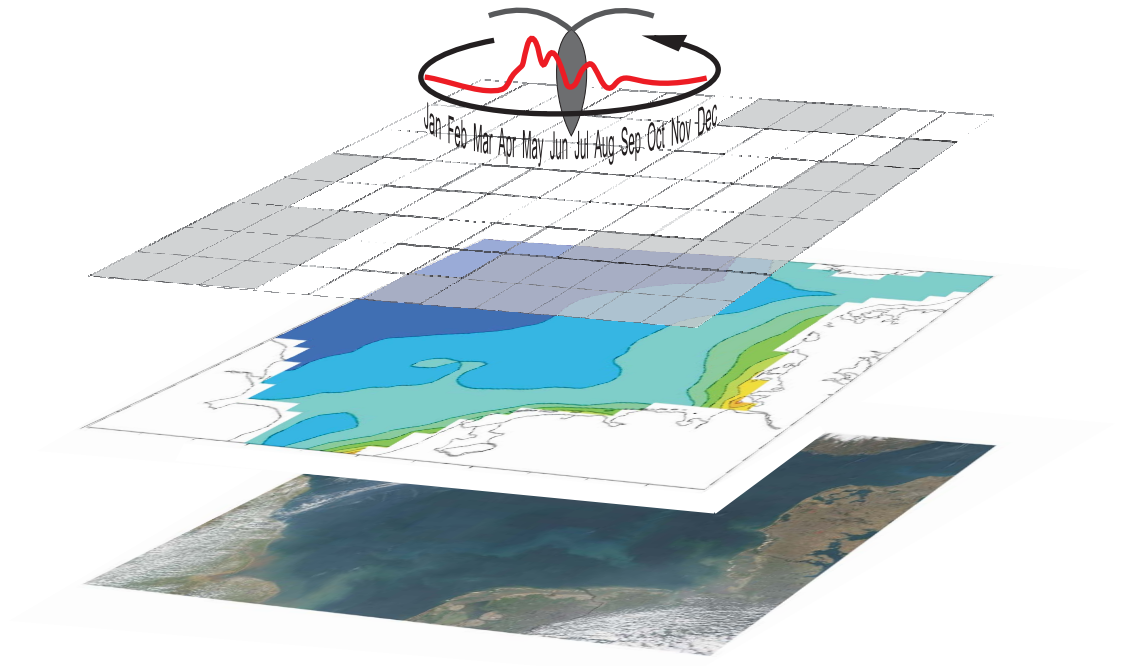


# Modellierung der jahreszeitlichen Entwicklung einer Zooplankton- Population in der Nordsee



**Dissertation**

**zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften im  
Department Geowissenschaften der Universität Hamburg**

**vorgelegt von**

**Christoph Stegert  
aus Neumünster**

**Hamburg 2008**





# Modellierung der jahreszeitlichen Entwicklung einer Zooplankton-Population in der Nordsee

Als Dissertation angenommen vom Department für Geowissenschaften  
der Universität Hamburg

Auf Grund der Gutachten von Prof. Dr. Jens Meincke und  
Dr. Andreas Moll

Hamburg, den 11. Juni 2008

Prof. Dr. Jürgen Oßenbrügge  
Leiter des Departments für Geowissenschaften

Die Satellitenaufnahme im Titelbild und in der Übersicht entstammen  
der NASA Image-Datenbank Visible Earth ([visibleearth.nasa.gov](http://visibleearth.nasa.gov)).  
Die Veröffentlichung ist unter Nennung der Quelle erlaubt.



Artikel I:

Parameterisation of a zooplankton population model for *Pseudocalanus elongatus* using stage durations from laboratory experiments

Seite 31

Artikel II:

Modelling *Pseudocalanus elongatus* stage-structured population dynamics embedded in a water column ecosystem model for the northern North Sea

Seite 52



Artikel III:

Validation of the three-dimensional ECOHAM model in the German Bight for 2004 including population dynamics of *Pseudocalanus elongatus*

Seite 67

Kapitel 4:

Anwendung:  
Futterfelder zur Modellierung von Sprottenlarven

Seite 89



# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einführung</b>	<b>9</b>
1.1	Das Ökosystem der Nordsee . . . . .	11
1.2	Zooplankton in der Nordsee . . . . .	13
1.3	Modellierung der Populationsdynamik von Copepoden . . . . .	15
1.4	Übersicht über Ökosystemmodelle mit Zooplankton . . . . .	18
<b>2</b>	<b>Beschreibung des ECOHAM-Modellsystems</b>	<b>21</b>
2.1	Die Antriebsdaten . . . . .	22
2.2	Das hydrodynamische Modell . . . . .	22
2.3	Das biogeochemische Modell . . . . .	24
2.4	Genutzte Modellvarianten und Erweiterung für Zooplankton . . . . .	25
<b>3</b>	<b>Parametrisierung, Validation und Auswertung des Modells</b>	<b>29</b>
3.1	Artikel I: Entwicklung des Zooplankton-Populationsmodells . . . . .	31
3.1.1	Publikation I: Stegert et al. (2007) . . . . .	32
3.1.2	Fazit zu Artikel I . . . . .	51
3.2	Artikel II: Test der Populationsdynamik im Jahresgang . . . . .	52
3.2.1	Publikation II: Moll und Stegert (2007) . . . . .	53
3.2.2	Fazit zu Artikel II . . . . .	66
3.3	Artikel III: Anwendung in der Deutschen Bucht . . . . .	67
3.3.1	Publikation III: Stegert et al. (eingereicht) . . . . .	68
3.3.2	Fazit zu Artikel III . . . . .	87

---

<b>4</b>	<b>Anwendung: Futterfelder zur Modellierung von Sprottenlarven</b>	<b>89</b>
4.1	Beschreibung des Fischlarvenmodells für Sprotten . . . . .	89
4.2	Erstellung von Beutefeldern aus dem ECOHAM-Modell . . . . .	90
4.3	Studien zur Larvenentwicklung von Sprotten . . . . .	93
4.3.1	Das Wachstum zu verschiedenen Jahreszeiten . . . . .	94
4.3.2	Regionale Unterschiede . . . . .	97
4.4	Vergleich verschiedener Futterfelder für das Wachstum . . . . .	97
<b>5</b>	<b>Diskussion und Schlußfolgerungen</b>	<b>105</b>
<b>6</b>	<b>Danksagung</b>	<b>113</b>
<b>7</b>	<b>Beitrag zu den Publikationen</b>	<b>115</b>
	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>117</b>

# Zusammenfassung

In der Dissertation wird die Entwicklung des Zooplanktons im hydrodynamischen und biologischen Umfeld der Nordsee mittels mathematischer Modelle untersucht. Dazu wird der Lebenszyklus einer Zooplanktonart mit seinen Entwicklungs- und Stoffwechselprozessen durch Abundanz- und Stoffflußgleichungen für die Stadienentwicklung beschrieben. Diese Gleichungen wurden im Ökosystemmodell ECOHAM integriert, um im Kontext von Zirkulation, Nährstoff- und Phytoplanktonverteilung die Zooplanktodynamik in den regionalen Unterschieden und der jahreszeitlichen Entwicklung zu untersuchen. Die Ergebnisse werden u. a. für die Modellierung des Rekrutierungserfolges von Fischlarven im GLOBEC-Germany Projekt, in das die Arbeit eingegliedert ist, verwendet. Die Dissertation basiert im Kern auf drei Veröffentlichungen.

Um das Verhalten einer typischen Copepodenart in der Nordsee zu untersuchen, wurde die Entwicklungsphysiologie von *Pseudocalanus elongatus*, einer Schlüsselart im GLOBEC-Projekt, für die Nordsee parametrisiert. Darin wurden Zustandsvariablen für Abundanz und Biomasse für mehrere Stadiengruppen auf der Basis eines bestehenden Populationsmodells formuliert. Mit Hilfe der Literatur wurde eine artenspezifische Parametrisierung für den Lebenszyklus in Nahrungsaufnahme, Metabolismus, Entwicklung (durch Wachstum und Häutung) sowie Reproduktion erarbeitet (*Stegert et al., 2007*, Artikel I). Das Populationsmodell wurde als neues Modul in das dreidimensionale ECOHAM-Modellsystem integriert. Dann wurde das Verhalten der Population zunächst an einer Station in der nördlichen Nordsee getestet und die zeitliche Entwicklung im Nährstoff-Plankton-Kreislauf untersucht (*Moll und Stegert, 2007*, Artikel II)). Die Einbindung der Populationsdynamik in Konkurrenz zum restlichen Zooplankton ermöglicht dann die Analyse des quantitativen Anteils von *P. elongatus* in der artenreichen Nordsee. Die Validation erfolgte anhand von Meßdaten für das Jahr 2004. Mit diesem Modellsystem wurden Untersuchungen zum Verständnis der Zooplanktodynamik durchgeführt (*Stegert et al., eingereicht*, Artikel III). Dazu gehören die räumlich-zeitliche Verteilung der Population und ihre Ursachen. So steuert die Futtermenge die Größe der Population während die Temperatur ihre Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflusst.

In einem anschließenden Kapitel wird die Anwendung des Zooplankton-Populationsmodells gezeigt, indem Futterfelder zur Modellierung von Sprottenlarven ausgewertet werden (Kapitel 4). Dabei zeigt sich der Einfluß der zeitlich-räumlich variablen Zooplanktonfelder auf

---

das Larvenwachstum, und es wird abschließend die Methodik diskutiert. Im letzten Kapitel werden übergeordnete Fragestellungen behandelt, welche die einzelnen Publikationen und Kapitel miteinander verbinden (Kapitel [5](#)).



# Summary

In this thesis the development of zooplankton within the hydrodynamical and biological environment of the North Sea is investigated using mathematical models. Thereto the life cycle of a zooplankton population is described by abundance and cycles of matter within development and physiological processes. Equations with species-specific parameter values are implemented into the ecosystem model ECOHAM to simulate the annual cycle and regional differences influenced by circulation, nutrient and phytoplankton distribution. The results are also used for modelling the recruitment success of larval fish within the German GLOBEC project, to which the thesis work is a contribution. The thesis is based on three publications.

To investigate the population dynamics of a copepod species typical for the North Sea the life cycle of the GLOBEC target species *Pseudocalanus elongatus* was parameterised. State variables were formulated for abundance and biomass of five stage groups based on an existing population model. Using literature data species-specific parameter values for the life cycle processes of ingestion, metabolic terms and development (in growth and moulting) and reproduction were determined (*Stegert et al., 2007*, paper I). The population model was implemented into the three-dimensional ECOHAM model. The life cycle was tested at a northern North Sea station to investigate the temporal development within the ecosystem model (*Moll und Stegert, 2007*, paper II). The integration of population dynamics competing to the rest zooplankton allows the analysis of the proportion of *P. elongatus* in the diverse North Sea ecosystem. The validation of the state variables against field data for 2004 was performed and the zooplankton dynamics were investigated (*Stegert et al., eingereicht*, paper III). This investigation included the temporal and spatial distribution of the population, which shows, that the food concentration mostly affects the population abundance while the temperature has a strong influence on the developmental rates.

In a subsequent chapter the modelled zooplankton population data were used as prey fields for modelling larval sprat (chapter 4). The preparation of these prey fields and the influence of the spatio-temporal variability of the zooplankton was investigated and the methods discussed. Finally, general questions linking the several papers and chapters were discussed (chapter 5)

---

# 1 Einführung

Wenn Kinder einen Moment Zeit nehmen, um Copepoden zu betrachten,  
so würden sie die Dinosaurier vergessen!

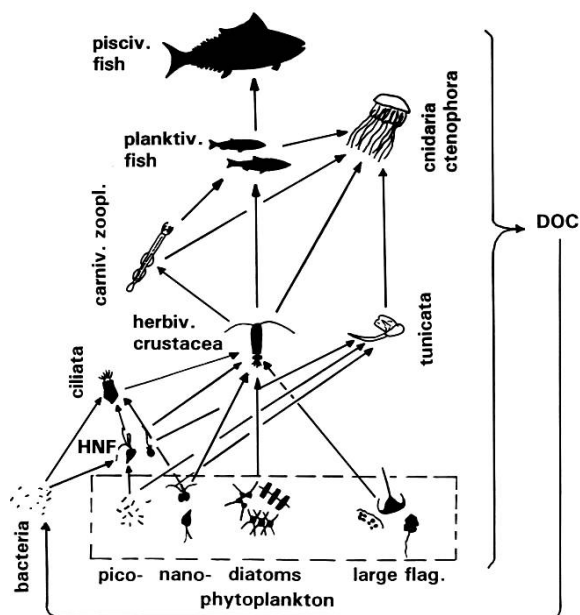
---

(Mark D. Ohman  
*Scripps Institute of Oceanography, San Diego*)

Die Modellierung mariner Ökosysteme befaßt sich mit einer Disziplin, welche die physikalische Ozeanographie mit ihren meteorologisch getriebenen Strömungs- und Schichtungsverhältnissen und die Meeresbiologie (bzw. biologische Ozeanographie) mit den Mitteln der numerischen Modellierung verbindet. Ihre Rolle gewann in den vergangenen zwei Jahrzehnten an Bedeutung und nimmt auch heute weiter zu. Die meist interdisziplinären Fragestellungen gehen oftmals über ökologische Aspekte hinaus und beziehen auch ökonomische Gesichtspunkte ein. Ein wirtschaftlich bedeutendes Feld stellt die Fischerei dar. Denn um Aussagen über den menschlichen Einfluß auf das Ökosystem mit dem Ziel einer nachhaltigen Fischereipolitik zu machen, ist die Kenntnis derjenigen Faktoren nötig, die auf die Fischbestände wirken. Diese Faktoren beziehen das gesamte marine Nahrungsnetz mit ein (Abb. 1.1).

Die zum Zooplankton gehörenden Copepoden nehmen darin als Primärkonsumenten und als Nahrungsgrundlage für Fischlarven und viele weitere marine Lebewesen eine steuernde Rolle ein. Ihre Menge wirkt sich auf den Reproduktionserfolg der Fische aus, der starke Unterschiede zwischen einzelnen Jahren aufweist. Das Verständnis der Variabilität und somit eine mögliche Prognose der Fischbestände ist für die Fischerei von großem Interesse.

