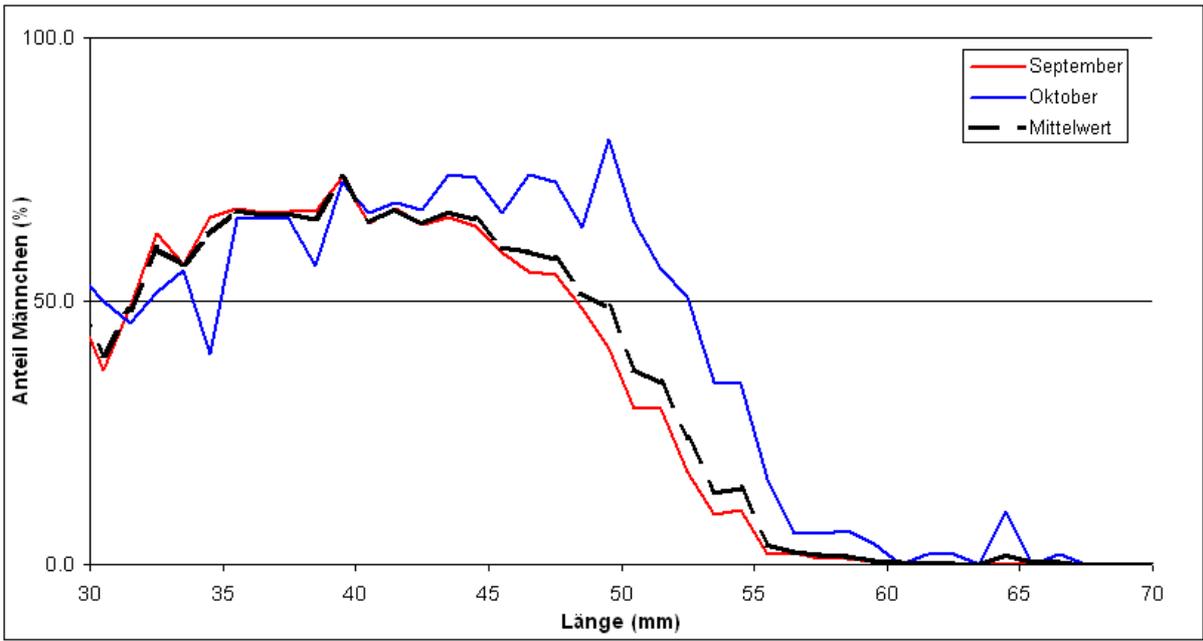


Abbildung 8-39: Geschlechterverhältnis DYFS

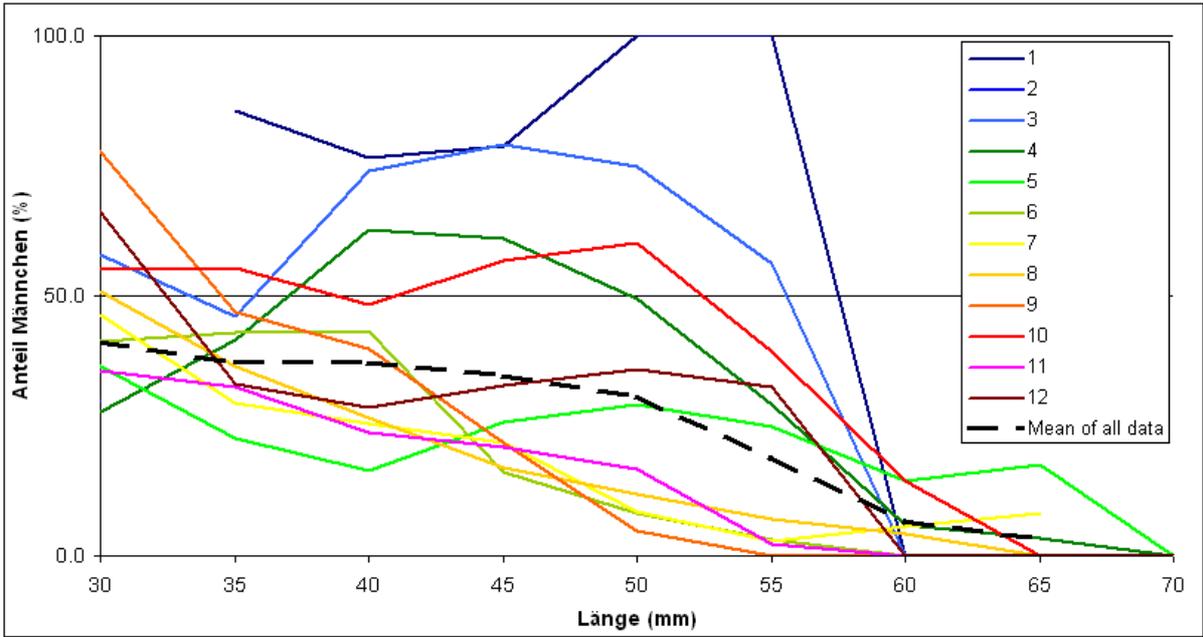


Abbildung 8-40: Geschlechterverhältnis Hufnagl

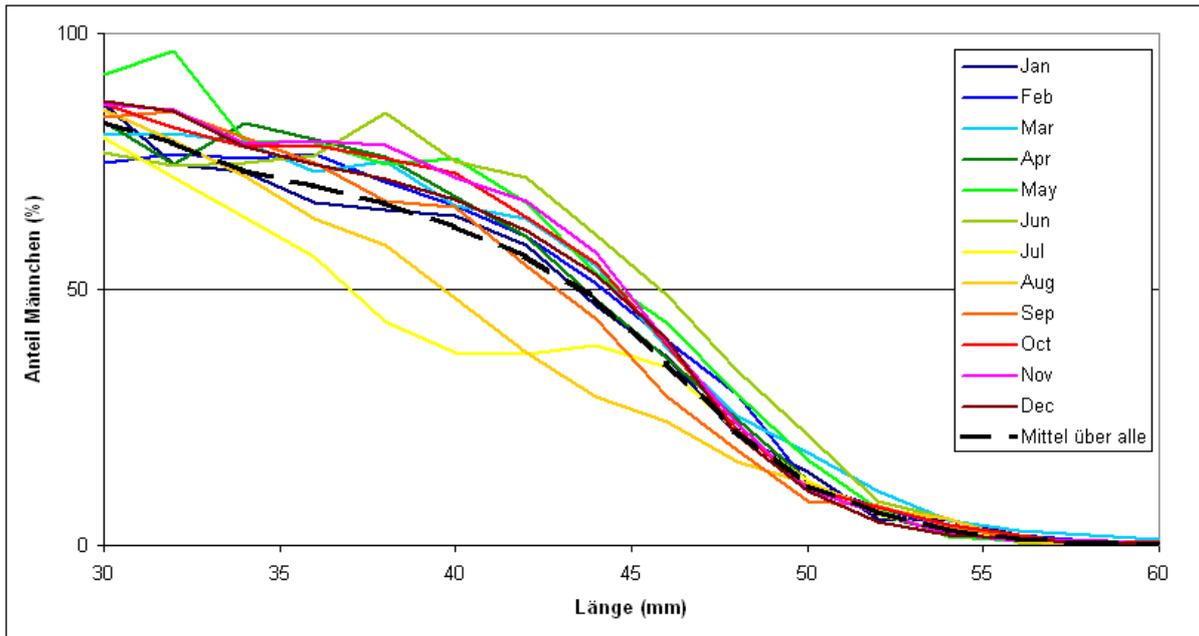


Abbildung 8-41: Geschlechterverhältnis "The Wash" Survey

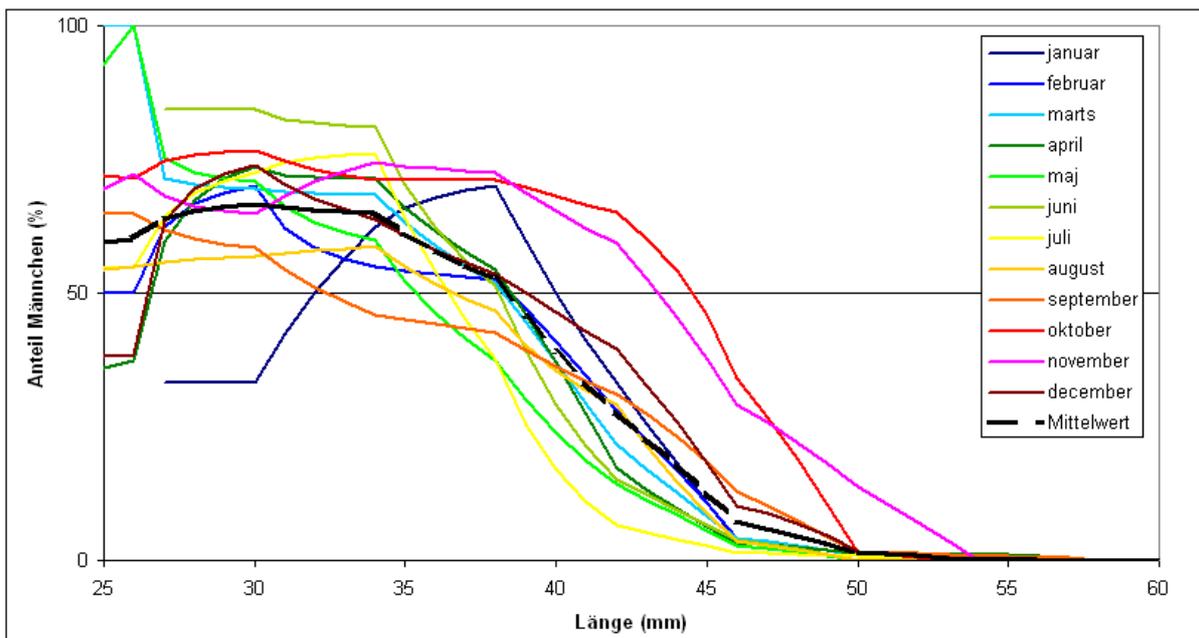


Abbildung 8-42; Geschlechterverhältnis dänischer Crangon-Survey

8.1.8 Simulationsumgebung

Obwohl die einzelnen Submodelle des hier beschriebenen Simulationsprogramms recht simpel sind, erfordern sie in ihrem Zusammenspiel eine moderne Hardwareumgebung. Vor allem die Tatsache, dass zu Projektbeginn entschieden wurde, jeden einzelnen Modellzustand zu archivieren um spätere, abweichende Analysen der Simulationsergebnisse möglich zu machen, erfordert durch die häufigen Festplattenzugriffe und die Vielzahl der „weggeschriebenen“ Daten sowohl ein wesentliches Mehr an Laufzeit als auch große Massenspeicher.

8.1.8.1 Hardware

Für die Simulationen standen ein Hochleistungsrechner und vier Arbeitsplatzrechner zur Verfügung. Die Simulationsergebnisse wurden zunächst auf einem Fileserver, später auf einem SAN-Gerät gespeichert. Der Fileserver konnte auch zu Simulationszwecken eingesetzt werden.

8.1.8.1.1 Hochleistungsrechner (HLR)

Hier handelt es sich um einen Fujitsu Siemens Computer mit zwei Xeon E5335 Prozessoren mit 2 GHz Taktung und je vier Prozessorkernen (somit konnten bis zu acht Simulationen parallel gerechnet werden). Der Rechner ist mit 8 Gigabyte RAM und einem RAID-5 Festplattenspeicher von ca. 1.5 Terrabyte ausgestattet.

8.1.8.1.2 Arbeitsplatzrechner (AP)

Bei den vier Rechnern handelt es sich um Dell Optiplex GX620 Rechner die mit einem Intel Pentium D Prozessor mit 3GHz Taktung und 2 Gigabyte RAM ausgestattet sind. Ferner verfügen sie über zwei Festplatten mit je 160 Gigabyte.

8.1.8.1.3 Fileserver (FS)

Das ICO-Gerät ist mit zwei älteren Xeon Prozessoren mit 2.8 GHz Taktung versehen und verfügt über 2 Gigabyte RAM. Die Daten können hier auf einem RAID-5 Festplattenspeicher in Größe von 3.8 Terrabyte gespeichert werden.

8.1.8.1.4 SAN-Gerät

Auf dem SAN-Gerät, das über Kupferleitung mit dem Institutsnetz verbunden ist, wurde für die hier angestellten Simulationen ein RAID-5 Speicherkontingent von 4 Terrabyte zur Verfügung gestellt.

8.1.8.2 Software

Während sich die Rechner in Bezug auf das installierte Betriebssystem unterscheiden (der HLR und der FS laufen unter Windows 2003 Enterprise Edition R2, die APs unter Windows XP Professional), ist auf beiden .net in der Version 2.0 installiert. Dies wird vom Modellier-, Simulations- und Analyseprogramm benötigt.

8.1.8.3 Installation

Die Installation der Modellier- und Simulationsumgebung ist denkbar einfach.

8.1.8.3.1 Installationsanforderungen

Als Voraussetzung gelten nur drei Dinge:

1. Ein Microsoft Windows Betriebssystem
2. Eine installierte Version des .net Frameworks (mindestens V2.0, Standard ab Windows XP)

3. Ausreichend Platz auf der Festplatte (die Dateien selbst benötigen lediglich ca. 230 Megabyte, ein einzelner simulierter Lauf hingegen macht schnell 30 Gigabyte und mehr aus).

8.1.8.3.2 Durchführung der Installation

Alle mitgelieferten Dateien werden schlicht in einen beliebigen Ordner auf dem Zielrechner kopiert. Die ausführbaren Dateien müssen unbedingt im gleichen Verzeichnis verbleiben wie der (einzige) Ordner, in dem sich die benötigten Datenbankdateien befinden.

Anschließend kann man Verknüpfungen auf die ausführbaren Dateien anfertigen und an einem beliebigen Ort (Startmenü, Schnellstartleiste, Desktop) ablegen, um die Programme von dort zu starten.

8.2 Ergebnisse

Die Simulationsergebnisse der verschiedenen Läufe entstammen, wenn nichts anderes angegeben ist, ausschließlich dem letzten von vier simulierten Jahren.

8.2.1 Das Programm

Das Programm läuft auf allen in Kapitel 8.1.8.1 benannten Maschinen ohne Abbruch. Es wurde versucht, möglichst viele Einstellungsvariationen auszuprobieren und auch dies machte bislang keine Probleme.

8.2.1.1 Laufzeitperformanz

Auf den einfachen Arbeitsplatzrechnern (AP, Kapitel 8.1.8.1.2) benötigte ein Durchlauf in der Standardlaufkonfiguration (oder ähnliche) etwas mehr als 20 Stunden. Auch zwei Simulationen parallel (Prozessor beherrscht Hyperthreading) benötigten nicht länger. Der HLR (Kapitel 8.1.8.1.1) arbeitete das gleiche Setting (unabhängig ob ein oder acht Läufe parallel simuliert wurden) in etwa 12 Stunden ab. Der Fileserver (FS, Kapitel 8.1.8.1.3) war bei vier parallelen Läufen (die beiden Prozessoren beherrschen Hyperthreading) mehr als 35 Stunden beschäftigt und wurde nach diesem einen Versuch nicht mehr für Simulationen verwendet.

8.2.1.2 Speicherbedarf

Ein normaler Lauf, also der Standardlauf oder ein von ihm abgeleiteter Szenariolauf, generiert etwa 30 Gigabyte an Simulationsergebnisdateien. Validations-, Standardlaufsuch- und Szenarienläufe zusammen benötigen ein Speichervolumen von ca. 3.5 Terrabyte, das derzeit auf dem SAN zur Verfügung gestellt wird (Kapitel 8.1.8.1.4). Bei diesem Speichervolumen sind nicht die technischen Versuchsläufe während der Programmentwicklung berücksichtigt, die meist eher der Frage dienen, unter welchen Bedingungen das System abbricht. Auch die Validationsläufe vor dem Ausbessern von Programmierfehlern, die das Simulationsprogramm zum derzeitigen Versionsstand brachten sind nicht berücksichtigt, da sie gelöscht wurden.

8.2.2 Validationsläufe

Die in Kapitel 8.1.6.1 beschriebenen Validierungsläufe wurden solange wiederholt, bis sich schließlich keine Unterschiede der Ausgaben zum Vorgängermodell (Kapitel 8.1.2.3.1) mehr zeigten. Was hier in einem Satz subsumiert ist, benötigte in Wirklichkeit mehrere Monate! Während die beiden Modelle in den meisten Ausgaben gleiche Ergebnisse lieferten, war dies in Bezug auf die Eiproduktion nicht so. Nun zeigte sich die Eiproduktion-Ausgabe als die empfindlichste was Parameteränderungen anbelangt. Die Überprüfung des neuen Simulationsmodells, speziell angepasste Läufe um die verschiedensten Fehlermöglichkeiten (darunter auch die Genauigkeitsunterschiede von einfach- zu doppeltgenauen Gleitkommazahlen und die verschiedenen Pseudozufallszahlengeneratoren der unterschiedlichen verwendeten Programmiersprachen) führte zu keiner Lösung des Problems. Erst als sowohl die relevanten Submodellquelltexte des neuen, als auch des alten Modells Zeile für Zeile untersucht und letztlich funktionell verglichen wurden, fiel ein minimaler

Programmierfehler im Vorgängermodell auf. Ein Ausgabearray wurde nicht mit Nullen besetzt, wenn eine neue Kohorte initialisiert wurde. Nachdem dies im alten Modell angepasst war, lieferte es dieselben Ausgaben, wie das neue Simulationsprogramm.

8.2.3 Standardlauf

8.2.3.1 Vorläufe zur Bestimmung des zu verwendenden M/F Verhältnisses

Die Vorläufe Alpha bis Gamma unterscheiden sich lediglich in der Wahl des Verhältnisses von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit (Kapitel 8.1.6.2).

Wie sich Abbildung 8-43 bis Abbildung 8-46 entnehmen lässt, verhalten sich die Ergebnisse der drei Vorläufe Alpha bis Gamma minimal unterschiedlich, wobei die Ergebnisse des Laufs Gamma, der das mittlere angenommene M/F-Verhältnis von 1.5/1 implementiert, zwischen denen der anderen Läufe liegt. Aufgrund des geringen Unterschieds der Ergebnisse wird in der Folge stets mit einem M/F von 1.5/1 gearbeitet.

Das Simulationsmodell trifft in diesen Parametrisierungen den Zeitpunkt der Rekrutierungswelle der 15mm Garnelen recht genau (Abbildung 8-43). In den folgenden zwei Monaten fallen dem Modell zufolge die relativen Anteile dieser Garnelen allerdings schneller, als es bei den Feldbeobachtungen der Fall ist.

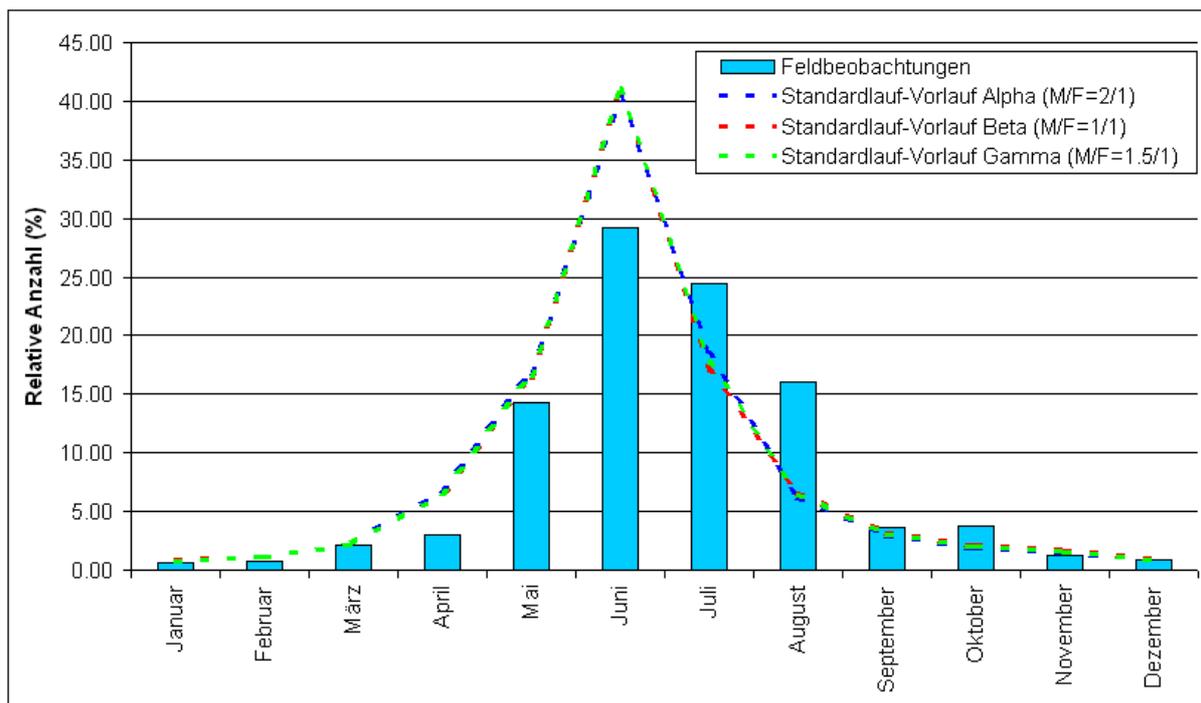


Abbildung 8-43: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und die Feldbeobachtungen

Der Höhepunkt der Anzahl der Tiere, die die Länge von 50mm erstmals erreichen, wird vom Modell einen Monat früher errechnet, als der Fischereipeak beobachtet wird (Abbildung 8-44). Es sei daran erinnert, dass hier die Anzahlen der 50mm Garnelen mit den Fanggewichten der gesamten Speisekrabbenfischerei (also auch größerer

Tiere) verglichen werden. Wichtig ist hier also lediglich, dass der zeitliche Verlauf der Ergebnisse des Modells durchaus logisch ist.

In den Ergebnissen des jährlichen Verlaufs des relativen Fanggewichts liegt das Simulationsmodell sehr nah an den beobachteten Daten (Abbildung 8-45). Lediglich in den Monaten April, Mai und September wird der Fang vom Modell ein wenig höher berechnet, als er von der Fischerei realisiert wird.

Die Ergebnisse der relativen Eiproduktion der drei Vorläufe sind stark abweichend von dem für Deutschland berechneten Laichindex. Dies trifft im Besonderen auf das erwartete Minimum im Herbst zu, für den das Modell ein Maximum ausgibt (Abbildung 8-46).

Der vierte Vorlauf (Delta) wurde nun hinsichtlich der initialen Kohortengröße auf 605000 verändert, was in einem Gesamtjahresfang von 15426 Tonnen resultierte.

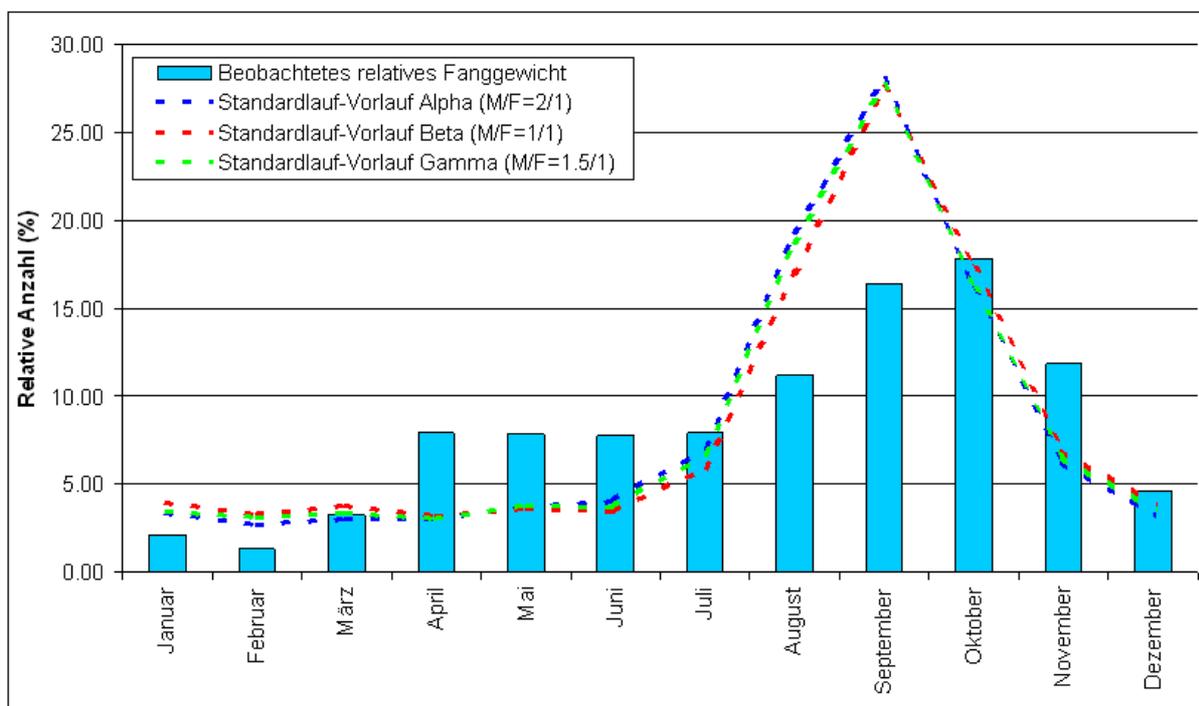


Abbildung 8-44: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und beobachtete relative Fangmengen von Speisekrabben

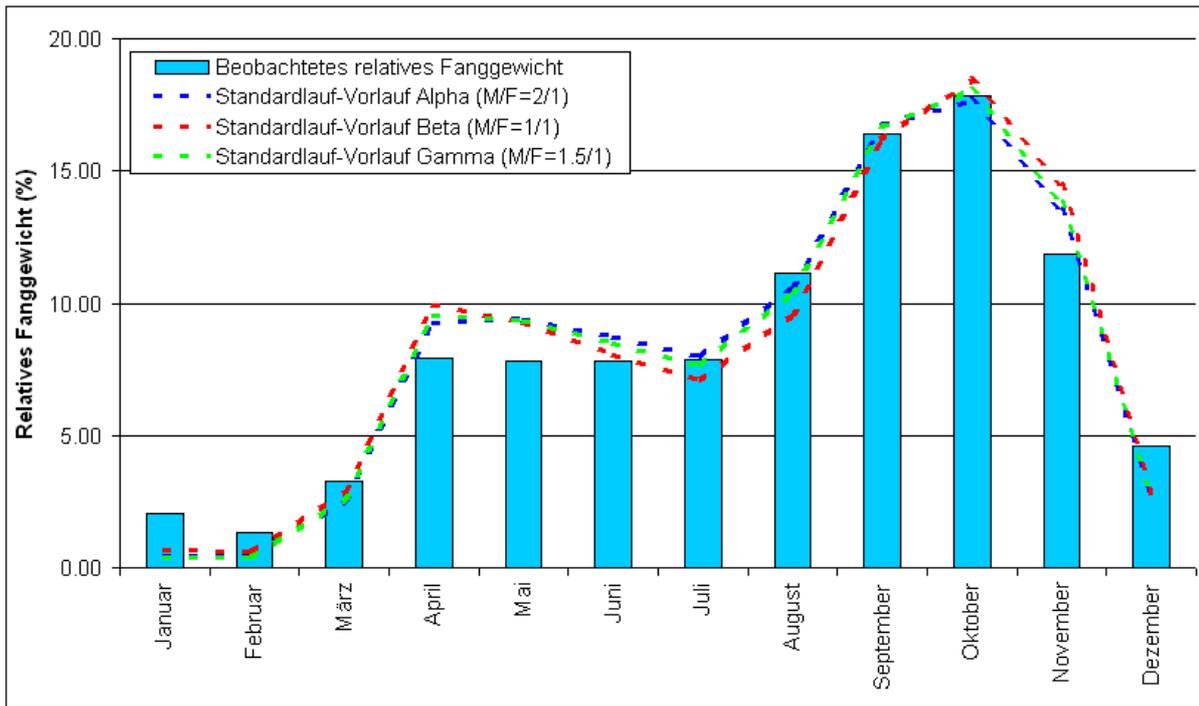


Abbildung 8-45: Relative Fangmengen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und beobachtete Fangmengen

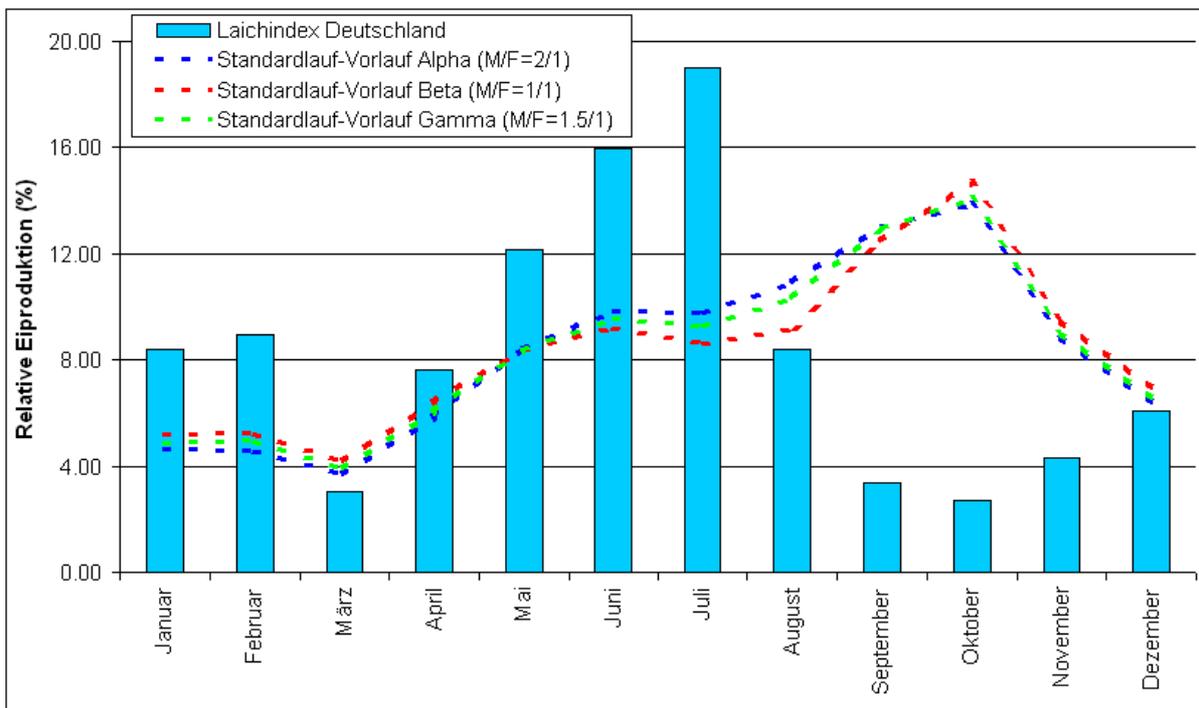


Abbildung 8-46: Relative Eiproduktion aus den Vorläufen Alpha bis Gamma und Laichindex Deutschland

8.2.3.2 Vorläufe zur Bestimmung des zu verwendenden minimalen Laichalters

Wie im vorigen Kapitel bereits erwähnt wurde, kann das Modell in der dort verwendeten Parametrisierung das Eiproduktionsminimum im Herbst nicht abbilden.

Dies ist kein ganz unerwartetes Verhalten des Programms, da in den fraglichen ausreichend große Tiere in großen Mengen zur Verfügung stehen, die in der Simulation erwartungstreu auch Eier produzieren.

Daher wurden mit der Einführung des minimalen Laichalters in das Simulationsmodell (Kapitel 8.1.5.13) eine Parametrisierungsmöglichkeit geschaffen, die quasiprozessorientiert zu realitätsnäheren Eiproduktionsausgaben führt.

Um die wahrscheinliche Größe des minimalen Laichalters zu bestimmen wurden die Läufe RC1-RC10 simuliert, die sich in eben diesem Parameter unterscheiden (Kapitel 8.1.6.2).

In Abbildung 8-47 sind die relativen Eiproduktionen der RC-Läufe und des Gamma-Laufs aufgetragen. Ihnen gegenübergestellt findet sich der Laichindex Deutschland, der die relative Eiproduktion auf der Basis von Beobachtungsdaten beschreibt. Während die RC-Läufe in allen anderen Standardausgaben keine wesentlichen Unterschiede zeigen, variieren die ausgegebenen relativen Eiproduktionen in erwartungstreuer Weise.

Ein minimales Laichalter von 185 Tagen erzeugt im Simulationsmodell die bestmögliche der versuchten Annäherungen an den Laichindex Deutschland. Diese Parametrisierung wird daher im Standardlauf übernommen.

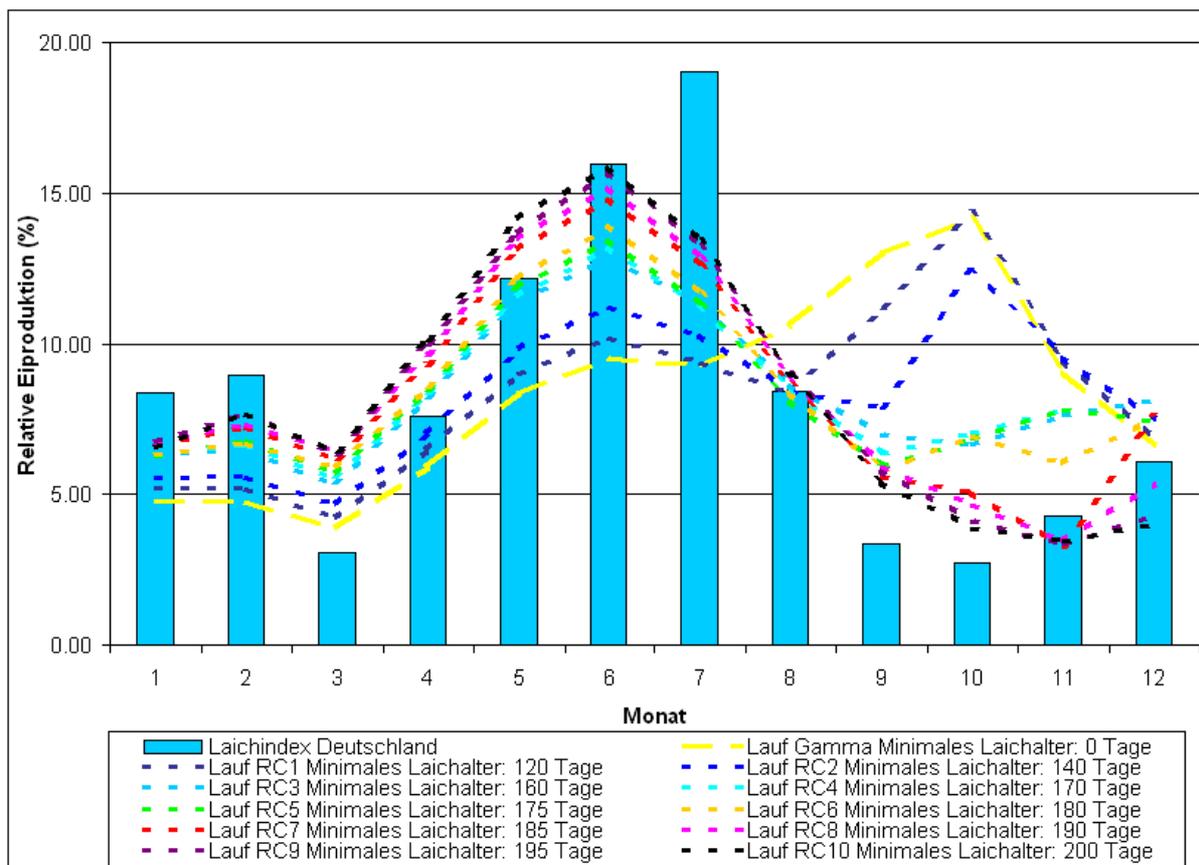


Abbildung 8-47: Relative Eiproduktion der Läufe Gamma, RC1-RC10 und Laichindex Deutschland

8.2.3.3 Anmerkungen zum finalen Standardlauf

Der Standardlauf wird mit einer initialen Kohortengröße von 605852 auf einen Gesamtjahresfang von 15526 Tonnen eingestellt. Als M/F-Verhältnis wurde 1.5/1 und als minimales Laichalter 185 Tage gewählt. Ansonsten entspricht die Parametrisierung der in Tabelle 8-13 dargestellten.

8.2.4 Szenarienläufe

8.2.4.1 Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle

8.2.4.1.1 Komplexeres Mortalitätssubmodell

Der Lauf wurde ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Abbildung 8-48 zeigt die Ausgabe der tatsächlich auf die simulierten Kohorten eingewirkten natürlichen Sterblichkeiten ohne Saisonalität der Sterblichkeiten; es handelt sich also um den über das Jahr gemittelten Wert der natürlichen Sterblichkeit, die die Kohorten bei der jeweiligen Länge erfahren haben. Es sei daran erinnert, dass die Kohorten erst nach der Beendigung der Larvalphase die Eigenschaft „Länge“ besitzen und dann mit 5mm beginnen zu wachsen. Daher beinhaltet diese Abbildung auch ausschließlich Juvenile und Adulte.

Betrachtet man sich den stufenhaften Verlauf der Mortalität im Standardlauf, versteht man intuitiv die Bemühungen, eine realistischere Abbildung der natürlichen Sterblichkeit zu finden; es erscheint unwahrscheinlich, dass sich die Mortalität mit zunehmender Länge derart plötzlich verändert. Gleichzeitig zeigt die Abbildung, dass das komplexere Mortalitätssubmodell mit Anpassungswert die einzelnen M-Stufen des Standardlaufs nahezu mittig durchläuft, im Mittel also etwa die gleiche natürliche Mortalität über die Lebensdauer der Kohorten generiert wie das Mortalitätssubmodell des Standardlaufs. Im Lauf mit komplexerem Mortalitätssubmodell ohne Anpassungswert werden deutlich kleinere M generiert.