Im Rahmen des GLOBEC-Germany Projektes (Global Ocean Ecosystem Dynamics, 2002–2008) wurden in Deutschland die Ökosysteme von Ost- und Nordsee in Hinblick auf Fischressourcen untersucht (*Alheit, 2007*). Der Schwerpunkt lag dabei auf einem besseren Verständnis der Wechselwirkungen zwischen Copepoden und den Fischarten Hering und Sprotte, die mit jährlichen Fangmengen von über 1 Million Tonnen einen wichtigen Anteil der industriellen Fischerei in Deutschland bilden. Ziel des Projektes war, den saisonalen wie zwischenjährlichen Einfluß physikalischer Änderungen auf die biologische Dynamik zu beschreiben. Darauf aufbauend sollte im Projekt ein Index für die Rekrutierung von Jungfischen entwickelt werden, um Aussagen über zukünftige Fangmengen machen zu können. Das Projekt ist Teil des



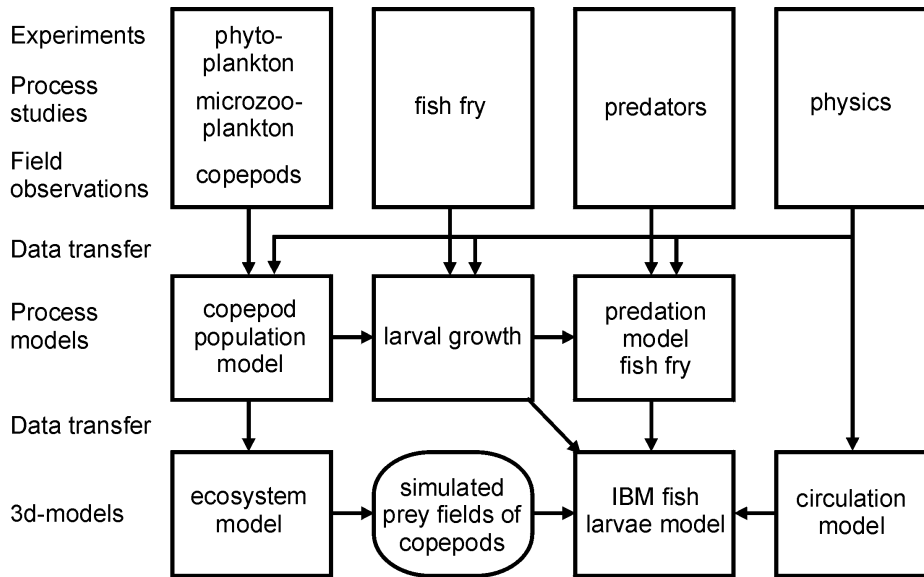
**Abb. 1.1:** Schema des marinen Nahrungsnetzes von Primärproduzenten bis zu den Fischen. Copepoden (herbivorous crustacea) agieren als wichtige Verbindung zwischen der unteren trophischen Ebene (Phytoplankton) und der oberen Ebene (Fische, Quallen); aus Sommer (1996).

**Fig. 1.1:** Marine food web from primary producers to fishes: Copepods (herbivorous crustacea) have an important role as mediator between the lower trophic level (phytoplankton) and the upper level (fishes, jellies); from Sommer (1996).

internationalen GLOBEC Programms, in dem ähnliche Fragestellungen für andere Regionen in bislang 19 Ländern bearbeitet wurden (IGBP, 2003).

Die Untersuchungen in GLOBEC-Germany wurden sowohl durch ein umfangreiches Meßprogramm als auch durch die numerische Modellierung realisiert (Abb. 1.2). Die vorliegende Dissertationsarbeit beschreibt die Ökosystem- und Zooplanktonmodellierung, welche die nötige Auflösung der biologischen Prozesse in Raum und Zeit für die Nordsee, insbesondere die südlichen Nordsee (Deutschen Bucht) ermöglicht.

Mit Modellen wurden nach Untersuchungen zum Verständnis der Zooplanktodynamik durchgeführt. Diese sollen helfen, die Stoffwechselfynamik und die Zusammenhänge im Nahrungsnetz besser zu verstehen und mit Meßdaten aus dem Feldprogramm zu vergleichen. Dabei wurde der Einfluß der physikalischen Dynamik in ihren regionalen Unterschieden auf die Zooplanktonentwicklung untersucht. Im Zentrum steht dabei die Untersuchung von kleinen Copepoden und ihrem Lebenszyklus (Kapitel 3). Das Modell ermöglicht es schließlich, dreidimensionale größen aufgelöste Beutefelder für die Modellierung von Fischlarven im Projekt zu erstellen. Ein Einblick auf diese Anwendung wird in Kapitel 4 gegeben.



**Abb. 1.2:** Schematik der Aufgaben in GLOBEC-Germany und ihre Verknüpfungen  
**Fig. 1.2:** Diagram of the GLOBEC-Germany topics and their linking.

Die folgenden Abschnitte dieses und des folgenden Kapitels geben einen Überblick über die für diese Arbeit relevanten Grundlagen: Das Ökosystem Nordsee, das Zooplankton in seiner Funktion, sowie die bisherige Entwicklung von Ökosystem- und Zooplanktonmodellen und des in dieser Arbeit verwendeten ECOHAM-Modells.

## 1.1 Das Ökosystem der Nordsee

Die Nordsee zeigt ein topographisches Gefälle, welches von Nordwesten nach Südosten abflacht. Sie lässt sich in drei Teile gliedern, die sich physikalisch, morphologisch sowie ökologisch von einander unterscheiden, nämlich die nördliche, die zentrale und die südliche Nordsee. In der Unterteilung verwendeten *de Wilde et al. (1992)* als Grenzen die Tiefenstufen von 50, 100 und 300 m, die mit anderen Faktoren zusammenkommen.

Die Nordsee ist geprägt von vorherrschenden Westwinden, welche - durch die Corioliskraft unterstützt - eine zyklonale Strömung bewirken (*Lee, 1980*). Zur nördlichen Nordsee (> ~100 m) zählt der Bereich nördlich des 58. Breitengrades, der durch einströmendes Atlantisches Wasser gespeist wird (Abb. 1.3), das größtenteils re-zirkuliert, und die südliche Nordsee nur zu sehr geringem Anteil beeinflusst (*Lenhart und Pohlmann, 1997*). Es ist charakterisiert durch kaltes (Jahresgang: ~6 – 13 °C, nach *Michaelsen et al. (1998)*) und salzhaltiges (S ~ 35 psu) Wasser. In der zentralen und nördlichen Nordsee bewirkt die Oberflächenerwärmung im Sommer eine vertikale Schichtung mit einer Thermokline in etwa 50 m Tiefe.

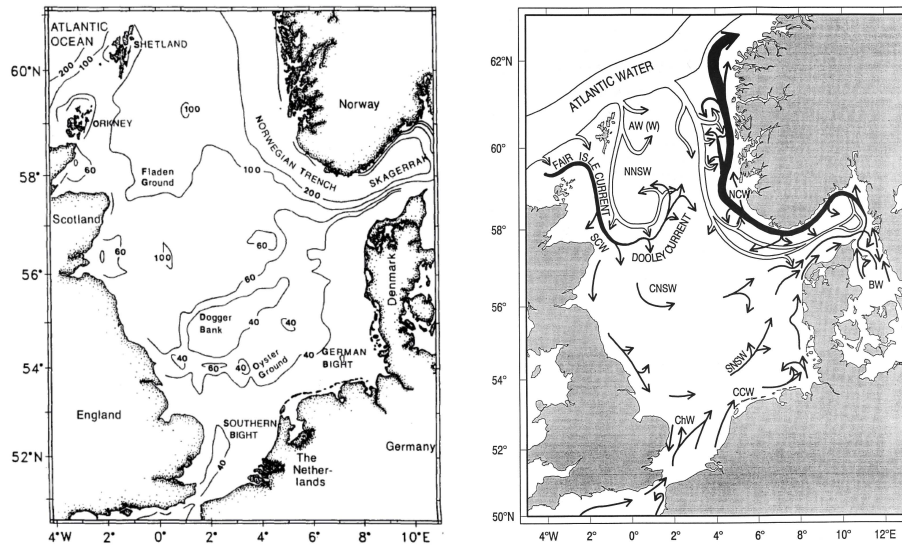


Abb. 1.3: Topographie und allgemeine Zirkulation in der Nordsee nach Krause et al. (1995).  
 Fig. 1.3: Topography and general circulation of the North Sea after Krause et al. (1995).

Es bildet sich eine warme Deckschicht ( $T \sim 15 \text{ }^\circ\text{C}$ ), welche im Herbst durch atmosphärische Abkühlung und zunehmende Durchmischung durch Stürme abgebaut wird. Das Verhalten des Zooplanktons im geschichteten Bereich wird in Artikel II beschrieben.

Die (teilw. 20 m) flache Doggerbank bildet eine topographische Grenze zur südlichen Nordsee, die sich auch physikalisch deutlich von der zentralen Nordsee abgrenzt und Hauptuntersuchungsgebiet für Artikel III ist. Sie wird maßgeblich durch den Einstrom durch den Englischen Kanal mit warmem ( $7 - 17 \text{ }^\circ\text{C}$ ) und salzreichem ( $S \sim 35 \text{ psu}$ ) Wasser und durch die Frischwasserzufuhr über die kontinentalen Flüsse bestimmt, deren Einfluß auf die Organismen ebenfalls in GLOBEC-Germany untersucht wurde z. B. (Barz und Hirche, 2006). Es bildet sich das Kontinentale Küstenwasser ( $S \ll 31 \text{ psu}$ ), dessen Temperatur ( $3 - 17,5 \text{ }^\circ\text{C}$ ) vom Festland beeinflusst ist ('river plume front'). Der Bereich des größten Salzgehaltsgradienten schwankt entsprechend des tidebestimmten Zyklus ('tidal mixing front'). Neben dem Frischwasser wird die Nordsee durch die Flusseinträge auch mit hohen Nährstoffkonzentrationen versorgt (Brockmann et al., 1990), die eine hohe Primärproduktion zu Folge haben (Lenhart, 2001; Skogen und Moll, 2000). Der Topographie folgend erfolgt die Strömung entlang der kontinentalen Küste und erstreckt sich bis zur Norwegischen Küste. Hier findet der wesentliche Ausstrom in den Nordatlantik statt. Neben der horizontalen Strömung bewirken die Gezeiten auch erheblichen vertikalen Transport aller Partikel im Wasser, so auch des Planktons.

## 1.2 Zooplankton in der Nordsee

Der Begriff des Planktons wurde durch *Hensen* (1887) eingeführt und bezeichnet Pflanzen (Phytoplankton) und Tiere (Zooplankton), die sich nicht oder nur bedingt eigenständig fortbewegen können und somit von den hydrodynamischen Gegebenheiten stark abhängig sind. Zum Zooplankton gehören eine Vielfalt verschiedener Organismen: Quallen, Muscheln, Schnecken, Würmer, Krebse und Fischlarven (Ichthyoplankton). Darunter bilden Copepoden (Arthropoda, Crustacea) in der Nordsee - wie in vielen anderen Ökosystemen - den überwiegenden Teil der Biomasse.

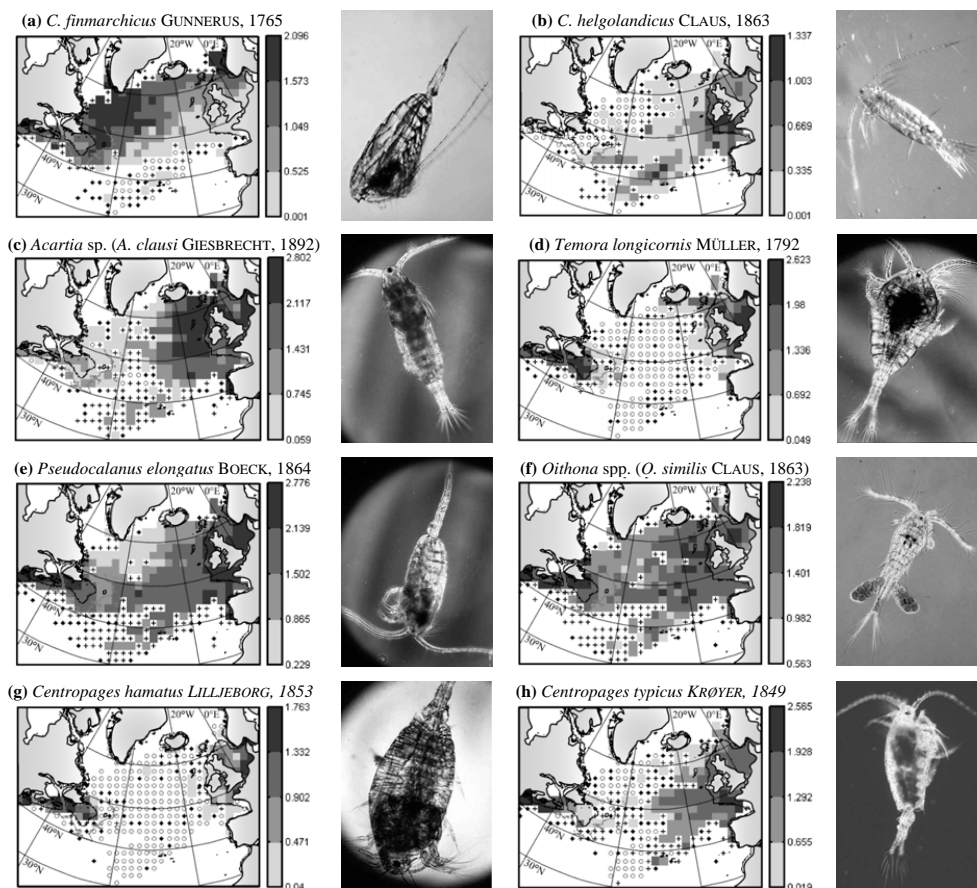
Auf Grund ihrer eingangs beschriebenen Rolle im marinen Nahrungsnetz wurden das Auftreten und die Physiologie der Copepoden seit Beginn des letzten Jahrhunderts erforscht. Im Laufe der letzten 50 Jahre wurden die Feldmessungen in der Nordsee stark vorangetrieben und eine Reihe umfangreicher Datensätze erstellt. Darunter sind zum einen Langzeitmeßreihen an unterschiedlichen Positionen: Helgoland Reede (*Greve et al.*, 2004), die Stationen L4 im Englischen Kanal (*Southward*, 2005) sowie Stonehaven vor der Schottischen Küste. Unter den flächendeckenden Datensätzen bilden die CPR-Messungen<sup>1</sup> den bedeutendsten Datensatz. Im CPR-Atlas (*CPRS*, 2004) sind Monatsmittelwerte zu 240 Phyto- und Zooplanktonarten auf einem normierten Gitter graphisch dargestellt (acht davon in Abb. 1.4). Andere Programme, wie das Fladengrund Experiment 1976<sup>2</sup> (*Krause und Trahms*, 1983) oder das ZISCH-Projekt<sup>3</sup> 1986–87 (*Krause und Martens*, 1990), geben die Zooplanktonverteilung für einen kürzeren Zeitraum wieder.