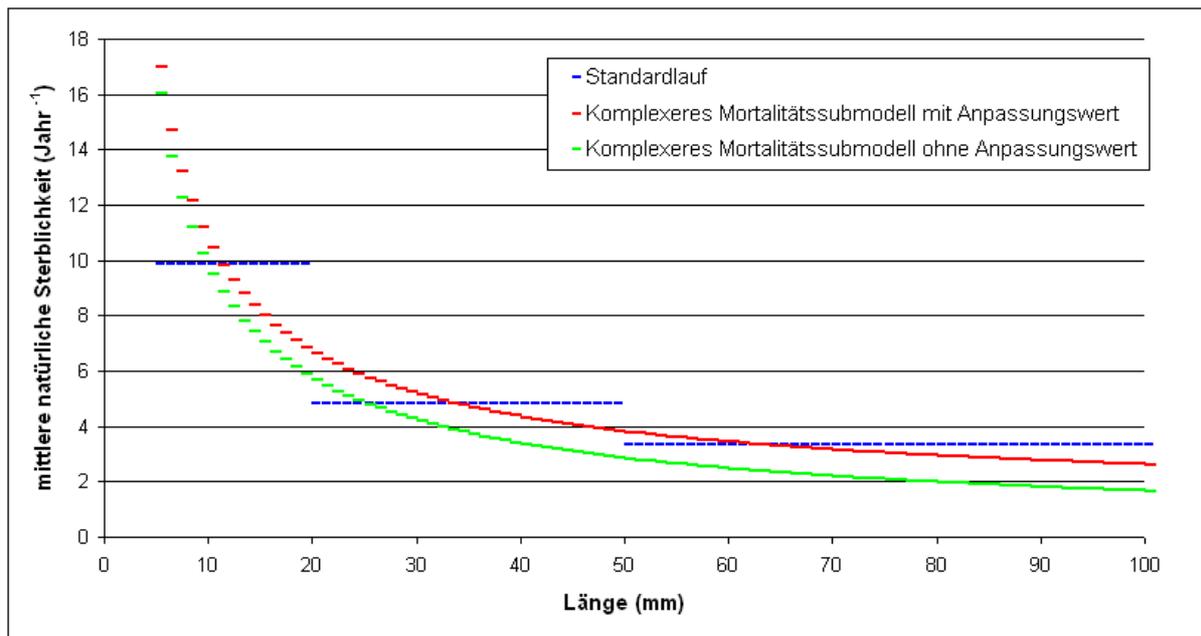


Abbildung 8-48: Mittlere natürliche Sterblichkeit im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell.

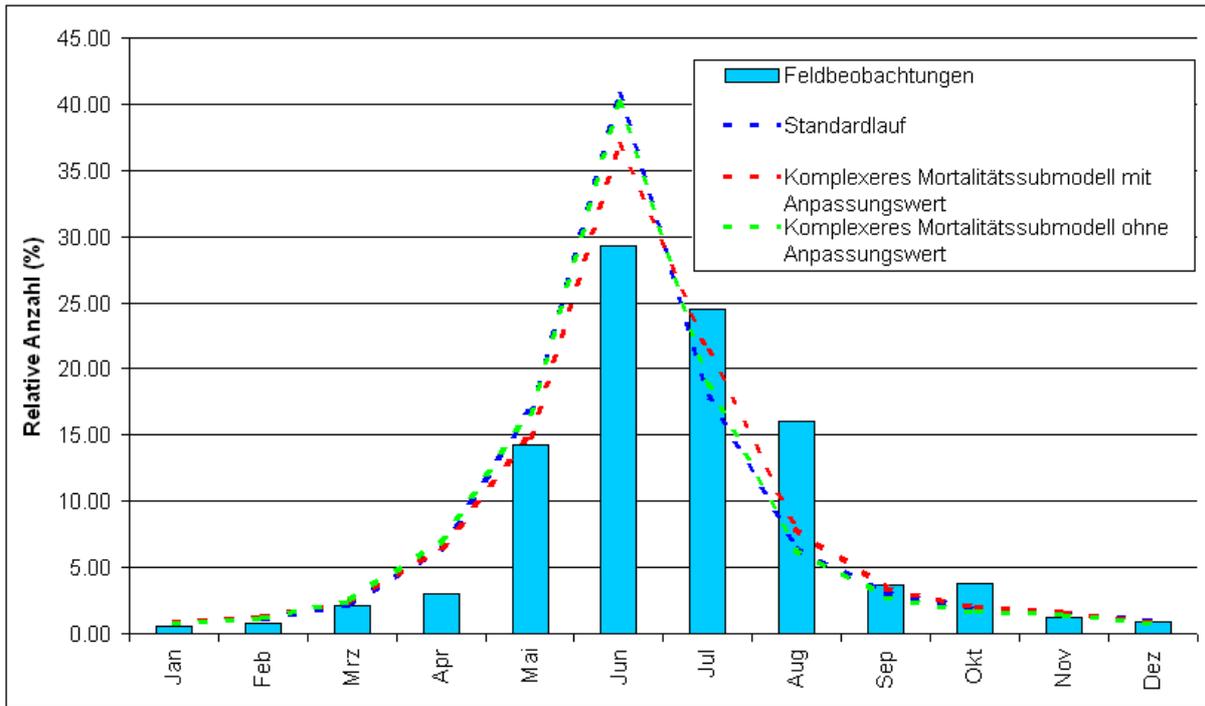


Abbildung 8-49: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

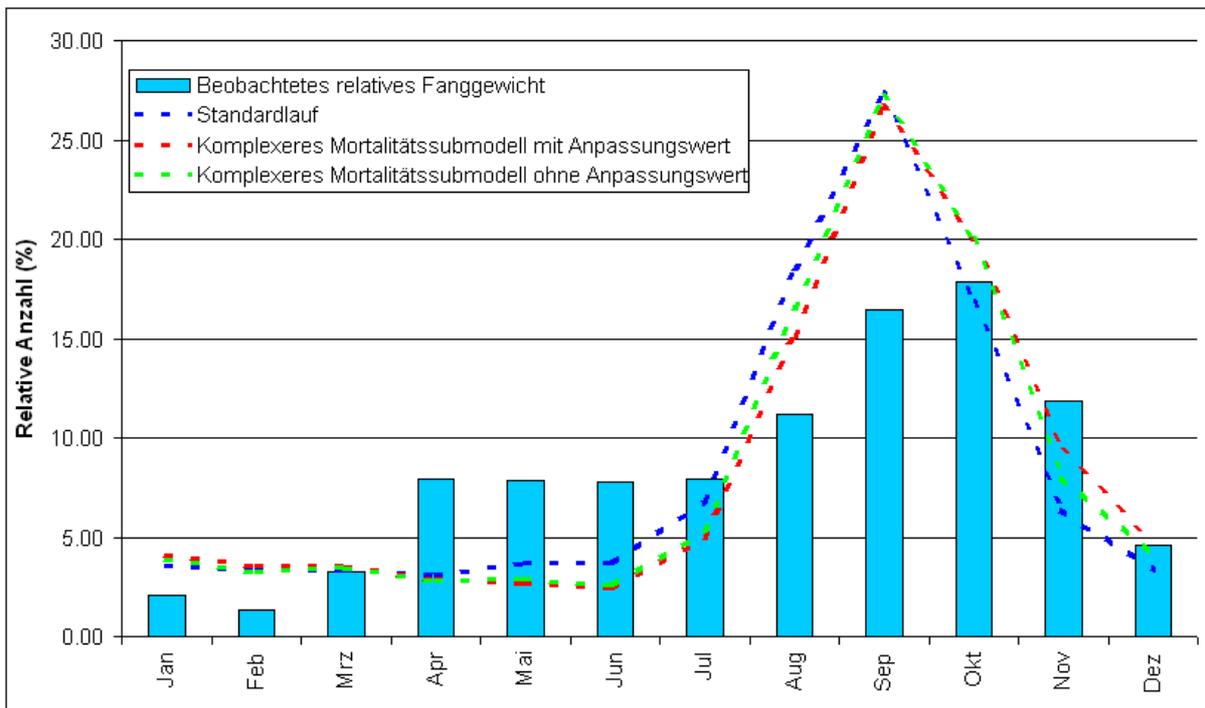


Abbildung 8-50: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

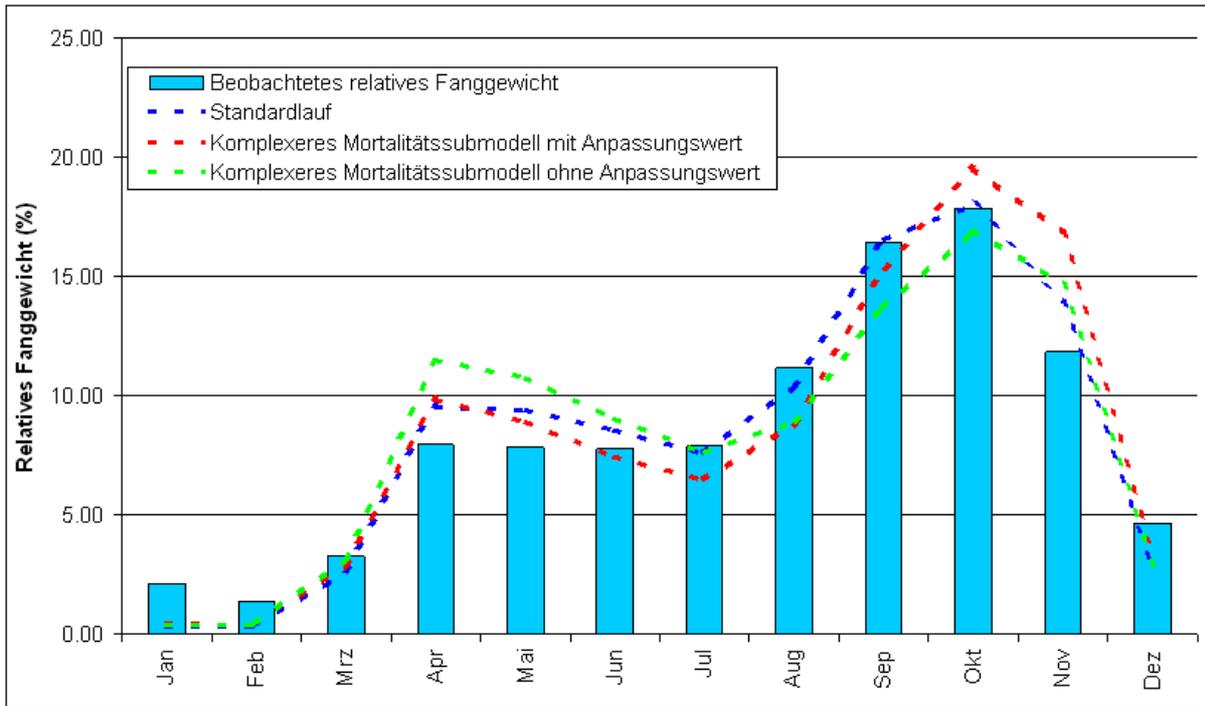


Abbildung 8-51: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

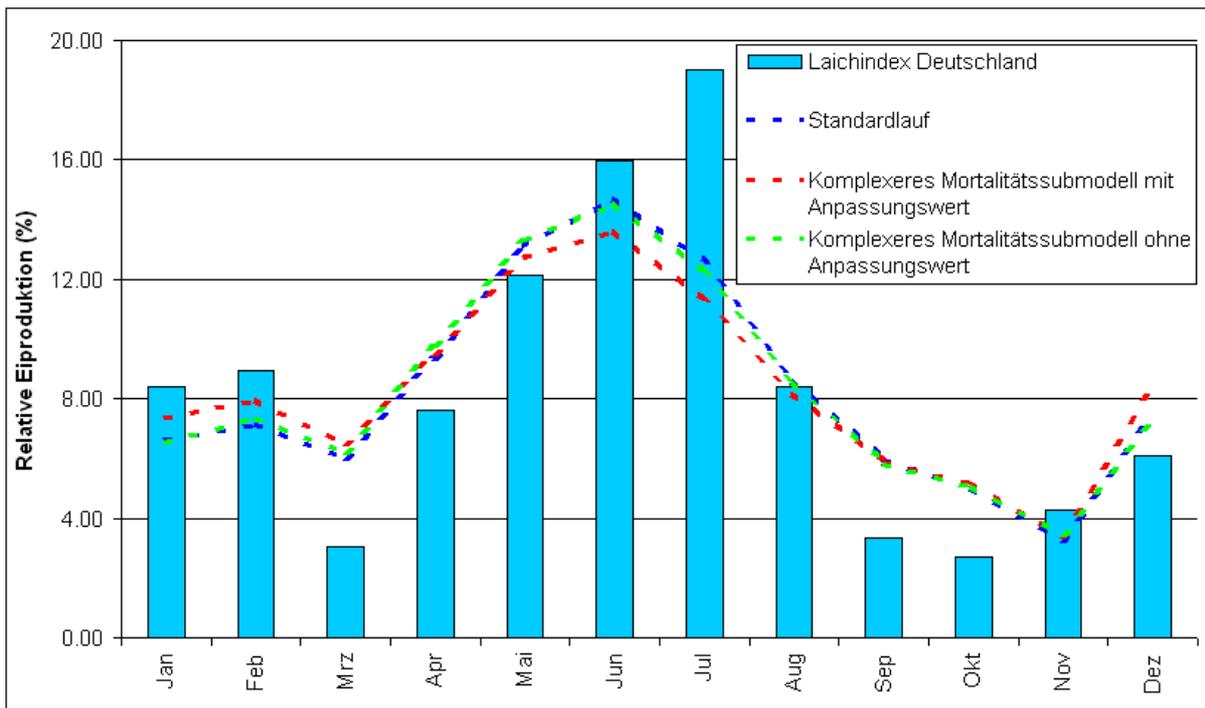


Abbildung 8-52: Relative Eiproduktion im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

Betrachtet man die Standardausgaben (Abbildung 8-49 bis Abbildung 8-52) so erkennt man nur geringe Unterschiede zwischen dem Standardlauf und den Läufen mit dem komplexeren Mortalitätssubmodell.

Die markantesten Abweichungen finden sich in der Ausgabe des relativen Fanggewichts: Der Lauf mit Anpassungswert resultiert in einer etwas zögerlicheren Abnahme des Herbstpeaks, der ohne Anpassungswert zeigt einen verminderten Herbsthöhepunkt, dafür aber erhöhte Frühjahrswerte.

Betrachtet man sich die dazugehörigen Absolutwerte (Abbildung 8-53), die deswegen aussagekräftig sind, weil die Läufe mit gleicher initialer Kohortengröße initialisiert wurden, so sieht man, dass der fehlende Anpassungswert tatsächlich nicht nur im Muster der Fänge, sondern auch wesentlich in ihrer Höhe zu Unterschieden führt. Die Gesamtfänge dieses Laufs sind mehr als doppelt so groß.

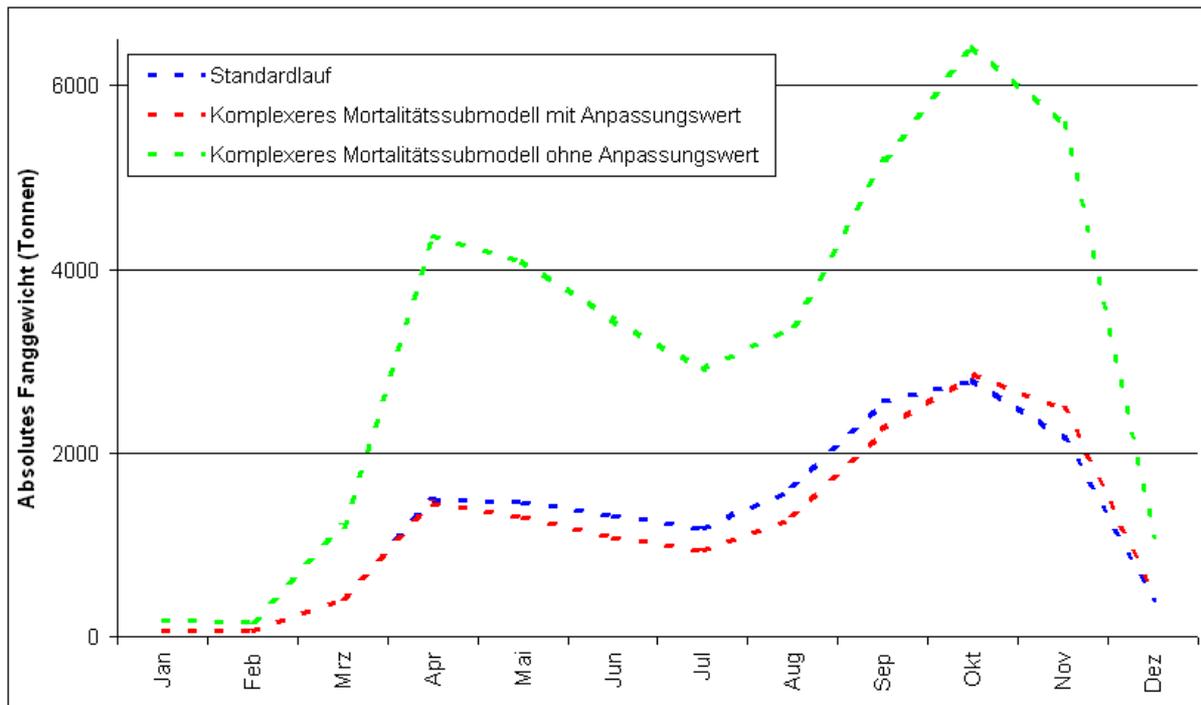


Abbildung 8-53: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

8.2.4.1.2 Beide Geschlechter modellieren

Der Lauf wurde ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht. Mit einer initialen Kohortengröße von 1011305 wurde der Gesamtjahresfang auf 15283 Tonnen eingeregelt.

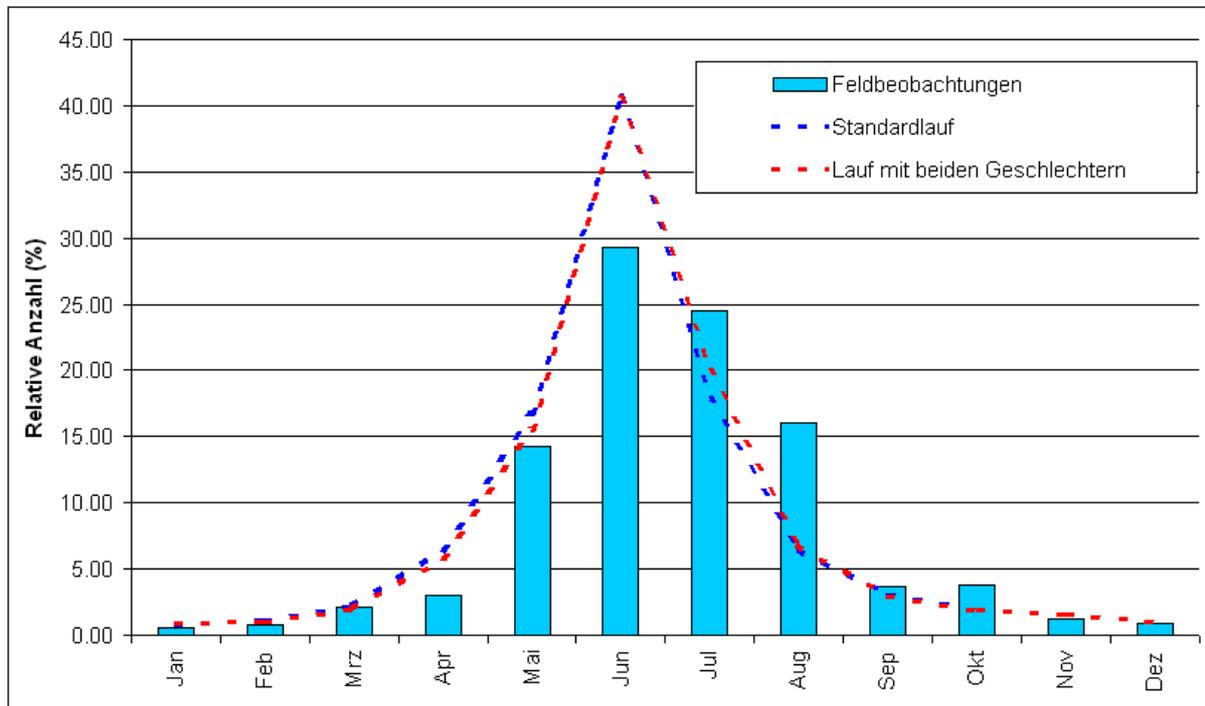


Abbildung 8-54: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

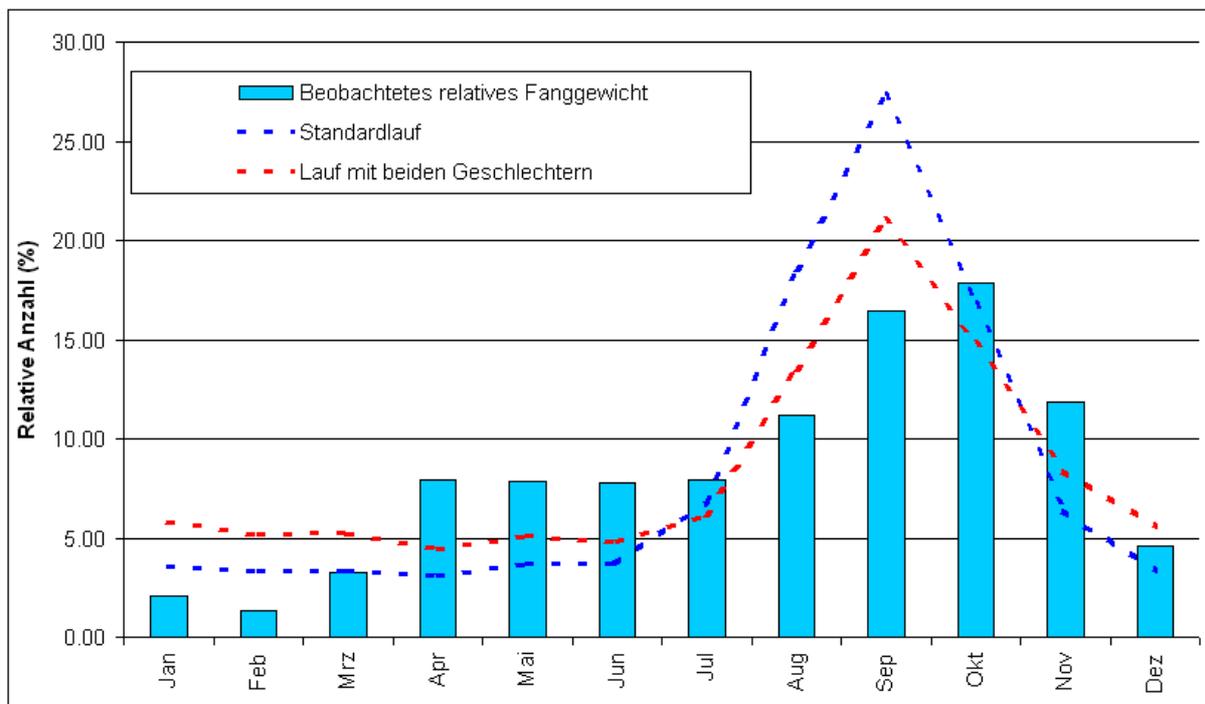


Abbildung 8-55: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

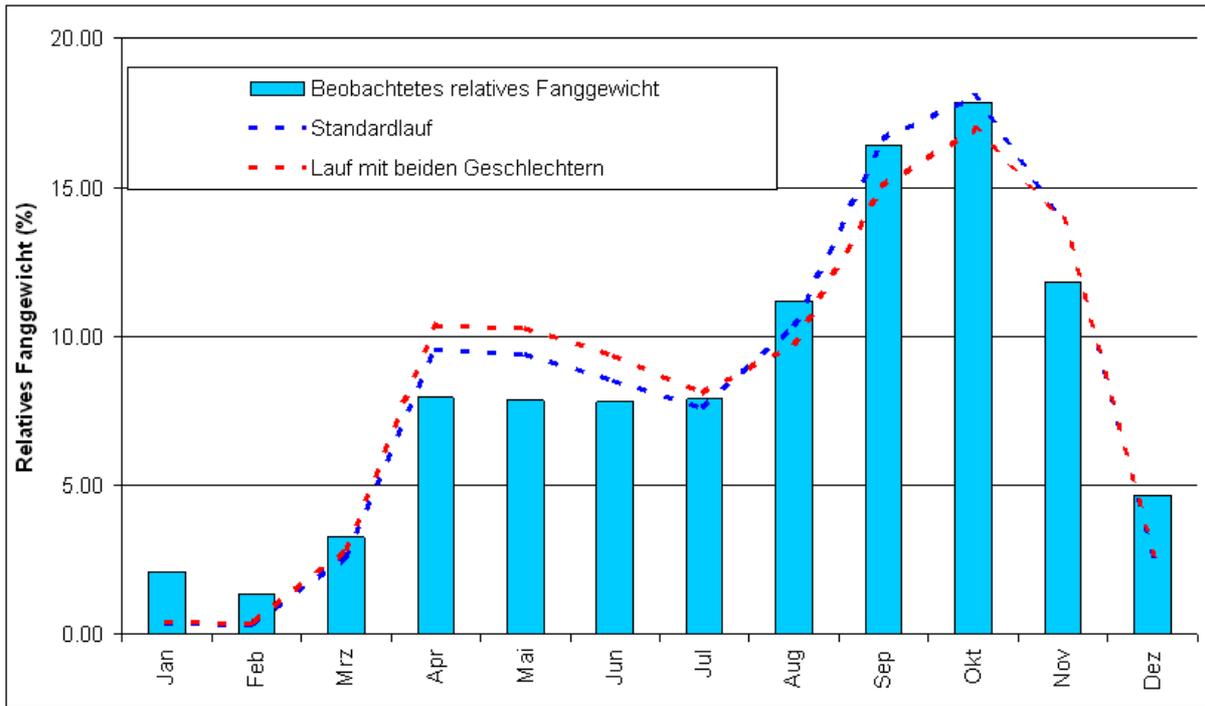


Abbildung 8-56: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

Die Standardausgaben des Zweigeschlechterlaufs weichen fast nicht von denen des Standardlaufs ab. Lediglich das saisonale Vorkommen der 50mm *Crangon* ist im Lauf beider Geschlechter weniger distinkt, die Herbstfänge etwas niedriger und die im Frühjahr etwas höher.

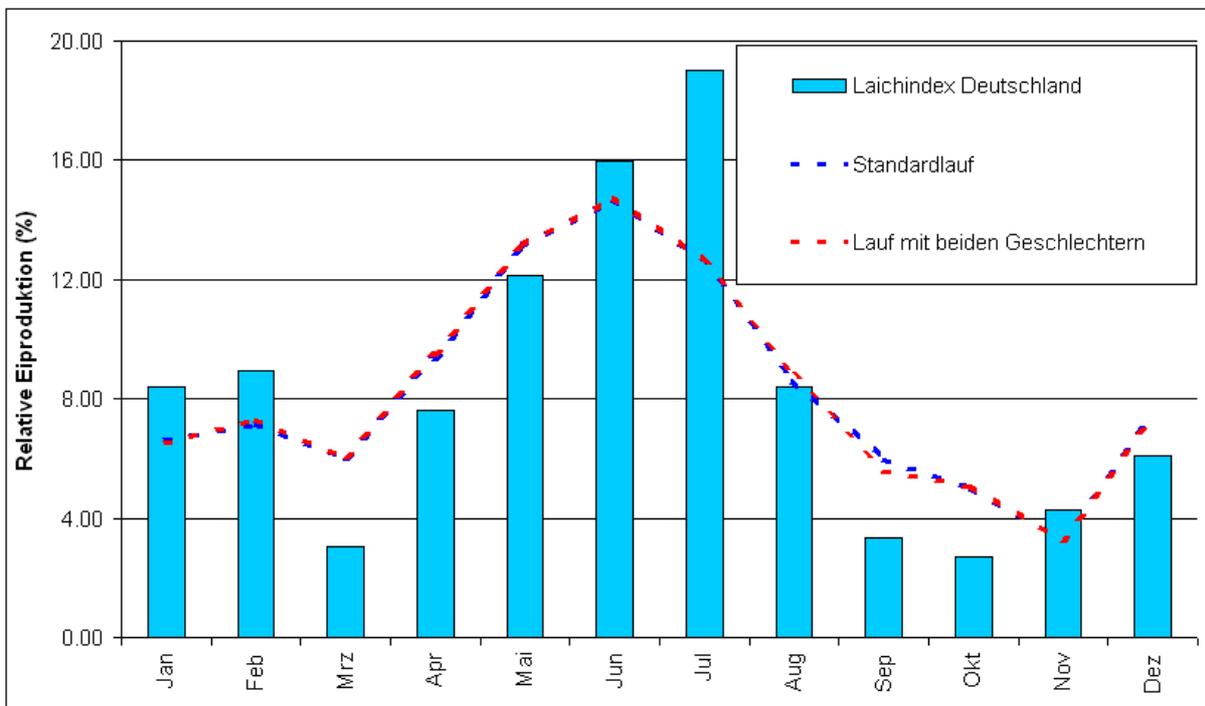


Abbildung 8-57: Relative Eiproduktion im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

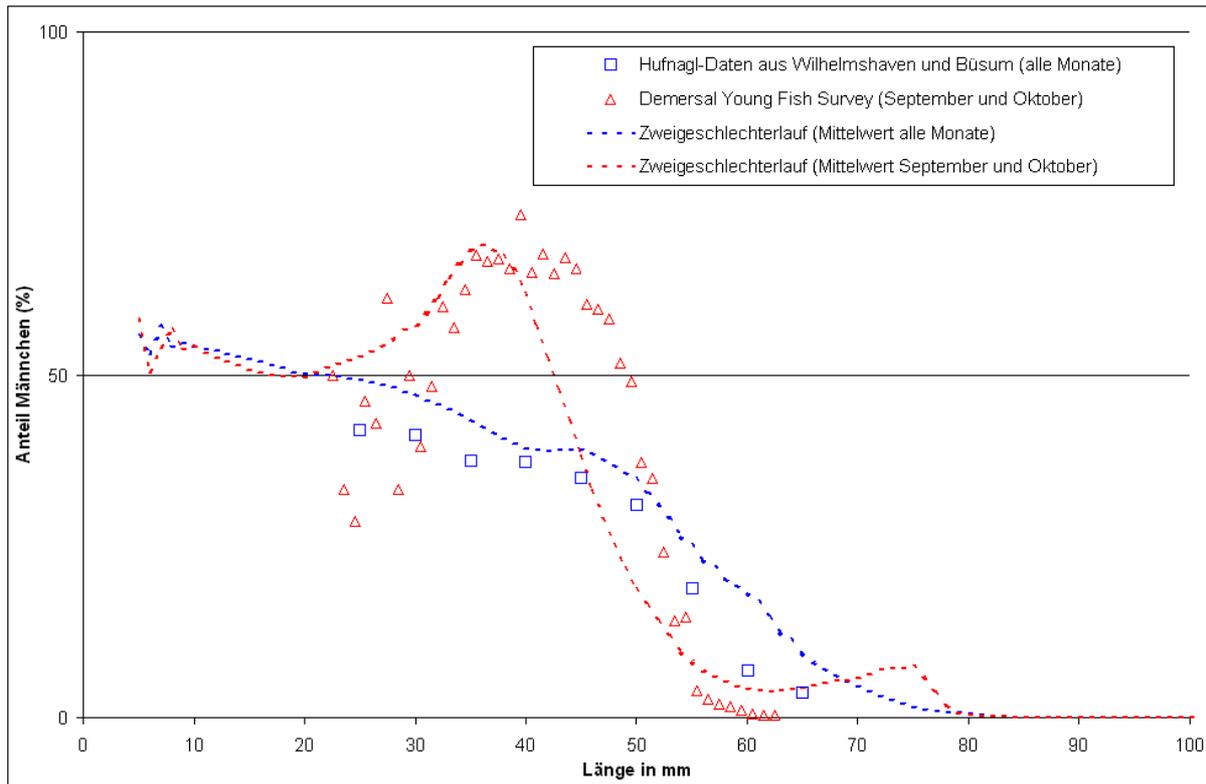


Abbildung 8-58: Geschlechterverhältnis im Zweigeschlechterlauf und Feldbeobachtungen

Stellt man die Geschlechterverhältnisse der Feldbeobachtungen denen des Laufs gegenüber, so zeigt sich auch hier gute Übereinstimmung des allgemeinen Musters. Beim September/Oktobermittel des Zweigeschlechterlaufs erfolgt die Veränderung von einem Überhang an Männchen zum Überhang der Weibchen bei etwas kleineren Größen als in den DYFS-Daten. Der Jahresmittelwert beschreibt in etwa die gleiche Form wie die Geschlechterverhältnisse aus Büsum und Wilhelmshaven (Jahresmittel). Detailliertere Darstellungen und weitere Ergebnisse zu diesem Thema wird es noch in den Kapiteln zur Anwendung des Modells in anderen Seegebieten geben (ab Kapitel 8.2.4.4).

8.2.4.1.3 Völlig geschlossener Lebenszyklus

Die Simulation konnte zunächst nicht zu Ende gebracht werden, da das Programm mit der Meldung abbrach, es stehe nicht ausreichend Arbeitsspeicher zur Verfügung. Daraufhin wurde der Quelltext des Programms hinsichtlich der Datenverwaltung noch einmal überarbeitet. Das .net-Framework kümmert sich selbständig um die so genannte „Garbage Collection“. Darunter versteht man die Freigabe von Arbeitsspeicherressourcen durch Löschen nicht mehr genutzter (referenzierter) Objekte. Das Simulationsprogramm wurde nun dahingehend geändert, dass die in Dateien geschriebenen Kohortenobjekte anschließend manuell (also am .net-Framework vorbei) dereferenziert und gelöscht wurden. Dies brachte eine gewisse Verbesserung; ein deutlich längerer Zeitraum konnte ohne Programmabbruch simuliert werden. Schließlich wurde die Anzahl der täglich parallel startenden Kohorten halbiert und dafür deren initiale Kohortengröße verdoppelt. Nun konnte der Lauf ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht werden.

Die Zeit zum Abschluss der Simulation lag im Bereich des doppelten bis dreifachen eines normalen Laufs (ca 33 Stunden), der Speicherbedarf lag bei ca. 75 Gigabyte, also dem 2.5-fachen des Standardlaufs.

Von der Performanz her ist festzustellen, dass Läufe mit auf diese Weise geschlossenem Lebenszyklus offenbar am Rand des mit diesem Simulationsansatz Machbaren sind. Ein routinemäßiger Einsatz dieser Funktion in weiteren Szenarien wurde schon vor der Analyse der Ergebnisse verworfen.

Die Ursache für den enormen Anstieg der Speichernutzung wurde in der Initialisierung benötigter Kohorten festgemacht. Während in allen anderen Läufen 50 Kohorten pro Tag starten, wird beim Lebenszykluslauf bei jedem Laichereignis neue Kohorten angelegt und zwischengespeichert, bis ihre eigener Starttag erreicht ist. In diesem Lauf führte das dazu, dass bis zu 1661 Kohorten starteten (Abbildung 8-59).

Die zeitlichen Muster der Standardausgaben (Abbildung 8-60 bis Abbildung 8-63) weichen zwar von denen des Standardlaufs ab, jedoch nicht besonders stark. Im Wesentlichen lässt sich die Abweichung mit einer Verschiebung um einen Monat später im Jahresverlauf beschreiben.

Betrachtet man jedoch die Absolutwerte (Abbildung 8-64 zeigt das absolute Fanggewicht des Laufs im Vergleich zu dem des Standardlaufs), was in diesem Fall durchaus geht, da die Läufe mit etwa der gleichen Anzahl startender Individuen pro Tag initialisiert wurden, werden die Größenordnungen des Ergebnisunterschieds offenbar: Der hier besprochene Lauf resultiert in etwa zehnmals größeren Fangmengen als der Standardlauf.

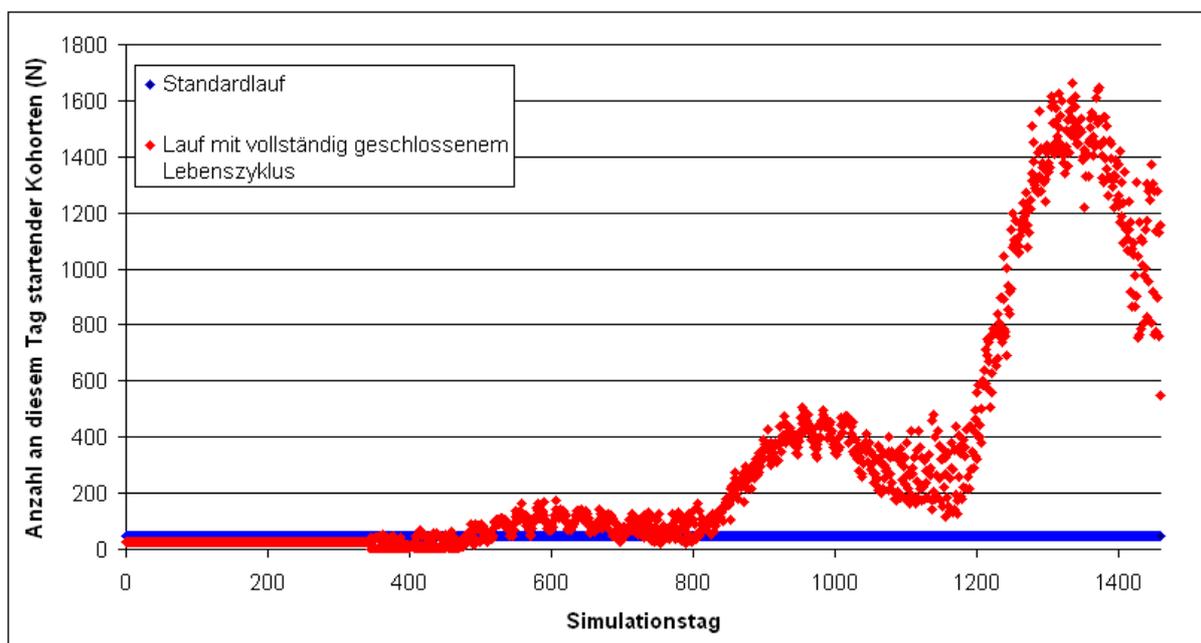


Abbildung 8-59: Anzahl der startenden Kohorten je Simulationstag im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

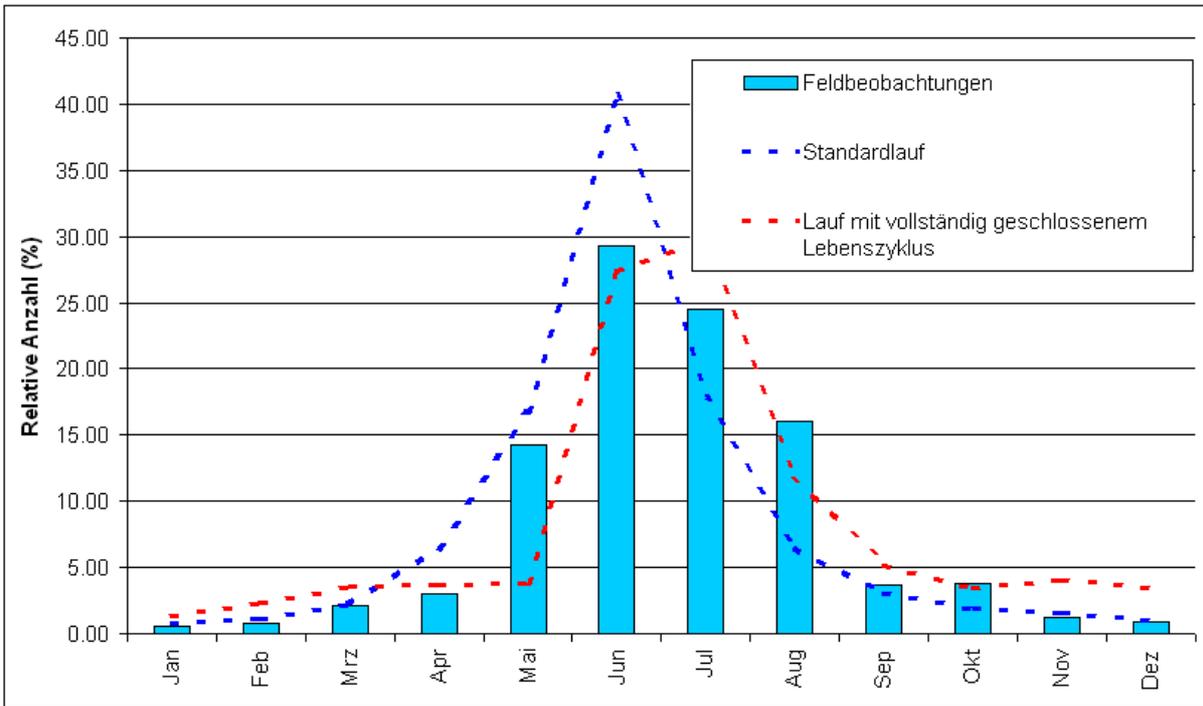


Abbildung 8-60: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

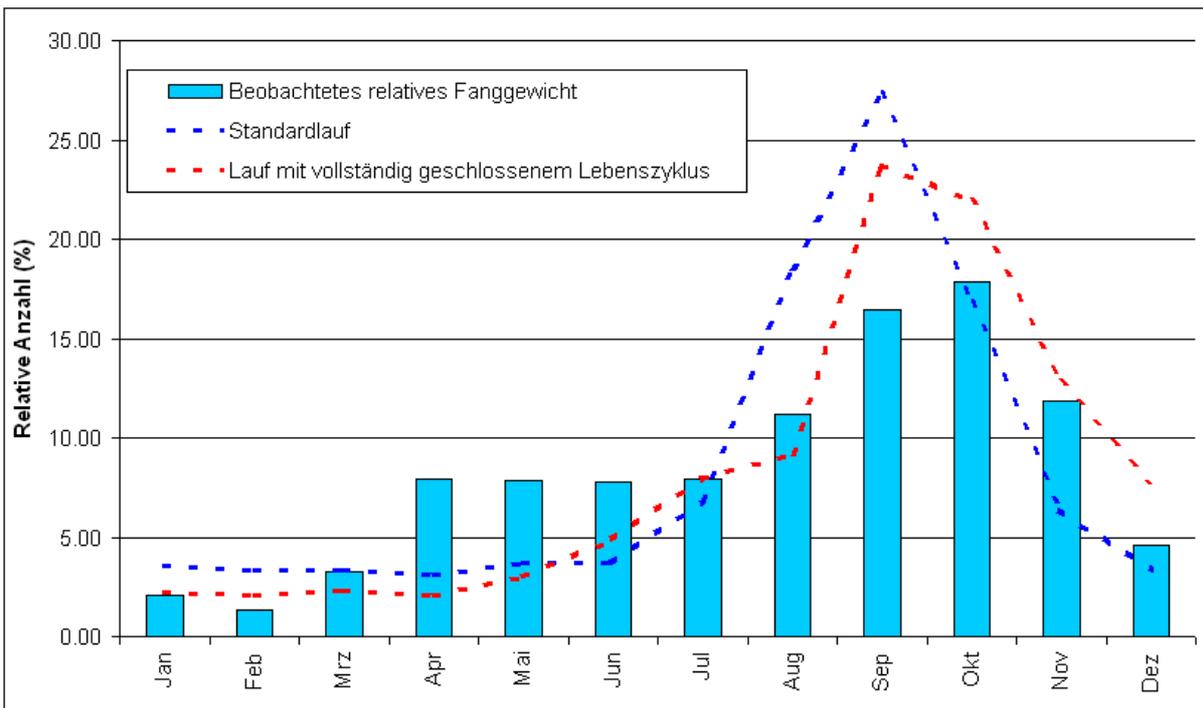


Abbildung 8-61: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

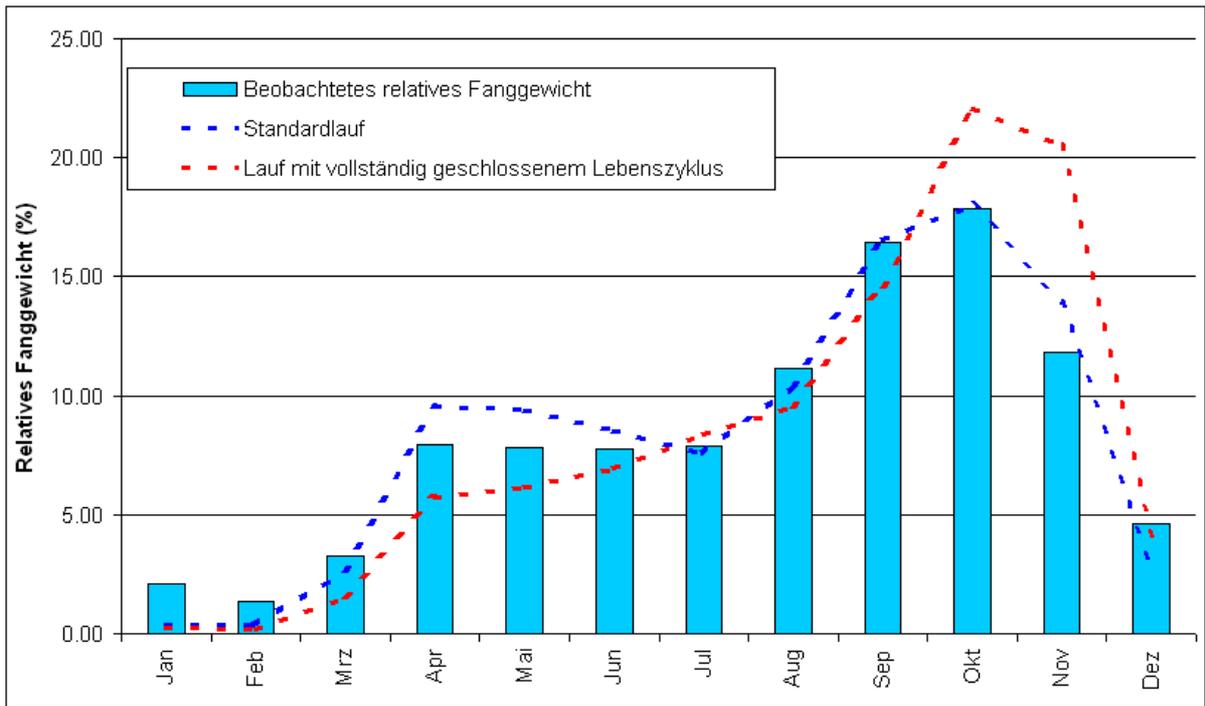


Abbildung 8-62: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

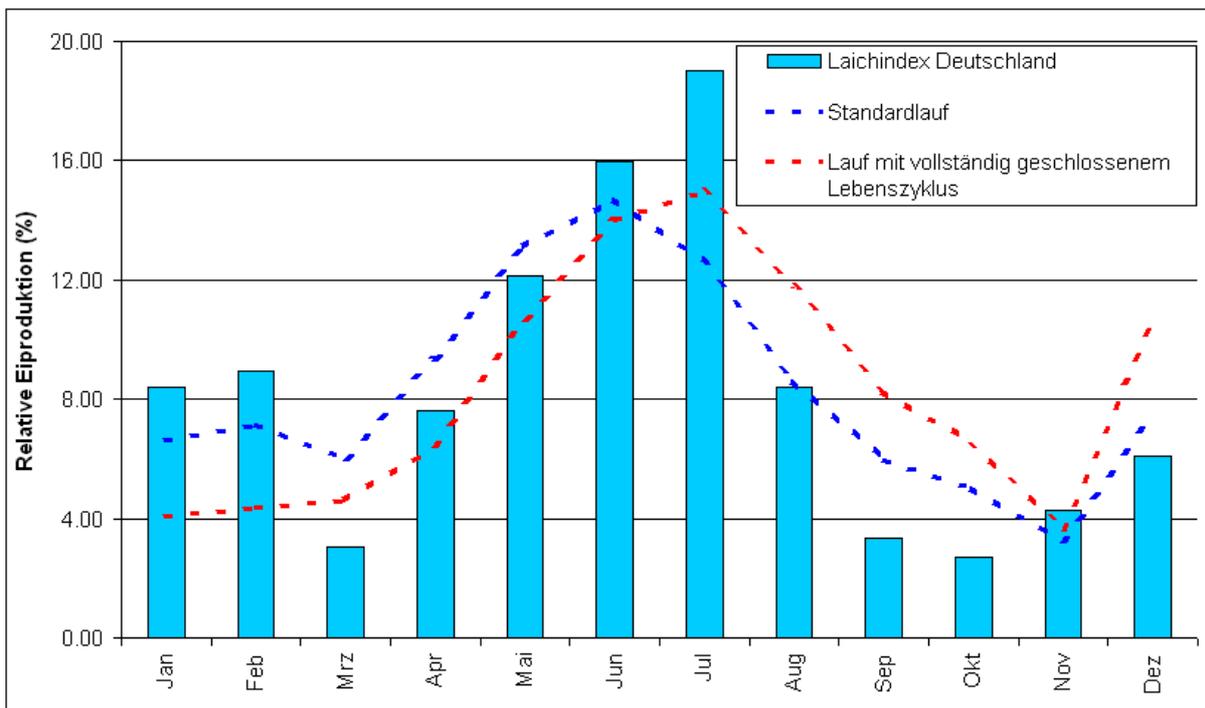


Abbildung 8-63: Relative Eiproduktion im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

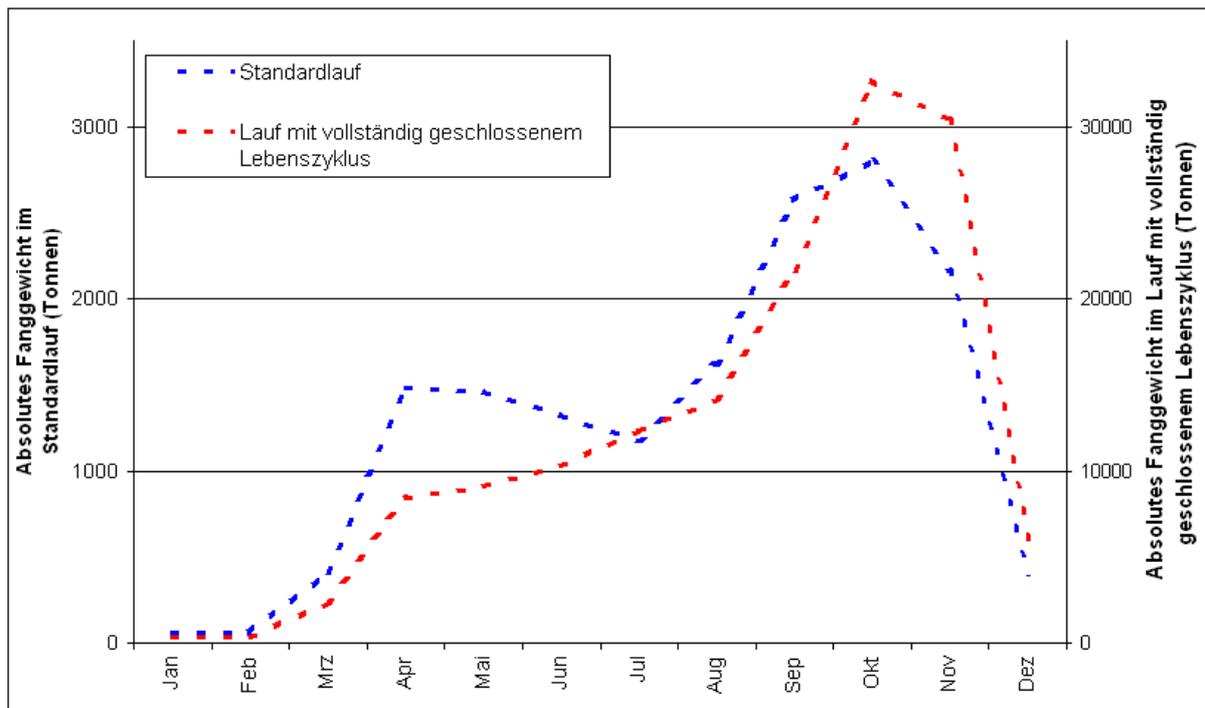


Abbildung 8-64: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus. Die Angaben des Standardlaufs entsprechen den Werten auf der linken Y-Achse, die des anderen Laufs denen auf der rechten Y-Achse

8.2.4.1.4 Anbindung an Hydrographisches Modell

Dieser Lauf ließ sich nicht ohne Abbrüche zuende simulieren. Das Programm scheint fehlerfrei zu sein, doch ist auch hier der ausgegebene Terminierungsgrund ein nicht ausreichender Arbeitsspeicher.

8.2.4.2 Szenarien mit veränderter Temperatur

8.2.4.2.1 Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern

Der Lauf wurde ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Die relativen Ergebnisdarstellungen unterscheiden sich recht deutlich von denen des Standardlaufs. Die Rekrutierung der 15mm Individuen ist weniger distinkt und früher sichtbar (Abbildung 8-65), die 50mm *Crangon* erscheinen etwa einen Monat früher (Abbildung 8-66) und auch der Herbstfang findet etwa einen Monat früher seinen Höhepunkt (Abbildung 8-67), als dies im Standardlauf der Fall ist. Bei der Eiproduktion (Abbildung 8-68) vermag der Lauf nicht das Herbstminimum abzubilden und die absoluten Fänge sind bei gleichen Startgrößen wesentlich (Faktor 2) höher, als die des Standardlaufs (Abbildung 8-69).

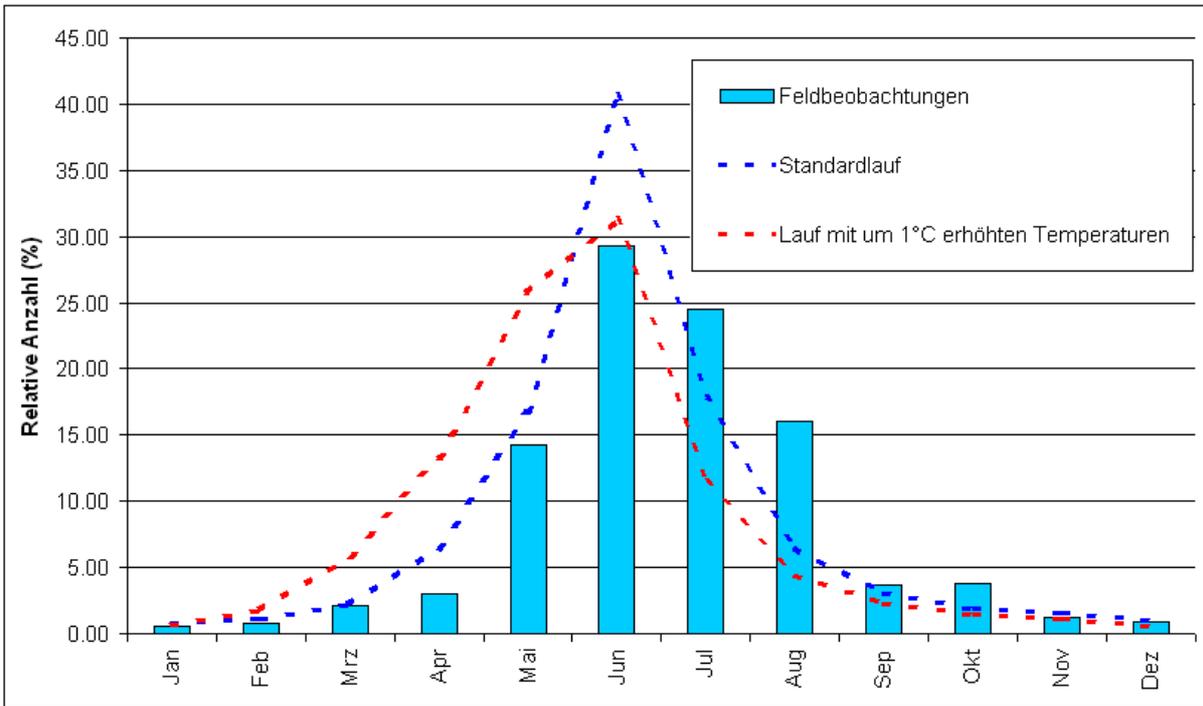


Abbildung 8-65: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

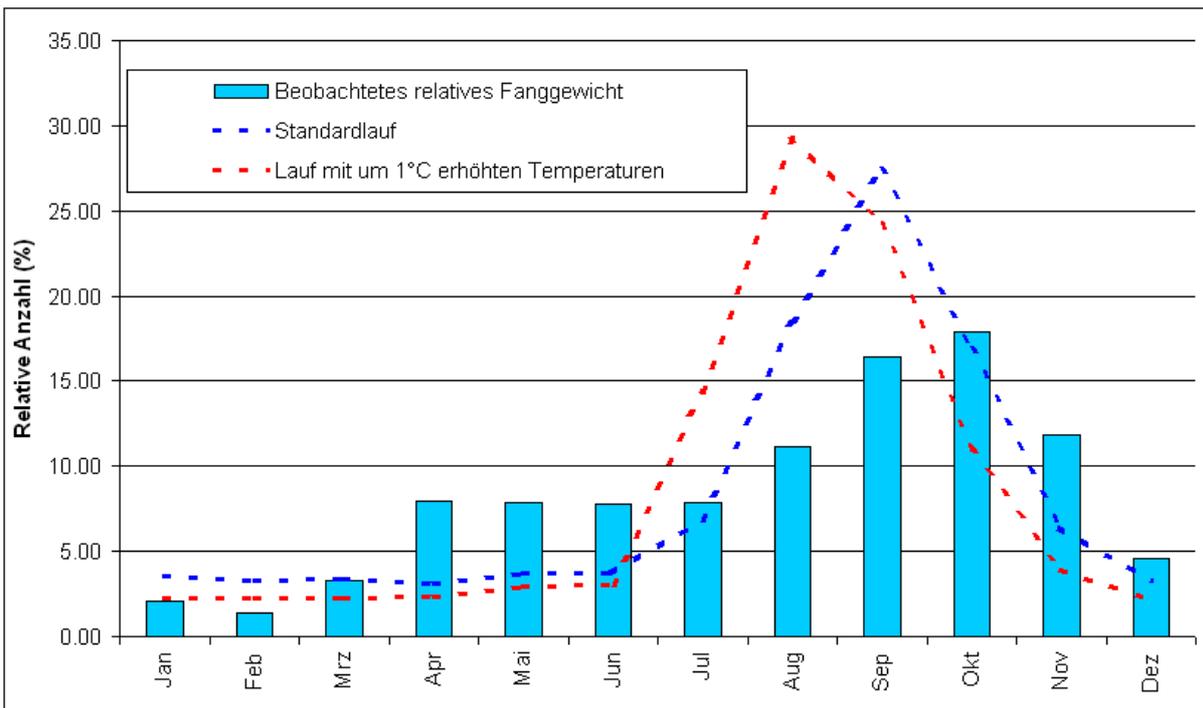


Abbildung 8-66: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

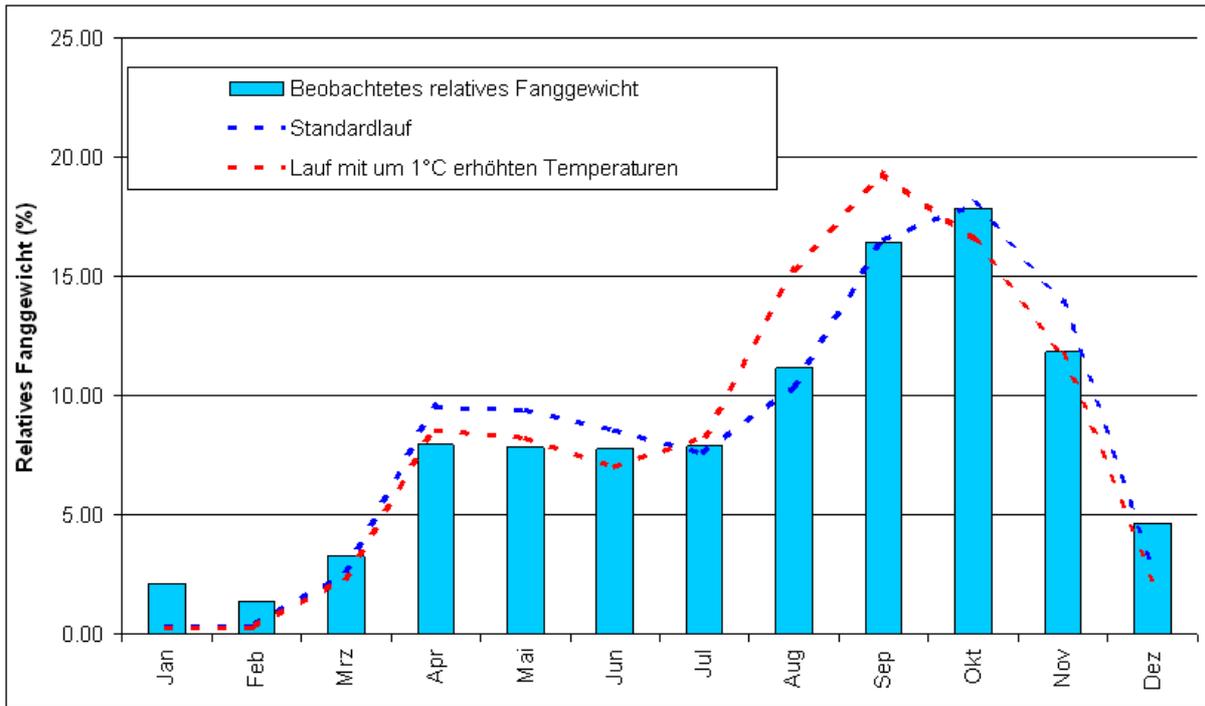


Abbildung 8-67: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

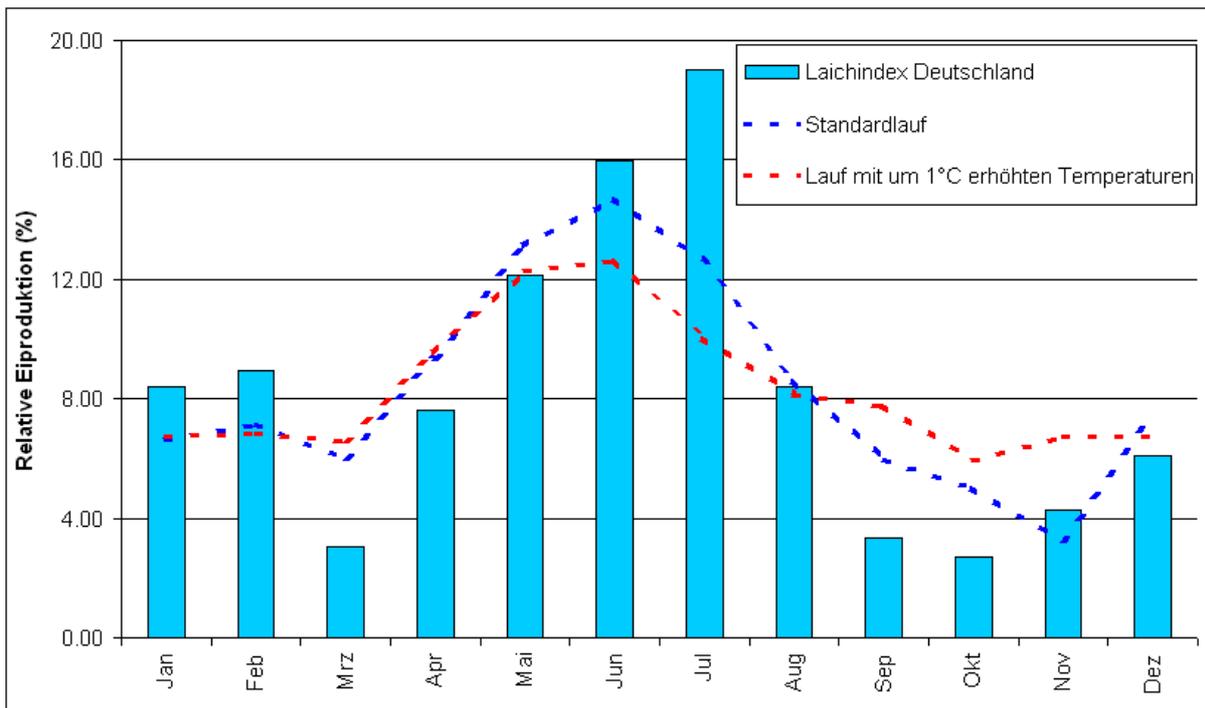


Abbildung 8-68: Relative Eiproduktion im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

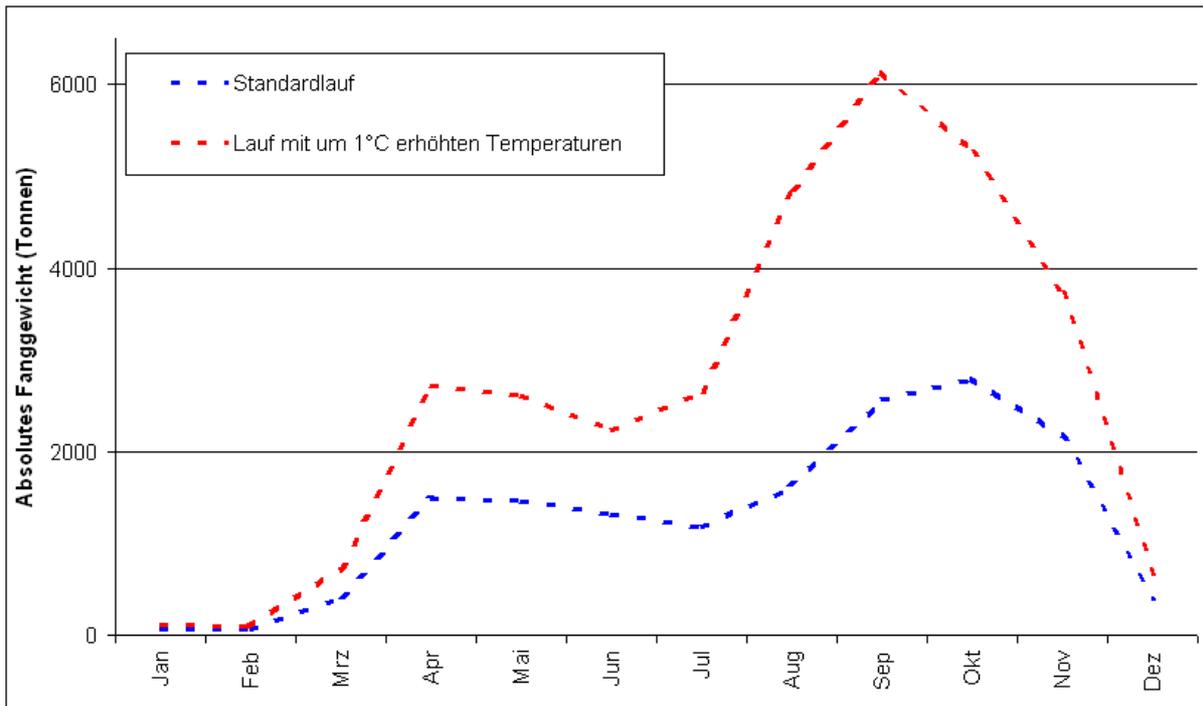


Abbildung 8-69: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

8.2.4.2.2 Temperaturzunahme auf Basis der vom ZMAW gelieferten Indices

Die Läufe wurden ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Die Ergebnisse des Klimaänderungslaufs für die Periode 2021-2050 ähneln denen des Laufs mit um 1°C erhöhten Temperaturen. Wieder ist die 15mm Rekrutierung weniger distinkt und früher als im Standardlauf, was durch den Klimaänderungslauf für die spätere Periode noch stärker ausgegeben wird (Abbildung 8-70).

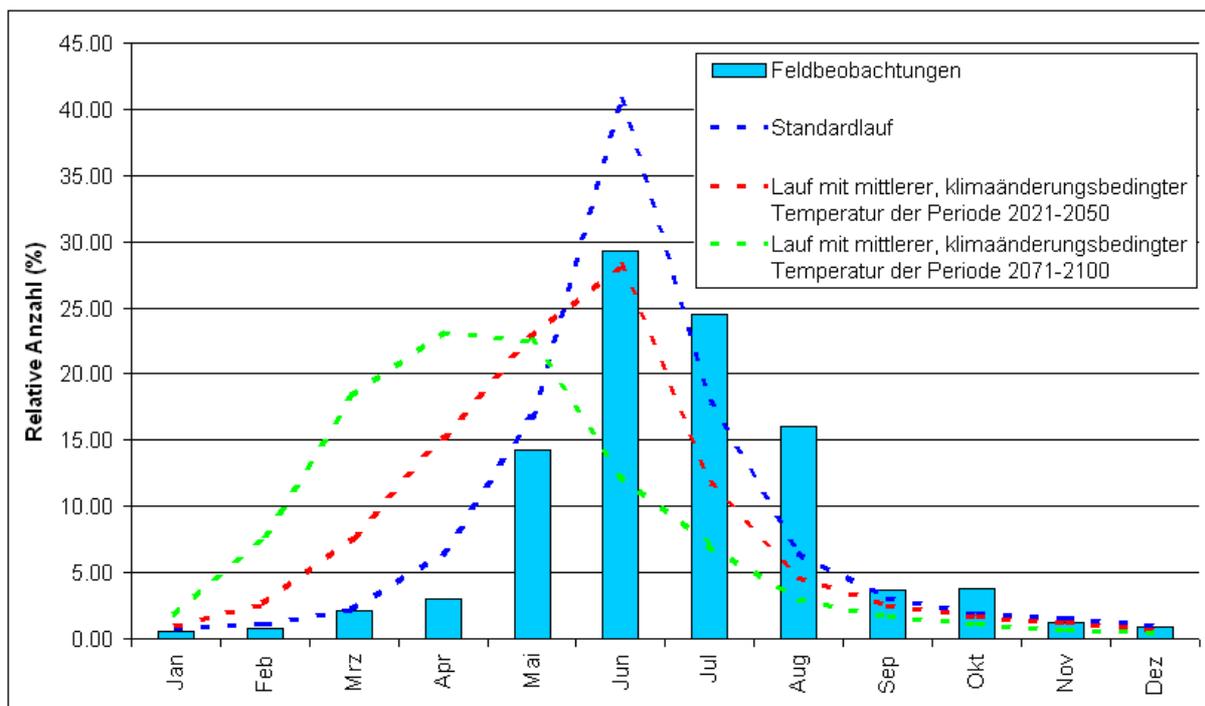


Abbildung 8-70: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen

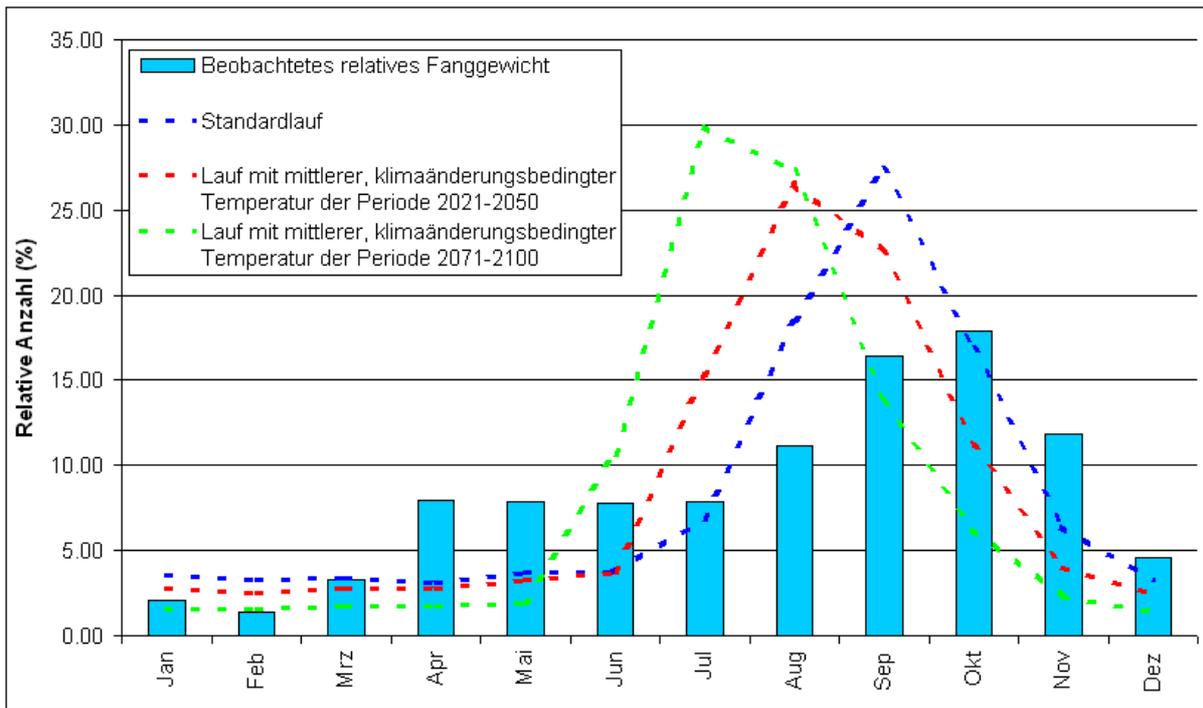


Abbildung 8-71: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen

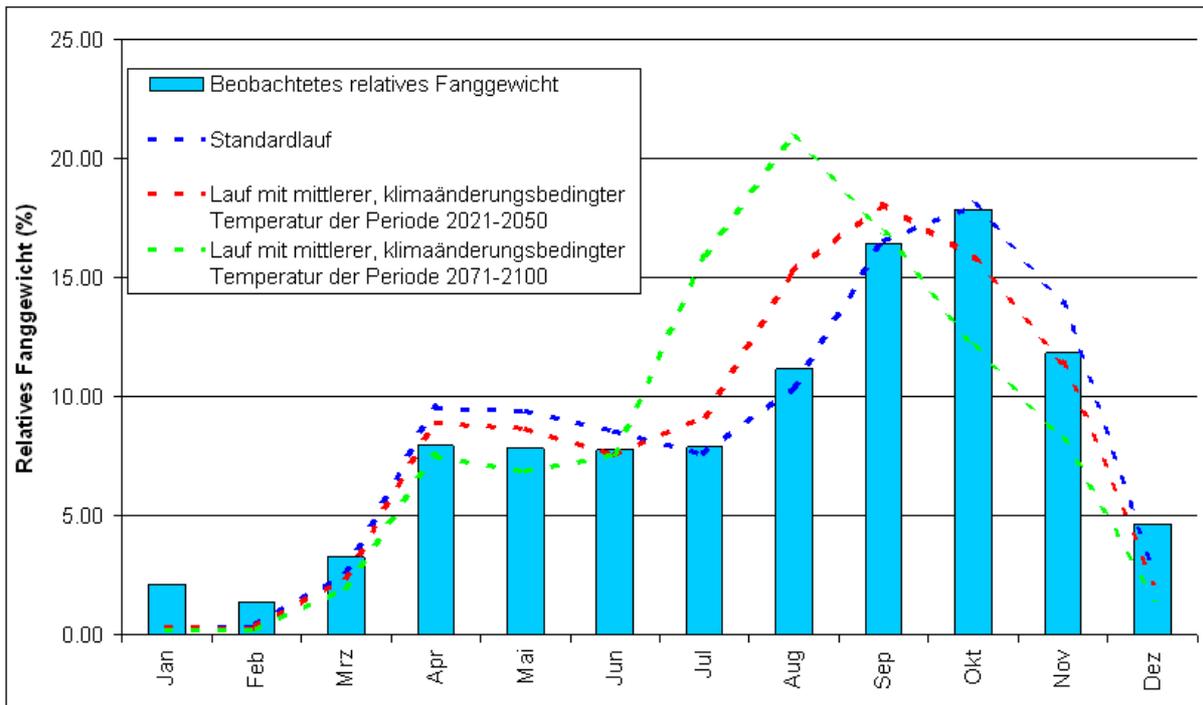


Abbildung 8-72: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen

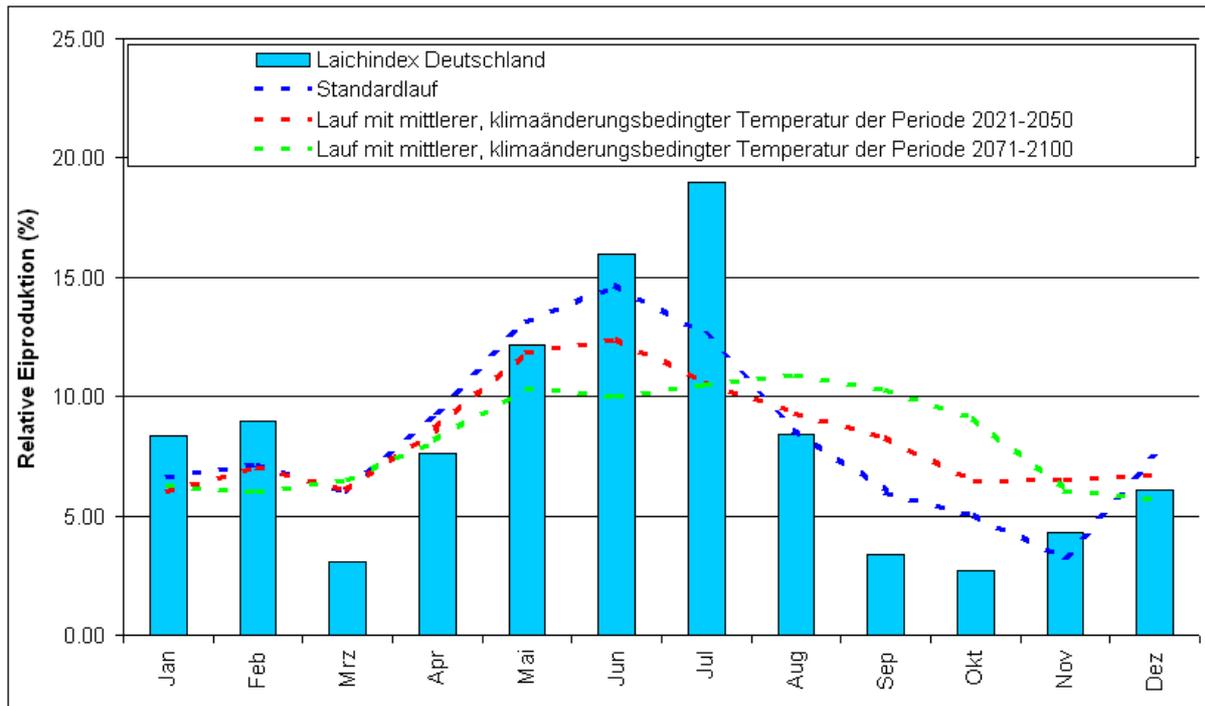


Abbildung 8-73: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen

Die Anzahlen der 50mm langen *Crangon* haben ihren Höhepunkt im Klimaänderungslauf für die frühere Periode einen Monat vor dem Standardlauf, in dem für die Periode 2071-2100 sogar zwei Monate (Abbildung 8-71). Dem folgen auch die Sommer/Herbstmaxima der Fanggewichte (Abbildung 8-72).