Untersuchungen der zeitlich-räumlichen Verteilung sowie der Physiologie zeigen die Anpassung verschiedener Arten an die genannten unterschiedlichen Bedingungen in der Nordsee. Diese Vielfalt der ökologischen Zonen der Nordsee spiegelt sich in der Artenvielfalt der Copepoden wider (Abb. 1.4): Nehmen in der (zentralen) Ostsee lediglich vier Copepodenarten den wesentlichen Teil der Zooplanktonabundanz ein (*Dippner et al.*, 2000), so zeigt der CPR-Atlas in der Nordsee große Abundanzen für acht Arten.

<sup>1</sup>Continuous Plankton Recorder Surveys (*Reid et al.*, 2003) bezeichnet ein Programm der Sir Alister Hardy Foundation of Ocean Science (SAHFOS), bei dem Planktonproben mit den CPR-Geräten während der Fahrt genommen und ausgewertet werden. So ist die Messung auf Handelsschiffen möglich, die regelmäßig in der Nordsee und im Nordatlantik verkehren. Damit ergaben sich im Zeitraum 1958-1999 für 240 Spezies bereits 155669 Daten (*Beaugrand*, 2004), die über das Internet abrufbar sind.

<sup>2</sup>Das Fladengrund-Experiment, 1976 (FLEX) wurde in Kooperation mehrerer europäischer Institute, darunter das Institut für Meereskunde und das Zoologische Institut der Universität Hamburg, durchgeführt. Während der Frühjahrsblüte (März bis Juni) wurden physikalische und biologische Prozesse in der nördlichen Nordsee untersucht, wobei an der Position 58° N 0,5° O dauerhaft Messungen stattfanden. Diese Position (FLEX-Station) war auch Ort späterer Forschung und wurde in dieser Arbeit für das Wassersäulenmodell (Artikel II) genutzt.

<sup>3</sup>„Zirkulation und Schadstoffe in der Nordsee“ beinhaltete neben umfangreichen chemischen Untersuchungen auch Messungen von Zooplankton, welche in zwei Phasen - Mai-Juni 1986 und Januar-März 1987 - flächendeckend sowie tiefenaufgelöst für die ganze Nordsee durchgeführt wurden. Sämtliche Daten wurden im ZISCH-Atlas zusammengetragen und veröffentlicht (*Moll und Radach*, 1990).



**Abb. 1.4:** Acht typische Copepoden der Nordsee mit ihrer Verteilung im Nordatlantischen Ozean nach CPRS (2004). Quellen der Abbildungen: *Calanus finmarchicus*, *Acartia* sp., *Temora*, *P. elongatus* und *C. hamatus*: Klein Breteler (1982); *C. helgolandicus*: S. A. Poulet<sup>a</sup>; *Oithona* und *C. typicus*: A. Calbet<sup>b</sup>.

**Fig. 1.4:** Eight copepod species typical for the North Sea and their distribution in the North Atlantic Ocean after CPRS (2004). Figure sources are: *Calanus finmarchicus*, *Acartia* sp., *Temora*, *P. elongatus* und *C. hamatus*: Klein Breteler (1982); *C. helgolandicus*: S. A. Poulet<sup>a</sup>; *Oithona* und *C. typicus*: A. Calbet<sup>b</sup>.

<sup>a</sup> Abteilung Marine Invertebraten und Zooplankton der Biologischen Station Roscoff ([www.sb-roscoff.fr](http://www.sb-roscoff.fr))

<sup>b</sup> Aus der Photogalerie des ASLO: [www.aslo.org/photopost/showgallery.php?cat=500&ppuser=306](http://www.aslo.org/photopost/showgallery.php?cat=500&ppuser=306)



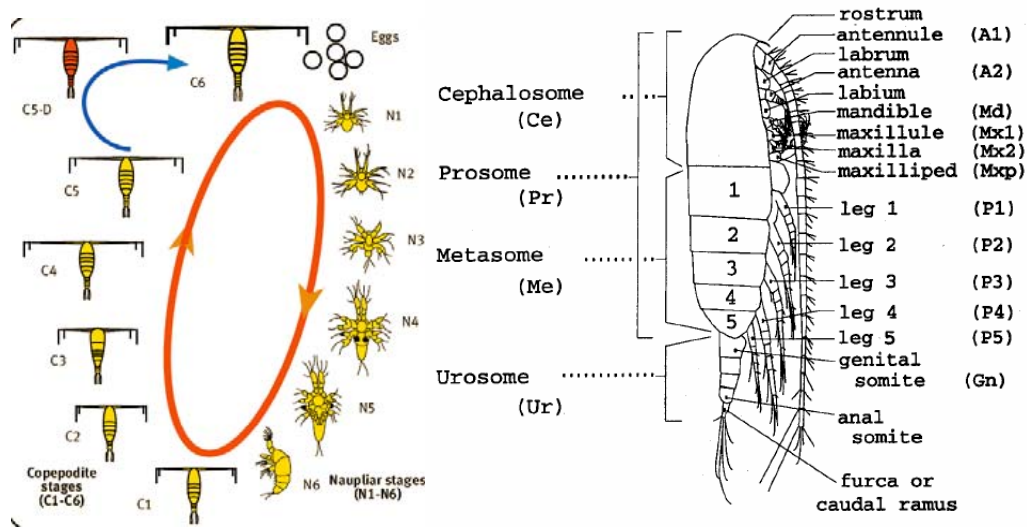
Zu den meist untersuchten Copepoden gehört *Calanus* sp., der auf der gesamten nördlichen Hemisphäre in großen Abundanzen vertreten ist. In der Nordsee findet man zwei Arten. *C. finmarchicus* ist im Einflußbereich des kalten Atlantischen Wassers zu finden und bildet einen bedeutenden Anteil an der Zooplanktonbiomasse. Die verwandte Art *C. helgolandicus* ist dagegen im wärmeren Atlantikwasser der südlichen Nordsee - insbesondere im Englischen Kanal - vertreten. Diese beiden größeren Copepoden (Prosomenlänge der Weibchen (PL)  $\sim 2700\text{--}3000\ \mu\text{m}$ ) zeigen in ihrer Abundanz eine mit der Klimaentwicklung korrelierende Entwicklung, wie Untersuchungen von [Reid et al. \(1998\)](#) gezeigt haben.

In Bezug auf die Untersuchungen der Fischlarven in GLOBEC-Germany spielen die kleineren Copepoden (PL bis  $1500\ \mu\text{m}$ ) als Nahrungsgrundlage eine wichtige Rolle. Unter diesen kleinen Copepoden gehören die Spezies der Genera *Acartia*, *Temora*, *Para-/Pseudocalanus* sowie *Centropages* zu den häufigsten. *Centropages typicus* ist an das vom Atlantischen Wasser beeinflusste Gebiet um die Britischen Inseln angepaßt. Dagegen gehören *C. hamatus*, *Acartia* spp. und *Temora longicornis* zu den neritischen Arten, deren größte Bestände - bei ersterem fast ausschließlich - in der südlichen Nordsee, insbesondere im Küstengebiet, liegen. Diese drei Arten bilden in diesem Gebiet mit *Pseudocalanus elongatus* den überragenden Anteil der Biomasse, wobei *Pseudocalanus* und *Temora* im Frühjahr sowie im Herbst dominieren, während *Acartia* und *C. hamatus* im Sommer maximale Bestände aufbauen.

*Pseudocalanus elongatus* ist eine sehr typische und weit verbreitete Art in der Nordsee (Abb. 1.4). Seine numerische Dominanz sowie die weite Verbreitung gaben den Ausschlag, die Untersuchungen in der Dissertation auf diese Spezies zu fokussieren. Auch in der Physiologie unterscheidet sich *P. elongatus* von anderen Arten. Während *Acartia* sp. und *T. longicornis* ihre Eier frei im Wasser ablegen ('broadcast spawner'), tragen die Weibchen von *Pseudocalanus* die Eier bei sich ('sac spawner', s. Abb. 1.4, (*Oithona* sp.)). Diese und andere spezies-spezifischen Eigenschaften gilt es in der Formulierung der numerischen Gleichungen und der Parametrisierung zu beachten (Artikel I). Einen ausführlichen Überblick über das Zooplankton in der Nordsee geben [Fransz et al. \(1991\)](#), deren Ergebnisse durch [Krause et al. \(2003\)](#) aktualisiert und ergänzt wurden.

## 1.3 Modellierung der Populationsdynamik von Copepoden

Im Lebenszyklus der Copepoden werden 13 Stadien (Abb. 1.5) unterschieden: Eier, sechs Nauplienstadien (NI–NVI) und sechs Copepoditstadien (CI–CVI), wobei das letzte Stadium (CVI) auch als Adultenstadium bezeichnet wird, deren Weibchen durch Reproduktion den Zyklus schließen. Der Übergang von einem Stadium zum nächsten geschieht durch Häutung, wobei sich von einem Stadium zum nächsten die Ausbildung der Segmente und Glieder erweitert, wodurch einzelne Stadien zu unterscheiden sind. Eine ausführliche Darstellung der



**Abb. 1.5:** Links: Schematische Darstellung des Lebenszyklus der Copepoden (Fisheries Research Services, 2005). Rechts: Morphologie eines Copepoden (Mauchline, 1998).

**Fig. 1.5:** Left panel: Diagram of the general copepod life cycle (Fisheries Research Services, 2005). Right panel: Morphology of copepods (Mauchline, 1998).

Morphologie und Physiologie von Copepoden gibt Mauchline (1998). Die generelle Formulierung für das Wachstum von Copepoden ist (Corkett und McLaren, 1978):

$$G = I - E - U - R, \tag{1.1}$$

wobei das Wachstum  $G$  sich zusammensetzt aus der aufgenommenen Futtermenge  $I$ , abzüglich der Exkretion  $E$ , der Egestion  $U$  sowie der Respiration  $R$ .

Die Modellierung des Lebenszyklus von Copepoden geschieht in verschiedener Weise, wobei sich das Verfahren und die Komplexität nach den zu beschreibenden Zielen richten. Carlotti et al. (2000) beschreiben in ihrer Zusammenfassung zur Modellierung der Zooplanktondynamik die grundsätzlichen Modellansätze:

- Prozeßmodelle, mit denen Prozeßraten oder -parameter ermittelt werden und die oftmals aus einer oder wenigen Gleichungen bestehen.
- Individuenbasierte Modelle (IBM), in denen Organismen als Lagrange'sche Tracer berechnet und ihr individuelles Verhalten auf der Trajektorie untersucht wird. Ein solches Modell wurde z. B. von Kühn et al. (2008) entwickelt und wird in Kapitel 4 betrachtet.

- Populationsmodelle, in denen die Dynamik und (zahlenmäßige) Ausbreitung und Stadienverteilung einer oder mehrerer Populationen unter biologisch-physikalischen Bedingungen simuliert wird. Diese Modellform wird in Artikel I verwendet und wird im folgenden intensiv betrachtet.
- Ökosystemmodelle mit integrierter Zooplanktonpopulation, um Häufigkeit und Verbreitung im räumlichen Ökosystem zu simulieren, wie es in der nördlichen Nordsee (Artikel II) und der Deutschen Bucht (Artikel III) angewandt wurde.

Nur die Erweiterung des Ökosystemmodells um Zustandsvariablen einzelner Copepodenstadien und ihre physiologischen Prozesse ermöglicht detaillierte Untersuchungen der Entwicklung und des Verhaltens unter den variablen Bedingungen, die durch Repräsentation des Zooplanktons in einer einzigen Zustandsvariablen nicht möglich ist. Hierauf wird insbesondere in Artikel II eingegangen.

Für die Entwicklung von Populationsmodellen wurden unterschiedliche Ansätze genutzt, in denen die Copepoden in Stadien (*Gaedke, 1990; Wroblewski, 1980*), Stadienklassen (*Carlotti und Radach, 1996; Davis, 1984*) oder Gewichtsklassen (*Slagstad und Tande, 1990*) unterteilt wurden. Für die Beschreibung einer Population mit mehreren Stadien(-gruppen) kommen für die Beschreibung der Entwicklung noch der Transfer zwischen den Stadien  $T$  sowie die Mortalität  $\mu$  hinzu, so daß die Änderung der Biomasse  $Z$  in einem Stadium  $i$  durch die Gleichung

$$\frac{dZ}{dt} = T_{i-1,i} \cdot Z_i + G_i \cdot Z_i - \mu_i \cdot Z_i - T_{i,i+1} \cdot Z_i \quad (1.2)$$

beschrieben wird. In Modellen werden diese Gleichungen durch gewöhnliche Differentialgleichungen für entsprechende Zeitintervalle  $dt$  berechnet. *Steele und Mullin (1977)* diskutierten erstmals die Notwendigkeit, neben der Biomasse auch die Abundanz in Betracht zu ziehen. Die Änderung der Individuenzahl  $N$  innerhalb eines Stadiums ergibt sich dann aus:

$$\frac{dN}{dt} = T_{i-1,i} \cdot N_i - \mu_i \cdot N_i - T_{i,i+1} \cdot N_i \quad (1.3)$$

Spezialfälle der Gleichungen ergeben sich für die Adulten, für die kein Transfer ins nächste Stadium existiert, sondern lediglich ein Transport an Biomasse für die Reproduktion stattfindet, sowie für die Eier, für die eine Schlupfrate zu ermitteln ist. Diese Prozeßgleichungen gilt es, in den Stoffkreislauf eines räumlich ausgebreiteten Ökosystemmodells mit hydrodynamischen und meteorologischen Antrieben zu integrieren und im jahreszeitlichen Verlauf zu untersuchen (Artikel III).

## 1.4 Übersicht über Ökosystemmodelle mit Zooplankton

Anfang der fünfziger Jahre begannen erste Ansätze, wesentliche Komponenten im Stoffkreislauf des Ökosystems durch mathematische Gleichungen zu beschreiben (*de Wilde et al.*, 1992). *Steele* (1974) formulierte erstmals ein komplexes System, das physikalische (Hydrodynamik, Thermodynamik und Licht), chemische (Nährstoffaufnahme, -vermischung und -regeneration) sowie biologische (Phyto- und Zooplanktondynamik incl. eines Kohortenmodells für *Calanus* bzw. *Pseudocalanus*) Prozesse miteinander verbindet.