Wie beim 1°C-Lauf kann auch der 2021-2050-Klimalauf das Herbstminimum der Eiproduktion nicht richtig abbilden, der 2071-2100-Lauf baut im Spätsommer ein Maximum auf (Abbildung 8-73).

Wiederum sind die absoluten Ergebnisse höher als die des Standardlaufs. Die Fanggewichte des frühen Klimaänderungslauf sind etwa doppelt so hoch wie die des Standardlaufs, die des späten sogar mehr als fünf mal.

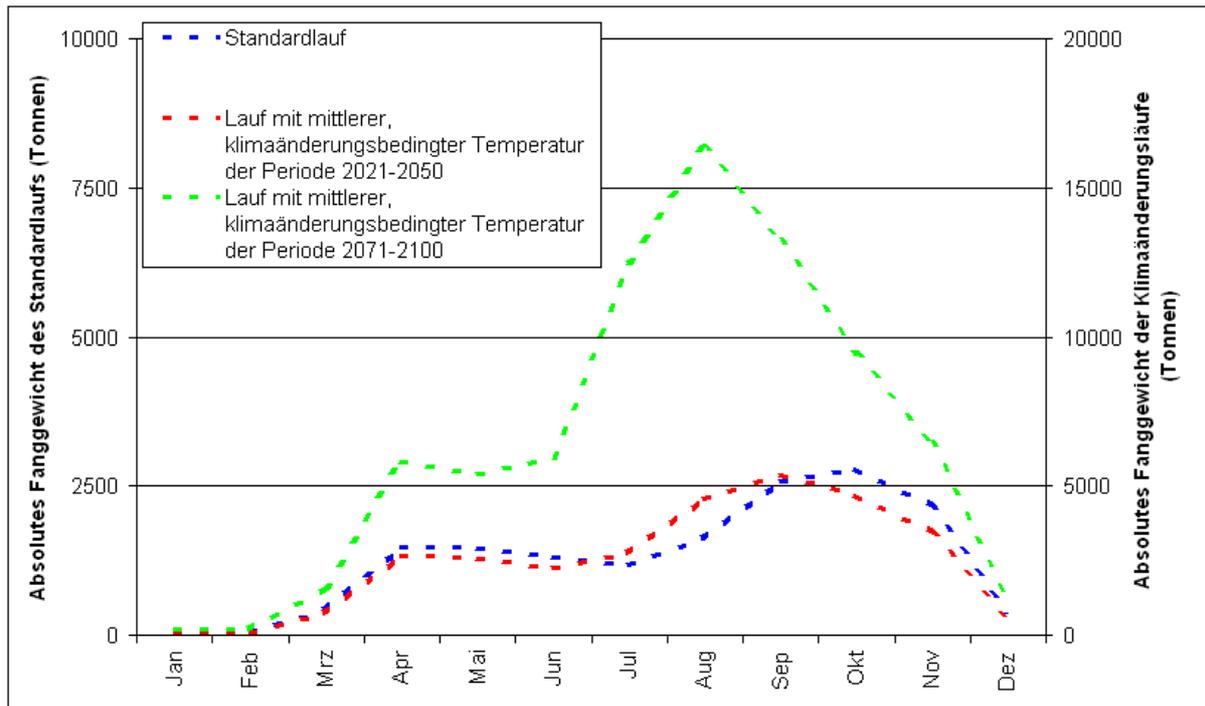


Abbildung 8-74: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und in den Klimaänderungsläufen. Die Werte des Standardlaufs werden auf der linken Y-Achse aufgetragen, die der Klimaänderungsläufe auf der rechten

8.2.4.3 Szenarien mit veränderten Mortalitäten

8.2.4.3.1 Winterfischerei

Die Läufe wurden ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Wird Winterfischerei bei maximalem F betrieben, sind sowohl die ausgegebenen 15mm Rekrutierungshöhepunkte, als auch die der 50mm langen Tiere weniger distinkt. Bei halbmaximaler fischereilicher Sterblichkeit von Januar bis März liegt das Ergebnis zwischen den zuvor genannten (Abbildung 8-75 und Abbildung 8-76).

Sowohl relative (Abbildung 8-77) als auch absolute Fanggewichte (Abbildung 8-79) sind natürlich in den ersten drei Monaten höher als die des Standardlaufs. Im Verlauf des weiteren Jahres folgen sie zwar dem Muster des Standardlauf-Fanggewichte, erreichen deren Höhe aber nicht mehr. Der Gesamtjahresfang sinkt auf 13466 (Winterfischerei bei maximalem F) beziehungsweise 14497 Tonnen (Winterfischerei bei halbmaximalem F) im Vergleich zu den 15526 Tonnen des Standardlaufs.

Die relative Eiproduktion wird mit zunehmender Winterfischerei in der ersten Jahreshälfte kleiner, in der zweiten größer (Abbildung 8-78), was sich beim Blick auf die absoluten Zahlen (Abbildung 8-80) als Effekt einer mit größer werdendem F zunehmend verringerten Gesamteiproduktion erweist.

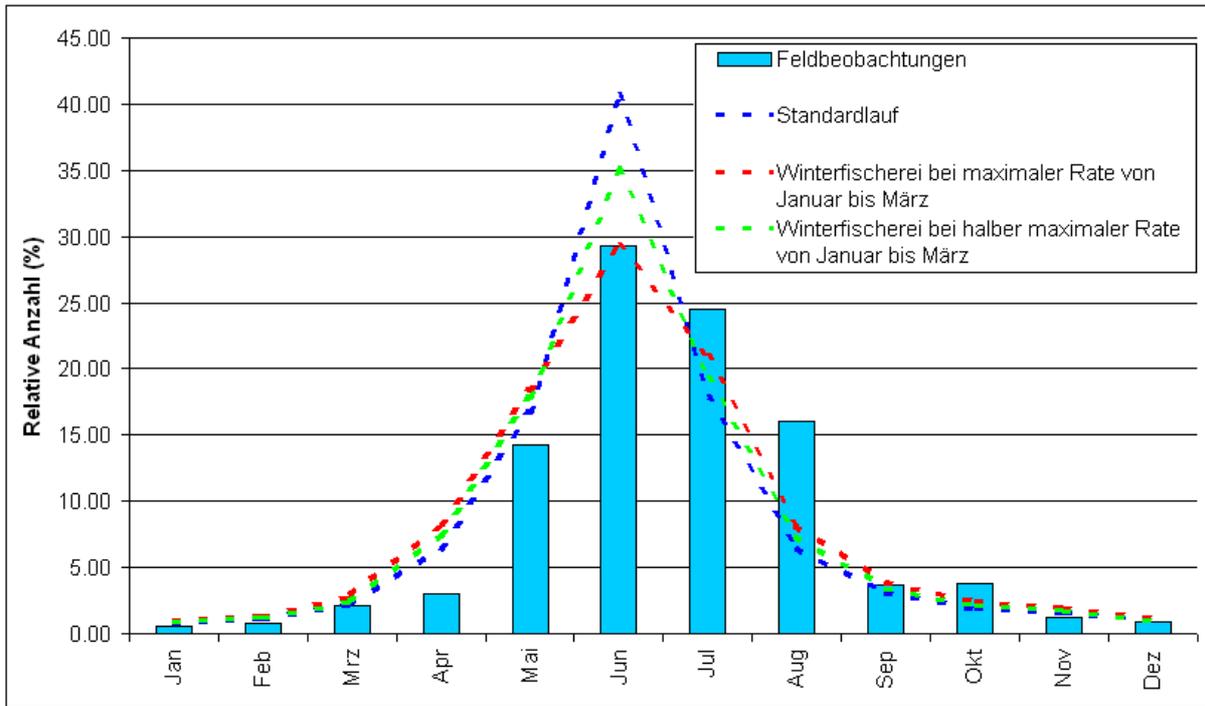


Abbildung 8-75: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

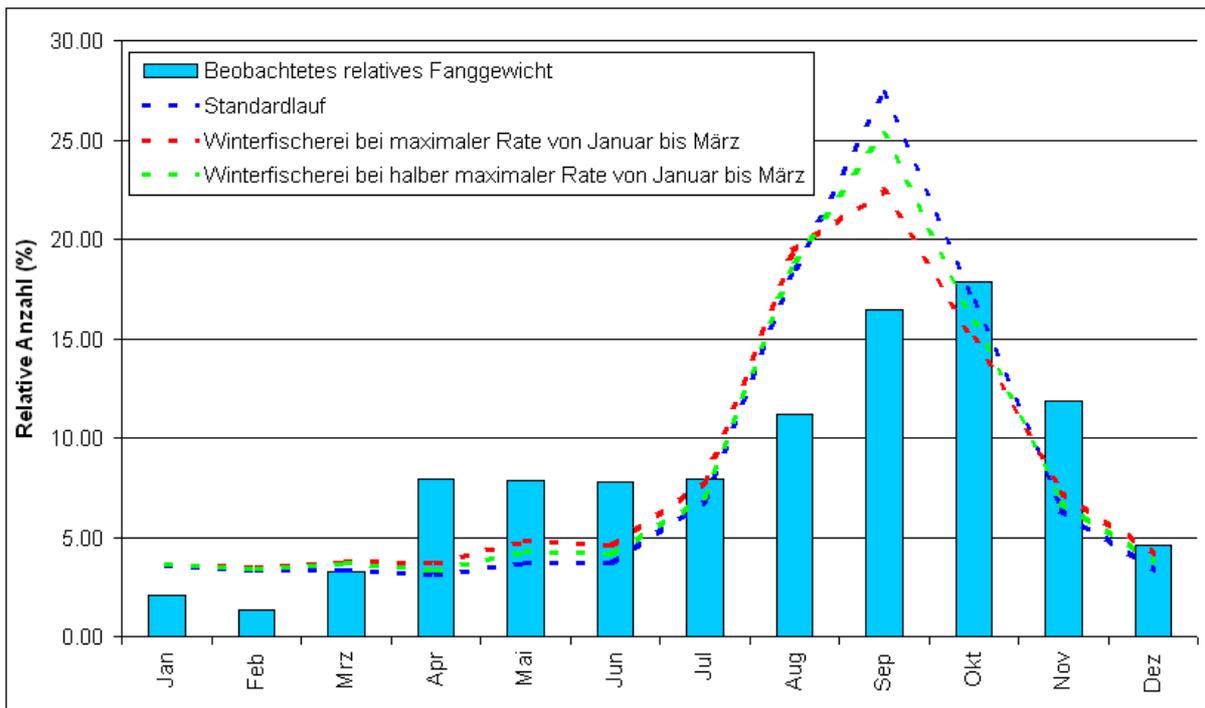


Abbildung 8-76: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

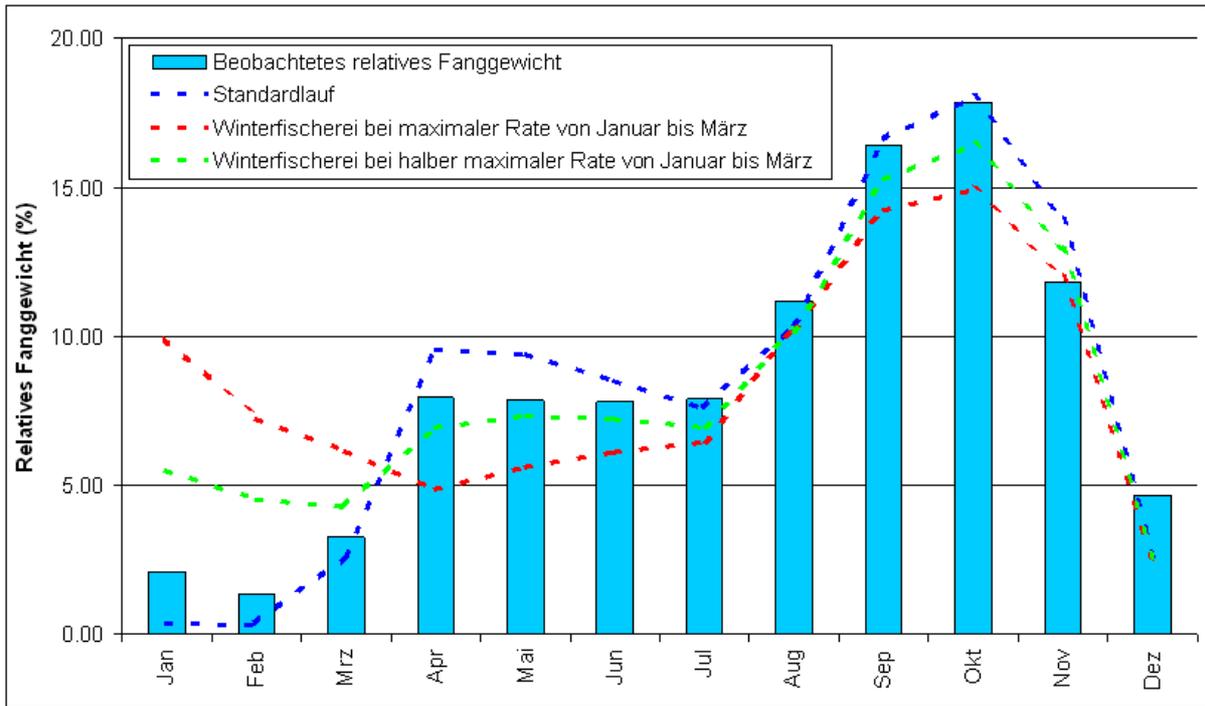


Abbildung 8-77: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

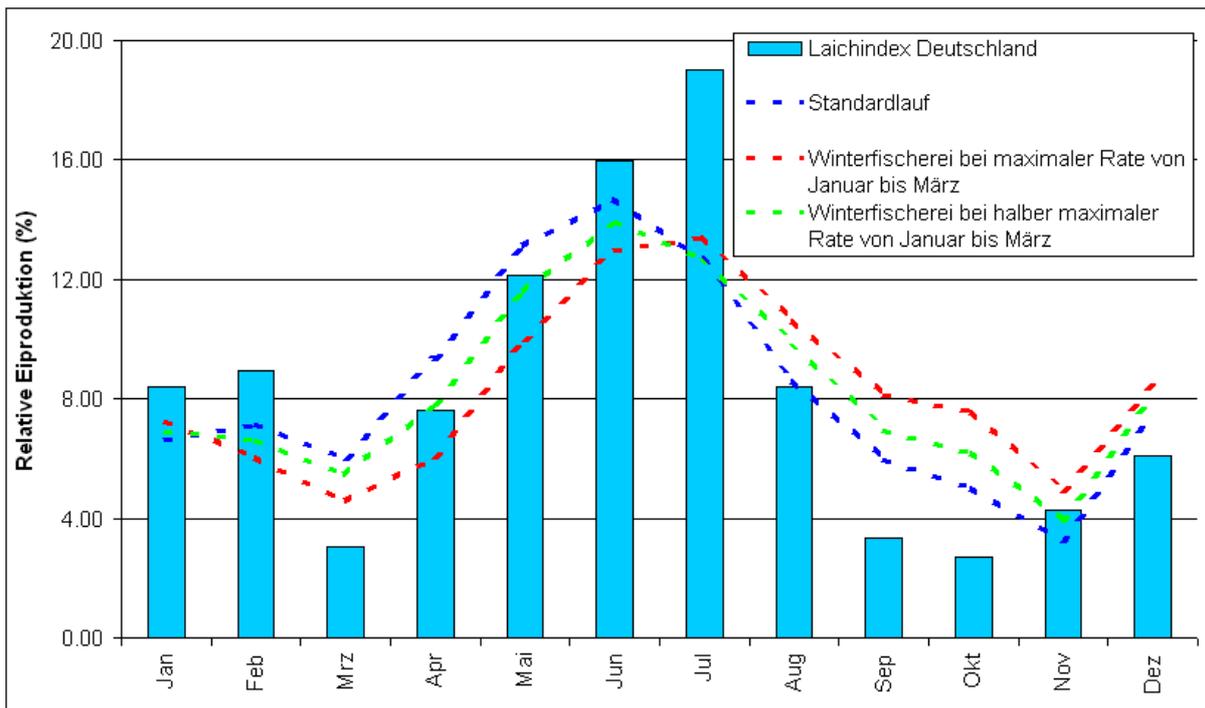


Abbildung 8-78: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

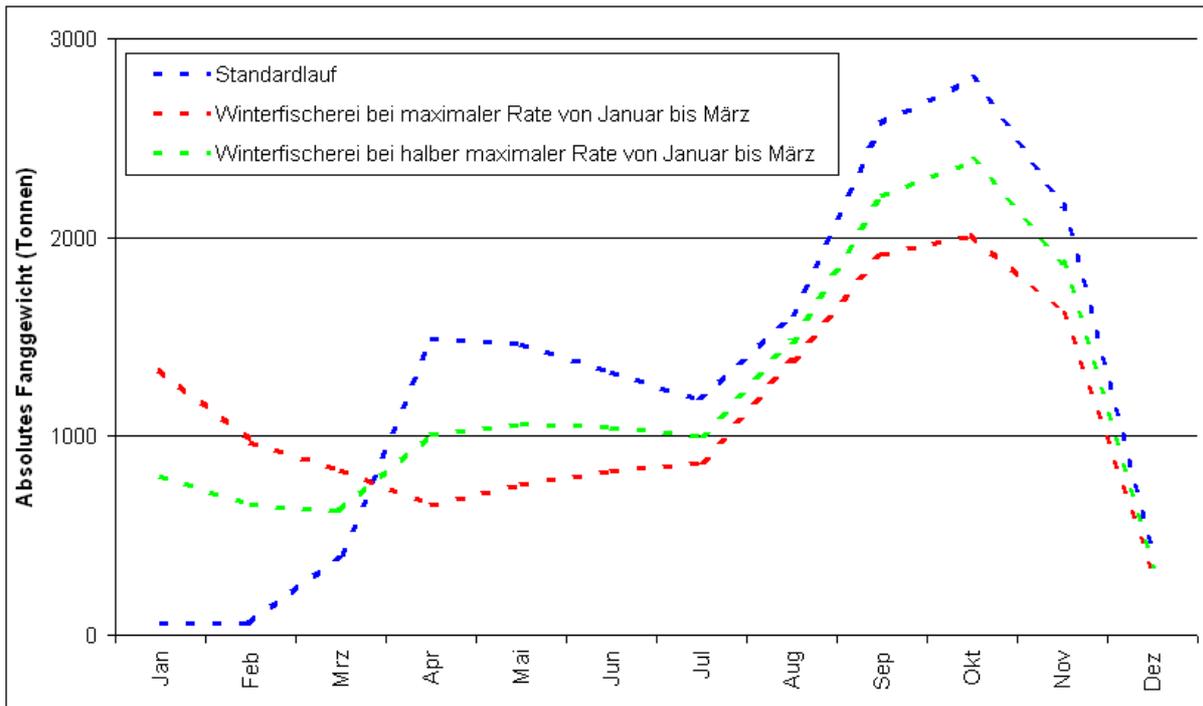


Abbildung 8-79: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

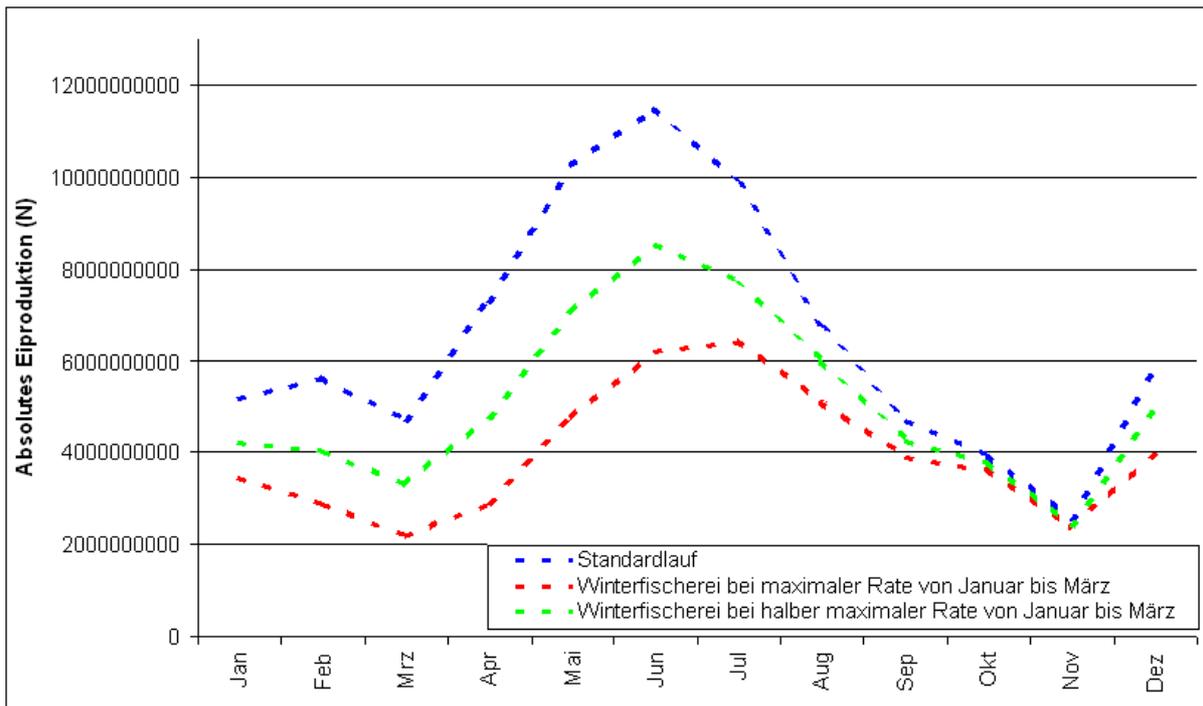


Abbildung 8-80: Absolute Eiproduktionen des Standardlaufs und der Winterfischereiszenarien

8.2.4.3.2 Schließung der Fischerei im Sommer

Die Läufe wurden ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Die Ergebnisse der 15 und 50mm Rekrutierung entsprechen denen des Standardlaufs weitgehend (Abbildung 8-81 und Abbildung 8-82).

Die Fanggewichte sind natürlich in den Monaten Juli und August gleich Null, dafür aber in den anderen Monaten höher als die des Standardlaufs. Während in den

Monaten vor der Fischereischließung die Fanggewichte des Szenarios ohne F-Kompensation die höchsten sind, sind es in den Monaten nach dieser Schließung die des Szenarios mit F-Kompensation in den verbleibenden Monaten.

Die relativen Eiproduktionsgraphen (Abbildung 8-84) sehen im Jahresverlauf einander sehr ähnlich, sind im Juni geringer und fallen nach dem Maximum weniger steil ab als die des Standardlaufs.

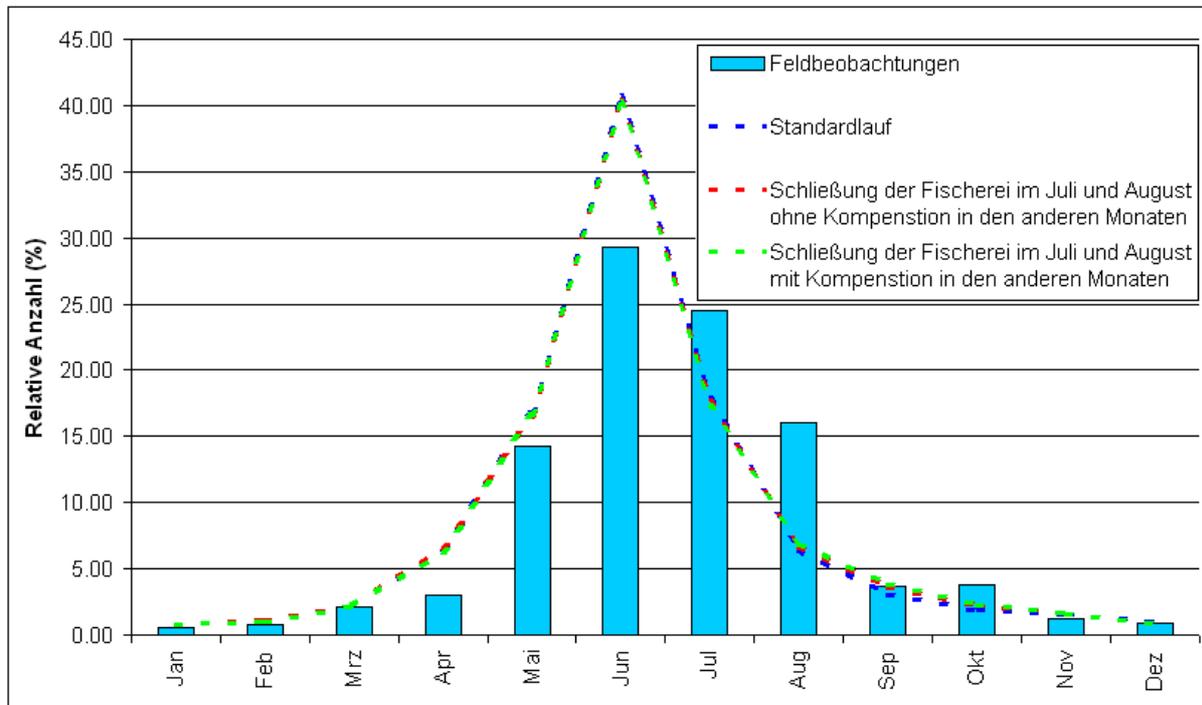


Abbildung 8-81: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

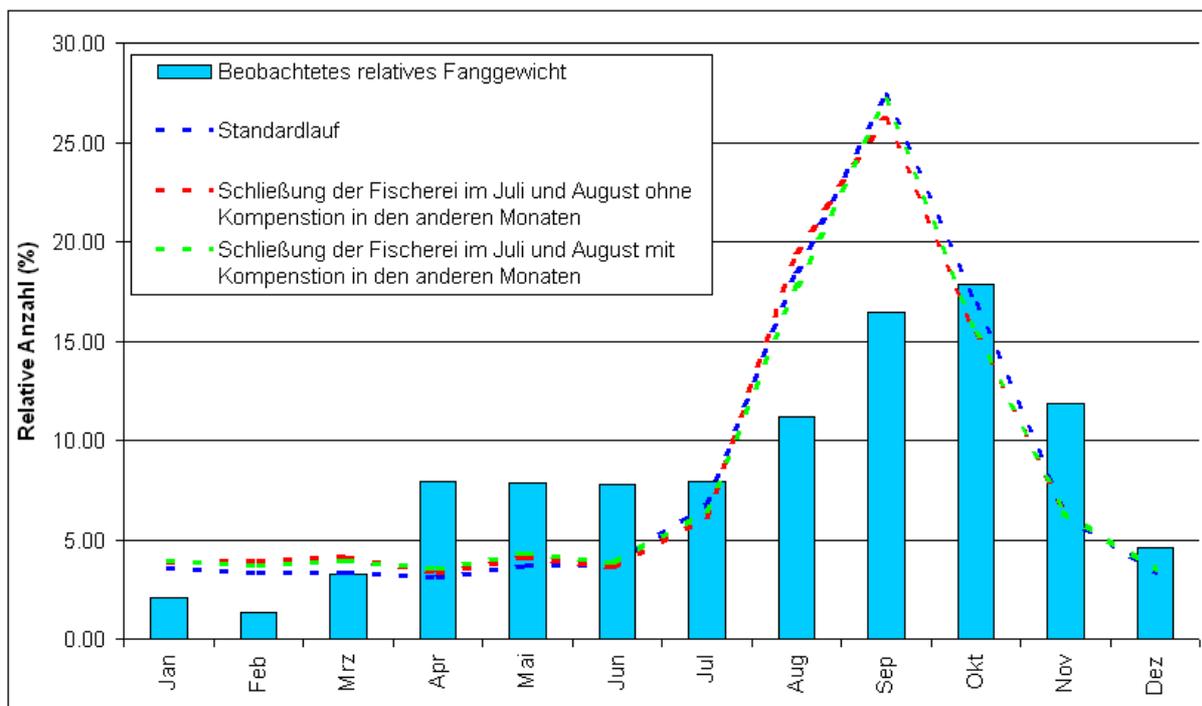


Abbildung 8-82: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

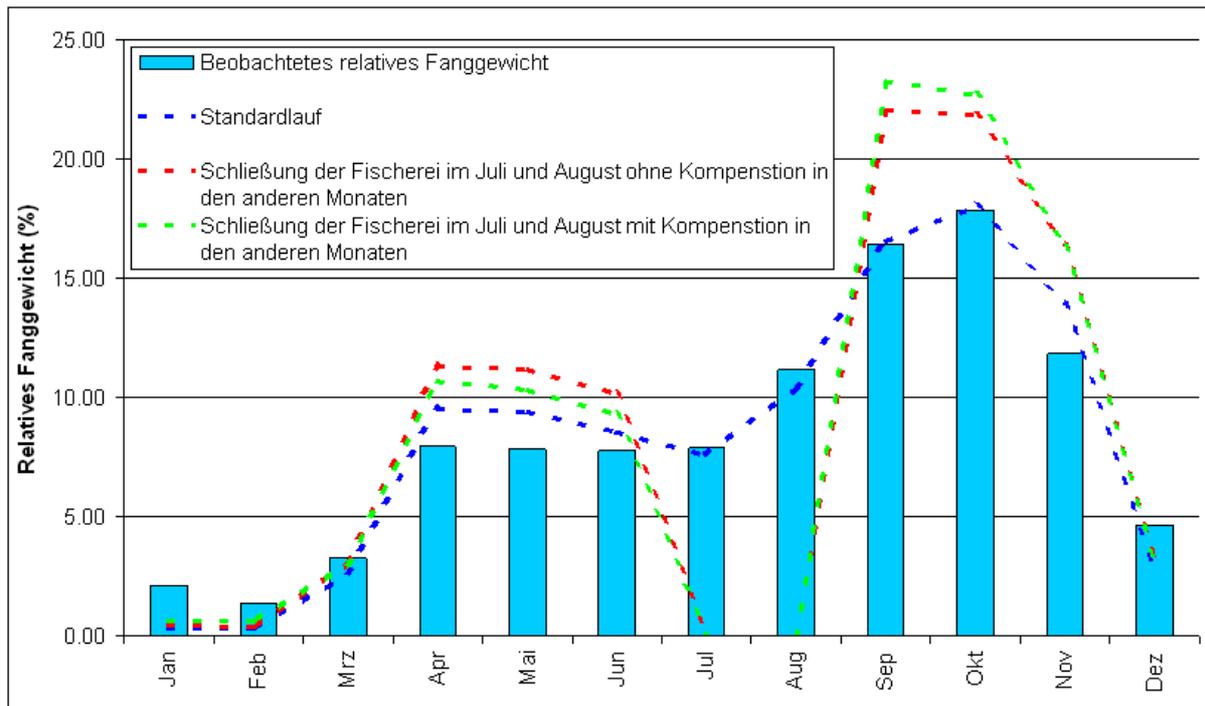


Abbildung 8-83: Relative Fanggewichte im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

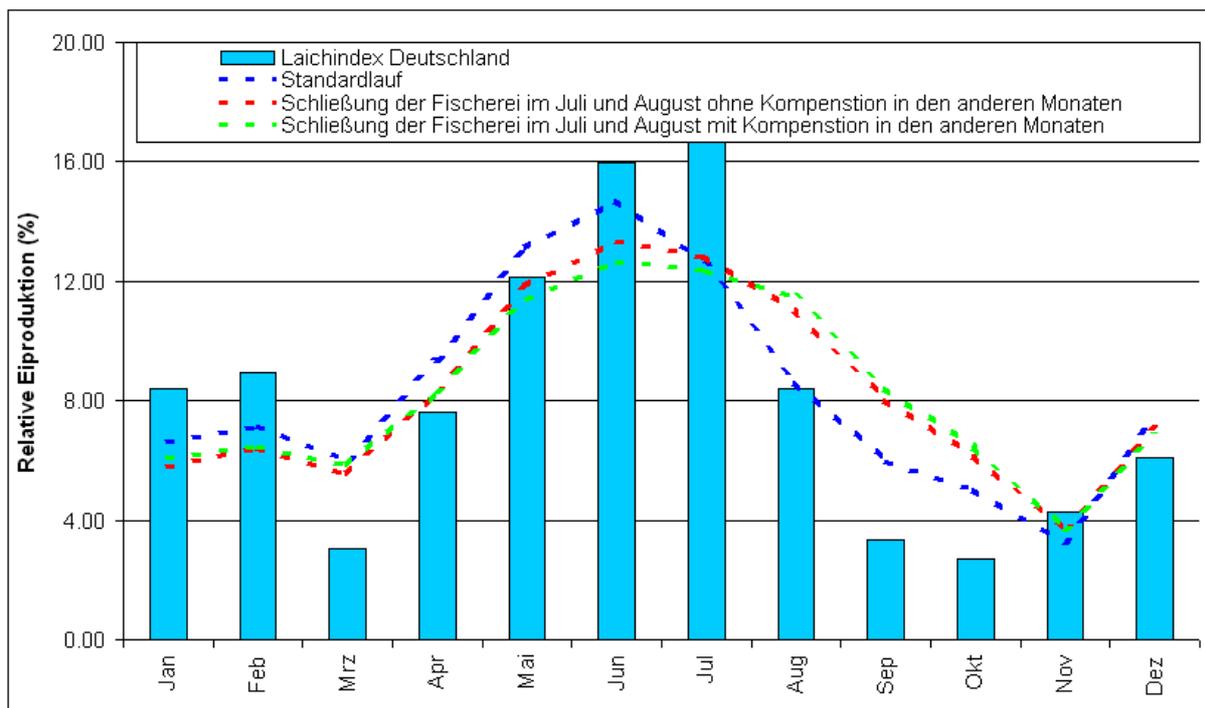


Abbildung 8-84: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

Die Darstellung der absoluten Zahlen der Eiproduktion (Abbildung 8-85) zeigt, dass die Sommerfischerei-Schließung ohne Kompensation durchgehend höhere Eier-Anzahlen bedingt, wohingegen das Szenario mit F-Kompensation in insgesamt niedrigeren Eiproduktionsergebnissen resultiert. Die Gesamtjahreseiproduktion liegt

beim Standardlauf bei ca $7.8 \cdot 10^{10}$, die des Szenarios ohne F-Kompensation bei ca $9.3 \cdot 10^{10}$ und die desjenigen mit der Kompensation bei nur $6.9 \cdot 10^{10}$ Eiern.

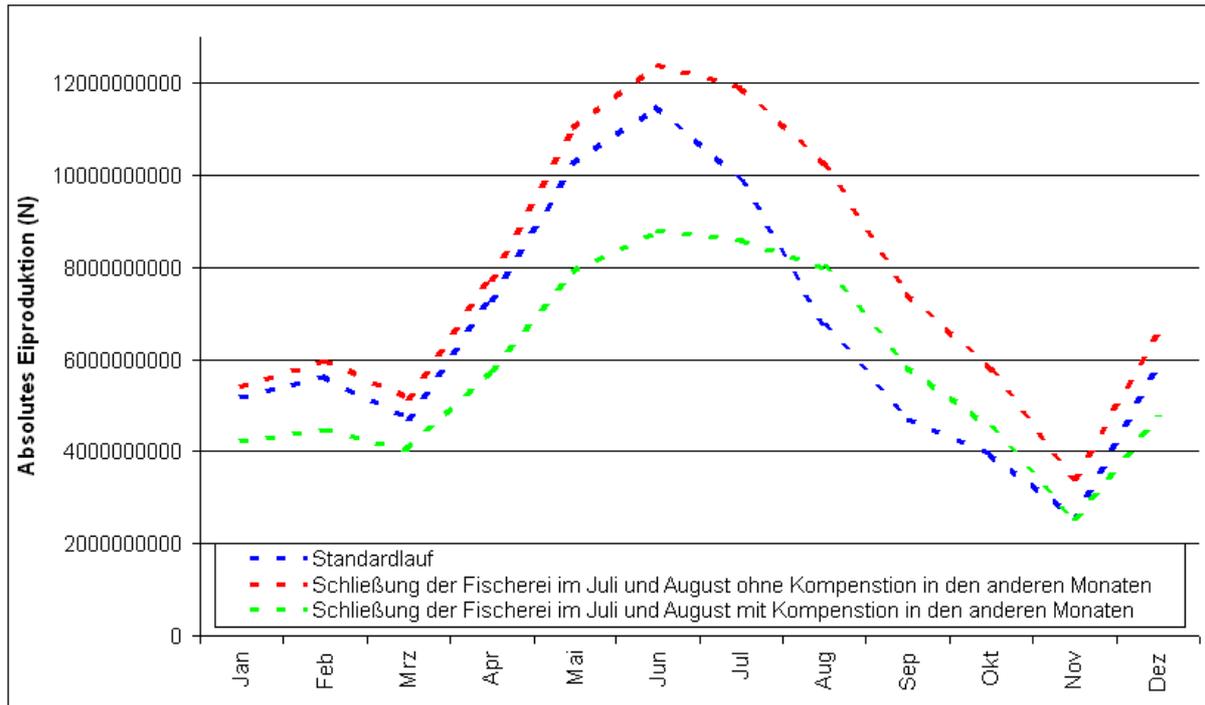


Abbildung 8-85: Absolute Eiproduktion im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

8.2.4.3.3 Variation der Verwertungslänge

Die Läufe wurden ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Die relativen Darstellungen der 15 und 50mm Rekrutierung liegen sehr eng zusammen (Abbildung 8-86 und Abbildung 8-87). Auch die relative Eiproduktion ist bei allen betrachteten Läufen gleich (Abbildung 8-89).

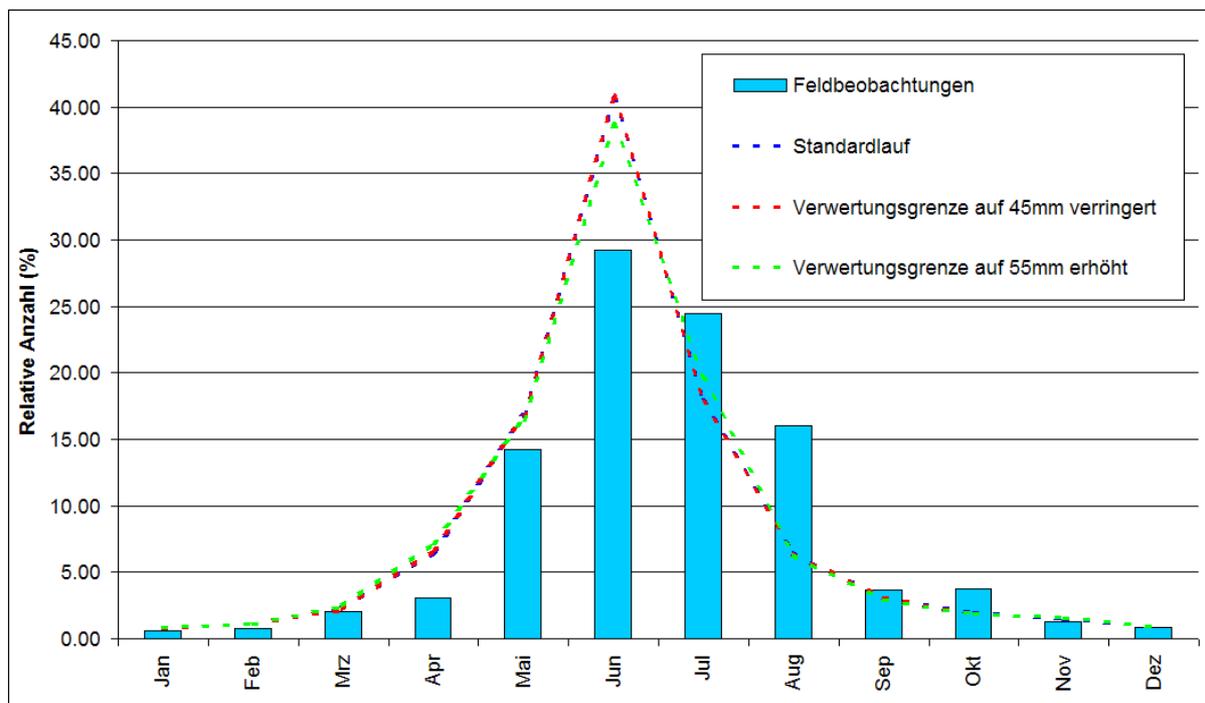


Abbildung 8-86: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Verwertungslängelläufen

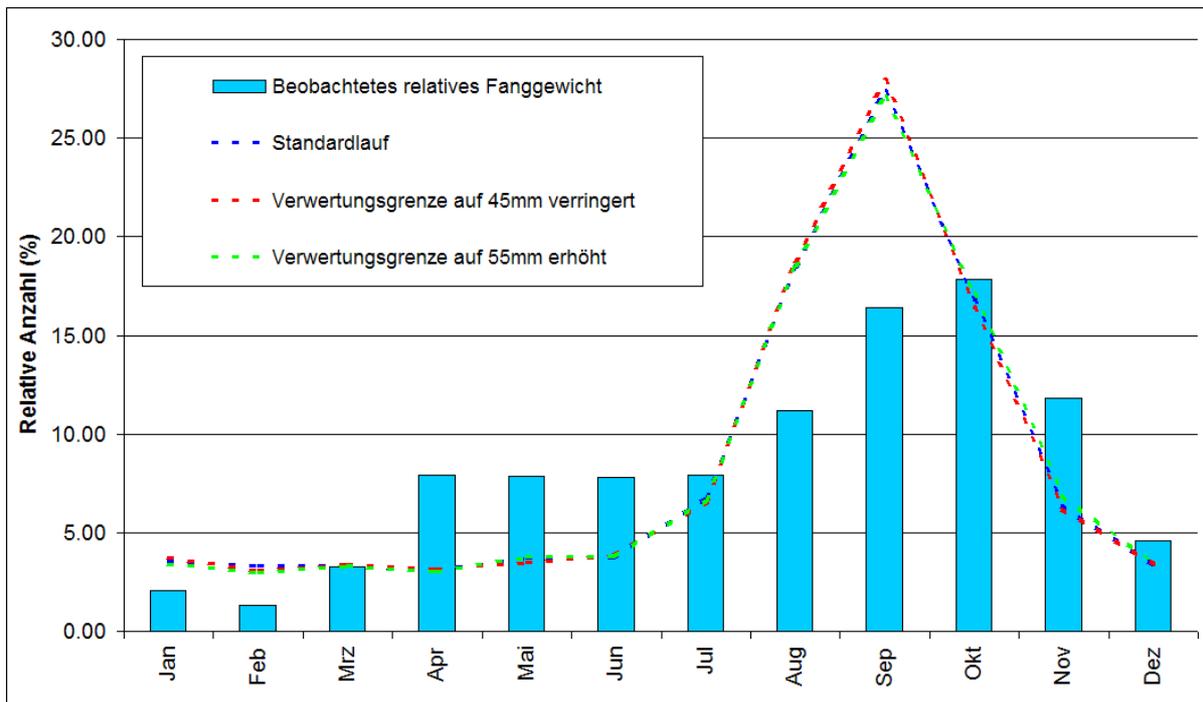


Abbildung 8-87: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

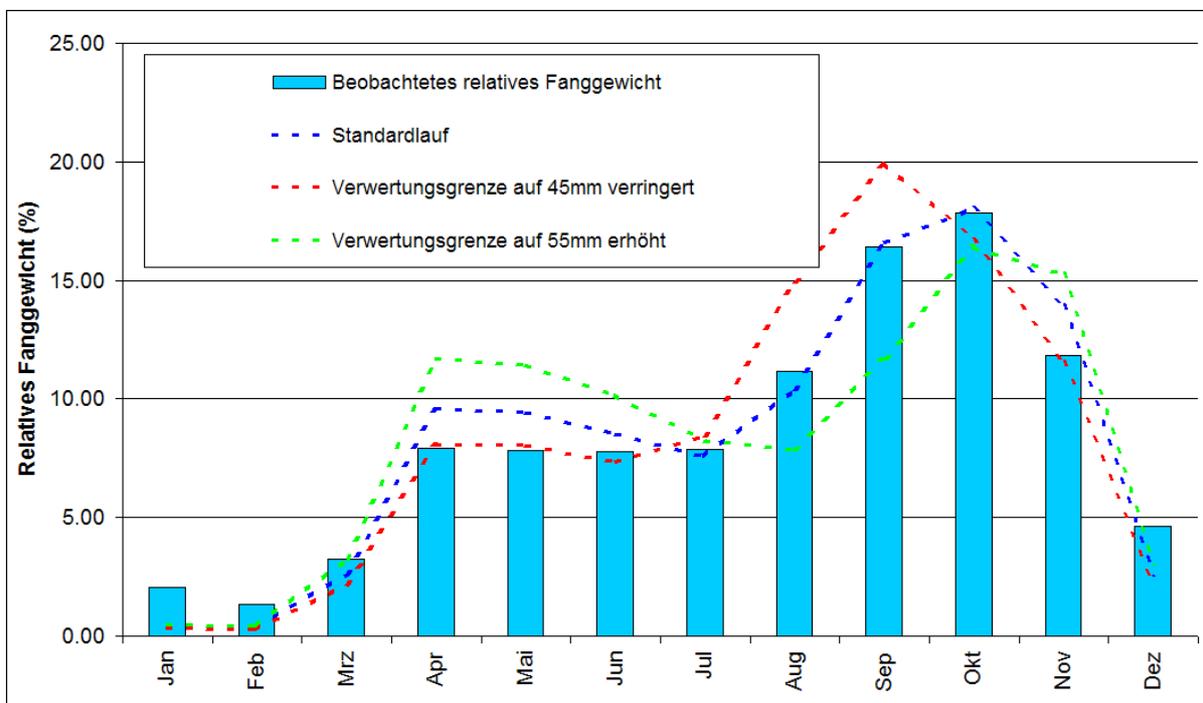


Abbildung 8-88: Relative Fanggewichte im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

Die relativen Fanggewichte unterscheiden sich hingegen. Der Herbstfischereipeak verschiebt sich mit zunehmender Verwertungslänge nach hinten (Abbildung 8-88). So liegt der Höhepunkt des Krabbenfangs beim Standardlauf (mit 50mm Verwertungslänge) im Oktober und fällt danach steiler ab als er zuvor ansteigt. Bei

55mm Verwertungslänge steigt der Graph zum Oktober hin stärker an als er danach abfällt. Dies weist darauf hin, dass der 55mm-Peak später liegt. Der Graph des 45mm Verwertungsgrenzen-Lauf liegt im September.

Im Frühjahr/Frühsummer liegen die relativen Fanggewichte der Simulationen umso höher, je größer die Verwertungsgrenze ist. Die Gesamtjahresfangmengen liegen sowohl bei abgesenkter als auch bei angehobener Verwertungslänge höher als die des Standardlaufs: bei 45mm sind es 17181 Tonnen, bei 55mm hingegen 16903 Tonnen.

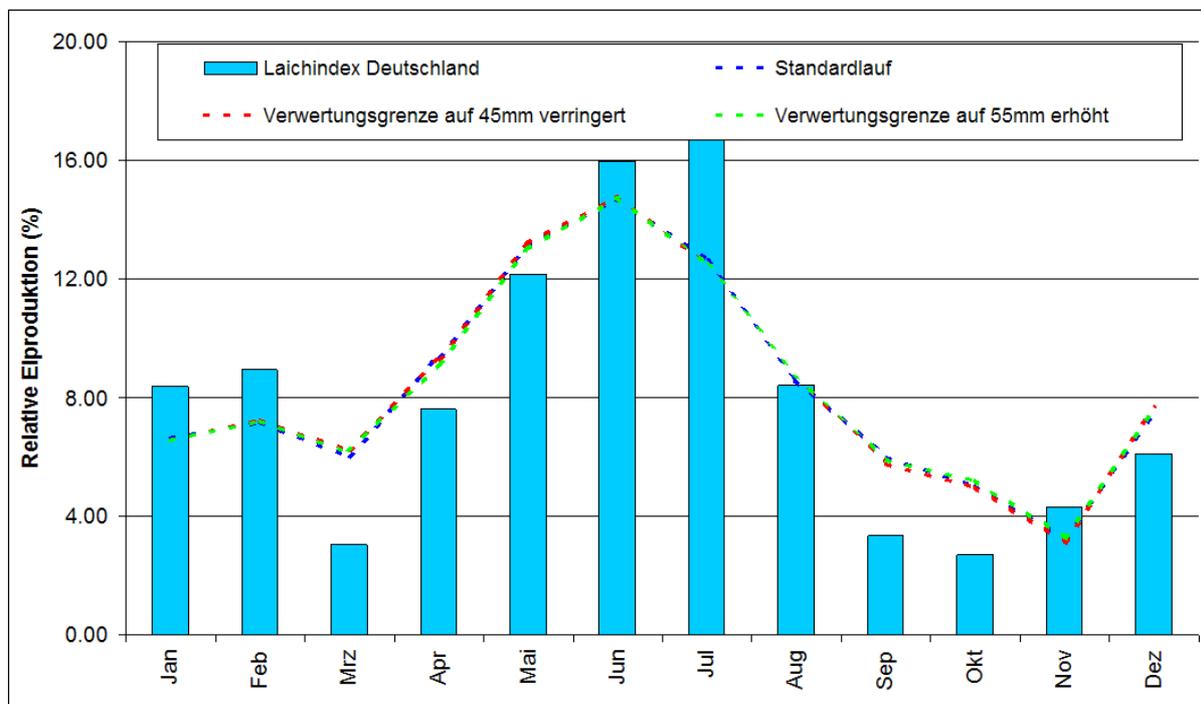


Abbildung 8-89: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

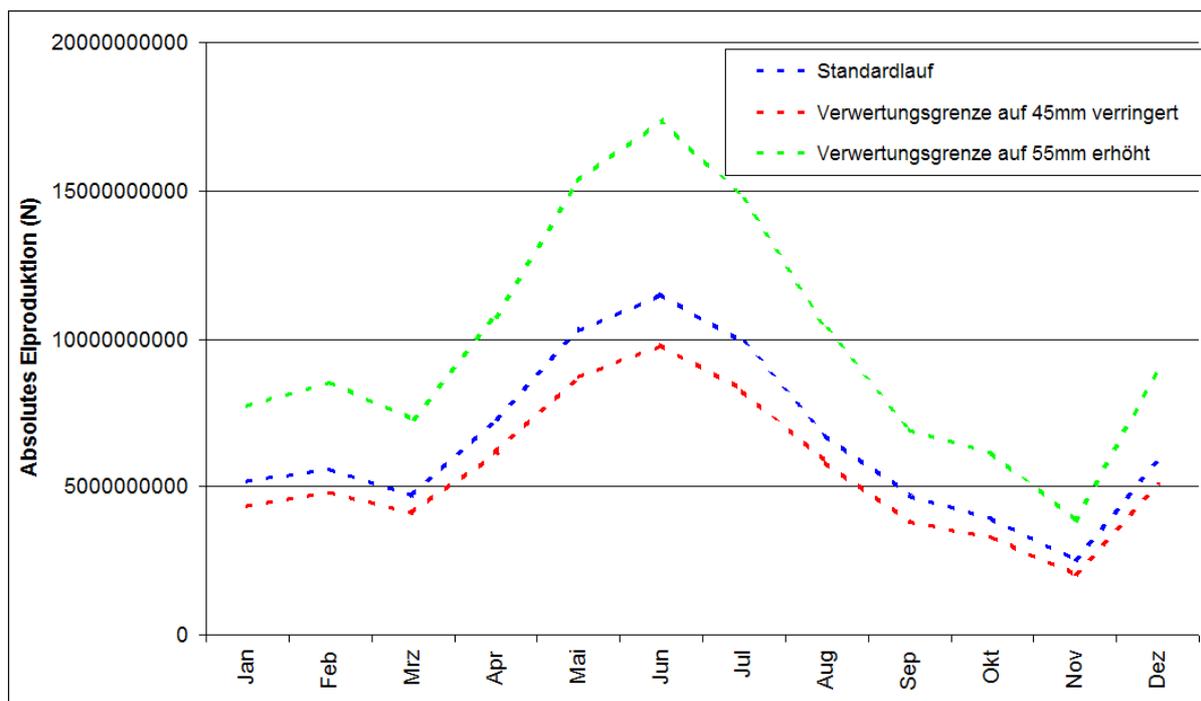


Abbildung 8-90: Absolute Eiproduktion im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

Die relative Eiproduktion der drei betrachteten Läufe unterscheidet sich nicht (Abbildung 8-89). Die Absoluten Zahlen (Abbildung 8-90) hingegen zeigen, dass bei 55mm deutlich mehr Eier produziert werden ($1.2 \cdot 10^{11}$) als bei kleineren Verwertungslängen ($6.6 \cdot 10^{10}$ bei 45mm und $7.8 \cdot 10^{10}$ bei den 50mm des Standardlaufs).

8.2.4.3.4 Futterkrabbenfischerei

Die Läufe wurden ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Die relativen Darstellungen der 15 und 50mm Rekrutierung liegen sehr eng zusammen (Abbildung 8-91 und Abbildung 8-92), wobei der 50mm Rekrutierungspeak weniger distinkt ist als der des Standardlaufs. Auch die relative Eiproduktion ist bei allen betrachteten Läufen gleich (Abbildung 8-94).

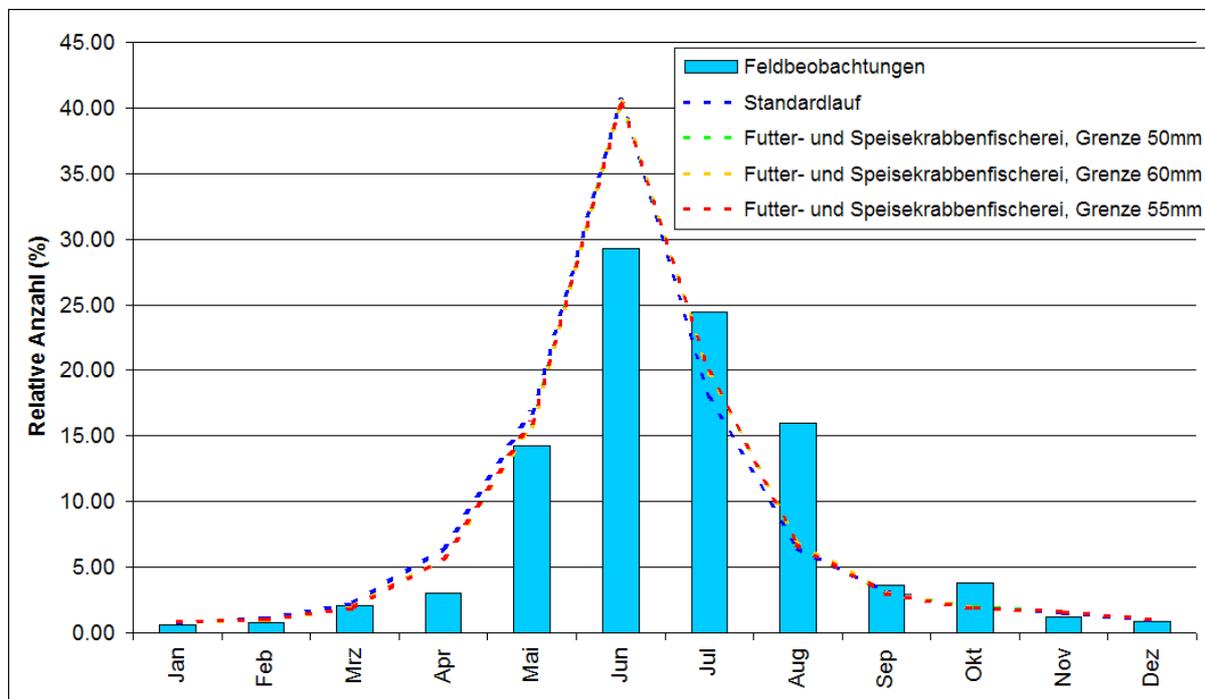


Abbildung 8-91: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

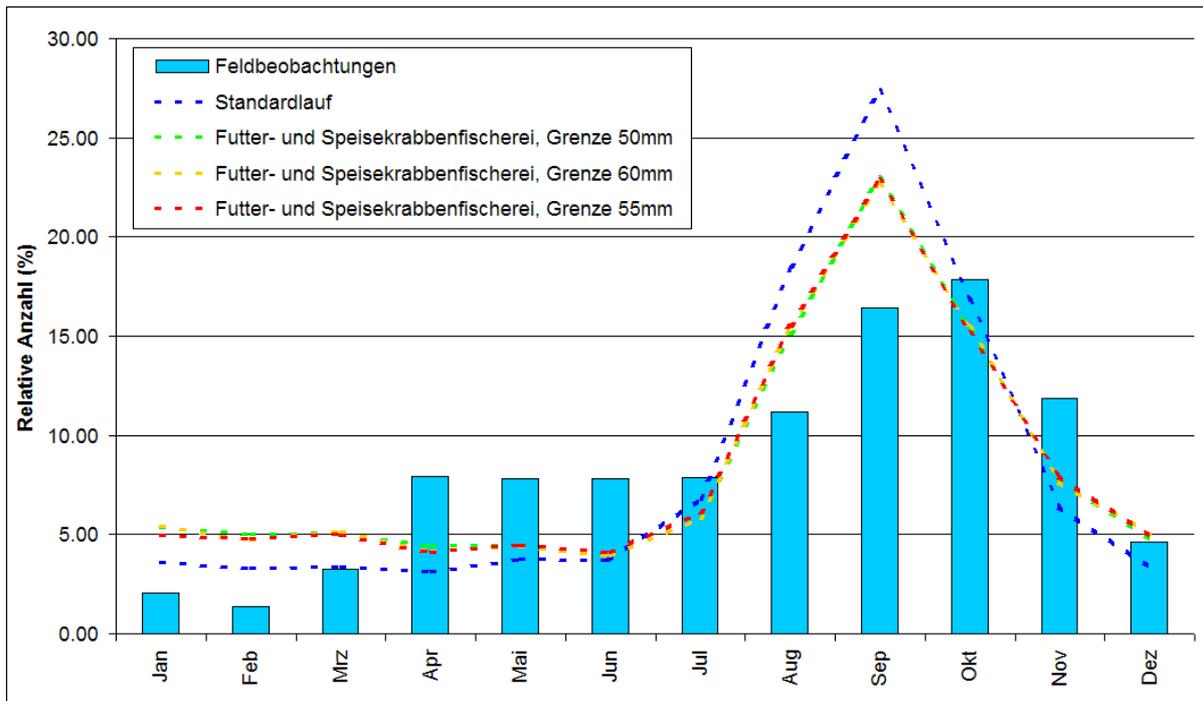


Abbildung 8-92: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

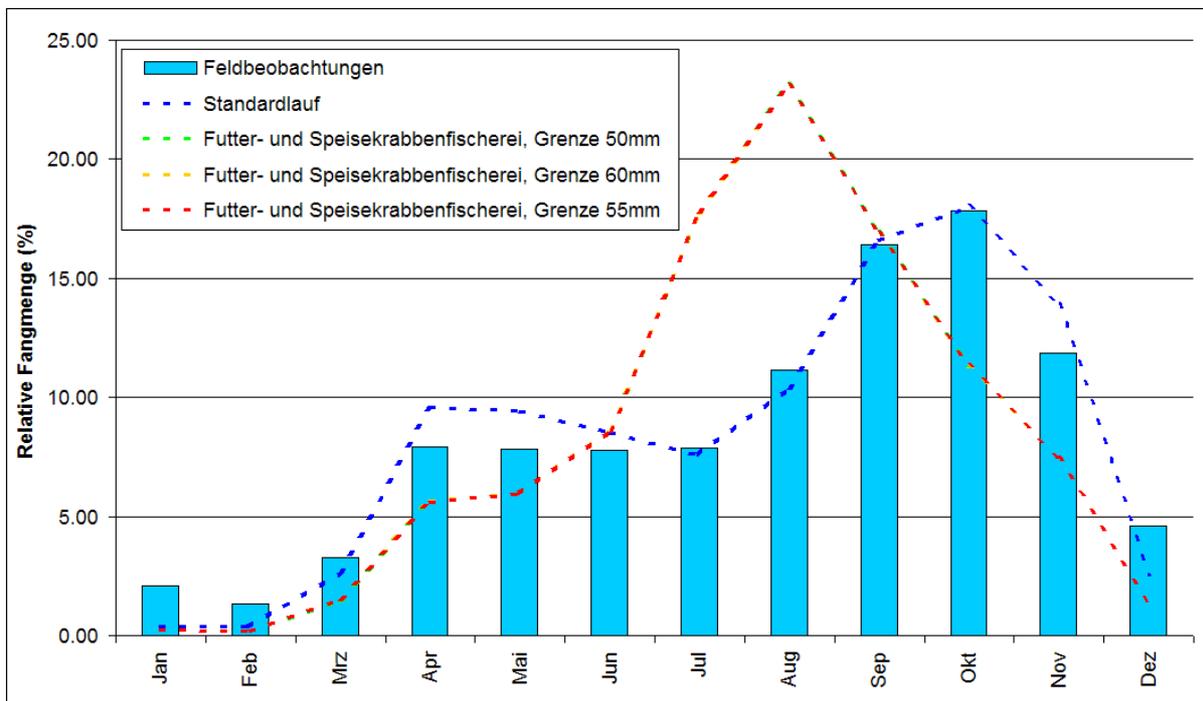


Abbildung 8-93: Relative Fangmengen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

Die relativen Fangmengendarstellungen der Futterkrabbenfischereiläufe sind untereinander gleich, unterscheiden sich jedoch vom Standardlauf. Das Maximum der Fänge liegt im August, da die für die Futterkrabbenfischerei benötigten kleineren Tiere schon früher zur Verfügung stehen als die für die Speisekrabbenfischerei.

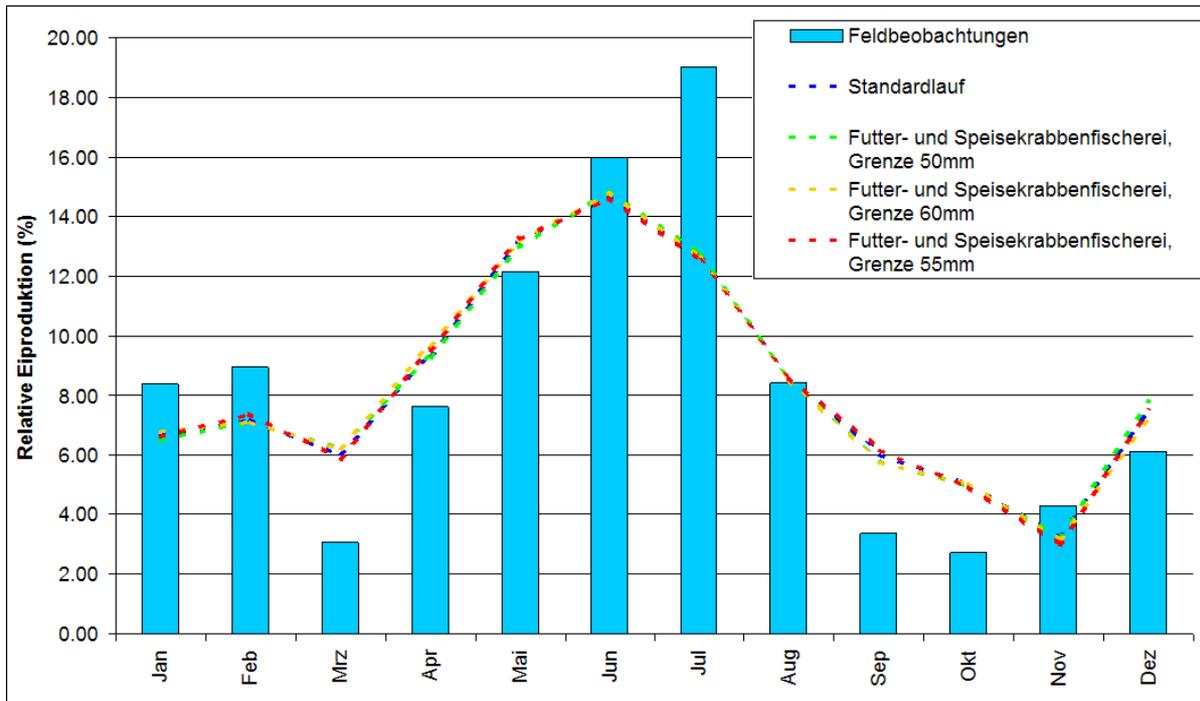


Abbildung 8-94: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

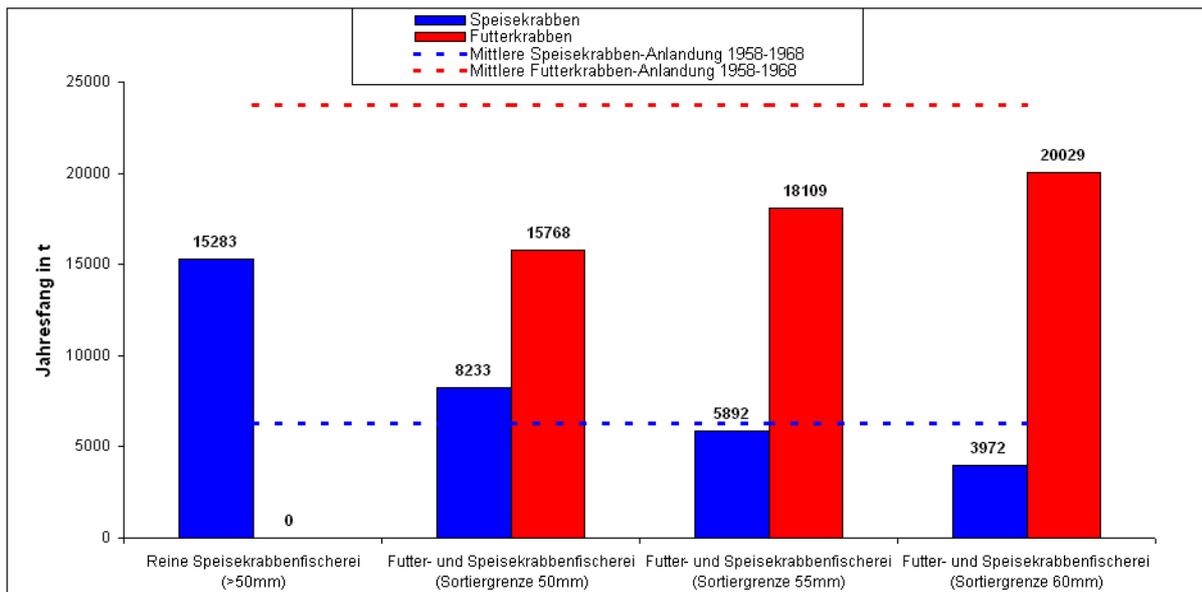


Abbildung 8-95: Simulierte Speise- und Futterkrabben-Jahresfangmengen des Zweigeschlechterlaufs und der Futterkrabbenläufe

In welcher Weise sich die Futterkrabbenfischerei (also die frühzeitige Entnahme von Tieren, die für die Speisekrabbenverwertung noch zu klein sind) auf die Konsumkrabbenfangmenge auswirkt, sieht man in Abbildung 8-95. Der Vergleichslauf (Zweigeschlechterlauf, eingestellt auf 15283 Tonnen) erreichte die höchste Fangmenge, da es hier keine Futterkrabbenfischerei gibt. Implementiert man in der Simulation zusätzlich die Futterkrabbenfischerei bei sonst gleichen Einstellungen, entscheidet die Sortiergrenze darüber, wie stark die Gesamtfangmenge sich in Konsum- und Futterkrabben aufspreizt.

Bei einer Grenze von 50 mm erhält man etwa $\frac{1}{3}$ Speise- und $\frac{2}{3}$ Futterkrabben. Verschiebt man diese Grenze nur um 5mm, verbleiben etwa $\frac{1}{4}$ des Fangs an Speise- und $\frac{3}{4}$ als Industriekrabbe. Bei 60mm schließlich fallen nur noch etwa $\frac{1}{5}$ des Fangs unter die Bezeichnung Speisekrabbe, 80% der Tiere werden dann als Futterkrabbe verwertet.

8.2.4.3.5 Variation der F und Ms (Niedergang Gadiden, Zunahme Fischerei)

Die Läufe wurden ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Da alle Läufe mit der gleichen Kohortengröße initialisiert wurden, lassen sich am besten die absoluten Werte für den Fang (Abbildung 8-96) und die Eiproduktion (Abbildung 8-97) miteinander vergleichen.

Erhöht man die fischereiliche Sterblichkeit, ohne dass die natürliche Sterblichkeit sich vermindert, führt dies zu höheren Fängen in der zweiten Jahrehälfte, jedoch geringeren in der ersten. Verringert sich die natürliche Sterblichkeit, ohne dass die Fischerei sich ändert, ändert sich das Muster nicht, die Fänge werden jedoch mit abnehmendem M größer.

Kombiniert sich der Effekt einer niedrigeren natürlichen Sterblichkeit (hier halbiert) mit zunehmendem F, so unterscheiden sich die Fangmengen dahingehend, dass im Frühjahr bei kleineren F größere Fänge realisiert werden können, die Herbstmenge annähernd unabhängig von einer mäßigen Veränderung der fischereilichen Sterblichkeit ist und somit der Gesamtjahresfang bei geringerem Aufwand höher ist (Abbildung 8-98).

Bezogen auf die Eiproduktion haben weder eine Änderung der natürlichen noch der fischereilichen Sterblichkeit Auswirkungen auf das zeitliche Muster, wohl aber auf die Menge der produzierten Eier (Abbildung 8-97). Erhöhungen des F senken die Anzahl der produzierten Eier, Verminderungen des M erhöht deren Anzahl. In Kombination vermögen sie sich auszugleichen.