Ein erstes Stadienaufgelöstes Modell wurde von *Wroblewski* (1980) für *Acartia clausi* auf dem Schelf vor Oregon (Nordpazifik) entwickelt, in dem mehrere Stadien zu Stadiengruppen zusammenfaßt wurden. Diese Vereinfachung wurde von *Davis* (1984) kritisiert<sup>4</sup>, da diese zu verkürzten Generationszeiten führten. Für seine Untersuchungen verschiedener Copepoden im Gebiet der Georges Bank (Nordwestatlantik) fügte er zusätzliche Altersklassen innerhalb der 13 Stadien ein. Dieses Prinzip wurde von *Carlotti und Sciandra* (1989) für die Mittelmeerspezies *Euterpina acutifrons* übernommen, die erstmals eine ausführliche Beschreibung der metabolischen Prozesse integrierten. Dieses Populationsmodell wurde in einer späteren Arbeit mit einem für die Nordsee entwickelten Wassersäulenmodell (*Radach und Moll*, 1993) gekoppelt, um den Lebenszyklus von *Calanus finmarchicus* zu simulieren (*Carlotti und Radach*, 1996).

Mitte der Neunziger Jahre wurden die ersten dreidimensionalen Ökosystemmodelle für die Nordsee entwickelt. Dazu gehörte neben NORWECOM (*Skogen et al.*, 1995), GHER (*Delhez und Martin*, 1994) und ERSEM (*Baretta et al.*, 1995) auch ECOHAM (*Moll*, 1995). Diese und andere regionale Modelle widmeten sich zunächst dem Nährstoff-Phytoplankton-System und beinhalteten - mit Ausnahme von ERSEM und GHER - keine explizite Zustandsvariable für Zooplankton (*Moll und Radach*, 2003).

In den folgenden Jahren wurden mehrere Populationsmodelle für *C. finmarchicus* in der Nordsee mit unterschiedlichen Ansätzen entwickelt: *Heath et al.* (1997) wendeten ein Langrange'sches Wassersäulenmodell in einem dreidimensionalen Eulerschen hydrodynamischen Feld an, um den sommerlichen Einstrom in die Nordsee durch den Fair Isle Kanal zu untersuchen, während *Bryant et al.* (1997) eine vereinfachte physiologische Beschreibung der Population in einem Eulermodell von  $1^\circ \times 1^\circ$  Boxen anwandten. *Gurney et al.* (2001) stellten eine zeitlich diskrete Beschreibung des Wachstums für ein zweidimensionales Modell der Oberflächenschicht vor, das von *Speirs et al.* (2005) genutzt wurde, um die Überwinterung (Diapause) von *C. finmarchicus* zu untersuchen. Ähnliche Entwicklungen wurden für Copepoden in anderen Ökosystemen durchgeführt, z. B. von *Lynch et al.* (1998) für die Georges Bank oder *Plaganyi et al.* (1999) im südlichen Benguela-Auftriebsgebiet. In diesen Modellen

---

<sup>4</sup>Der in Artikel II zitierte Artikel Davies und Payne (1984) ist in diesem Zusammenhang nicht korrekt.

lag der modellierten Population ein Strömungs- und Temperaturfeld aus einem hydrodynamischen Modell sowie mit Ausnahme bei *Heath et al. (1997)* ein externer Datensatz an Phytoplankton als Futterantrieb vor. Ein gekoppeltes zweidimensionales (x,z) Ökosystem- und Individuen basiertes Populationsmodell, in dem Zooplankton und Phytoplankton interagieren, wurde von *Batchelder et al. (2002)* veröffentlicht.

Für die Ostsee entwickelten *Fennel und Neumann (2003)* erstmals ein gekoppeltes dreidimensionales Ökosystemmodell mit integrierter Populationsdynamik für *Pseudocalanus*. In diesem Modell wurden, ähnlich zu *Wroblewski (1980)*, Stadien zusammengefaßt, die jeweils zwischen zwei kritischen Gewichten definiert sind. Für jede der fünf Zustandsvariablen werden die Biomasse wie auch die Abundanz berechnet. Das sich daraus ergebende mittlere Stadiengewicht steuert die Raten der in den Gleichungen 2 und 3 genannten Prozesse für das jeweilige Stadium. Eine ausführliche Beschreibung der Struktur und der Formulierungen des Populationsmodells sowie die Anwendung als 0d-Modell werden in *Fennel (2001)* gegeben.

Diese Arbeit bildete die Grundlage für die in der vorliegenden Dissertationsarbeit beschriebene Populationsmodellierung von Copepoden (s. Artikel I).



## 2 Beschreibung des ECOHAM-Modellsystems

Ein Modell sollte so einfach wie möglich sein,  
aber nicht einfacher!

---

*(nach dem Einstein'schen Prinzip)*

Die Zooplanktonmodellierung in GLOBEC-Germany wurde mit dem am Institut für Meereskunde entwickelten ECOHAM (Ecological North Sea Model, Hamburg) durchgeführt. Das Modell wird zur Untersuchung verschiedener Fragestellungen genutzt und entsprechend um unterschiedliche Module erweitert. Dabei liegt der Schwerpunkt auf geochemischen Prozessen und den unteren trophischen Stufen.

Die erste Version des Modells (ECOHAM1) war darauf ausgelegt, die Primärproduktion in der Nordsee zu simulieren ([Moll, 1998](#)), um Ursachen für Eutrophierung und die Folgen für das Algenaufkommen in bestimmten Küstengebieten zu untersuchen. Um die Flüsse von Kohlenstoff und Stickstoff zu simulieren, wurden die Stoffkreisläufe hierfür nach [Kühn und Radach \(1997\)](#) für Stickstoff und [Pätsch et al. \(2002\)](#) für Kohlenstoff in ECOHAM2 erweitert. In dieser Variante fand auch eine Kopplung mit dem benthischen Modell CANDI statt ([Luff und Moll, 2004](#)). Ab ECOHAM3 wurde das Nordsee-Modellgebiet auf den gesamten nordwesteuropäischen Schelf erweitert, um Untersuchungen zum Austausch mit dem Nordatlantik zu ermöglichen. Die aktuelle Version ECOHAM4 zeichnet sich durch Einteilung in je zwei Phyto- und Zooplanktongruppen aus, die in dieser Arbeit jedoch noch keine Anwendung findet. Diese Version dient derzeit zur Simulation von Nährstoff-Reduktionsszenarien im Rahmen einer Vergleichsstudie des OSPAR-Ausschusses für Eutrophierung, an dem mehrere Modelle beteiligt sind. Die Studie beinhaltet auch eine Validation, die von Beginn an ein wichtiger Bestandteil der Arbeit mit ECOHAM darstellte ([Moll, 2000](#); [Skogen und Moll, 2000](#)). So geht den Untersuchungen in der nördlichen Nordsee (Artikel II) eine Validation der Ökosystemvariablen voraus, und sie ist wesentlicher Teil der Arbeit zur Deutschen Bucht (Artikel III). Einen Überblick über die Validation von Ökosystemmodellen geben [Radach und Moll \(2006\)](#).

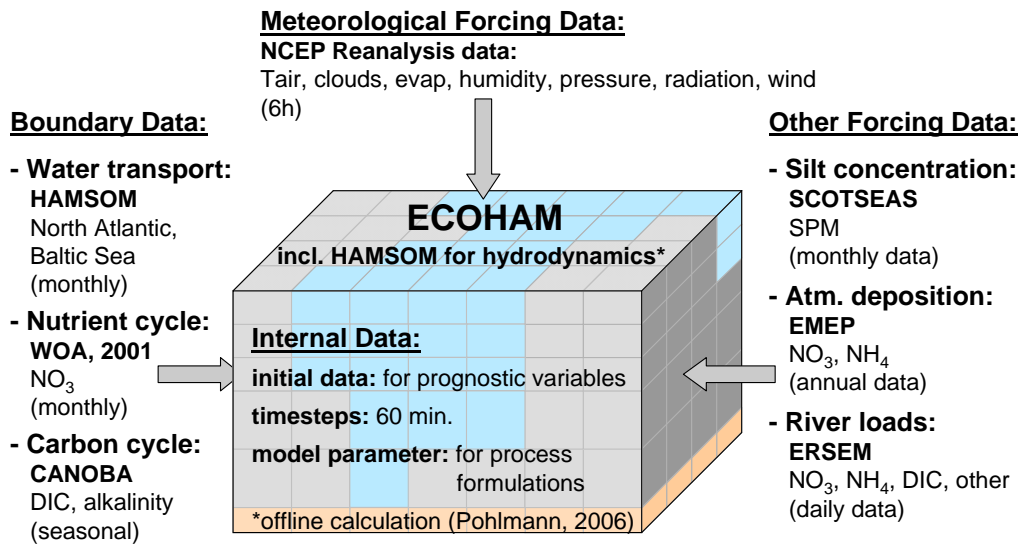


Abb. 2.1: Antriebsdaten in ECOHAM3. Die angegebenen Daten wurden in Artikel III verwendet.  
 Fig. 2.1: ECOHAM forcing data used in paper III.

## 2.1 Die Antriebsdaten

In das Modell fließen verschiedene Antriebs- und Randdaten ein (Abb. 2.1). Dazu gehören das meteorologische Forcing (Bewölkung, relative Feuchtigkeit, Niederschlag, solare Einstrahlung, Lufttemperatur und -druck, Windgeschwindigkeit und -richtung), Kohlenstoff- und Nährstoffeinträge aus den Flüssen, den Randgebieten und Einträge an atmosphärischem Stickstoff sowie die Schwebstoffverteilung.

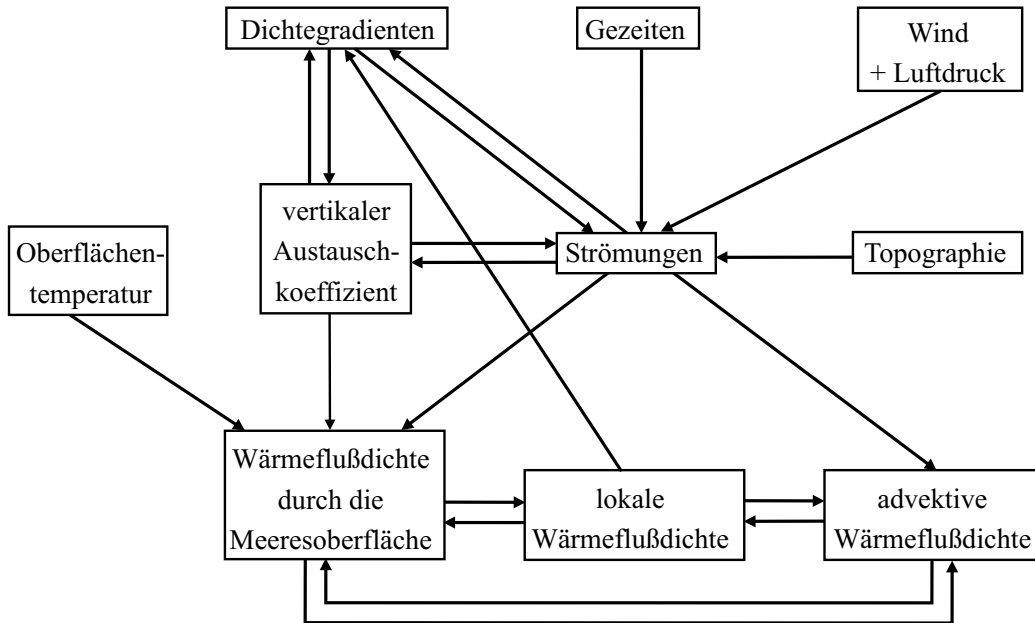
Für die Modellversionen ECOHAM1-3 wurde der meteorologische Antrieb aus den ERA40-Daten des ECMWF genutzt. Dieser Datensatz endet mit dem Jahr 2002. Um die für GLOBEC relevanten Jahre 2003–2004 zu simulieren, wurden die Antriebsdaten aus NCEP-Daten für die Jahre 1993–2004 zur Nutzung aufbereitet.

## 2.2 Das hydrodynamische Modell

Für das hydrodynamische Forcing wird das Hamburg Shelf-Ocean Model (HAMSOM) genutzt, das ab ECOHAM3 mit dem biogeochemischen Modell in einem Programm verbunden ist. Dieses dreidimensionale, barokline Modell wurde von *Backhaus* (1985) entwickelt und ist mehrfach erweitert worden. Die Grundlage für das Ökosystemmodell bildet zur Zeit eine modifizierte Version, die in *Pohlmann* (1996) beschrieben ist und hier kurz erläutert wird.

Das HAMSOM-Modell setzt auf dem sogenannten Arakawa-C-Gitter (*Arakawa und Lamb, 1977*) auf, wobei die skalaren Größen zentriert im Boxmittelpunkt liegen, während Vektor-





**Abb. 2.2:** Schema der hydro- und thermodynamischen Wechselwirkungen, die vom HAMSOM-Modell aufgelöst werden, nach Pohlmann (1991).

**Fig. 2.2:** Diagram of hydro- and thermodynamic interactions in HAMSOM after Pohlmann (1991).

komponenten um eine halbe Gitterweite in der jeweiligen Raumrichtung auf die Gitterränder versetzt sind. Diese Gitterstruktur mit einer horizontalen Auflösung von 20' bzw. 12' in Länge und Breite ist in ECOHAM identisch. Mit HAMSOM werden dreidimensionale Strömungsgeschwindigkeiten und Temperaturfelder berechnet, während der Salzgehalt an gemessene Monatsmittelwerte gekoppelt ist.