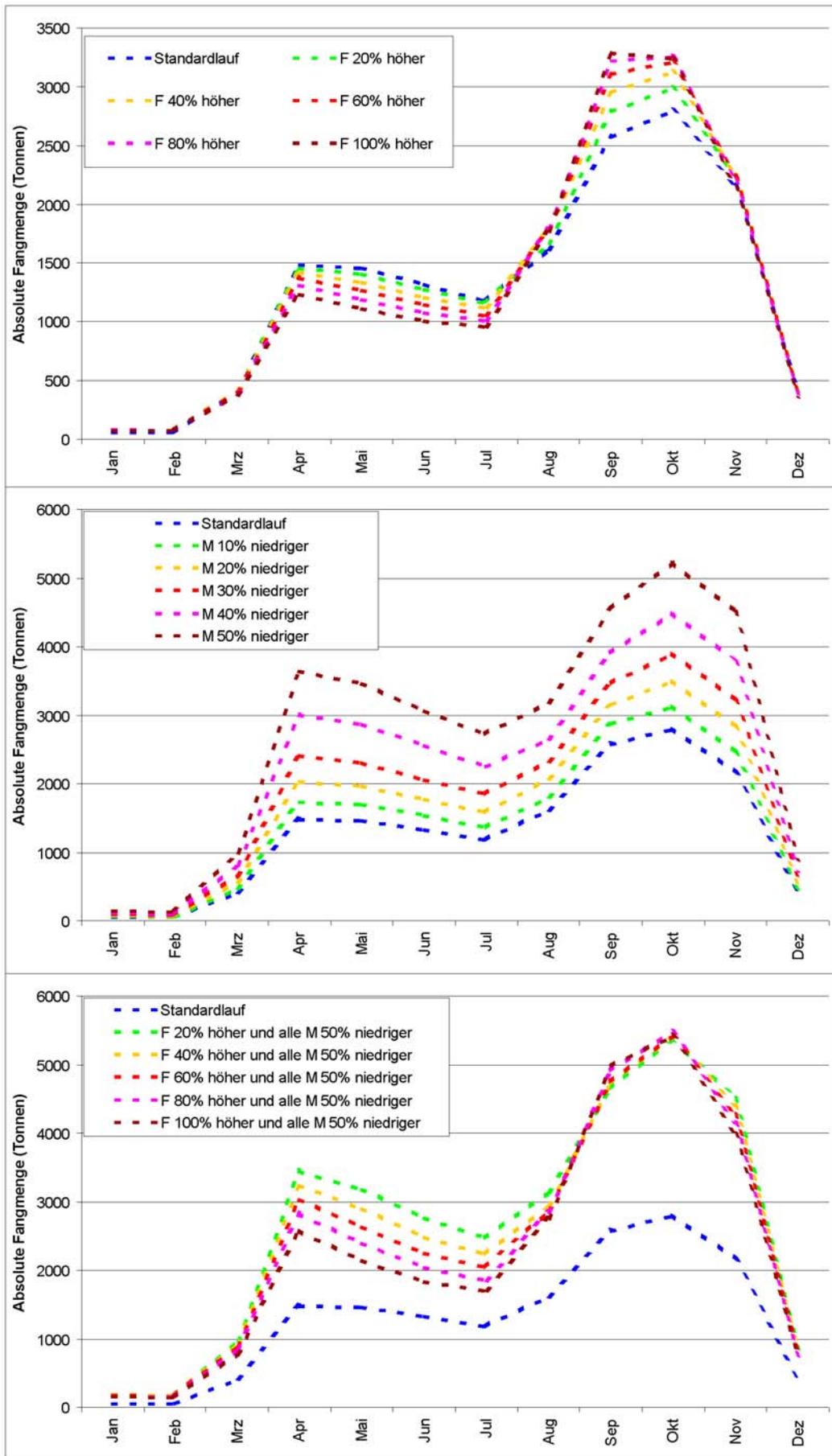


Abbildung 8-96: Absolute Fangmengen bei verschiedenen Mortalitätsregimes

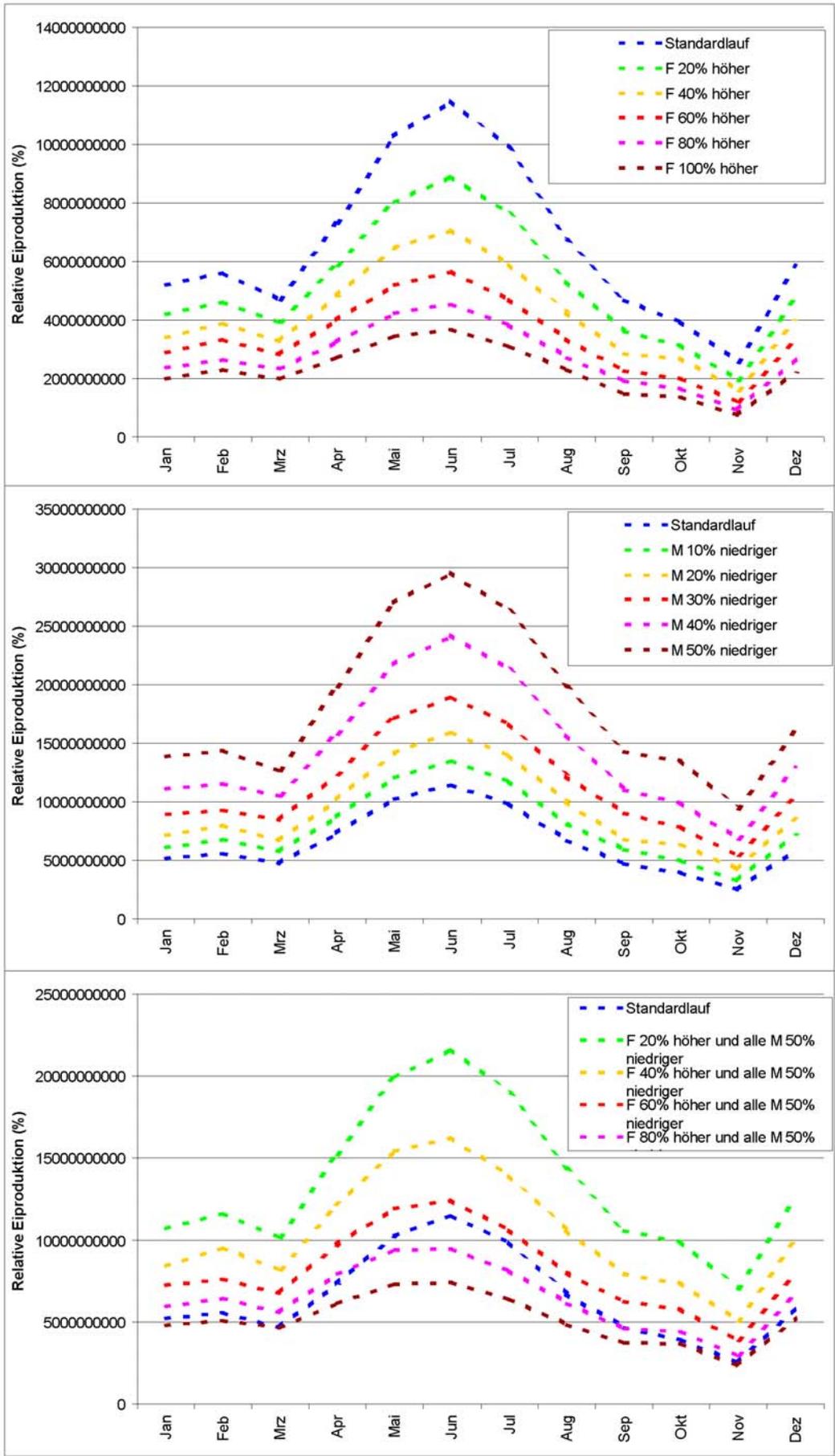


Abbildung 8-97: Absolute Eiproduktion bei verschiedenen Mortalitätsregimes

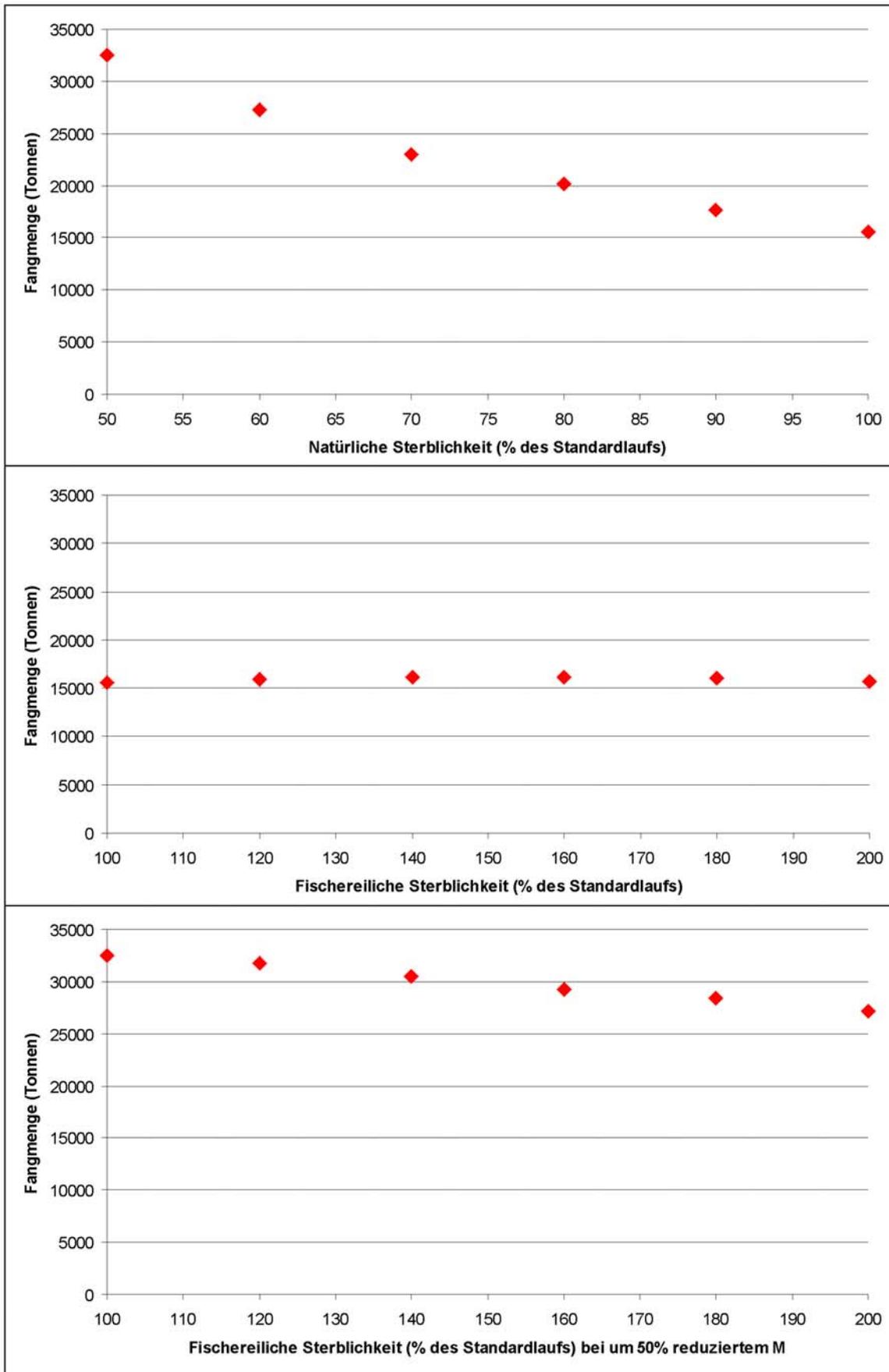


Abbildung 8-98: Entwicklung des Gesamtjahresfangs bei Variation von M und F

8.2.4.4 Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten

Die Läufe wurden ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht.

Betrachtet man die Ergebnisse der relativen Eiproduktion (Abbildung 8-99 bis Abbildung 8-101), so fällt auf, dass die Läufe mit den länderspezifischen Temperaturen aber ohne ihren eigenen Laichindex weder den länderspezifischen Laichindex, noch den verwendeten Laichindex von Temming und Damm reproduzieren. Verwendet man allerdings zusätzlich einen länderspezifischen Laichindex, so regelt sich die Eiproduktion auch auf ihn ein.

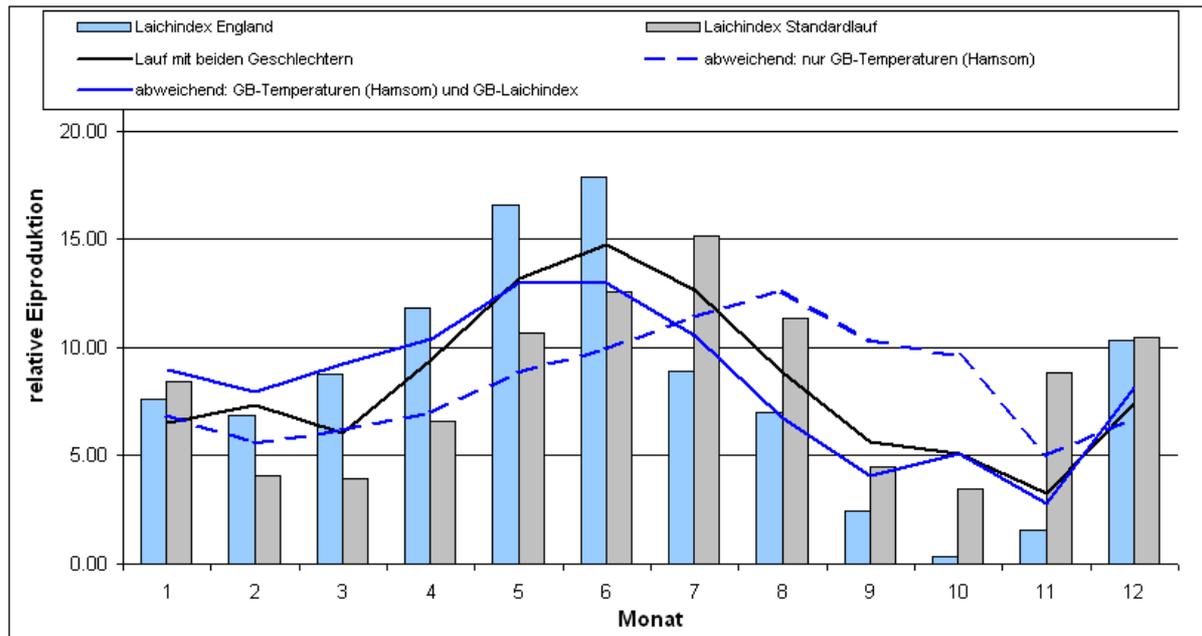


Abbildung 8-99: Relative Eiproduktion in den England-Simulationen

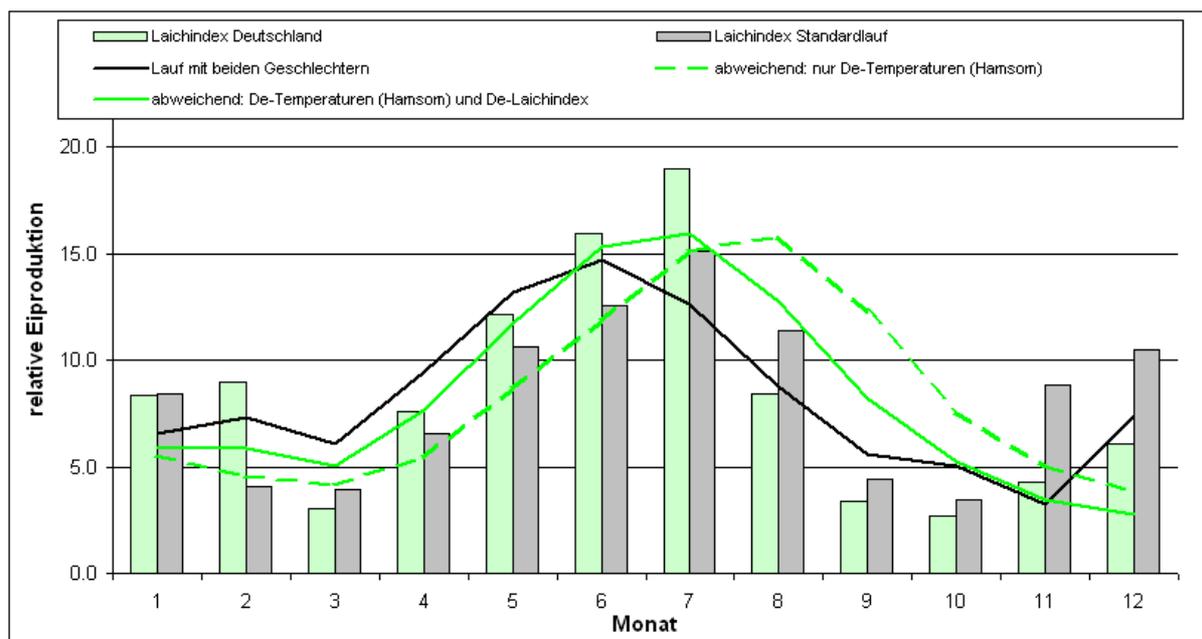


Abbildung 8-100: Relative Eiproduktion in den Deutschland-Simulationen

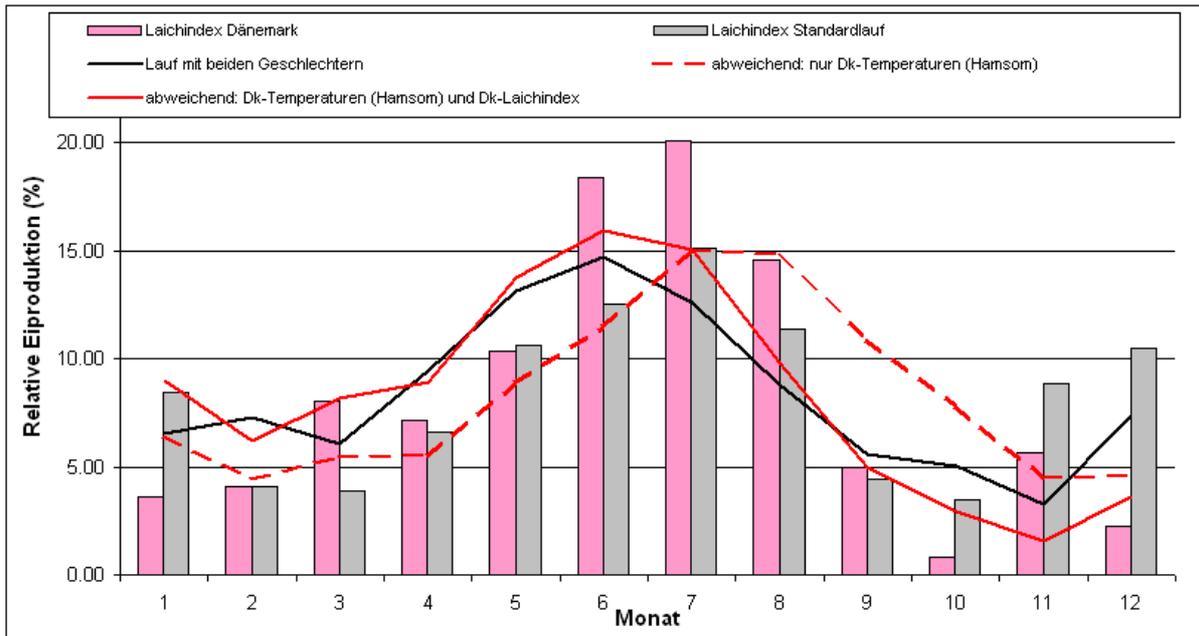


Abbildung 8-101: Relative Eiproduktion in den Dänemark-Simulationen

Wie schon im Abschnitt zur Modellierung beider Geschlechter (Kapitel 8.2.4.1.2) erwähnt, sollen noch einige Beispiele für Geschlechterverteilungen präsentiert werden, die die Grenzen dieses Simulationsmodells aufzeigen.

Im Folgenden sind für jede länderspezifische Modellierung gute und schlechte Beispiele für die Abbildung der in einzelnen Monaten beobachteten Geschlechterverhältnisse gegeben. Hierbei handelt es sich durchweg um Simulationen mit den entsprechenden Länder-Temperaturen *und* den entsprechenden Länder-Laichindizes.

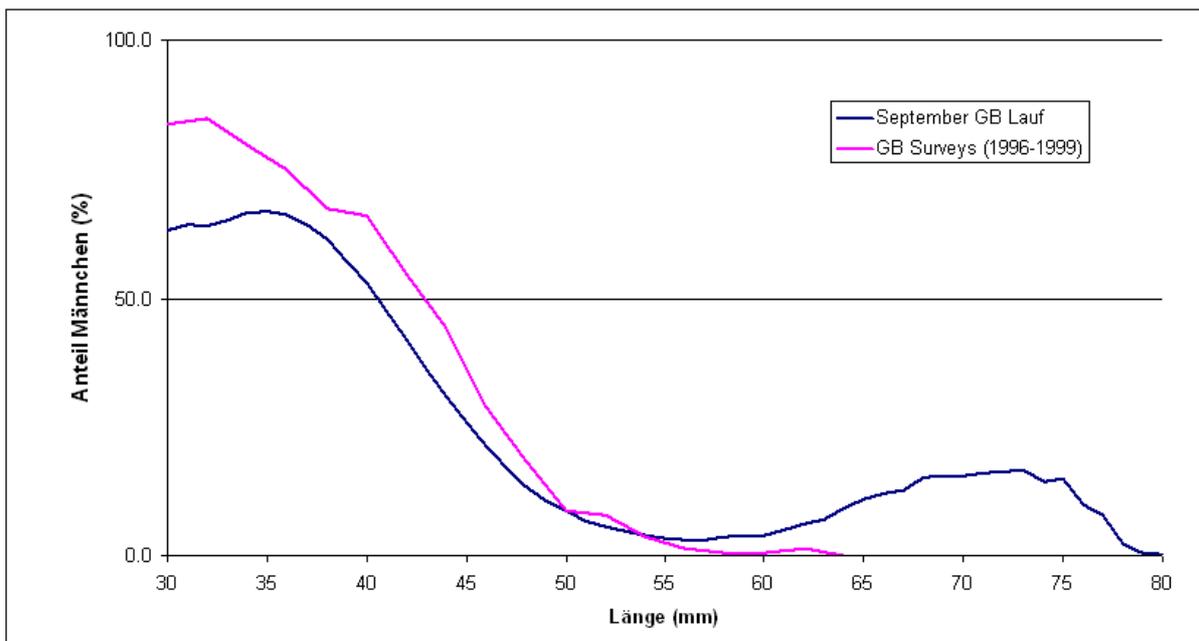


Abbildung 8-102: Geschlechterverhältnis im September des England Laufs mit englischem Laichindex und aus dem Survey

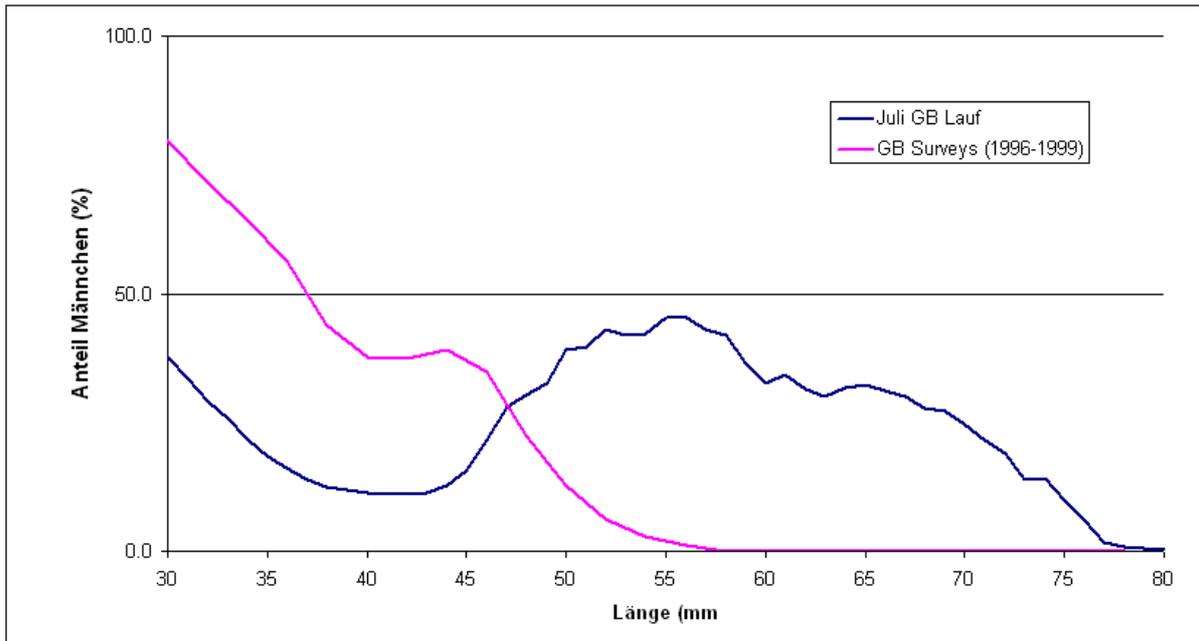


Abbildung 8-103: Geschlechterverhältnis im Juli des England Laufs mit englischem Laichindex und aus dem Survey

Während im England-Lauf im September (Abbildung 8-102) gute Übereinstimmungen zwischen Modell und Beobachtung gefunden wurden, sehen diese im Juli (Abbildung 8-103) konträr aus.

Im Deutschland-Lauf findet man im September gute Übereinstimmungen der Simulation mit den Beobachtungen von Hufnagl, die jedoch von denen des Demersal Young Fish Surveys abweichen (Abbildung 8-104). Schon einen Monat später produziert die Simulation völlig von den Beobachtungen abweichende Geschlechterverhältnisse (Abbildung 8-105).

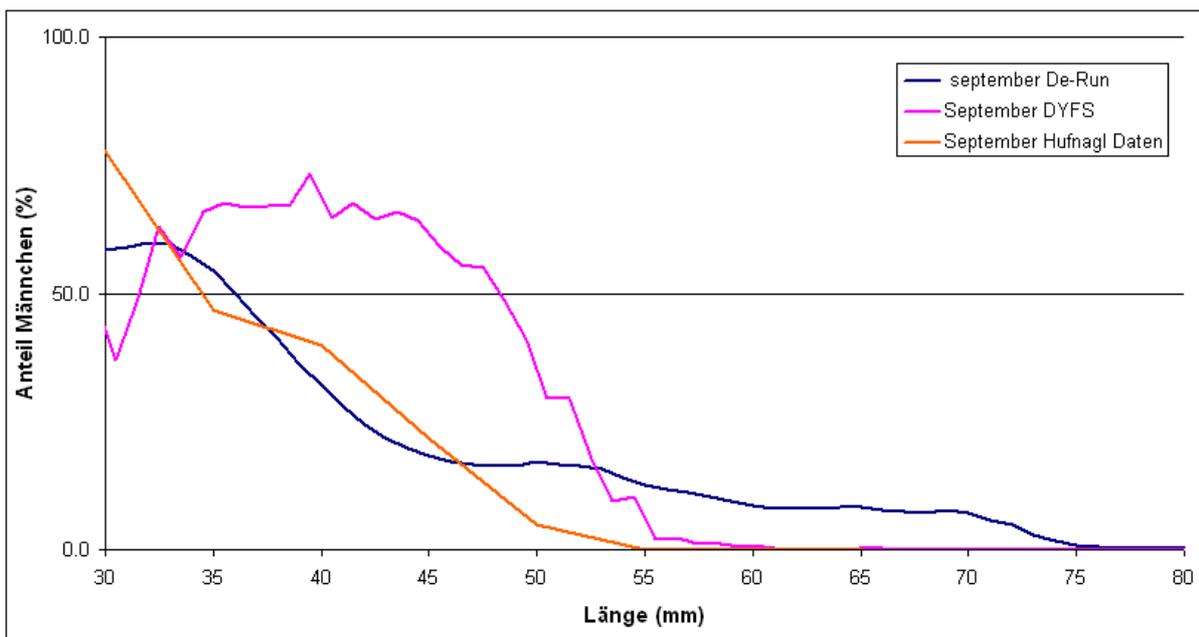


Abbildung 8-104: Geschlechterverhältnis im September des Deutschland-Laufs mit deutschem Laichindex und aus den Surveys

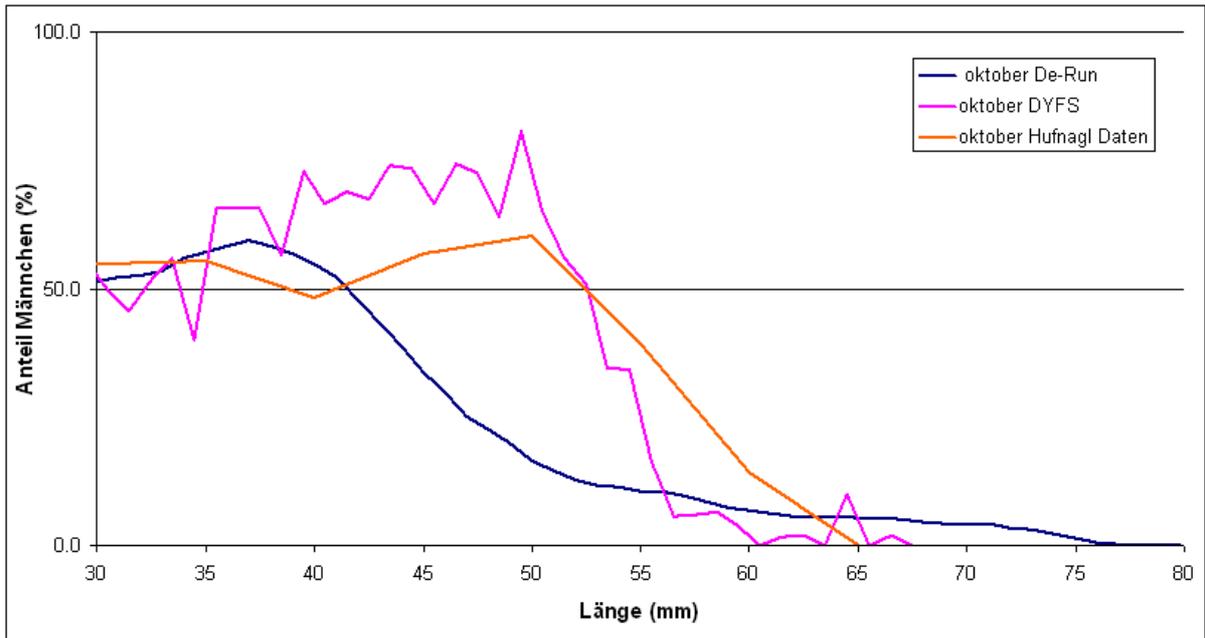


Abbildung 8-105: Geschlechterverhältnis im Oktober des Deutschland-Laufs mit deutschem Laichindex und aus den Surveys

Auch bei den dänischen Läufen finden sich gute Übereinstimmungen zwischen Simulation und Beobachtung, hier im November in Abbildung 8-106, und schlechte, wie bei diesem Lauf im Juli (Abbildung 8-107).

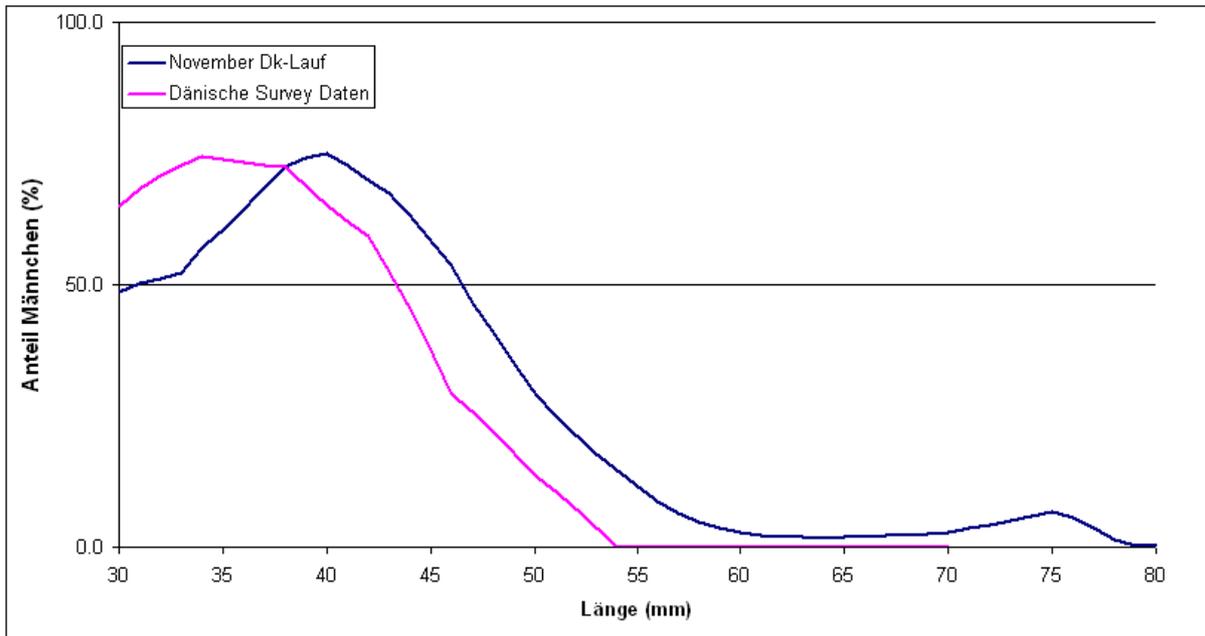


Abbildung 8-106: Geschlechterverhältnis im November des Dänemark-Laufs mit dänischem Laichindex und aus dem Survey

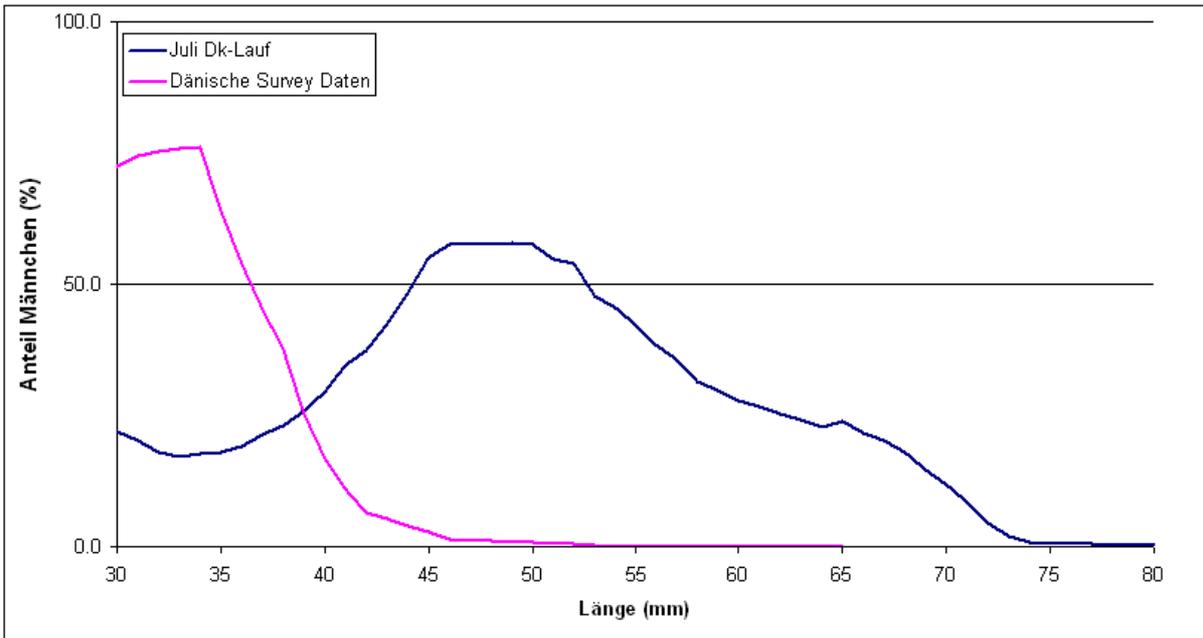


Abbildung 8-107: Geschlechterverhältnis im Juli des Dänemark-Laufs mit dänischem Laichindex und aus dem Survey

8.3 Diskussion Modellteil

In dieser Arbeit wird die Entwicklung und die Anwendung eines Simulationsmodells vorgestellt. Daher erscheint es nur logisch, die Ergebnisse auch für beide Teilbereiche getrennt vorzunehmen.

8.3.1 Die Entwicklung

Bei der Entwicklung des *Crangon*-Simulators wurden alle dem Projektgeber versprochenen Funktionalitäten implementiert und größtenteils erfolgreich in Szenarienläufen angewandt. Er hat sich als leicht zu installierendes System mit größtenteils guter Stabilität herausgestellt. Derzeit existiert wohl für keinen anderen befischten Bestand ein derart intuitiv zu verstehender Simulator, der gleichzeitig über ausreichende Modifikationsmöglichkeiten verfügt, verschiedene Temperatur- und/oder Befischungszustände zu modellieren ohne dabei als Black-Box-System dem Nutzer die Einsicht in das Geschehen zu verweigern. Im Gegenteil ist es dem Anwender möglich, jeden genutzten Parameter zu überprüfen und zu ändern.

Modellentwicklung ist in einer Eigenschaft der klassischen Softwareentwicklung für Betriebssysteme, Anwendungsprogramme oder auch Spiele viel ähnlicher als der Entwicklung von Probenahmegeräten oder Labormethoden: sie ist quasi nie abgeschlossen und kann immer noch besser gemacht werden. Insofern handelt es sich bei der hier vorgestellten Simulationsumgebung nicht um die bestmögliche, sondern um den nächsten Schritt in einer Reihe von vielen. Einerseits wurden viele Erkenntnisse der letzten Jahre, wie Parameter aus Laboruntersuchungen und Feldbeobachtungen, in gesonderten Studien entwickelte Submodelle oder auch von der *Crangon*-Forschung unabhängige Theoriegebilde wie die Size-Spectrum-Theory mit dem allgemeinen Wissen um die Nordseegarnele zusammengebracht. Andererseits ist die Simulationsumgebung zwar derzeit nutzbar, doch kann an vielen Stellen mit vergleichsweise geringem Aufwand noch Wesentliches erreicht werden.

8.3.1.1 Performanz

8.3.1.1.1 **Derzeitiger Zustand**

Die Zeit, die zum Durchlauf eines einzigen Simulationslaufs erforderlich ist, beträgt derzeit auf Standardhardware etwa zwanzig auf Highendhardware etwa zwölf Stunden. Verantwortlich hierfür ist eine am Anfang des Projektes festgelegte Anforderung, dass jeder Modelzustand der Simulation zur späteren Auswertung zur Verfügung stehen soll. Dies machte eine vergleichsweise große Datenstruktur für das Zielobjekt der Simulation notwendig und hieraus resultieren neben den großen Bearbeitungszeiten auch die immensen Speichervolumina, die für das Vorhalten der Simulationsumgebung notwendig sind.

8.3.1.1.2 **Änderungsmöglichkeiten**

Wenn man den Simulator nicht von Grund auf neu schreiben möchte, gibt es zwei Möglichkeiten, die Performanz sowohl auf der Ebene der Simulationszeiten als auch des Speicherbedarfs zu senken.

8.3.1.1.2.1 Modifikation der Datenstruktur der Kohorten

Eine ganze Reihe von kohortenspezifischen Informationen wird redundant gespeichert. Während die aktuelle Länge einer Kohorte genauso wie die aktuelle Anzahl von Individuen, Anzahl von Häutungen oder der Tagestemperaturwert

Informationen sind, die man für jeden Zeitschritt individuell speichern muss, will man jeden Modellzustand bevorraten, gibt es doch auch kohortenspezifische Informationen, die sich während der Simulationsperiode nicht ändern.

Die zufallszahlenabhängigen Wachstums- oder Entwicklungsparameter beispielsweise werden der Kohorte einmal übergeben. Genauso sind die Angaben über die Individuenanzahl, Länge, Alter und Position bei Erreichen verschiedener Ereignisse (Eintritt in die Larval-, Juvenil-, Adultphase oder das Aussterben der Kohorte) einmalige Ereignisse, die nicht jedem Tages-Kohortenobjekt zugeordnet sein müssen sondern getrennt behandelt und gespeichert werden könnten.

Die Aufteilung in tagesspezifische Kohorteninformationen und in generelle Kohorteninformationen sollten Speichereinsparungen im Bereich von etwa 25% des Gesamtspeichervolumens erbringen können. In Bezug auf die benötigte Rechenzeit können die Einsparungen höher liegen, da gerade übervolle Arbeitsspeicher besondere Managementlatenzen, wie häufigere Objektdereferenzierung und –löschung oder auch Abgleiche mit und Übertragung in und aus Swap-Dateien, nötig machen. Eine Anpassung der derzeitigen Programmstruktur sollte in drei bis sechs Monaten (inklusive der notwendigen Tests) machbar sein.

Man könnte sich auch vorstellen, die Datenstruktur noch kleiner, und dafür variabler, zu gestalten. Dies würde voraussetzen, dass der Nutzer im Vorhinein genau weiß, welche Analysen er mit einem Simulationslauf durchführen möchte und welche der Datenstrukturen damit verknüpft sind, so dass er auf die nicht benötigten verzichten könnte. Eine derartige Herangehensweise ist in quelltextbasierten Simulatoren leichter realisierbar als in dem hier vorgestellten, da durch die Graphische Benutzerschnittstelle (GUI=graphical user interface) schon vorab Einschränkungen der Modellmodifikation vorgegeben sind. Wollte man das GUI ähnlich variabel machen wie einen Quelltext, würde dies erhebliche Entwicklungsarbeit alleine am GUI erfordern, die über die in diesem Projekt geleistete Softwarearbeit weit hinausgehen würde.

8.3.1.1.2.2 Abkehr von der Aufbewahrungsanforderung für die Ergebnisdaten

Die wohl größten Reserven zur Steigerung der Performanz und der Gleichzeitigen Reduktion der Speichervolumina liegen in der Anforderung, jeden Modellzustand zu bevorraten. Im Fall der Aufgabe dieser Anforderung würde man auf einen Gutteil der Kohortendatenstruktur verzichten können um vorab definierte aggregierte Zählerarrays zur Ergebnisspeicherung zu nutzen. Immer wenn eine Kohorte ein bestimmtes Ereignis überschreitet, würde dann ein entsprechender Zähler erhöht und gegebenenfalls Nebenwerte (wie Individuenzahl und ähnliches) in eigenen Statistiken analysiert.

Wieder wäre dies leichter in einem Quelltext zu modifizieren, doch kann man sich mit einigen Einschränkungen der möglichen Analysen auch einen adaptiertes GUI vorstellen, das weitreichende Analysevorgänge modifizieren lässt. Nachträgliche Analysen der simulierten Läufe sind dann natürlich nicht mehr möglich, dafür würden die Speichervolumina je nach Detailgrad der Ausgabestatistiken zwischen wenigen Kilobyte und einigen Hundert Megabyte je Anwendung liegen, im Vergleich zu derzeit etwa 30 Gigabyte je Lauf.

Der Nachteil wäre hier die notwendige Anpassung des gesamten Simulators: im Wesentlichen würde es auf eine Neuprogrammierung hinauslaufen

8.3.1.2 Nutzbarkeit

8.3.1.2.1 **Allgemeines**

Bei allen Nachteilen in der Anpassbarkeit im Vergleich zu einem quelltextbasierten Simulator, die eben auch die Laufzeitperformanz beeinflussen, sei hier ein Vorteil des GUI-basierten Systems genannt: Des Programmierens Unkundige können sich anschaulich informieren, wie die Simulation funktioniert. Das betrifft nicht nur gänzlich Fachfremde oder Studierende, die sich gerade erst in populationsdynamische Themen oder gar die Modellierung einarbeiten, sondern durchaus auch Wissenschaftler, die im gleichen Forschungsgebiet arbeiten, aber nicht selbst modellieren. Für jemanden, der mit seiner Arbeit bei Feldprobenahmen oder im Labor für die in diesem Simulator verwendeten Parameter sorgt, kann es durchaus nicht nur erbaulich sein, zu sehen, dass seine Ergebnisse auch genutzt werden. Vielmehr kann die Art und Weise, wie seine Ergebnisse genutzt werden, ihn ja auch zu kritischen Hinweisen an den Modellierer oder der Modifikation seiner eigenen Arbeit veranlassen. Diese Kommunikation wird durch die Abkehr vom Black-Box-System des quelltextorientierten Simulators, hin zu einer intuitiv erfassbaren Benutzerschnittstelle, klar gestärkt. Die mangelnde Performanz kann daher dem ein oder andern Nutzer von untergeordneter Wichtigkeit sein.

8.3.1.2.2 **Derzeit mögliche Anwendungen**

Bei allen Simulationsprogrammen stellt sich die Frage, wofür diese verwendet werden können. In diesem Kapitel soll aufgezeigt werden, wofür der Simulator, so wie er ist, angewandt werden kann. Die nicht möglichen Anwendungen finden sich im folgenden Kapitel.

Bereits in Kapitel 8.3.1.2.1 wurde dargelegt, dass Wissenschaftler und Studierende, die nicht programmieren können, nun eine Möglichkeit haben, die Konzepte des diesen Simulationen zugrundeliegenden Modells zu erfassen und (auch mit dem Ersteller des Simulators) zu diskutieren. Einem Einsatz des Simulators in populationsdynamischen Vorlesungen und mit „hands on“ Sitzungen ist geplant und wird demnächst stattfinden.

Für im Feld oder Labor arbeitende Wissenschaftler ist häufig interessant, in welcher Genauigkeit, zeit-räumlicher Auflösung oder Grad der Aggregation der Daten Parameter veröffentlicht werden sollten, um sie den modellierenden Kollegen nutzbar zu machen. Ferner stellt sich manchmal schon bei der Planung von Versuchen oder Probenahmen die Frage nach dem Design eben dieser Datenbeschaffungsmassnahmen. Das leicht verständliche GUI dieses Simulators gibt den Kollegen die Möglichkeit, einzelne Parametervariationen zu verändern um oben genannte Fragen zu beantworten.

Die wichtigsten Anwendungen sind aber natürlich die offensichtlichen, nämlich die Untersuchung, welche Auswirkung Änderungen der Temperatur (verhaltens-, wetter- oder klimainduziert) und Änderungen der Mortalitäten (Änderung der Prädatorenhäufigkeit, der Fischereitätigkeit) auf Fangmengen und Bestandscharakteristika haben.

Zur Aussagekraft wird im folgenden Kapitel, aber auch in der Diskussion der Anwendungen (Szenarienläufe), näheres erläutert, doch sei hier und gerade in Hinsicht auf die Anwendung in geänderten Temperatur- und Mortalitätsszenarien festgestellt: Das zugrundeliegende Simulationsmodell ist ein Yield per Recruit Model. Diese Modelle können, richtig parametrisiert, Trends aufzeigen, die durch unter-

schiedliche Eingaben induziert werden. Man sollte also nicht erwarten, mehr als durchschnittliche Zustände ausgegeben zu bekommen. Ein Managementwerkzeug im Sinne eines Vorhersageberechners ist der Simulator nicht!

8.3.1.2.3 Derzeit nicht mögliche Anwendungen

Derzeit gibt es zwei Blöcke von Anwendungen, die nicht möglich sind. Solche, die derzeit aufgrund von Performanzproblemen noch nicht zuende laufen und solche, für die der Simulator schlicht nicht gemacht ist.

8.3.1.2.3.1 Performanzbeschränkungen

Derzeit bricht das Programm immer dann ab, wenn zu viele Kohortenobjekte zeitgleich im Arbeitsspeicher gehalten werden müssen. Dies führt dazu, dass bis zu einer Überarbeitung des Simulators folgende Funktionen nicht oder nur mit Einschränkungen genutzt werden können:

- Simulation ausgehend von einer vorher gespeicherten Startsimulation
- Nutzung von hydrographischen Eingabedaten
- Vollständig geschlossener Lebenszyklus (lief mit großen Einschränkungen durch)

Möglicherweise könnten die betreffenden Läufe auf einem 64-bit Betriebssystem auf einem Rechner mit deutlich mehr als 8 Gigabyte RAM genutzt werden (da dann mehr Arbeitsspeicher adressiert werden kann). Inwieweit das .net-Framework dann den vollen Arbeitsspeicher voll ausnutzt ist allerdings unbekannt. Ein derartiger Computer stand nicht zur Verfügung.

8.3.1.2.3.2 Einsatz als Bewirtschaftungswerkzeug

Da hier ein Modell entwickelt wurde, das noch dazu ein Befischungsmodul enthält, könnte die Frage aufkommen, ob dieses denn als Bewirtschaftungswerkzeug genutzt werden könnte. Abgesehen davon, dass es sich bei den Nordseegarnelen um ein einjähriges Fischereiojekt handelt und ein solches Werkzeug daher wenig Sinn macht, soll die Frage hier dennoch beantwortet werden:

Es handelt sich bei dem *Crangon*-Simulator nicht um ein Vorhersage-Berechner, der standardmäßig in der Bewirtschaftung eines Bestandes eingesetzt werden könnte. Die Simulationen informieren über Trends von Modellzuständen und –zustandsgrößen bei unterschiedlichen durchschnittlichen Eingabeszenarien. Hierbei sei auch gesagt, dass manche Parameter wie die der individuellen Eiproduktion auf sehr kleiner Datenbasis stehen.

Man bräuchte als Ausgangsbasis eine datenbasierte Vorstellung und Standardberechnungsmethode für die Bestandsgröße, die mit den Arbeiten von (Martin 2008) und ICES (2007) zwar an einem Anfang stehen, aber keineswegs ausgereift sind.

Schließlich würde man bei der derzeitigen Struktur des Simulators, verlässliche zukünftige Temperaturdaten benötigen, mit deren Bereitstellung sich die Meteorologie durchaus nicht so leicht tut, wie es Klimaberechnungen für Zeiträume in mehreren Dekaden erscheinen lassen.

Hätte man all diese Voraussetzungen erfüllt müsste das Programm gesonderten Tests unterzogen werden, die die Vorhersage beliebiger Jahre mit bekannten Bestandsgrößen aus Eingabedaten der vorangegangenen Jahre beinhalten. Erst wenn diese zu einer ausreichenden Vorhersagegenauigkeit kämen, könnte man von einem Assessment-Tool sprechen. Im gegenwärtigen Zustand des Simulators und seiner Parametrisierung kann davon keine Rede sein.

8.3.2 Die Anwendung

Der Simulator hat in diversen Anwendungsläufen seine Funktionalität unter Beweis gestellt.

8.3.2.1 Standardlauf

Schon die Vorläufe zum Standardlauf zeigten, dass das Simulationsmodell für die Standardausgaben der 15 mm Rekrutierung, die 50mm Rekrutierungswelle in der Fischerei und die Saisonalität der Fanggewichte sehr stabile Muster ausgab. Lediglich die Eiproduktion war nicht auf Anhieb so zu erzeugen, wie sie sich in den Feldbeobachtungen präsentiert.

Die Auswahl des M/F-Verhältnisses hatte ausgesprochen geringe Auswirkung auf die saisonalen Ausgabemuster, so dass ein mittleres Verhältnis von 1.5/1 verwendet wurde.

Ein minimales Laichalter von 185 Tagen brachte schließlich die besten Übereinstimmungen von Simulation und Felddaten. Dieser Zeitraum betrifft den Zeitraum von Verlassen der Larvalphase bis zum ersten Ablaihen. Wie Abbildung 8-47 zeigt, hatte erst ein minimales Laichalter von 120 Tagen überhaupt einen Einfluss auf die saisonale Verteilung der Eiproduktion, bei kleineren Werten sind die Garnelen noch zu klein, überhaupt Eier zu produzieren.

Der Standardlauf wurde durch Anpassung der initialen Kohortengröße auf eine Jahresfangmenge von 15526 Tonnen eingestellt, was einem guten deutschen Fang der 1980er Jahre entspricht. Von diesem Standardlauf ausgehend wurden alternative Szenarien berechnet:

8.3.2.2 Szenarienläufe

8.3.2.2.1 Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle

8.3.2.2.1.1 Komplexeres Mortalitätssubmodell

Das komplexere Mortalitätsmodell hat gut funktioniert und, bei logischerer Abbildung der längenspezifischen natürlichen Mortalität, vergleichbare Ergebnisse wie der Standardlauf erbracht. Sein Einsatz in zukünftigen Modellläufen (und Aufnahme in die Standardlaufkonfiguration) wird empfohlen. Die Ergebnisse der Fangmengen zeigen aber auch, dass die Anwendung des Anpassungswertes, der die Peterson und Wroblewski-Parametrisierung pauschal um einen festgelegten Betrag anhebt notwendig ist.

8.3.2.2.1.2 Beide Geschlechter modellieren

Die Möglichkeit, beide Geschlechter zu modellieren, verbreitert die Möglichkeiten der Anwendung dieses Simulators enorm. Eine Simulation der Futterkrabbenfischerei ohne Berücksichtigung der Männchen wäre unmöglich.

Im Feld finden sich nur wenige Männchen von mehr als 60mm Totallänge. Das Simulationsmodell vermag dies alleine dadurch abzubilden, dass den Männchen eine geringere Wachstumsleistung zugeordnet wird. Die in Wachstumsversuchen und Feldbeobachtungen erlangten geschlechtsspezifischen Wachstumsparameter von (Kapitel 5) bedingen ein deutlich unterschiedliches Wachstum der beiden Geschlechter. Dadurch, dass die Mortalität in diesem Modell an die Größe gekoppelt ist, unterliegen die Männchen länger hohen Mortalitäten als die Weibchen, was sie bei kleineren Größen sterben lässt. Gleichzeitig entwachsen die Weibchen Längensklassen, in denen sich die Männchen länger aufhalten, so dass es in einigen Monaten und Längensklassen zu deutlichen Überschüssen von Männchen kommt. So konnten die im Feld beobachteten Geschlechtsverhältnisse ohne Annahmen von Geschlechtswechsel rein wachstumsbedingt nachgestellt werden.

Die Anwendung in anderen Seegebieten erbrachte zwar Situationen, in denen die beobachteten Geschlechtsverhältnisse deutlich anders aussehen, als die simulierten, doch sollte man nicht vergessen, dass es sich hier um den ersten Versuch einer Zweigeschlechtersimulation mit den einzigen verfügbaren Parametern handelte. Im Vergleich gibt es nur wenige Datensätze, die geschlechtsspezifisch sind. Darüber hinaus gibt es Hinweise auf geschlechtsspezifische Wanderungen (Boddeke 1976), die die Feldbeobachtungen im Gegensatz zu den spatial indifferenten Simulationen beeinflussen.

Die Anpassung der Parametrisierung der Zweigeschlechtersimulation und die Verifikation der Felddaten übersteigt in ihrem Umfang die Möglichkeiten, die es in diesem Projekt gab. Möglicherweise lässt sich dieses Thema im Zuge eines späteren Projektes weiter bearbeiten.

8.3.2.2.1.3 Völlig geschlossener Lebenszyklus

Zunächst einmal zeigt die problematische Performanz des Lebenszykluslaufs, dass eine modifizierte Datenbehandlung sinnvoll wäre. Momentan wird bei jedem Laichereignis ein Kohortenobjekt erzeugt, das bis zum Erreichen des Simulationstages zwischengespeichert werden muss. Unabhängig davon ob sich in diesem Objekt ein oder viele Millionen Eier befinden, verbraucht es den gleichen Speicherplatz. Eine simple Aufsummierung der Eier und, bei Erreichen des Starttages, Aufteilung auf eine feste Anzahl an Kohorten könnte hier eine relativ schnell zu realisierende Lösung sein.

Die Entwicklung der Anzahl der an einem Tag startenden Kohorten und die Steigerung der Anzahlen und Fanggewichte über den Verlauf der Jahre der Simulation hinweg zeigen, dass es noch ein Problem in der Parametrisierung zu geben scheint. Ursachen könnten in diesem Fall das Wachstums-, Mortalitäts- und Eiproduktionssubmodell sein. Da sich Wachstum und Mortalität in den anderen Szenarien unauffällig verhalten haben, gerät die Eiproduktion in den Fokus der Untersuchung: Die Parameter die die Eianzahlen je Weibchen bedingen, stehen auf ausgesprochen dünner Datenbasis und sollten dringend im Zuge einer Examensarbeit oder als Teil einer Doktorarbeit verifiziert werden.

Positiv bleibt zu erwähnen, dass sich die saisonalen Muster auch in diesem Lauf nicht wesentlich verändert. Alleine schon eine geeignetere Parametrisierung der individuellen Eianzahlen könnte also die Modifikation der Datenbehandlung eventuell unnötig machen.

8.3.2.2.1.4 Anbindung an Hydrographisches Modell

Leider ist die Anbindung an ein Hydrographisches Modell Opfer der mangelnden Performanz des Simulators geworden. Gerade die in einem späteren Kapitel besprochenen Anwendungen in anderen Seegebieten zeigten, dass es nicht ausreicht, die Temperaturen dort wo die Krabben gefangen werden in das System zu integrieren. Die Simulation des Standardlauf liefert unter Zurückgreifen auf niederländische und deutsche Temperaturen bessere Ergebnismuster, als die Simulation, die ausschließlich deutsche Temperaturen verwendet. Dies ist ein deutliches Anzeichen dafür, dass die Temperatur entlang des Driftweges der Nordseegarnelen beachtet werden muss, wofür die Anbindung an das Hydrographische Modell ja auch gedacht war.

8.3.2.2.2 **Szenarien mit veränderter Temperatur**

8.3.2.2.2.1 Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern

Pauschal um ein Grad erhöhte Temperaturen führen zu einer deutlichen Musterveränderung der Standardausgaben. Die Rekrutierungswellen der 15 und 50mm Individuen (auf den Platen, bzw. im Fang) verschieben sich bis zu einem Monat nach vorne, das Fanggewichtsmuster reflektiert dies. Die Ursache dafür liegt natürlich darin, dass die Tiere schneller wachsen. Dieses schnellere Wachstum resultiert außerdem in einem zügigeren Entwachsen höherer natürlicher Mortalität, was in der Simulation in höheren absoluten Individuenzahlen und damit höheren Fanggewichten resultiert. Ob diese bei einer realen Erhöhung der Temperatur in dieser Weise auch realisiert werden könnten, bleibt fraglich, denn die Frage der räumlichen Verteilung der Nordseegarnele bei unterschiedlichen Temperaturen muss bei dieser Simulation außer Acht bleiben.

8.3.2.2.2.2 Temperaturzunahme auf Basis der vom ZMAW gelieferten Indices

Die Temperaturszenarien für die Periode 2021-2050 führten im Wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen, wie die Simulation mit um 1°C erhöhten Temperaturen. Wesentlich stärker hingegen sind die Musterabweichungen bei der Simulation für die Periode 2071-2100. Hier zeigt das Modell die Rekrutierungswellen und das Maximum der Fangmengen zwei Monate früher als derzeit. Die Eiproduktion kommt vollends aus dem Tritt und baut in den Herbstmonaten, an denen sonst ein Produktionsminimum vorliegt, ein Maximum auf. Wenn dieses Minimum deswegen existiert, weil die Eier zu einem ungünstigen Zeitpunkt im Winter schlüpfen, die Ei- und Larvalentwicklungszeiten zu lang und damit die Mortalität zu hoch sind oder für die sich aus diesen Eiern entwickelnden Larven und Juvenile zu diesen Zeitpunkten kein geeignetes Futter vorhanden ist, könnte es die vorhergesagte Klimaänderung die Nordseegarnele in ihrem Bestand bedrohen.

8.3.2.2.3 **Szenarien mit veränderten Mortalitäten**

8.3.2.2.3.1 Winterfischerei

Sollte die Befischung der Nordseegarnele in den Monaten Januar bis März weiter intensiviert werden, würden sich zwar in diesen Monaten Fänge ergeben, sie würden aber eine Verringerung des Gesamtjahresfangs bedingen, da Tiere bei kleinen Längen mitgefangen würden, die Ansonsten noch Zeit hätten, abzuwachsen.

Ökonomisch ist diese Strategie heute dennoch attraktiv, da die Preise für *Crangon* im Winter deutlich höher sind als in der Hauptfangsaison.

Darüber hinaus würde die Eiproduktion nach den hier berechneten Ergebnissen deutlich vermindert und ihr Maximum um etwa einen Monat verschoben. Da keine genaue Aussage über die Auswirkung dieser Eiproduktionsentwicklung gemacht werden kann, sollte sie unterbleiben. Eine intensive Winterfischerei ist aus biologischen Erwägungen als bedenklich einzustufen.

8.3.2.2.3.2 Schließung der Fischerei im Sommer

Schließt man die Fischerei in den Sommermonaten, um den Beifang an jungen Schollen zu minimieren ((Anonymous 1994)), reduziert dies zunächst einmal die Fangmengen. Die beiden simulierten Schließungsvarianten, hätten Gesamtjahresfangeinbußen von 5% (mit F-Kompensation) beziehungsweise 9% (ohne Kompensation) zur Folge. Die Einbußen liegen damit wesentlich unterhalb der in diesen beiden Monaten ohne Schließung gemachten Fänge, diese machen 18% des Gesamtjahresfangs aus. Das Wachstum der in diesem beiden Monaten nicht gefangenen Garnelen kompensiert also einen Teil der in den Fangverbotsmonaten entgangenen Fänge.

Ihre Auswirkung auf die Eiproduktion ist dabei allerdings deutlich unterschiedlich. Während in der Variante, in der die Fischer in den verbleibenden Monaten nicht zusätzlichen Aufwand betreiben können, die Eiproduktion um 11% erhöht wurde, verminderte sie sich um 18% gegenüber dem Standardlauf, wenn die Fischer in den verbleibenden Monaten soviel Aufwand betreiben können, dass das Gesamtjahres-F das gleiche bleibt wie im Standardlauf.

8.3.2.2.3.3 Futterkrabbenfischerei

Bis in die 1970er Jahre hinein wurde eine Industriefischerei auf kleine Nordseegarnelen durchgeführt, die dann getrocknet Hühnerfutter zugesetzt wurden (Abbildung 8-108). Als Vergleichszeitraum wurde der zwischen 1958 und 1968 gewählt, da für diesen Daten vorliegen und erst danach die Aufgabe der Fischerei eintrat.

Die Szenarienläufe der Futterkrabbenfischerei konnten die Saisonalität der Futter- und Speisekrabbenfänge zwischen 1958 und 1968 (Abbildung 8-109) gut reproduzieren (Abbildung 8-93). Die exakten Fangmengen werden in der Simulation nicht ganz erreicht. Ein Teil der Unterschiede kann durch abweichende Sortiergrenzen erklärt werden. Tiews (1954) spricht von 55mm als Verwertungsgrenze, heute gelten eher 50mm als wahrscheinlich. Des weiteren wurde in dem hier vorgestellten Futterkrabbenfang eine Netzselektion nach Polet (2000) verwendet, die für ein heutiges Fanggerät ermittelt wurde. In den Zeiten der Futterkrabbenfischerei sind noch kleinere Maschenweiten verwendet worden, sodass die in Kapitel gezeigte Selektionskurve weiter nach links verschoben werden muss. Des weiteren kann eine Rolle spielen, dass die Männchen doch etwas schneller wachsen als in Kapitel 5.2 ermittelt, oder sich einer anderen Räuberdecke gegenüber sahen.

Die Modellergebnisse zeigen deutlich, dass der Wegfall der untermaßigen Anlandung durch die Futterkrabbenfischerei einen enormen Anstieg der Konsumkrabbenanlandungen ermöglicht.

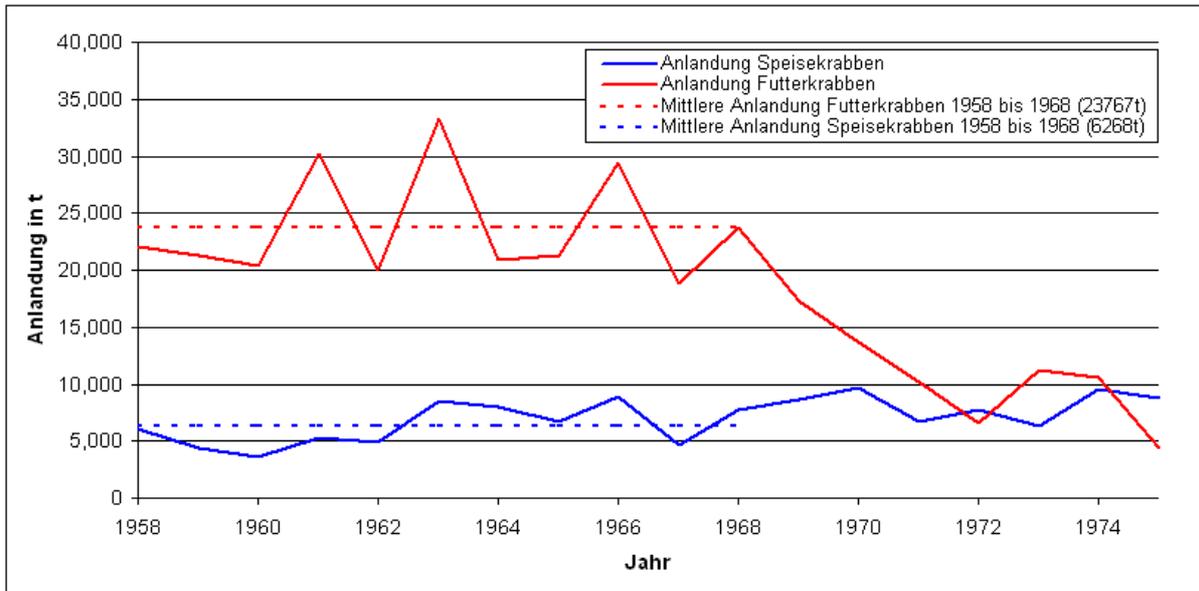


Abbildung 8-108: Speise und Futterkrabbenanlandungen von 1958-1975

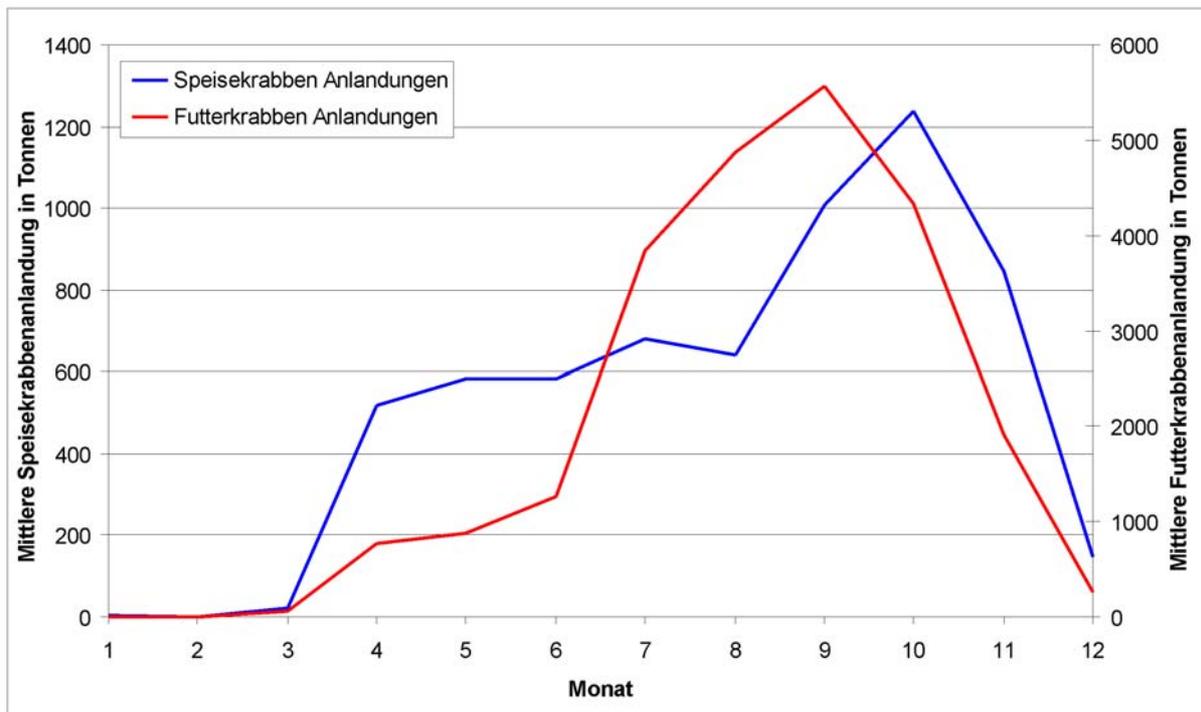


Abbildung 8-109: Saisonalität der Speise- und Futterkrabbenfänge 1958-1968

8.3.2.2.3.4 Variation der F und Ms

Die Szenarienläufe der F- und M-Variationen zeigten, dass eine Steigerung des Fischereiaufwands (und damit der fischereilichen Sterblichkeit) höhere Fänge zur Folge haben kann, aber nicht muss. Vielmehr kann dieser verstärkte Aufwand zur Folge haben, dass man die Individuen früh und damit kleiner fängt, als es später im Jahr der Fall wäre.

Die natürliche Sterblichkeit hat offenkundig einen stärkeren Einfluss auf die Fangmengen (Abbildung 8-98). Es ist schwer eine verlässliche Angabe zu machen, wo genau das derzeitige M für *Crangon* in der Nordsee liegt. Was man allerdings sagen kann, ist, dass seine wichtigsten Räuber (Kabeljau und Wittling) in den letzten Jahrzehnten sehr starke Bestandseinbußen hinnehmen mussten. Sollten sie sich in

den nächsten Jahren erholen und in der Folge die natürliche Sterblichkeit zunehmen, erscheint es unwahrscheinlich, dass die Fischerei weiter die Rekordfänge der letzten Jahre (bis über 35000 Tonnen, ICES 2007) realisieren können wird. Abbildung 8-98 zeigt deutlich, dass eine Veränderung der natürlichen Sterblichkeit die Fänge durchaus halbieren könnte.

8.3.2.2.4 Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten

Die Anwendung in anderen Seegebieten zeigte zunächst eins: Dass dem Laichindex besondere Wichtigkeit zukommt. Alle Seegebietssimulationen zeigten sinnvollere Muster, wenn der spezifische Länder-Laichindex verwendet wurde.

Auch die angenommene Temperatur ist wichtig. Der länderspezifische deutsche Lauf erbrachte geringere Übereinstimmung mit den Vergleichsdaten als der Standardlauf in dem deutsche und niederländische Temperaturen verwendet wurden. Die Einbeziehung niederländischer Temperaturen berücksichtigt die Verdriftung der Garnelen entlang der südlichen Nordseeküste in östlicher Richtung.

Die länderspezifischen Läufe boten zusätzliche Vergleichsmöglichkeiten der Geschlechterverhältnisse. Obwohl in manchen Monaten die Simulationen mit den Beobachtungen gut übereinstimmten, lagen sie in anderen doch sehr weit auseinander. In vielen Fällen sah es aber nach einer Verschiebung der Kurven aus, die durch andere Wachstumsleistungen der Männchen als angenommen durchaus ausgeglichen werden könnten. Gerade hierfür gibt es allerdings kaum Daten aus England oder Dänemark. Auch hier die Möglichkeit geschlechtsspezifischer Wanderungen (Boddeke 1976) zu nennen, die die Feldbeobachtungen im Gegensatz zu den Simulationen beeinflussen.

9 Voraussichtlicher Nutzen und Verwertbarkeit der Ergebnisse

Die Probleme in der Krabbenfischerei, die einen Forschungs- und Entscheidungsbedarf impliziert haben, sind zum einen die befürchtete Steigerung und saisonale Verlagerung des Fischereiaufwands, zum anderen die hohen Beifängen insbesondere an jungen Schollen.

1) Steigender Fischereiaufwand:

Die Steigerung des Fischereiaufwands wird ausgelöst durch zwei Faktoren, zum einen wechseln seit längerem zunehmend größere leistungsstarke Fahrzeuge aus der Plattfischfischerei in die Krabbenfischerei. Dieser Wechsel ist nicht reglementiert, sofern die Fahrzeuge zuvor in der entsprechenden Liste für Baumkurrenfischerei eingetragen waren. Durch die größere Fangkraft der Fahrzeuge und die stärkere Wetterunabhängigkeit besteht die Gefahr, dass der Fischereiaufwand steigt.

Der Fischereiaufwand wird zudem durch die sich wiederholt ändernden Maßnahmen zur Selbstregulierung der Fischerei beeinflusst. Hier hat es Phasen der effektiven Beschränkung gegeben, aber auch Berichte über Missbrauch und Umgehung der Maßnahmen. Durch ein Urteil eines holländischen Kartellgerichts sind die freiwilligen Kontrollen durch die Fischer dann verboten worden. In der Folge haben immer wieder sehr niedrige Erzeugerpreise dazu geführt, dass verstärkt auf Menge gefischt wird, also die Gefahr einer Aufwandssteigerung zunimmt. Dies entspricht auch der Situation zum Zeitpunkt der Berichtsabgabe.

2) Verschiebung des Aufwands innerhalb des Jahres:

Verbunden mit dem Einwechseln großer Fahrzeuge, ist eine Verschiebung der saisonalen Verteilung des Fischereiaufwands mit einer Zunahme in den Wintermonaten. In dieser Jahreszeit konnten die traditionellen kleinen Kutter wetterbedingt nicht fahren. Die Fischerei in dieser Zeit ist aber aufgrund der hohen Preise wirtschaftlich attraktiv.

3) Sommerbeifang von Schollen der 0-Gruppe:

Ein weiterer Aspekt, der seit langem diskutiert wird, ist der hohe Beifang von kleinen Schollen, die den Sortierprozess in der Regel nicht überleben. Diese Problematik wird im Zusammenhang mit der Diskussion um eine Zertifizierung der Krabbenfischerei durch den Marine Stewardship Council wieder aktuell. Bislang war es mit technischen Mitteln, wie Siebnetzen oder Sortiergittern nicht möglich, die kleinen 0-Gruppenschollen effektiv von der Krabbenfraktion im Fang abzutrennen.

Für die Behandlung der Fragen in allen drei Bereichen liefert das neu entwickelte Modell ein wichtiges Werkzeug, mit dem wichtige Auswirkungen von möglichen Maßnahmen abgeschätzt werden können:

Zu 1) So kann das Modell die Effekte von zunehmender Fischereiintensität sowohl auf die Fangmengen, als auch auf die Sortierung der Fänge und die Größe der Nachwuchsproduktion abschätzen. Vorläufige Szenarienrechnungen zeigen, dass eine Steigerung des Fischereiaufwands nur zu relativ geringen Zunahmen der Fangmengen führen, allerdings hängt die Stärke des Effekts mit dem angenommenen Verhältnis von fischereilicher zu natürlicher Sterblichkeit zusammen. Eine Reduktion der natürlichen Sterblichkeit hat deutlich größere Fangmengen zunahmen zur Folge als eine entsprechende Steigerung der fischereilichen Sterblichkeit, Dies impliziert, dass ein Teil der in der Vergangenheit beobachteten Zunahmen durchaus mit einer Dezimierung der wichtigen Räuberpopulationen für adulte Garnelen zusammenhängen kann. Dies sind vor allem die Bestände von Kabeljau und Wittling, die in den letzten 10 Jahren zeitgleich mit den starken Zunahmen der Krabbenanlandungen eingebrochen sind. Für den Fraßdruck ist allerdings nicht nur die Größe des Räuberbestands insgesamt von Bedeutung, sondern vor allem das Ausmaß der räumlichen Überlappung im Verbreitungsgebiet. Aus diesen ergibt sich, dass im Falle einer Erholung der Räuberbestände die hohen Anlandungen von Krabben der letzten Dekade sehr wahrscheinlich gefährdet sind.

Zu 2) Die Verlagerung des Aufwands in die Wintermonate hat zur Folge, dass ein hoher Anteil von eiträgenden weiblichen Tieren gefangen wird. Aus diesen Eiern stammt nach unseren Simulationen im wesentlichen die Haupteinwanderungswelle der juvenilen Krabben in den Monaten Mai/Juni im holländischen und deutschen Wattenmeer, aus der sich in der Folge der Anstieg der kommerziellen Fänge im Herbst ergibt. Wird in den Wintermonaten mit halber Fischereiintensität gefischt, so reduziert sich die simulierte Eiproduktion um ca. 30%, während sich die Anlandungen trotz insgesamt gesteigener Fischereitätigkeit leicht rückläufig entwickeln. Die Zunahme der Fischerei im Winter ist also aus biologischer Sicht insgesamt kritisch zu sehen, zumal keine Daten darüber existieren, welche Rolle die Beifänge an Fischen in der Winterkrabbenfischerei spielen.

Zu 3) Ebenfalls konnten erste Simulationen zu den Effekten von Verschiebungen in der Verwertungslänge bzw. zu den Effekten einer Aufgabe der Industriefischerei in den 70er Jahren zeigen, dass die Reduktion von Sterblichkeit bei den jungen Garnelen sehr deutliche positive Effekte auf die Fänge von Konsumgarnelen hat. Mit diesem neuen Simulationsprogramm kann man auch die Effekte von verschiedenen Siebweiten untersuchen. Gerade in den Sommermonaten wird ein erheblicher Anteil untermäßige Krabben mitgefangen und zum Teil auch gekocht. Die Schonung dieser untermäßigen Krabben zahlt sich in den Folgemonaten durch gestiegene Konsumkrabbenfänge aus. Dieser Effekt erklärt auch, warum die Fangausfälle bei der Simulation eines Sommerfangstopps (Juli-August) zur Minimierung von Schollenbeifängen zur Hälfte durch gestiegene Anlandungen in den Folgemonaten kompensiert werden.

Die Arbeiten des Projekts werde zunächst im Rahmen der Working Group on Crangon Fisheries and Life History (WGCRAN) des International Council for the Exploration of the Seas (ICES) vorgestellt und mit den Kollegen aus den europäischen Nachbarländern diskutiert. Dann können bei Vorliegen konkreter Anfragen zum Assessment und Management , oder im Zusammenhang mit der angestrebten Zertifizierung genauere Szenarien entwickelt und systematisch getestet werden. Zu weiteren möglichen Anwendungen gehört die Untersuchung der Auswirkungen von klimatischen Veränderungen, insbesondere der Temperatur. Hierbei ist allerdings zu beachten, dass in dem Modell bisher nur die Wirkung von Temperatur auf Wachstum und Entwicklungsraten abgebildet ist. Für eine realistische Beurteilung der Wirkung von Klimaänderungen müssen die Auswirkungen von Änderungen in der räumlichen und Tiefenverteilung der Krabben ebenso berücksichtigt werden, wie Verdriftung der Larvalstadien und Änderungen in den Räuberbestandsgrößen und -verbreitung. Dies haben erste Anwendungen des Modells in Regionen mit abweichenden Temperaturjahresgängen (England, Dänemark) gezeigt. Hierzu ist auch eine Weiterentwicklung der Schnittstelle mit hydrographischen 3-D-Modellen notwendig.

10 Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen; ggf. mit Hinweisen auf weiterführende Fragestellungen

Ein Ziel dieses Projektes war die Validierung des RNA/DNA Verhältnisses als Wachstumsproxy zur Bestimmung der Wachstumsraten von Feldtieren. Anhand der Ergebnisse der Wachstumsversuche konnte jedoch gezeigt werden, dass das RNA/DNA Verhältnis dafür nicht geeignet ist. Dies ist vor allem auf den komplexen Vorgang der Häutung sowie den Einfluss der fraktionierten Reifung der Weibchen zurückzuführen. Aus Hungerversuchen geht jedoch hervor, dass hungernde Tiere geringere RNA/DNA, Trockengewichtskonditionen und Kaloriengehalte haben. Das RNA/DNA Verhältnis konnte daher, in Kombination mit den beiden genannten Parametern aber für eine Abschätzung der Kondition der Tiere im Feld genutzt werden. Es konnte gezeigt werden, dass *Crangon crangon* in dem für den Lebenszyklus wichtigen Zeitraum von Ende April bis zum späten Herbst keiner Nahrungslimitation unterliegt. Es kann daher in diesem Zeitraum von maximalen Wachstum ausgegangen werden. In Kombination mit den im Projekt bestimmten Wachstumsparametern konnte des weiteren gezeigt werden dass mit maximalem Wachstum in diesem Zeitraum ein Schluss des Lebenszyklusses, nämlich der Invasion neuer Rekruten im Frühjahr und ein Maximum in den Erträgen im Herbst möglich ist.