Abb. 2.2 zeigt die Wechselwirkungen zwischen antreibenden Kräften, resultierenden Strömungen und den Wärmeflüssen, die auf die Schichtungsverhältnisse wirken, wie sie in HAMSOM enthalten sind. Die allgemeinen Bewegungsgleichungen werden mit der Kontinuitätsgleichung in horizontaler Ausbreitung zu:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z} - fv = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x} + A_H \nabla^2 u + \frac{\partial}{\partial z} \left( A_V \frac{\partial u}{\partial z} \right) + F_x \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial v}{\partial z} + fu = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial y} + A_H \nabla^2 v + \frac{\partial}{\partial z} \left( A_V \frac{\partial v}{\partial z} \right) + F_y \quad (2.2)$$

und in der vertikalen Ausbreitung zur hydrostatischen Gleichung:

$$\frac{\partial p}{\partial z} = -\rho g, \quad \text{mit Dichte: } \rho = \rho(S, T, p) \quad (2.3)$$

Des weiteren werden die Transportgleichungen für Temperatur und Salzgehalt berechnet:

$$\frac{\partial T}{\partial t} + u \frac{\partial T}{\partial x} + v \frac{\partial T}{\partial y} + w \frac{\partial T}{\partial z} = K_H \nabla^2 T + \frac{\partial}{\partial z} \left( K_V \frac{\partial T}{\partial z} \right) + S_T \quad (2.4)$$

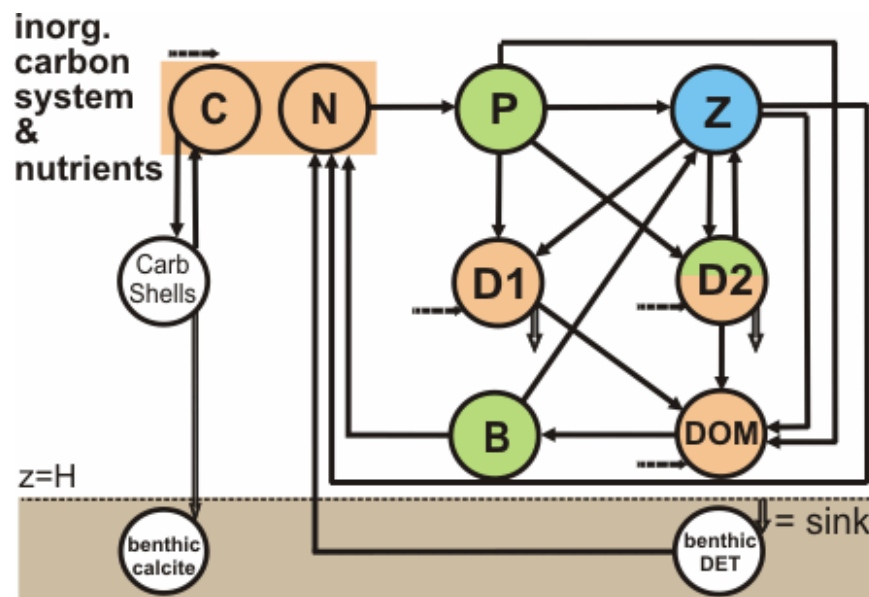
$$\frac{\partial S}{\partial t} + u \frac{\partial S}{\partial x} + v \frac{\partial S}{\partial y} + w \frac{\partial S}{\partial z} = K_H \nabla^2 S + \frac{\partial}{\partial z} \left( K_V \frac{\partial S}{\partial z} \right) + S_S, \quad (2.5)$$

welche den diffusiven Austausch (mit Koeffizienten  $K_H$  und  $K_V$ ) antreiben. Für einen detaillierten Einblick in die Herleitung sowie ausführliche Erklärung der Einbindung sei hier auf [Pohlmann \(1991\)](#) und [Huang \(1995\)](#) verwiesen.

Die in dieser Arbeit genutzten Modellrechnungen wurden offline eingebunden, d.h. die dreidimensionalen Geschwindigkeiten, die Wirbelkoeffizienten sowie Temperatur- und Salzgehaltswerte werden erst mit dem hydrodynamischen Modell berechnet und anschließend als gezeitengemittelte Datensätze in das biogeochemische Modell als täglichen Antrieb eingelesen.

## 2.3 Das biogeochemische Modell

Der Stoffkreislauf wird durch die interne Dynamik des pelagischen und des benthischen Systems mit seinen biologischen und chemischen Prozessen beschrieben. Das wird durch die in ECOHAM realisierten Zustandsvariablen und Prozesse verdeutlicht. In [Abb. 2.3](#) ist die allgemeine Schematik des Stoffkreislaufs im ECOHAM mit seinen Zustandsvariablen in Bezug auf das Zooplankton abgebildet. Im Modell werden der Kohlenstoff- (C) sowie der Stickstoffkreislauf (N) berechnet, wobei letzterer in den Zustandsvariablen Phytoplankton (P), Zooplankton (Z), Bakterien (B) und gelöste organische Stoffe (DOM) diagnostisch aus den C-Variablen ermittelt wird. In der Photosynthese baut das Phytoplankton aus Kohlendioxid ( $\text{CO}_2$ ) und anorganischen Nährstoffen (organische) Biomasse auf. Das Zooplankton nimmt Phytoplankton, kleine Partikel (Detritus, D2) und Bakterien auf (grün), und gibt über Mortalität und Egestion (in Detritus), Exkretion (in DOM) sowie Respiration (in DIC bzw. Ammonium) Stoffe frei (braun). Die Remineralisierung in den anorganischen Teil geschieht schließlich im Pelagial durch Bakterien sowie im Benthos, in dem abgesunkener Detritus zersetzt wird und anorganische Nährstoffe ins Pelagial entlassen werden. Eine ausführliche



**Abb. 2.3:** Schema des Stoffkreislaufs in ECOHAM für das Pelagial und die Bodenschicht mit Wechselwirkungen zwischen Phytoplankton (P), Zooplankton (Z), Detritus (D1 und D2), Bakterien (B) und gelöstem organischem Material (DOM), sowie den anorganischen Zustandsvariablen für Kohlenstoff (C), und Stickstoff (N) als Nitrat und Ammonium.

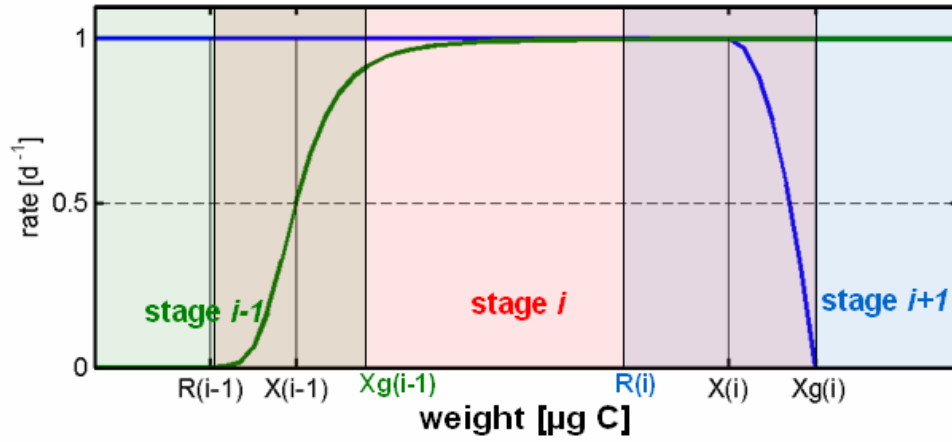
**Fig. 2.3:** Cycles of matter in ECOHAM: The pelagic and the benthic layer with interaction of phytoplankton (P), zooplankton (Z), detritus (D1 and D2), bacteria (B) and dissolved organic matter (DOM) as well as inorganic carbon (V) and nitrogen (N) in terms of ammonium and nitrate.

Beschreibung der Funktionsweise des Stickstoffkreislaufs ist in [Pätsch und Kühn \(2008\)](#) publiziert.

## 2.4 Genutzte Modellvarianten und Erweiterung für Zooplankton

Im Rahmen des GLOBEC-Germany Projektes wurde das Modell auf der trophischen Stufe der Sekundärproduzenten (Zooplankton) erweitert, indem die Entwicklungsphysiologie von *Pseudocalanus elongatus* basierend auf dem Modell von [Fennel \(2001\)](#) integriert wurde. Dazu kann das Zooplankton wahlweise statt über die gesamte Biomasse als eine Variable nun als strukturiertes Zooplankton, das in fünf Modellstadien aufgeteilt implementiert ist, berechnet werden (Artikel II).

An dieser Stelle sei eine Besonderheit gegenüber anderen in Kap. 1.4 erwähnten Modellen herausgestellt: Für die einzelnen Prozeßraten werden hier die mittleren Stadiengewichte, die sich aus der im Modell berechneten Stadienabundanz und -biomasse ergeben, genutzt. Für

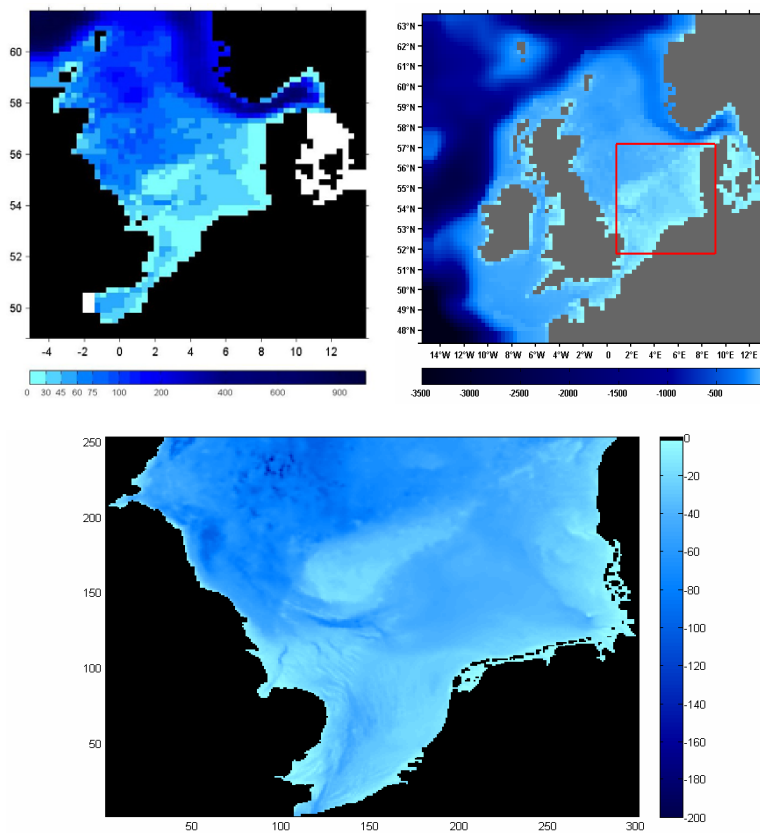


**Abb. 2.4:** Stadiendefinition im Modell durch kritische Gewichte  $X$ , sowie Parametrisierung von Transfer (grün) ab  $R_{i-1}$  und Ingestion (blau), die bis  $Xg_i$  auf Null reduziert wird.  
**Fig. 2.4:** Defining of model stages by critical weights  $X$  with parameterisation of transfer (green) starting at  $R_{i-1}$  and ingestion (blue) equalling zero at  $Xg_i$ .

den gewichtsabhängigen Transfer und die Nahrungsaufnahme wurden Verteilungsfunktionen eingesetzt, welche eine statistische Streuung bewirken (Abb. 2.4). So ergibt sich für ein Stadium  $i$ , das zwischen den kritischen Gewichten  $X_{i-1}$  und  $X_i$  definiert ist, ein minimales Gewicht von  $R_{i-1}$  bei welchem der Transfer von  $i-1$  nach  $i$  beginnt, und ein oberes Limit von  $Xg_i$ , bei dem die Ingestion auf Null sinkt.

	Population	ECOHAM2	ECOHAM3	ECOHAM sNS
genutzt in	Artikel I	Artikel II (als 1d)	Artikel III	Kapitel 4
Gebiet	–	Nordsee	NECS	südl. Nordsee
Zustandsvariablen	10 progn. 2 eingelesen	13 + 10 Pop. 6 diagnostisch	16 + 10 Pop. 6 diagnostisch	nur Hydrodynamik genutzt
Gitterpunkte	–	58 × 65 × 19	88 × 82 × 24	301 × 253 × 22
Auflösung dx	–	0,333 (20 min)	0,33333 (20 min)	0.04167 (2.5 min)
Auflösung dy	–	0,200 (12 min)	0,20000 (12 min)	0.02500 (1.5 min)
Ausdehnung horiz	–	-5.25 bis 14.0833	-15.25 bis 14. 0833	-3.4166 bis 09.1250
Ausdehnung vert	–	48.7833 bis 61.7833	47.5833 bis 63.9833	50.8583 bis 57.1833
Naßpunkte	–	15949	66839	363371
Wassersäulen	–	1431	4455	42081

**Tab. 2.1:** Übersicht der Modellgebiete mit Informationen zu Gebiet, Gitter und Zustandsvariablen.  
**Tab. 2.1:** Overview to the different model setups with information on area, grid structure and state variables.



**Abb. 2.5:** Modellgebiete verschiedener Modellvarianten. Oben: Modelltopographie von ECOHAM2 (links) aus Artikel II und ECOHAM3 (rechts) aus Artikel III. Unten: Modelltopographie des Transportmodells aus Kapitel 4.

**Fig. 2.5:** Topography of the model setups used in the thesis. Upper panels: Topography of ECOHAM2 from paper II and ECOHAM3 used in paper III. Lower panels: Topography of the transport model used in chapter 4.

In ECOHAM3 wurde die Population in Futterkonkurrenz zur restlichen Zooplanktonbiomasse gesetzt, sowie Neuerungen bezüglich der Parametrisierung integriert (Moll et al., 2007; Wehde, 2006). Des weiteren wurden verschiedenartige Ergänzungen und Erweiterungen in ECOHAM integriert, die nicht in direkter Beziehung zum Zooplankton stehen, jedoch die Beschreibung des Ökosystems Nordsee umfangreicher und auch präziser ermöglichen. Somit basieren die einzelnen Arbeiten in den Publikationen auf unterschiedlichen Modellvarianten, die in Tabelle 1 zusammengefasst sind. Abb. 2.5 zeigt die unterschiedlichen Modellgebiete.



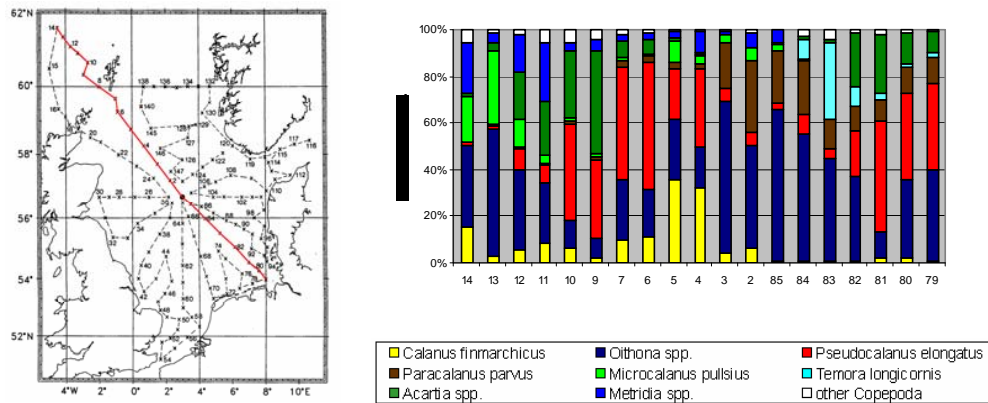
### 3 Parametrisierung, Validation und Auswertung des Modells

Wissenschaft wird aus Fakten gemacht,  
so wie ein Haus aus Steinen gebaut wird.  
Eine Sammlung von Fakten aber ist nicht mehr Wissenschaft  
als daß ein Haufen von Steinen ein Haus ergibt.

---

(Henri Poincare)

In drei Publikationen wird die Parametrisierung eines Populationsmodells für *Pseudocalanus elongatus* in der Nordsee, die Integration in ein Ökosystemmodell sowie dessen Auswertung beschrieben. Es handelt sich dabei um eine Schlüsselart in GLOBEC, dessen Genus auch in anderen regionalen Programmen untersucht wurde (*Keister und Peterson, 2003; McGillicuddy und Bucklin, 2002*). Ein Hauptkriterium für die Wahl dieser Art liegt in seiner Bedeutung als Beute für Fischlarven (Kapitel 4). Gegenüber anderen kleinen Copepoden ermöglicht seine numerische Dominanz (*Fransz et al., 1991*) und insbesondere seine weite Verbreitung auch Untersuchungen in ökologisch unterschiedlichen Bereichen der Nordsee (Abb. 3.1).



**Abb. 3.1:** Links: Stationsgitter des ZISCH-Projektes (Jan-Mar 1987). Rechts: Prozentualer Anteil an der gesamten Copepodenabundanz auf einem Schnitt durch die Nordsee.

**Fig. 3.1:** Station grid of the ZISCH project (Jan-Mar 1987). Percentage of major species in total copepod abundance on a North Sea transect



### 3.1 Artikel I: Entwicklung des Zooplankton-Populationsmodells

Ein null-dimensionales Populationsmodell basierend auf dem Copepodenmodell von (Fennel, 2001) wurde für die Beschreibung der Populationsdynamik von *Pseudocalanus elongatus* parametrisiert. Die biologischen Funktionen wurden so gewählt, daß eine realistische Charakterisierung des Wachstums und der Entwicklung unter für die Nordsee typischen Temperatur- und Futterbedingungen ermöglicht wurde. Parameterwerte für Gewichte, Schlüpfen und Assimilation wurden der Literatur entnommen, wobei robuste Literaturwerte aus verschiedenen Veröffentlichungen zusammengeführt wurden, teils abgeleitet aus Werten für ähnliche Spezies. Der Einfluß der Temperatur auf Futteraufnahme und Atmung sowie die Halbsättigungskonstante der Futteraufnahme wurden indirekt durch Anpassung der Entwicklungszeiten an gemessene Stadiendauern aus Laborstudien bestimmt. Ein Datensatz von Klein Breteler et al. wurde genutzt, die Messungen bei Temperaturen von 5, 10, 15 und 20 °C jeweils für Futterkonzentrationen von  $< 70$ ,  $\sim 100$  und  $> 200 \mu\text{g C l}^{-1}$  durchführten. Simulationen für jedes der Szenarien zeigte die Wirkung der Anpassung. Die Sensitivität der Modellparameter wurde hinsichtlich der resultierenden Abweichung in der Generationszeit getestet. Die Analyse zeigte die Sensitivität der Entwicklung auf einzelne metabolische Prozesse, während die Bedeutung der Temperatur durch die Vielzahl der temperaturabhängigen Prozesse deutlich wird. Mit dem Modell können Entwicklungsmuster wiedergegeben werden, während die physiologische Komplexität von *P. elongatus* verdeutlicht wird.

### 3.1.1 Publikation I: Stegert et al. (2007)

**Titel:**

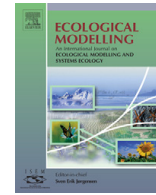
Parameterisation of a zooplankton population model for  
*Pseudocalanus elongatus* using stage durations from laboratory experiments

**Autoren:**

Christoph Stegert, Markus Kreuz, François Carlotti und Andreas Moll

**Veröffentlicht in:**

Ecological Modelling 206 (2007), Seiten 213-230

available at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ecolmodel](http://www.elsevier.com/locate/ecolmodel)

## Parameterisation of a zooplankton population model for *Pseudocalanus elongatus* using stage durations from laboratory experiments

Christoph Stegert<sup>a,\*</sup>, Markus Kreis<sup>a</sup>, Francois Carlotti<sup>b</sup>, Andreas Moll<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> Institut für Meereskunde (IfM), Universität Hamburg (ZMK-ZMAW), Bundesstr. 53, 20146 Hamburg, Germany

<sup>b</sup> Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille (COM), Rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 16 June 2006

Received in revised form

12 April 2007

Accepted 18 April 2007

Published on line 14 June 2007

#### Keywords:

Stage-structured population model

Copepod

*Pseudocalanus*

Parameterisation

Generation times

### ABSTRACT

A zero-dimensional population model based on a copepod model by Fennel (2001) was parameterised according to the population dynamics of *Pseudocalanus elongatus*. Biological functions were chosen particularly and formulated to get realistic characteristics of growth and development under conditions of temperature and food reported for the North Sea. Parameter values for weight, hatching and assimilation were taken from the literature, employing robust values from various published studies and parameters derived from similar species. The influence of temperature on feeding and basal respiration and the half-saturation of ingestion were obtained indirectly by successive fitting of developmental times to stage durations observed from laboratory culture studies. A data set from Klein Breteler et al. (1995) was used, which includes estimates at temperatures of 5, 10, 15 and 20 °C each at food concentrations of <70, ~100 and >200 µg C l<sup>-1</sup>. Simulations at each scenario showed the effectiveness of adjustments. The sensitivity of model parameter values was tested in terms of variances in generation times. The analysis exhibited the sensitivity of development to specific metabolic processes, while the importance of temperature is reflected in its recurrence within several processes. The model is able to represent consistent development patterns, while reflecting the physiological complexity of a population of *P. elongatus*.

© 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

Fennel (2001) formulated a stage resolved zooplankton population model adapted to *Pseudocalanus* sp. in the Baltic Sea, which calculates biomass and abundance for five model stage groups. Necessary process parameterisation was derived from the literature and the Baltic Monitoring Programme to study the physical impact on zooplankton dynamics and the inter-

action with fish larvae in the frame of the German GLOBEC Programme (Fennel and Neumann, 2003).

Within this project we aimed to study the North Sea zooplankton development, where copepods also form the major part of the marine mesozooplankton throughout the year. For both regional seas the three copepod groups *Acartia* spp., *Temora longicornis* and *Pseudo-/Paracalanus* dominate the biomass, but for the North Sea a number of additional cope-

\* Corresponding authors.

E-mail addresses: [stegert@ifm.uni-hamburg.de](mailto:stegert@ifm.uni-hamburg.de) (C. Stegert), [moll@ifm.uni-hamburg.de](mailto:moll@ifm.uni-hamburg.de) (A. Moll).

0304-3800/\$ – see front matter © 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.04.012

**Table 1 – Stage durations (in days) from *Pseudocalanus elongatus* laboratory culture experiments (Klein Breteler et al., 1995) and re-arrangement for comparison to population model results**

T (°C)	Food supply												
	1/16				1/4				1				
	Expt 1	Expt 2	Expt 3	Mea %Expt Sum	Expt 1	Expt 2	Expt 3	Mea %Expt Sum	Expt 1	Expt 2	Expt 3	Mea %Expt Sum	
5													
E													
1													
2													
3	9.4	13.2	10.7	11.1	17	6.8	6.6	6.5	6.6	2	8.4	6.4	6.8
4	6.4	4.3	5.2	5.3	20	6.8	5.4	5.0	5.8	17	4.4	6.7	4.2
5	7.5	5.8	2.7	5.3	46	5.7	5.7	3.9	5.1	20	3.2*	3.4	6.1
6	3.1	3.0	4.2	3.4	19	1.8	1.8	2.9	2.2	30	3.2*	2.9	1.3
7	6.2	7.1	6.8	6.7	7	7.8	6.0	5.4	6.4	20	5.3	5.7	6.6
8	3.9	4.7	4.5	4.4	10	3.9	4.9	7.6	5.5	35	6.3	4.1	4.4
9	5.2	5.7	5.1	5.3	6	4.6	4.2	5.8	4.9	17	6.0	4.0*	3.9
10	13.1	6.3	4.2	7.8	59	7.8	8.1	3.4	6.4	41	4.7	4.0*	4.0
11	11.1	8.4	10.5	10.0	14	5.3	7.2	5.5	6.0	17	6.7	12.9	8.3
Generation	77.4	70.0	65.4	71.0	9	61.9	61.6	57.5	60.4	4	58.9	61.7	57.2
10													
E													
1													
2													
3	4.8	3.8	5.4	5.1	6	4.7	4.5	4.0	4.4	8	3.8	4.1	3.6
4	4.3	3.8	3.7	3.9	8	2.0	2.1	1.9	2.0	5	2.7	1.6	2.2*
5	2.8	2.8	1.4	2.3	35	2.5	1.6	2.1	2.1	22	2.4	2.0	2.2*
6	1.3	1.6	1.1	1.3	19	2.3	1.9	1.2	1.8	31	2.8	2.6	0.9
7	1.8*	4.0	5.4	3.7	49	1.8	3.6	3.4	2.9	34	1.5	2.2	3.5
8	1.8*	3.4*	2.4	2.5	32	4.5	2.4	2.6	3.2	37	1.6	2.0	2.5
9	4.1	3.4*	2.3	3.3	28	3.2	2.5	2.7	2.8	13	3.2	2.6	2.1
10	7.5	3.4*	2.7	5.1	57	4.2	2.9	2.6	3.2	26	3.1	2.9	3.0
11	10.3	7.5	4.9	7.6	36	4.0	6.1	4.7	4.9	22	4.8	4.3	4.5
Generation	44.6	41.1	35.3	40.3	12	35.0	33.7	31.2	33.3	6	31.8	30.2	30.4
15													
E													
1													
2													
3													
4		2.3*			0	2.1	2.3			5		1.6	1.9*
5		2.3*			0	1.7	1.7	2.2	1.9	16		1.9	1.9*
6	1.6	1.6	1.6	1.6	0	1.2	1.4	1.5*	1.3	11	1.4*	1.7	1.1
7	3.9	3.4	3.7	3.7	7	2.7	1.8	1.5*	2.0	31	1.4*	1.9	2.0
8	3.2	1.4	2.3	3.9	39	2.2	1.7	2.1	2.0	13	1.4*	1.3	1.5
9	3.5	4.5	4.0	13	10.5	1.3	1.3	1.6	1.4	12	1.4*	1.5	1.4
10	1.9	6.6	4.2	5.5	2.4	3.5	2.4	1.6	2.5	38	2.2	1.5	1.8
11	6.5	2.4	4.4	4.6	8.6	2.1	2.6	5.1	3.3	49	2.7	2.6	3.0
Generation	32.6	31.6	32.1	32.1	2	22.0	20.5	22.9	21.8	6	20.0	18.5	19.1

20	E																				
1	1	[2.9]	-	-	[0.7]	-	-	-	[2.9]	-	-	[0.7]	-	-	[2.9]	-	-	-	-	-	-
2	2	[0.7]	-	-	[1.1]	-	-	-	[0.7]	-	-	[1.1]	-	-	[0.7]	-	-	-	-	-	-
3	3	[1.1]	4.7	-	[3.4]	-	-	-	[1.1]	-	-	[3.4]	-	-	[1.1]	-	-	-	-	-	4.7
4	4	3.8	2.9	27	1.7	1.8	1.5	2.3	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	2.5	2.2	2.2	14	14	14	4
5	5	3.3	3.3	(0)	3.3	1.1	2.3	1.1	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	2.4	2.4	2.4	33	33	33	33
6	6	1.7	1.7	(0)	1.7	1.6	0.4	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.4	1.4	1.4	12	12	12	12
7	7	2.5	2.5	(0)	2.5	3.1	2.9	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	2.7	2.3	2.3	2.3	23	23	23	23
8	8	[2.7]	-	-	[2.7]	1.0	2.9	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	1.6	1.3	1.3	1.3	32	32	32	32
9	9	[2.7]	7.9	-	[2.7]	1.0	0.7	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	1.6	2.0	2.0	2.0	22	22	22	22
10	10	[2.7]	-	-	[2.7]	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	2.9	2.8	2.8	2.8	17	17	17	17
11	11	[3.8]	6.5	-	[3.8]	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	2.4	2.6	2.6	2.6	3.0	3.0	3.0	3.0
	Generation	30.4	(0)	(0)	21.3	22.2	21.8	2	23.4	23.6	23.7	23.7	23.7	23.7	23.7	23.7	23.7	2	2	2	2

Stage durations summed up to cumulated sum for each of the five model stage groups ('sum') and calculated standard deviation based on the three experiments in comparison to the mean stage duration for single stages ('% Expt') and stage groups ('% sum'). [Brackets] indicate mean values derived from durations of other stages at the same condition. (\*) Stars indicate a missing development time of a single stage estimated.

pod groups form a substantial part in some regions: *Calanus* spp., *Centropages* spp. and *Oithona*. Several authors (Colebrook and Robinson, 1961; Colebrook, 1982) consider *Pseudocalanus* as one of the most typical copepods of the North Sea: it makes up to 46% of the copepod biomass in the entire investigated area (Fransz et al., 1991). Its quota decreases from south to north, where *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* become the dominating species (Continuous Plankton Recorder Survey Team, 2004). As it is abundant in both investigated ecosystems, *Pseudocalanus* was chosen as target species in the German GLOBEC Programme. The genus *Pseudocalanus* contains seven species, of which *P. acuspes* and *P. elongatus* are distributed in the Baltic Sea and the North Sea, respectively (Frost, 1989).

The aim of the present model study is to calibrate a population model for *P. elongatus* at environmental conditions typical for the North Sea. While the general structure of the model by Fennel (2001) was kept, differences in biological traits (e.g. length, weight) of *P. elongatus* compared to *P. acuspes* require a new parameterisation, where values will depend on data published in the literature.

Even though a number of articles report on copepod processes - see for a review Mauchline (1998) - little has been published on *P. elongatus* process parameterisation for direct use in population models. As presented by Krause et al. (2003) most studies on *P. elongatus* refer to abundances (~65% of reviewed articles), while a smaller part (less than 30%) deals with physiological processes and very few are about the metabolic losses. As a consequence, parameters not possible or difficult to get from the literature were obtained indirectly by successive model simulations in order to get the best fitting to stage durations from laboratory experiments.

## 2. Laboratory culture data

The laboratory experiments of Klein Breteler et al. (1995) were used as a key data set in refining the estimation of uncertain parameters as the ranges of temperature and food used were typical for North Sea field data: Annual cycles of temperature are within 5–16 °C in the open North Sea surface water and larger ranges exist within the continental coast (Janssen et al., 1999; Becker and Schulz, 2000). Food conditions exhibit surface chlorophyll concentrations of 1–4 mg chl m<sup>-3</sup> (~50–200 μg Cl<sup>-1</sup>, assuming 1 mg chl = 50 mg C) in stratified areas of the central and northern North Sea and below 1 mg chl m<sup>-3</sup> beneath the thermocline (Radach and Pätsch, 1997).