Es war ursprünglich angedacht die natürliche Sterblichkeit M der gesamten *Crangon crangon* Population über die Verbreitung und Mageninhalte der Prädatoren abzuschätzen. Dies erwies sich insbesondere für Graneln < 50 mm als nicht praktikabel da auf Basis der in der Vergangenheit durchgeführten *Crangon crangon* Surveys eine Dichteabschätzung für diese Tiere nur mit großen Unsicherheiten möglich ist. Des weiteren ist die Anzahl der Fische die kleine Garnelen fressen groß und Magendaten liegen nur begrenzt vor. Für eine Abschätzung des M wurden daher nur Tiere > 50 mm betrachtet für die sich Wittling und Kabeljau als die wichtigsten Prädatoren herausstellten. Mit der im Projekt berechneten Gesamtsterblichkeit, mit dem Wissen um die Saisonalität des Vorkommens von Wittling und Kabeljau im Wattenmeer und basierend auf MSVPA Daten wurde das Verhältnis von fischereilicher Sterblichkeit zu natürlicher Sterblichkeit F/M abgeschätzt wodurch sich eine gute Parametrisierung des Modells erreichen ließ.

Der Projektplan sah vor, ein reduziertes Modell an ein dreidimensionales hydrographisches Modell zu koppeln. Da die verschiedenen Submodelle nicht in sich reduzierbar (also zu vereinfachen) waren und gleichzeitig voneinander abhingen, war es letztlich unmöglich, einen sinnvollen Teilbereich herauszuberechnen. Das gesamte Modell ist aber zu umfangreich um es als Submodell auf das hydrographisches Modell aufzusetzen.

Da es bei diesem Punkt darum ging, die Temperaturhistorie der Garnelen abzubilden, wurde beschlossen, den umgekehrten Weg zu gehen und zuvor im hydrographischen Modell aufgezeichnete Temperaturen entlang berechneter Driftwege in das *Crangon*-Modell einzulesen. Diese Funktion ist implementiert, derzeit jedoch wegen der Performanzprobleme noch nicht nutzbar.

Die Performanzeinschränkungen entstanden durch die Menge an Objekten, die im Arbeitsspeicher gehalten werden müssen um jeden Modellzustand aufzubewahren.

Dies sorgt sowohl für lange Simulationsrechenzeiten als auch für sehr große Speichervolumina für die Ergebnisse. Im Falle des Einlesens der hydrographischen Informationen führte dieser Umstand leider zu einem Abbruch. Auch der vollständig geschlossene Lebenszyklus konnte nur mit Einschränkungen simuliert werden. Eine systematische Analyse der hier benötigten Anpassungen konnte dadurch nicht durchgeführt werden.

Das Simulationsmodell soll auch in Zukunft weiterentwickelt werden, das dringlichste Problem dabei ist die Steigerung der Performanz, die dann auch die Bearbeitung des Laufs mit hydrographischen Modellinformationen und des vollständig geschlossenen Lebenslaufs möglich macht. Zur Steigerung wurden im Projektbericht verschiedene Vorschläge gemacht, darunter die Aufteilung der Kohortenobjektstruktur um Redundanz zu vermeiden oder die Abkehr von der Entscheidung jeden Modellzustand zu archivieren, was dann allerdings auch die Möglichkeit nimmt, im Nachhinein alternative Analysen und Ausgaben anzufertigen.

11 Danksagung

Die Studie wurde finanziert durch das Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz.

Unser besonderer Dank gilt unseren Kollegen vom Institut für Seefischerei des von-Thünen-Instituts Dr. Volker Siegel, Dr. Ullrich Damm sowie Dr. Thomas Neudecker für die Bereitstellung der DYFS-Daten sowie Unterstützung und Ratschläge. Des Weiteren möchten wir uns bei Frau Dr. Ingrid Tulp (IMARES Niederlande) für die Bereitstellung der Prädatoren-Abundanzen sowie der DFS-Daten bedanken. Der ICES Working Group on *Crangon* Fisheries and Life History danken wir für Anregungen, Geschlechterverteilungs-, Ei-, Fang- sowie Fangzusammensetzungsdaten.

Dr. Ingrid Kröncke (Senckenberg) danken wir für die Bereitstellung der *Crangon crangon* Abundanz Daten in küstenfernen Gewässern.

Professorin Dr. Daniela Jacob und Philip Lorenz vom Max-Planck-Institut für Meteorologie und Herrn Dr. Peter Löwe möchten wir für die Bereitstellung von Temperaturdaten und Klimaänderungsdaten danken. Für die Übermittlung der HAMSOM-Ergebnisse danken wir Professorin Dr. Corinna Schrum. Professor Dr. Friedrich Buchholz und Dr. Reinhard Saborowski möchten wir für die Unterstützung bei der Durchführung der Wachstumsversuche danken. Der Abteilung Fischerei des Amtes für ländliche Räume in Kiel möchten wir für die Futterkrabben-Anlandungsdaten danken. Jens-Peter Hermann danken wir für Unterstützung bei Versuchen, Auswertung und Probenahmen sowie für fruchtbare Diskussionen. Danke an Professor Dr. Myron Peck für die Unterstützung bei der Etablierung der RNA/DNA-Methode. Sven Stäcker, Joachim Lütke, Carmen Czerwinski und Sven Urban danken wir für die Unterstützung von technischer Seite.

Meike Martin, Niels Lütke, Nadine Uhlig und Robert Perger danken wir für Bearbeitungen von Teilaspekten des Projektes innerhalb ihrer Diplomarbeiten.

Literaturverzeichnis

- Aarnio K, Bonsdorff E, Rosenback N (1996) Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys flesus* (L.), and turbot *Scophthalmus maximus* L. in the Åland archipelago Northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 36:311-320
- Addison JT, Lawler AR, Nicholson MD (2003) Adjusting for variable catchability of brown shrimps (*Crangon crangon*) in research surveys. *Fisheries Research* 65:294
- Al-Adhub AHY, Naylor, E (1975) Emergence rhythms and tidal migrations in the brown shrimp *Crangon crangon*. *Journal Marine Biology Association UK* 55:801-810
- Alexander RM (1995) Big flies have bigger cells. *Nature* 375:20
- Ali M, Salam A, Razaq S, Ansari TM (2005) Dynamics of body composition, RNA:DNA ratio and elemental concentration of Rohu *Labeo rohita* (Ham.) in relation to stress induced by fasting. *Asian Fisheries Science* 18:15-23
- Allen RK (1971) Relation between production and biomass. *Fisheries Research Board of Canada* 28:1573-1581
- Amara R, Paul C (2003) Seasonal pattern in the fish and epibenthic crustaceans community of an intertidal zone with particular reference o the population dynamics of plaice and brown shrimp. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56:807-818
- Anonymous. EU - Projekt "Rescue" Discard-Beprobung in der Deutschen Garnelenfischerei. 1994.
- Anonymous. Interrelationships between the Brown Shrimp population and the multinational Brown Shrimp fishery (with emphasis on recent changes in the population structure). Study in support of the Common Fisheries Policy 96-007. 1996.
- Arreguín-Sánchez F, Solís-Ramírez MJ, González de la Rosa M (2000) Population dynamics and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae) fishery in the Campeche Bank, Gulf of Mexico. *Revista de Biología Tropical* 48:323-331
- Bachmann K, Rheinsmith EL (1973) Nuclear DNA amounts in Pacific Crustacea. *Chromosoma* 43:225-236
- Backhaus JO (1985) A three-dimensional model for the simulation of shelf sea dynamics. *Dtsch.Hydrogr.Z.* 38:165-187
- Banse K, Mosher S (1980) Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol.Monogr.* 50:355-379
- Barcley MC, Dall W, Smith DM (1983) Changes in lipid and protein during starvation and the moulting cycle in the tiger prawn *Penaeus esculentus* Haswell. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 68:229-244
- Basimi RA, Grove DJ (1985) Estimates of daily food intake by an inshore population of *Pleuronectes platessa* L. off eastern Anglesey, North Wales. *Journal of Fish Biology* 27 :505-520
- Beaugrand G (2003) Long-term changes in copepod abundances and diversity in the north-east Atlantic in relation to fluctuations in the hydroclimatic environment. *Fisheries Oceanography* 12:270-283
- Beaugrand G, Reid PC, Ibanez F, Planque B (2000) Biodiversity of North Atlantic and North Sea calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series* 204:299-303
- Beaumont AR, Croucher T (2006) Limited stock structure in UK populations of the brown shrimp, *Crangon crangon*, identified by morphology and genetics. *Journal Marine Biology Association UK* 86:1107-1112
- Becker GA, Pauly M (1996) Sea surface temperature changes in the North Sea and their causes. *ICES Journal of Marine Science* 53:887-898
- Behrends G (1985) Zur Nahrungswahl von Seehunden (*Phoca vitulina* L.) im Wattenmeer Schleswig-Holsteins. *Zeitschrift für Jagdwissenschaften* 31:1-14
- Bergeron J-P (2000) Effect of strong winds on the nutritional condition of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) larvae in the Bay of Biscay, Northern Atlantic, as inferred from an early field application of DNA/C index. *ICES Journal of Marine Science* 57:249-255

- Berghahn R (1983) Untersuchungen an Plattfischen und Nordseegarnelen (*Crangon crangon*) im Eulitoral des Wattenmeeres nach dem Übergang zum Bodenleben. Helgoländer Meeresuntersuchungen 36:163-181
- Berghahn R (1996) Episodic mass invasions of juvenile gadoids into the Wadden Sea and their consequences for the population dynamics of brown shrimp (*Crangon crangon*). Marine Ecology 17:251-260
- Beukma JJ (1992) Dynamics of juvenile shrimp *Crangon crangon* in a tidal flat-nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. Marine Ecology Progress Series 83:157-165
- Beverton RJH, Holt SJ (1956) A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. Rapport et Procès-verbaux des Réunions, Conseil international pour L'Exploration de la Mer 140:67-83
- Beyst B, Hostens K, Mees J (2001) Factors influencing fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium: temporal variation. Journal of Sea Research 46:281-294
- Boddeke R (1966a) Sexual cycle and growth of Brown Shrimp (*Crangon crangon*). International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee C.M. 1966 / M:6:
- Boddeke R (1976) The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. Netherlands Journal of Sea Research 10:103-130
- Boddeke R (1982) The occurrence of winter and summer eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the pattern of recruitment. Netherlands Journal of Sea Research 16:151-162
- Boddeke R, Bosschieter JR, Goudswaard P (1991) Sex change, mating and sperm transfer in *Crangon crangon*. In: Bauer RT, Martin JW (eds) Crustacean sexual biology. Columbia University press, New York, p 164-182
- Boddeke R, Vingerhoed B (1978) Differences between the growth patterns of *Crangon crangon* and *Nephrops norvegicus*. International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee C.M. 1978:
- Boddeke R (1966b) Sexual cycle and growth of Brown Shrimp (*Crangon crangon*). International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee C.M. 1966 / M:6:
- Boddeke R, Driessen G, Doesburg W, Ramaekers G (1986) Food availability and predator presence in a costal nursery area of the brown Shrimp (*Crangon crangon*). Ophelia 26:77-90
- Braber L, de Groot SJ (1973) The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the Southern North Sea. Netherlands Journal of Sea Research 6:163-172
- Buckley LJ (1984) RNA-DNA ratio. an index of larval fish growth in the sea. Marine Biology 80:291-298
- Bulnheim H-P, Schwenzer DE (1993) Zur Populationsgenetik von *Crangon crangon* und *C. allmanni* (Crustacea, Decapoda) im Bereich der europäischen Küsten. Zoologische Jahrbücher.Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere 97:327-347
- Caldarone, Elaine M., Wagner, Melissa, St.Onge-Burns, Jeanne, and Buckley, Lawrence J. Protocol and Guide for Estimating Nucleic Acids in Larval Fish Using a Fluorescence Microplate Reader. Northeast Fisheries Science Center Reference Document 01-11, -28. 2001. Woods Hole, Massachusetts, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service.
- Callaway R, Alsvag J, de Boois I, Cotter J, Ford A, Hinz H, Jennings S, Kröncke I, Lancaster J, Piet G, Prince P, Ehrich S (2002) Diversity and community structure of epibenthic invertebrates and fish in the North Sea. ICES Journal of Marine Science 59:1199-1214
- Caudri LWD (1937) Einfluss der Temperatur und des Salzgehalts auf die Sterblichkeit von Garnelen (*Crangon crangon* L.). Archives Neerlandaises de Zoologie 3:179-196
- Clifford HC, Brick RW (1983) Nutritional physiology of the freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) - I. Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp. Comparative Biochemistry and Physiology 74A:561-568
- Cook RM, Sinclair A, Stefánsson G (1997) Potential collapse of North Sea cod stock. Nature 385:521-522
- Correa C, Thiel M (2003) Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. Revista Chilena de Historia Natural 76:187-203
- Cowan JH, Houde ED, Rose KA (1996) Size-dependent vulnerability of marine fish larvae to predation: An individual-based numerical experiment. ICES Journal of Marine Science 53:23-37

- Criales MM, Anger K (1986) Experimental studies on the larval development of the shrimps *Crangon crangon* and *C. allmanni*. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 40:241-265
- Cuesta JA, González-Ortegón E, Rodríguez A, Baldó F, Vilas C, Drake P (2006) The decapod crustacean community of the Guadalquivir Estuary (SW Spain): seasonal and inter-year changes in community structure. *Hydrobiologia* 557:85-95
- Daan N (1973) A quantitative analysis of the food intake of north sea cod, *Gadus morhua*. *Netherlands Journal of Sea Research* 6:479-517
- Daan, N. ed. Data base report of the stomach sampling project 1981. Cooperative research report 164, 144. 1989.
- Dagg MJ, Littlepage JL (1972) Relationships between growth rate and RNA, DNA, Protein and dry weight in *Artemia salina* and *Euchaeta elongata*. *Marine Biology* 17:162-170
- Dall W, Smith DM (1986) Oxygen consumption and ammonia-N excretion in fed and starved tiger prawns, *Penaeus esculentus* Haswell. *Aquaculture* 55:23-33
- Dalley R (1980) The survival and development of the shrimp *Crangon crangon* (L.), reared in the laboratory under non-circadian light-dark cycles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 47:101-112
- Dänhardt A, Peck MA, Clemmesen C, Temming A (2007) Depth-dependent nutritional condition of sprat *Sprattus sprattus* larvae in the central Bornholm Basin, Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 341:217-228
- de Graaf G, Dekker P (2006) A simple spreadsheet model to incorporate seasonal growth into length-based stock assessment methods. *NAGA World Fish Center Quarterly* 29:46-54
- Del Norte-Campos, A. G. and Temming, A. Population dynamics of the brown shrimp, *Crangon crangon* L. in shallow areas of the German Wadden Sea. 1993.
- del Norte-Campos AGC, Temming A (1994) Daily activity, feeding and rations in gobies and brown shrimp in the northern Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 115:41-53
- del Norte-Campos AGC, Temming A (1998) Population dynamics of the brown shrimp *Crangon crangon* L., in shallow areas of the German Wadden Sea. *Fisheries Management and Ecology* 5:303-322
- Deval MC, Bök T, Ates C, Tosunoglu Z (2007) Length-based estimates of growth parameters, mortality rates, and recruitment of *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)(Decapoda, Astacidae) in unexploited inland waters of the northern Marmara region, European Turkey. *Crustaceana* 80:655-665
- Dornheim H (1969) Beiträge zur Biologie der Garnele *Crangon crangon* (L.) in der Kieler Bucht. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung* 20:179-215
- Edwards RRC (1978) Effects of water-soluble oil fractions on metabolism, growth and carbon budget in the shrimp *Crangon crangon*. *Marine Biology* 46:259-265
- Eriksson SP, Wennhage H, Norkko J, Norkko A (2005) Episodic disturbance events modify predator-prey interactions in soft sediments. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 64:289-294
- Evans S (1984) Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18:651-672
- Feller RJ (2006) Weak meiofaunal trophic linkages in *Crangon crangon* and *Cracinus maenas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330:274-283
- Gamito R, Cabral H (2003) Mortality of brown-shrimp discards from the beam trawl fishery in the Tagus estuary, Portugal. *Fisheries Research* 63:423-427
- Gelin A, Crivelli AJ, Rosecchi E, Kerambrun P (2001) Can salinity changes affect reproductive success in the brown shrimp *Crangon crangon*. *Journal of Crustacean Biology* 21:905-911
- Gerlach SA, Schrage M (1969) Freilebende Nematoden als Nahrung der Sandgarnele *Crangon crangon*. *Oecologia* 2:362-375
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248-2251
- Gunnarson B, Ásgeirsson Þ, Ingólfsson A (2007) The rapid colonization by *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758)(Eucarida, Caridea, Crangonidae) of Icelandic coastal waters. *Crustaceana* 80:747-753
- Hartnoll R (2001) Growth in Crustacea – twenty years on. *Hydrobiologia* 449:111-122

- Hartsuyker L (1966) Daily tidal migrations of the shrimp *Crangon crangon* L. Netherlands Journal of Sea Research 3:52-67
- Havinga B (1930) Der Granat (*C. vulgaris*, Fabr.) in den holländischen Gewässern. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 5:57-87
- Havinga B (1933) Der Seehund in den holländischen Gewässern. T.ned.dierk.Vereen 3:79-111
- Heath MR, Henderson EW, Slessor G, Woodward EMS (1991) High salinity in the North Sea. Nature 352:116
- Heath MR (2005) Changes in the structure and function of the North Sea fish foodweb, 1973 - 2000 and the impacts of fishing and climate. ICES Journal of Marine Science 62:847-868
- Henderson PA, Holmes RHA (1987) On the population biology of the common shrimp *Crangon crangon* (L.)(Crustacea: Caridea) in the Severn Estuary and Bristol Channel. Journal of the Marine Biological Association U.K. 67:825-847
- Henderson PA, Seaby RMH, Somes JR (2006) A 25-year study of climatic and density-dependent population regulation of common shrimp *Crangon crangon* (Crustacea: Caridea) in the Bristol Channel. Journal of the Marine Biological Association U.K. 86:287-298
- Herrmann JP, Jansen S, Temming A (1998a) Fische und dekapode Krebse in der Sylt-Rømø-Bucht. In: Gätje C, Reise K (eds) Springer, Berlin, p 81-88
- Herrmann JP, Jansen S, Temming A (1998b) Konsumtion durch Fische und dekapode Krebse sowie deren Bedeutung für die trophischen Beziehungen in der Sylt-Rømø-Bucht. In: Gätje C, Reise K (eds) Springer, Berlin, p 437-462
- Herrmann JP, Jansen S, Temming A (1998c) Saisonale und diurnale Wanderungen von Fischen und der Sandgarnele (*Crangon crangon*) im Wattenmeer bei Sylt. In: Gätje C, Reise K (eds) Springer, Berlin, p 499-514
- Hislop JRG, Robb AP, Bell MA, Armstrong DW (1991) The diet and food composition of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea. ICES Journal of Marine Science 48:139-156
- Hochbaum, Ute. Simulation der Entwicklung und Verdriftung von *Crangon crangon* in der Deutschen Bucht. 1-100. 2004. Universität Hamburg.
- Hoening JM, Lawing WD, Hoening NA (1983) Using mean age, mean length and median length data to estimate the total mortality rate. International Council for the exploration of the Sea ICES-CM-1983:
- Houde ED (1987) Fish Early Life Dynamics and Recruitment Variability. Am.Fish.Soc.Symp. 2:17-29
- Hovenkamp F, Witte JIJ (1991) Growth, otolith growth and RNA/DNA ratios of larval plaice *Pleuronectes platessa* in the North Sea 1987 to 1989. Marine Ecology Progress Series 70:105-116
- ICES. Report of the Working Group on crangon fisheries and life history. G:01. 2003.
- ICES (2007) Report of the Working Group on Crangon Fisheries and Life History. International Council for the exploration of the Sea Living resources committee:1-33
- Janssen GM, Kuipers BR (1980) On tidal migration in the shrimp *Crangon crangon*. Netherlands Journal of Sea Research 14:339-348
- Jeffery S, Reville A (2002) The vertical distribution of southern North Sea *Crangon crangon* (brown shrimp) in relation to towed fishing gears as influenced by water temperature. Fisheries Research 55:319-323
- Jones R, van Zalinge NP (1981) Estimates of mortality rate and population size for shrimp in Kuwait waters. Kuwait Bulletin of Marine Science 2:273-288
- Klek-Kawinska E, Bomirski A (1975) Ovary-inhibiting hormone activity in Shrimp (*Crangon crangon*) eyestalks during the annual reproductive cycle. General and Comparative Endocrinology 25:9-13
- Knijn RJ, Boddeke R (1991) Estimates of total mortality of berried females of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.). International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee C.M. 1991 / K:25:1-11
- Kodama K, Yamakawa T, Shimizu T, Aoki I (2005) Age estimation of the wild population of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea: Stomatopoda) in Tokyo Bay, Japan, using lipofuscin as an age marker. Fisheries Science 71:141-150
- Koenker R, Bassett G (1978) Regression quantiles. Econometrica 46:33-50

- Korpelainen H, Ketola M, Hietala J (1997) Somatic polyploidy examined by flow cytometry in *Daphnia*. *Journal of Plankton Research* 19:2031-2040
- Kuipers BR, Dapper R (1981) Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 15:33-53
- Kuipers BR, Dapper R (1984) Nursery function of Wadden Sea tidal flats for the brown shrimp *Crangon crangon*. *Marine Ecology Progress Series* 17:171-181
- Labat J-P (1977) Écologie de *Crangon crangon* (L.)(Decapoda, Caridea) dans un étang de la côte languedocienne. *Vie Milieu* XXVII:273-292
- Lagardère JP (1982) Effects of Noise on Growth and Reproduction of *Crangon crangon* in Rearing Tanks. *Marine Biology* 71:177-185
- Lancaster J, Frid CLJ (2001) The fate of the discarded juvenile brown shrimps (*Crangon crangon*) in the Solway Firth UK fishery. *Fisheries Research* 58:95-107
- Lapinska E, Szaniawska A (2006) Environmental Preferences of *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, and *Palaemon elegans* Rathke, 1837 in the littoral zone of the gulf of Gdansk. *Crustaceana* 79:649-662
- Laxter JHSB, Outhward AJS (1991) Moulting and growth. *Advances in Marine Biology* 27:213-250
- Lee O, Danilowicz BS, Dickey-Collas M (2006) Temporal and spatial variability in growth and condition of dab (*Limanda limanda*) and sprat (*Sprattus sprattus*) larvae in the Irish Sea. *Fisheries Oceanography* 15:490-507
- Litzow MA, Bailey KM, Prah FG, Heintz R (2006) Climate regime shifts and reorganization of fish communities: the essential fatty acid limitation hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 315:1-11
- Lodeiros CJM, Fernández RI, Bonmatí A, Himmelman JH, Chung KS (1996) Relation of RNA/DNA ratios to growth for the scallop *Euvola (Pecten) ziczac* in suspended culture. *Marine Biology* 126:245-251
- Lüthke Nils. Der Lebenszyklus der Nordseegarnele *Crangon crangon* in der Nordsee - ein Simulationsmodell. -87. 2002. IHF.
- Martin, Meike. Abundanzabschätzung der Nordseegarnele *Crangon crangon* (L.) im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer unter Verwendung von geographischen Informationssystemen (GIS) . 2008. Institute for Hydrobiology and Fisheries Science, University of Hamburg.
- Mathers EM, Houlihan DF, Buren LJ (1994) RNA, DNA and protein concentrations in fed and starved herring *Clupea haerengus* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 107:223-231
- Maucheline J (1976) The Hiatt Growth Diagram for Crustacea. *Marine Biology* 35:79-84
- Meixner R (1969a) Wachstum, Häutung, und Fortpflanzung von *Crangon crangon* (L.) bei Einzelaufzucht. *Berichte der deutschen wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung* 20:93-111
- Meixner R (1969b) Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* (L.) bei Einzelaufzucht. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung* 20:93-111
- Meyer P-F (1936) Die Nordseekrabbe (Granat, Garnele) *Crangon vulgaris* Fabr. im Jadebusen. *Zeitschrift für Fischerei, Neudamm.* 34:319-358
- Miller CB, Tande KS (1993) Stage duration estimations for calanus populations a modelling study. *Marine Ecology Progress Series* 102:
- Miranda LE (2002) Establishing size-based mortality caps. *North American Journal of Fisheries Management* 22:433-440
- Miyawaki M, Tsuruda T (1984) The transposition of Mitochondria in the hindgut epithelial cells of the crayfish, *Procambarus clarki*, during the moult cycle. *Proceedings of the Japan Academy Ser.B* 60:81-84
- Mohammed HMA, Bishop JM, Xu X (1996) Population characteristics of green tiger prawns, *Penaeus semisculatus*, in Kuwait waters prior to the Gulf War. *Hydrobiologia* 337:37-47
- Muhlia-Almazán A, García-Carreño FL (2008) Influence of moulting and starvation on the synthesis of proteolytic enzymes in the midgut gland of the white shrimp *Penaeus vannamei*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 133:383-394
- Nehrlich, A. Untersuchung der Besiedelung der Lahnugfelder durch größere Benthosorganismen und Fische im Bereich der Insel Helmsand (Meldorfer Bucht). in German, diploma thesis. 158 pp. 1987. University Hamburg.

- Neudecker, T. and Damm, U. Seasonality of egg-bearing shrimp (*Crangon crangon* L.) in costal waters of the German Bight. K: 28, 1-9. 1992. ICES Shell Fish Committee.
- Neudecker T, Damm U, Kühnhold W (2006) Fang, Anlandungen, Discard und Bestand der Nordseegarnele (*Crangon crangon* L.). Informationen aus der Fischereiforschung 53:82-85
- New MB (1976) A review of dietary studies with shrimp and prawns. Aquaculture 9:101-144
- Nwosu FM, Holzlöhner Sieghard, Enin UI (2007) The exploited population of the brackish river prawn (*Macrobrachium macrobrachion* Herklots 1851) in the Cross River estuary, Nigeria. Scientia Marina 71:115-121
- Nwosu FM, Wolfi M (2006) Population Dynamics of the giant African river prawn *Macrobrachium vollehovenii* Herklots 1857 (Crustacea, Palaemonidae) in the Cross River Estuary, Nigeria. West Africa Journal of Applied Ecology 9:1-14
- Oh C-W, Hartnoll RG (2000) Effects of food supply on the growth and survival of the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758)(Decapoda, Caridea). Crustaceana 73:83-99
- Oh C-W, Hartnoll RG (2004) Reproductive biology of the common shrimp *Crangon crangon* (Decapoda: Crangonidae) in the central Irish Sea. Marine Biology 144:303-316
- Oh C-W, Hartnoll RG, Nash RDM (2001) Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. Marine Ecology Progress Series 214:211-223
- Oh C-W, Hartnoll R, Nash RDM (1999) Population dynamics of the common shrimp, *Crangon crangon* (L.), in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. ICES Journal of Marine Science 56:718-733
- Onnen T, Zebe E (1982) Energy metabolism in the tail muscles of the shrimp *Crangon crangon* during work and subsequent recovery. Comparative Biochemistry and Physiology 74 A:833-838
- Paschke KA, Gebauer P, Buchholz F, Anger K (2004) Seasonal variation in starvation resistance of early larval North Sea shrimp *Crangon crangon* (Decapoda: Crangonidae). Marine Ecology Progress Series 279:183-191
- Pauly D (1986) On improving operation and use of the ELEFAN programs. Part II Improving the estimation of L_{inf} . ICLARM Fishbyte 4:18-20
- Pauly D, David N (1981) ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. Meeresforschung 28:205-211
- Pauly, D. and Morgan, G. R. Length-based methods in Fisheries Research. Pauly, D. and Morgan, G. R. ICLARM Contribution No. 325, 1-468. 1987. Proceedings of the International Conference on the theory and application of Length-Based Methods for Stock Assessment.
- Pauly D (1983) Length converted catch curves: A powerful tool for fisheries research in the tropics (part I). Fish Bytes 1:9-13
- Pearson AM, Dutson TR (1997) Production and processing of healthy meat, poultry and fish products. Aspen Publishers Inc,
- Peck MA, Buckley LJ, Caldarone EM, Bengtson DA (2003) Effects of food consumption and temperature on growth rate and biochemical-based indicators of growth in early juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* and haddock *Melanogrammus aeglefinus*. Marine Ecology Progress Series 251:233-243
- Peterson I, Wroblewski JS (1984) Mortality rate of Fishes in the Pelagic Ecosystems. Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science 41:1117-1120
- Pihl L, Rosenberg R (1982) Production, abundance, and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, western Sweden. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 57:273-301
- Pihl L, Rosenberg R (1984) Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. Marine Ecology Progress Series 15:159-168
- Piontkovski SA, O'Brien TD, Umani SF, Krupa EG, Stuge TS, Balymbetov KS, Grishaeva OV, Kasymov AG (2006) Zooplankton and the North Atlantic Oscillation: a basin-scale analysis. Journal of Plankton Research 28:1039-1046
- Plagmann J (1939) Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.). Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 2:113-162
- Polet H (2000) Codend and whole trawl selectivity of a shrimp beam trawl used in the North Sea. Fisheries Research 48:167-183
- Powell DG (1979) Estimation of mortality and growth parameters from the length frequency of a catch. Rapport et Procès-verbaux des Réunions, Conseil international pour L'Exploration de la Mer 175:167-169

- Redant, F. Konsumotie en produktie van post-larval *Crangon crangon* (L.) (CRustacea, Decapoda) inde Belgische kustwateren. DEEL II: TABELLEN EN FIGUREN. 1978. Vrije Universiteit Brussel, Fakulteit Wetenschappen.
- Regnault M (1970) Croissance au laboratoire de *Crangon septemspinosa* Say (Crustacea Decapoda, Natantia), de la métamorphose a la maturité sexuelle. Bulletin du muséum national d'histoire naturelle 2e Série, Tome 42:1108-1126
- Regnault M (1976) Influence du substrat sur la mortalité et la croissance de la crevette *Crangon crangon* (L.) en élevage. Cahiers de Biologie Marine Tome XVII:347-357
- Regnault M (1979) Ammonia Excretion of the Sand-Shrimp *Crangon crangon* (L.) During the moult cycle. Journal of Comparative Physiology 133:199-204
- Regnault M (1981) Respiration and Ammonia Excretion of the Shrimp *Crangon crangon* L.: Metabolic Response to Prolonged Starvation. Journal of Comparative Physiology 141:549-555
- Regnault M, Lagardère JP (1983) Effects of ambient noise on the metabolic level of *Crangon crangon* (Decapoda, Natantia). Marine Ecology Progress Series 11:71-78
- Richard P, Bergeron J-P, Boulhic M, Galois R, Person-Le Ruyet J (1991) Effect of starvation on RNA, DNA and protein content of laboratory-reared larvae and juveniles of *Solea solea*. Marine Ecology Progress Series 72:69-77
- Rotherham, Douglas. Relative growth and preliminary estimates of absolute growth parameters, mortalities and exploitation ratios of *Trypaea australiensis* in south-eastern Australia. 1-25. 2004. University of Wollongong.
- Sánchez-Paz A, García-Carreño FL, Hernández-López J, Muhlia-Almazán A, Yepiz-Plascencia G (2007) Effect of short-term starvation on hepatopancreas and plasma energy reserves of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). Journal of Experimental Biology and Ecology 340:184-193
- Schatte J, Saborowski R (2005) Change of external sexual characteristics during consecutive moults in *Crangon crangon* L. Helgoland Marine Research
- Schnute J (1981) A versatile growth model with statistically stable parameters. Can J.Fish.Aquat.Sci. 38:1128-1140
- Schockaert E (1968) La croissance de la crevette grise (*Crangon crangon* L.) au large de la cote Belge. Annales de la Societe royale Zoologique de Belgique 98:217-231
- Schrum C (1997) A coupled ice-ocean model for the North Sea and the Baltic Sea. Sensitivity of North Sea, Baltic sea and Blach Sea to anthropogenic and climatic changes. Kluwer Academic Publishers, p 311-325
- Schrum C, Backhaus JO (1999) Sensitivity of atmosphere-ocean heat exchange and heat content in North Sea and Baltic Sea. A comparative assessment. Tellus 51:526-549
- Schrum C., Siegismund, F. Modellkonfiguration des Nordsee-/Ostseemodells 40-Jahres Integration NCEP. 1-177. 2002.
- Schumacher A (1979) On the population dynamics of the brown shrimp (*Crangon crangon* L.) off the German coast. Rapport et Procès-verbaux des Réunions, Conseil international pour L'Exploration de la Mer 175:280-286
- Sheehy MRJ, Bannister RCA, Wickins JF, Shelton PMJ (1999) New perspectives on the growth and longevity of the European lobster (*Homarus gammarus*). Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science 56:1904-1915
- Sheehy MRJ, Greenwood JG, Fielder DR (1994) More accurate chronological age determination of crustaceans from field situations using the age marker, lipofuscin. Marine Biology 121:237-245
- Sheehy MRJ, Shelton PMJ, Wickins JF, Belchier M, Gaten E (1996) Ageing the European lobster *Homarus gammarus* by the lipofuscin in its eyestalk ganglia. Marine Ecology Progress Series 143:99-111
- Siegel V, Damm U, Neudecker T (2008) Sex-ratio, seasonality and long-term variation in maturation and spawning of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the German Bight (North Sea). Helgoland Marine Research 62:
- Siegel V, Gröger J, Neudecker T, Damm U, Jansen J (2005) Long-term variation in the abundance of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) population of the German Bight and possible causes for its interannual variability. Fisheries Oceanography 14:1-16
- Singh-Renton S, Bromley PJ (1999) Feeding of small whiting (*Merlangius merlangus*) in the central and southern North Sea. Journal of the Marine Biological Association U.K. 79:957-960

- Smith TR (2003) RNA-DNA ratio in scales from juvenile cod provides a nonlethal measure of feeding condition. *Transactions of American Fisheries Society* 132:9-17
- Spaargaren DH (2000) Seasonal and annual variations in the catches of *Crangon crangon* (L.1758)(Decapoda, Natantia) near the coast of Texel, the Netherlands. *Crustaceana* 73:547-563
- Spaargaren DH, Haefner Jr. PA (1987) The effect of environmental osmotic conditions on blood and tissue glucose levels in the brown shrimp *Crangon crangon* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology* 87A:1045-1050
- Sparre P, Ursin E, Venema SC (1989) Introduction to tropical fish stock assessment. Food and Agriculture organization of the united nations, Rome
- Ssentongo GW, Larkin PA (1973) Some simple methods of estimating mortality rates of exploited fish populations. *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 24:2355-2453
- Stevenson RD, Hill MF, Bryand PJ (1995) Organ and cell allometry in Hawaiian *Drosophila*: how to make a big fly. *Proceedings of the Royal Society London B* 259:105-110
- Summerfelt RC, Hall GE (1987) Age and Growth of Fish. Iowa State University Press,
- Temming A, Damm U (2002) Life cycle of *Crangon crangon* in the North sea: A simulation of the timing of recruitment as a function of the seasonal temperature signal. *Fisheries Oceanography* 11:45-58
- Temming, Axel, Damm, Ulrich, and Neudecker, Thomas. Trends in the size composition of commercial catches of brown shrimp (*Crangon crangon* L.) along the German coast. K: 53. 1993. ICES Shell fish Committee.
- Teschke M, Saborowski R (2004) Cysteine proteinases substitute for serine proteinases in the midgut glands of *Crangon crangon* and *Crangon allmani* (Decapoda: Caridea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 316:213-229
- Tetard A (1985) Elements sur la croissance de la crevette grise, *Crangon crangon* (L.), en manche-est et sud mer du nord. ICES C.M. K:17:16pp.
- Tiews K (1970) Synopsis of biological data on the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758). *FAO Fisheries Reports* 4:1167-1223
- Tiews K (1954) Die biologischen Grundlagen der Büsumer Garnelenfischerei. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung* 13:235-269
- Uhlig, Nadine. Wachstum und Ernährungssituation der Nordseegarnele *Crangon crangon* (L.). -114. 2002. Institute for Hydrobiology and fishery science, Hamburg.
- van der Baan SM (1975) Migrations of *Crangon crangon* in surface waters near the "Texel" Lightship. *Netherlands Journal of Sea Research* 9:287-296
- van Leeuwen F (1975) Verspreiding van verschillende garnalensoorten in de Zuidelijke Noordzee gedurende verschillende seizoenen. *Interne Verslagen Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel* 8:1-23
- van Lissa JHL (1977) Aantallen, voedselopname, groei en productie van de garnaal (*Crangon crangon* L.) in een getijdengebied, alsmede de voedselopname en groei onder laboratoriumomstandigheden. *Interne Verslagen Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel* 1977-C:1-100
- Viegas I, Martinho F, Neto J, Pardal M (2007) Population dynamics, distribution and secondary production of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in a southern European estuary. *Latitudinal variations. Scientia Marina* 71:451-460
- Vila Y, Medina A, Megina C, Ramos F, Sobrino I (2000) Quantification of the Age-Pigment Lipofuscin in Brains of Known-Age, Pond-Reared Prawns *Penaeus japonicus* (Crustacea, Decapoda). *Journal of Experimental Zoology* 286:120-130
- von Bertalanffy L (1934) Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums I. Teil: Allgemeine Grundlagen der Theorie; Mathematische und Physiologische Gesetzmäßigkeiten des Wachstums bei Wassertieren. *Development Genes and Evolution* 131:613-651
- von Bertalanffy L (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology a record of research* 10:181-213
- Wagner M, Durbin E, Buckley L (1998) RNA:DNA ratios as indicators of nutritional condition of the copepod *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series* 162:173-181
- Wear RG (1974) Incubation in British decapod crustacea and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *J.Mar.Biol.Assoc.UK.* 54:745-762

- Wetherall JA, Polovina JJ, Ralston S (1987) Estimating growth and mortality in steady-state fish stocks from length frequency data. In: D.Pauly and G.R.Morgan, Editors, Length-based Methods in Fishery Research 53-74
- Zhang D, Lin J (2005) Comparative mating success of smaller male-phase and larger male-role euhermaphrodite-phase shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae). Marine Biology 147:1387-1392