Klein Breteler et al. (1995) measured stage durations of *Pseudocalanus elongatus* in the laboratory at different conditions of both temperature and food presented in Table 1. The temperature was maintained at 5, 10, 15 and 20 °C. Food supplies were given in relative units of 1/16, 1/4 and 1, respectively (i.e. 59–655 mg Cl<sup>-1</sup>). Within three parallel experiments estimates of stage durations for each culture condition and the mean values were provided. Data gaps occurred when cultures died prematurely. Experiments without heterotrophic flagellates were omitted in the present paper due to scarce data.

Median development times of copepod life stages were determined as the time when 50% of the population reached the next stage. The generation time ( $D$ ) was calculated after Klein Breteler et al. (1995) as the sum of duration of all stages, i.e. the time from egg laying to the time when 50% of the population had reached adulthood (stage CVI). The experiments showed a threefold change in generation times over the temperature range while the effect of food supply was reflected by a factor of about 1.5 from saturation to a minimum of food (Table 1). Additional observations by Thompson (1982) supported these findings.

### 3. Model concept and process parameterisation

#### 3.1. Equation system

The original model by Fennel (2001) aimed at a consistent formulation of a stage resolved zooplankton model for copepods using universal and species-specific aspects. The model consists of 10 state variables with biomass ( $Z$ ) and abundance ( $N$ ) for each of five model stages, grouping stages to: eggs, nauplii (NI–NVI), two copepodite stages (C1–CIII and CIV–CV) and adults (CVI). The basic approach for each model stage consists of the following equations:

$$\frac{d}{dt}Z_i = T_{i-1,i} \cdot Z_{i-1} + g_i \cdot Z_i - (\mu_i + l_i) \cdot Z_i - T_{i,i+1} \cdot Z_i$$

$$\frac{d}{dt}N_i = T_{i-1,i} \cdot N_{i-1} - \mu_i \cdot N_i - T_{i,i+1} \cdot N_i$$

with rates of transfer  $T_{i,i+1}$  from stage  $i$  to the next, grazing  $g_i$ , mortality  $\mu_i$  and losses  $l_i$ .

Stage-specific processes control the metabolism of a 'mean individual' using the mean individual mass for each stage  $i$ , defined as stage biomass divided by the number of individuals ( $Z_i/N_i$ ). Thus, simulated abundances and biomasses are connected as functions of time.

Fennel (2001) formulated stage-resolved equations for each state variable by employing the concept of critical masses of Carloti and Sciandra (1989), which defines a specific stage by a mass  $m$  within the values  $X_{i-1} < m \leq X_i$ . Thus, these critical masses  $X_i$  had to be defined for each stage. Although it is known that body weight and carbon content vary seasonally and geographically (Krause et al., 2003), we tabulated stage-dependent dry weights from available literature and found a range of 2–5 times the minimal stage weights. Among others, three references (Klein Breteler et al., 1982; Hay et al., 1988, 1991) contain estimates of dry weights for all stages. We derived mean and extreme values from these literature data (Appendix A) which were used for the weight depending functions of ingestion and transfer.

A conceptual model diagram of the copepod life cycle is shown in Fig. 1 including growth processes and the influence of the environment. Growth is characterised by increase of weight and by stage development, which can be expressed by stage durations. Physiological processes consist of two categories: first, processes affecting abundance, i.e. hatching,

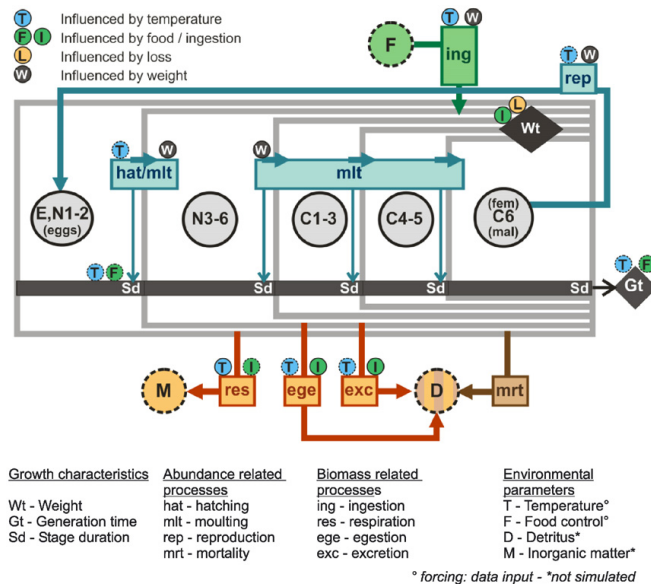


Fig. 1 – Interaction diagram of the model copepod life cycle adapted to *Pseudocalanus elongatus*. Development characteristics of state variables (thick circles) are connected to internal physiology (white boxes) and external environment (dashed circles) using growth characteristics of individual weight, stage duration and generation time (dark boxes). Material fluxes denoted by thick arrows.

moulting and reproduction, which are controlled by weight, and mortality. Second, processes affecting only biomass. These determine stage-specific weights through gain (ingestion) and loss (respiration, excretion and egestion) of matter. Ingestion itself is influenced by weight and depends on the environmental food supply and forms the population's source of biomass. Temperature, directly or indirectly, influences several developmental processes. The overview in Fig. 1 illustrates the steps of model process parameterisation. In the following subsections new parameterisations were compared to the original version to show their differences. For a better comparison the process formulas, parameter tables and resulting diagrams were presented together in one figure.

3.2. Ingestion

The formula for the ingestion rate, abbreviated as  $g_i$ , (Fig. 2) describes the amount of ingested food per day in relation to the available food  $f_1(F)$ , temperature  $f_2(T)$  and body mass  $f_3(W)$  multiplied by the stage-specific maximum ingestion rate  $P_1$ .

Fennel (2001) formulated the food dependence of ingestion  $f_1(F)$  using a modified Ivlev formula. Half-saturations occur at food levels of 100–200  $\mu\text{gC l}^{-1}$  for the different stages (Fig. 2). In a study on the functional response of *P. elongatus* Harris and Paffenhöfer (1976) reported, that 80% of the maximum ingestion was reached at 100  $\mu\text{gC l}^{-1}$  for adults. Thus, for the present model food consumption was raised for lower concentrations. Among various available functions (Gentleman et al., 2003) the common Michaelis-Menten function was used sharpened by the power factor  $P_3$ . Half-saturation coefficient  $P_2$  was fixed to 20  $\mu\text{gC l}^{-1}$  for the NIII-NVI group and equal to 50  $\mu\text{gC l}^{-1}$  for the copepodites and adults. These values have

partly been fitted to obtain realistic simulated developmental durations compared to laboratory data.

The influence of temperature on ingestion rates  $f_2(T)$  was implemented by Fennel by an Eppley function representing a  $Q_{10}$ -value of 1.9 (Fig. 3). As the temperature impact in the laboratory data for *P. elongatus* is much higher, a  $Q_{10}$  of 2.58 was included, aligned to the temperature range of 5–15 °C. Additionally, a parabolic threshold function realises a decrease at higher temperatures as a result of physiological depression (Corkett and McLaren, 1978). So, ingestion follows an exponential curve up to the reference temperature of 15 °C, reaches its maximum at 18.5 °C and decreases for temperatures above.

To represent inhibition of ingestion due to limited body volume by the cuticle of copepods, which do not moult, we followed the concept presented in Carlotti and Sciandra (1989). Fennel (2001) used a Fermi filter function which is maximum at low stage mean masses and decreased sigmoidally for higher masses (Fig. 4). The 50% level of ingestion was reached, when individuals obtained the critical weight  $X_i$ . In our parameterisation we used a parabolic function allowing individuals to feed at maximum rate up to the critical weight  $X_{t_i}$ , and then decreasing for higher weights down to zero at  $X_{g_i}$ , the maximum values presented in Appendix A, which were hardly reached. Thus, the shape of the curves is different between the models and the critical masses were derived from measurements for *P. elongatus*.

3.3. Losses

The ingested food is processed in growth, respiration, excretion, egestion, moulting and reproduction. Thus,  $g_i$  is partly used for growth and metabolism of the animal ( $g_i \cdot \text{AE}$ ) and

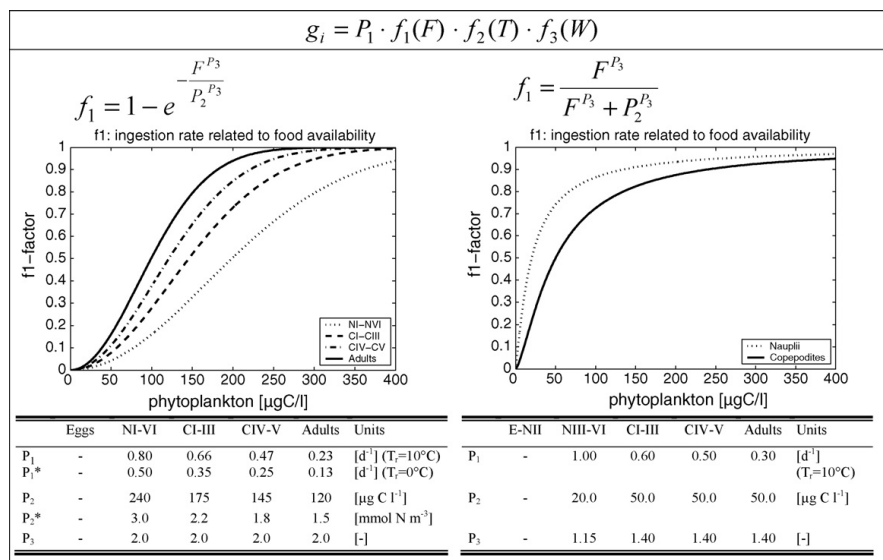


Fig. 2 – Influence of food availability on ingestion rates. Left: in the original model version (Fennel, 2001), right: with new formulation of process parameterisation and table of parameters for each state variable.

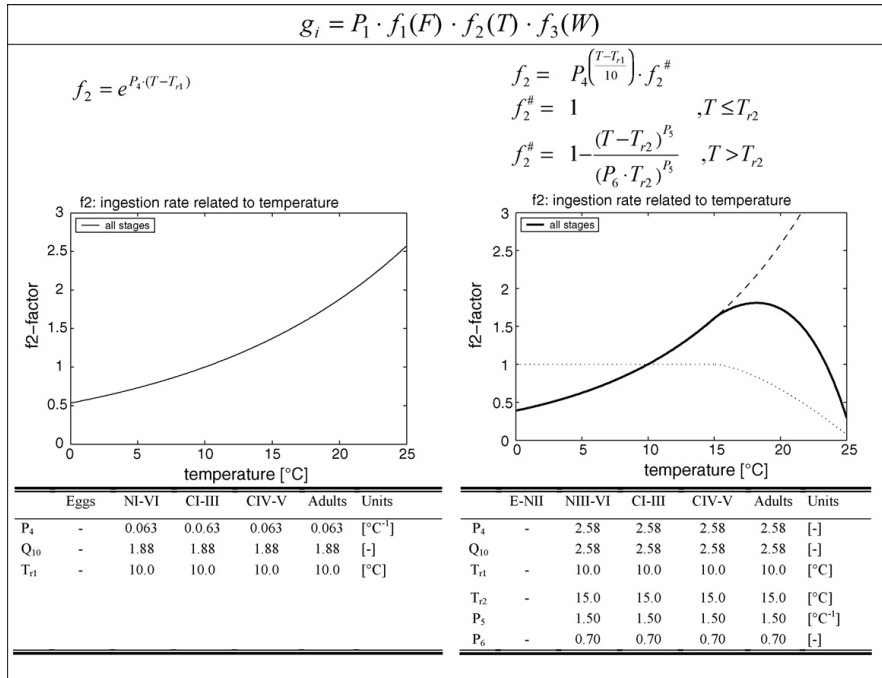


Fig. 3 – Influence of temperature on ingestion rates for all stages. Left: in the original model version (Fennel, 2001), right: model with new formulations and additional parameter values.

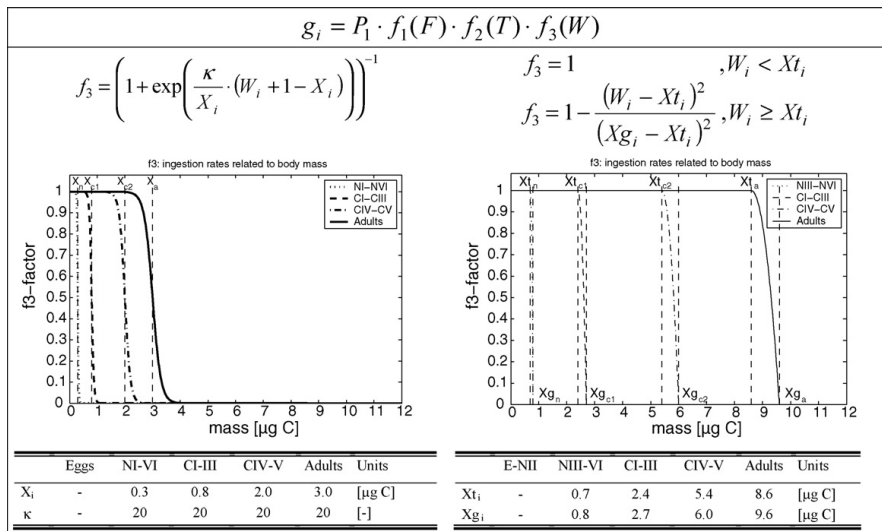


Fig. 4 – Development of ingestion in relation to individual body mass. Left: implemented as a Fermi function by Fennel (2001) with the critical mass  $X_i$ , right: implemented as parabolic function along with parameter values for the critical mass  $X_{t_i}$  and the mass  $X_{g_i}$ , when ingestion ceased.



**Table 2 – Species-specific parameter values for *Pseudocalanus elongatus* in the present model and their grade of sensitivity**

Parameter	Sig.	Fct.	Fig.	E-NII	NIII–VI	CI–III	CIV–V	CVI	Test	Sensitivity
Maximum ingestion rate	$P_1$	$f_1$	2	–	1.00	0.60	0.50	0.30	Yes	Very sensitive
Half saturation	$P_2$	$f_1$	2	–	20.00	50.00	50.00	50.00	Yes	Sensible
Power coefficient	$P_3$	$f_1$	2	–	1.15	1.40	1.40	1.40	Yes	Not sensitive
$Q_{10}$ -parameter ingestion	$P_4$	$f_2$	3	3.60	2.58	2.58	2.58	2.58	Yes	Sensible
Power coefficient	$P_5$	$f_2$	3	–	1.50	1.50	1.50	1.50	–	Curve fitted to data
Slope factor	$P_6$	$f_2$	3	–	0.70	0.70	0.70	0.70	–	Curve fitted to data
Reference temperature	$T_{r1}$	$f_2, l_i$	3	10.00	10.00	10.00	10.00	10.00	–	Reference value
Reference temperature	$T_{r2}$	$f_2$	3	–	15.00	15.00	15.00	15.00	–	Reference value
Assimilation efficiency	AE	$l_i$	–	–	0.65	0.65	0.65	0.55	Yes	Very sensitive
Active Metabolism	$R_A$	$l_i$	–	–	0.40	0.33	0.33	0.28	Yes	Very sensitive
Basal Metabolism	$R_B$	$l_i$	–	0.07	0.05	0.02	0.02	0.02	Yes	Not sensitive
$Q_{10}$ -parameter loss	Q	$l_i$	–	3.60	2.58	2.58	2.58	2.58	Yes	Not sensitive
Reference mass	$Rt_i$	$f_4$	5, 7	0.14	0.50	1.80	4.30	7.50	Yes	Considered as robust, not sensitive
Critical moulting mass	$Xt_i$	$f_3$	4	–	0.70	2.40	5.40	8.60	–	Considered as robust
Critical ingestion mass	$Xg_i$	$f_3, f_4$	4, 5, 7	–	0.80	2.70	6.00	9.60	–	Considered as robust
Slope factor	$P_7$	$f_4, T_{nf}$	5, 6, 7	6.00	4.00	4.00	4.00	4.00	–	Considered as robust
Maximum biomass	$P_8$	R	7	–	–	–	–	0.80	–	Considered as robust
Reproductive females	$P_9$	R	7	–	–	–	–	0.30	–	Curve fitted to data
Mortality	$\mu_i$	–	–	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	Yes	Not sensitive

partly egested as faecal pellets ( $g_i(1 - AE)$ ), where AE is the assimilation efficiency. For the losses Fennel assumed constant quotas of ingested food: 35% as egestion (corresponding to an assimilation efficiency of 65%), 10% as excretion and 10% by respiration, and about 15% for the moulting process, in total 70%. Thus, for nauplii and copepodite stages the remaining 30% of ingested food were used for growth whereas for adult females a higher amount is invested for egg production (see 'Reproduction') and less goes to growth (see Table 2).

Beside the direct impact of feeding on loss due to active metabolism, there are evidently losses through basal respiration when the copepods do not feed (Carlotti and Sciandra, 1989). To realise this fact, the respiration losses were divided into active and basal metabolism. Thus, the total loss,  $l_i$ , is given by:

$$l_i = (1 - AE) \cdot g_i + (R_A \cdot g_i + R_B \cdot Q^{(T - T_{r1})/10})$$

with AE of 0.65 to keep the egestion at 0.35.  $R_A$  and  $R_B$  are coefficients for active and basal metabolism and the  $Q_{10}$  value (Q) was assumed to be the same as for ingestion (Table 2).

### 3.4. Transfer

An essential consequence of growth is transfer to the next stage through moulting. Fennel introduced the Fermi function to realise a smooth transfer to the next stage representing faster and slower development of some individuals. When transfer is coupled with the grazing function both Fermi functions were combined, which leads to a double threshold giving just a small 'moulting window' of low rates (Fig. 5). As no reference gives information on direct relationship between grazing and stage transfer this is left out in our formula. The Fermi function  $f_6$  is of sigmoidal type which starts at zero and becomes positive for positive mean body masses and a proportion of these individuals moulted very early to the next stage.

To enable a certain response time for moulting, in our model a different sigmoidal function was used. Transfer is now

inhibited before the subsequent stage reference weight  $Rt_i$  (see Table 2) is reached and a rate of 50% is assigned at the critical moulting weight  $Xt_i$ .

### 3.5. The non-feeding group

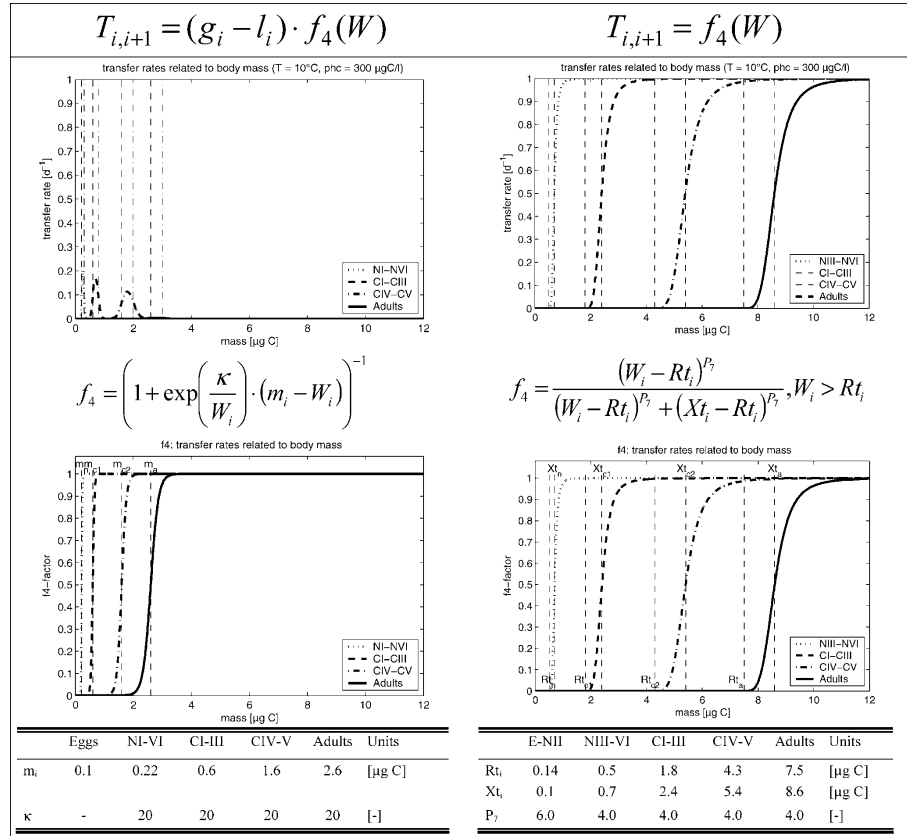
The first two naupliar stages (NI/NII) do not feed (Corkett and McLaren, 1978) and should be separated from the older nauplii. To avoid the introduction of an additional state variable for this group, in our model the non-feeding naupliar stages were combined with the state variable for eggs. The nauplii comprise stages NIII–NVI only.

Thus, development within the first stage includes hatching and transfer from eggs to NII. Due to respiration losses a reduced mean body weight was assumed during this development. The transfer ( $T_{nf}$ ) is defined by the weight-depending function as described for the other stages but with an increasing rate at decreasing weight (Fig. 6). For the reference value  $Rt_{nf}$ , when transfer is initiated, the mean egg mass of  $0.14 \mu\text{gC}$  and for the critical moulting mass  $Xt_{nf}$  the minimum body weight of NII with  $0.10 \mu\text{gC}$  were used (see Appendix A).

Respiration rates are difficult to obtain experimentally. Therefore we calculated the loss term depending on temperature for this stage group by the same formula as for the other model stages—except that there are no ingestion terms (i.e.  $g_{nf} = 0$ ). Thus, development time is related to temperature by the impact of embryonic metabolism (Fig. 6).

### 3.6. Reproduction

The reproduction rate (R) describes the amount of biomass, which female adults provide for reproduction when reaching the maturation mass  $Rt_a$  (Fig. 7). In the model this was expressed as a transfer from adults to eggs. Fennel assumed, that 30% ( $P_8$ ) of growth was transferred into egg biomass, i.e. 6% of ingestion, resulting in an egg production rate (EPR) of  $<1 \text{ egg fem}^{-1} \text{ day}^{-1}$ . Due to the dependence on ingestion the EPR is related to food and temperature. For *Pseudocalanus*



**Fig. 5 – Transfer parameterisation.** Left: as implemented in the original model version (Fennel, 2001), right: as implemented independent of ingestion and using a reference mass, when moulting starts.

*elongatus* rates of 2.3 eggs  $\text{fem}^{-1} \text{day}^{-1}$  at 8.4 °C (Corkett and McLaren, 1978) and 3–5 eggs  $\text{fem}^{-1} \text{day}^{-1}$  at 15 °C (Mauchline, 1998) were reported. We followed the approach of Carlotti and Sciadra (1989) and assumed a maximum biomass of 0.8  $\mu\text{g C fem}^{-1} \text{day}^{-1}$  ( $P_8$ ) allocated to eggs, which is related to the mean weight  $W_a = Z_a/N_a$ . As not all females are reproductive (Halsband and Hirche, 2001), we considered 30% ( $P_9$ ) of adults laying eggs, i.e. 70% being males or non-productive females. This results in a rate of 2.8 eggs  $\text{fem}^{-1} \text{day}^{-1}$  at a mean weight of  $X_{t_3}$  and up to 5 eggs  $\text{fem}^{-1} \text{day}^{-1}$  at the maximum mass  $X_{g_a}$  (Fig. 7).

### 3.7. Mortality

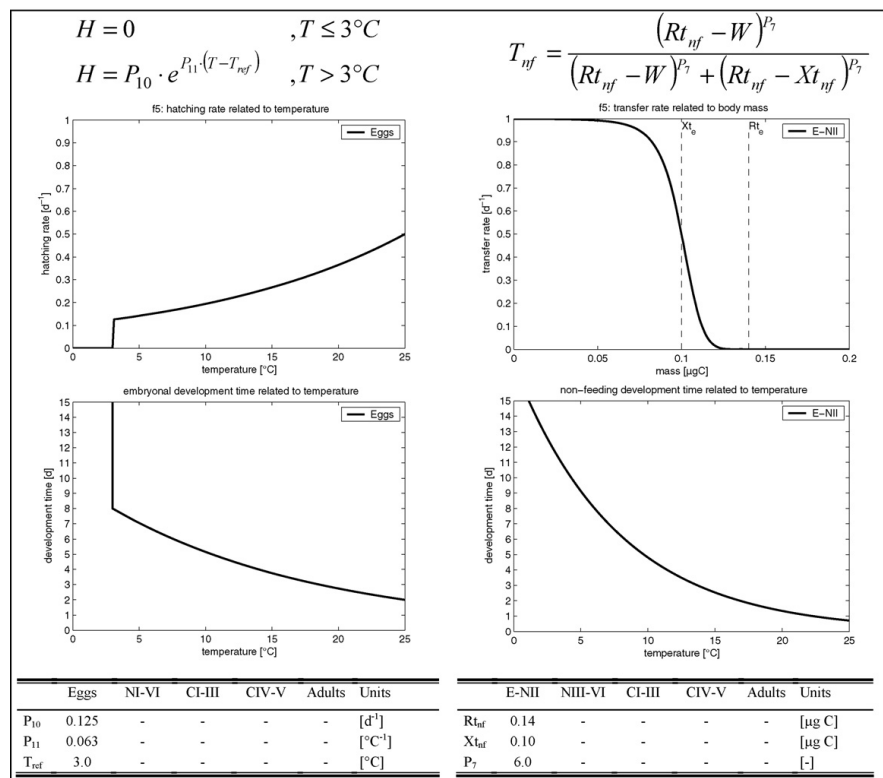
Mortality involves age and disease related death and predation by planktivorous fish, jelly fish, chaetognaths and others. Fennel chose constant mortality rates. Highest mortality rate was set for eggs (0.2  $\text{day}^{-1}$ ) and decreased to adults (0.01  $\text{day}^{-1}$ ). In contrast to broadcast spawners (like *Calanus finmarchicus*) egg mortality of sac spawners is not higher compared to the other stages (Eiane and Ohman, 2004). As mortality rates have

only a slight effect on stage durations (see ‘Sensitivity Analysis’) identical rates for all stages of  $\mu_i = 0.03 \text{day}^{-1}$  were chosen, which is nearly the mean rate for 5–15 °C experiments by Klein Breteler et al. (1995). Life-time of adults was confined by adding the sigmoidal function  $f_4$  of transfer:  $\mu_a = 0.03 + 0.1 \cdot f_4$ . The factor of 0.1 ensures a maximum rate of 0.13  $\text{day}^{-1}$ , which corresponds to maximum mortality rates of adults presented by Ohman et al. (2002).

### 3.8. The parameter values

The species-specific life cycle processes of growth, transfer and reproduction were parameterised according to data cited for *Pseudocalanus elongatus* in the North Sea. Table 2 synthesizes the different qualities of parameter values. Three types of parameters were discerned:

- Parameters with robust values taken from published studies. This includes weights at different stages and derived reference and critical values, which come from compilation of observed data. Among the processes, egg production and



**Fig. 6 – Influence of temperature on hatching.** Left: for original model version (Fennel, 2001), with eggs as single state variable, right: for the formulation according to the transfer parameterisation and a state variable combining eggs and naupliar stages NI–NII. Note, that the transfer follows the function by decreasing body masses.

hatching are examples of well investigated species-specific estimates.

- Parameters derived from general information on copepods by reasonable assumption but for which tuning was necessary. For the ingestion and metabolic loss processes missing parameter values were derived from general specifications for *Pseudocalanus* sp. For the temperature dependent ingestion no process data were available and therefore parameter values were calculated by fitting simulated development to stage durations from the laboratory experiments.
- Parameters defining shapes of function, as the power parameters. These are almost impossible to test with data, but several parts of the stage abundance and the growth curves within stages give a qualitative check, as the initial start value of the curve or the queue of laggards.

#### 4. Model application and results

The response of the population model to the new parameterisation was tested in model runs according to the same

temperature and food levels as for the data of Klein Breteler et al. (1995). Single cohorts from eggs (1000 ind., i.e.  $0.14 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) to adults were simulated.

To compare the influences of temperature and food on abundances and biomasses four simulation runs were done for 5, 10, 15 and  $20^\circ\text{C}$  at similar food conditions ( $\sim 70\text{--}100 \mu\text{g C l}^{-1}$ , Fig. 8 left), as well as for different food levels of 59, 91, 210 and  $363 \mu\text{g C l}^{-1}$  all at  $10^\circ\text{C}$  (Fig. 8 right). The development of individuals from eggs to adults was visible by change of abundances within each stage through transfer, while the total abundance was diminished by mortality. The effect of temperature is reflected as follows: At  $5^\circ\text{C}$  first adults occurred after 61 days, whereas at  $15^\circ\text{C}$  happened after 22.5 days only. At  $20^\circ\text{C}$  the generation time of 22 days was similar as a consequence of reduced ingestion at higher temperatures, discussed later.

The impact of food concentration on development times is shown on the right panel of Fig. 8. Increasing food supply shortened stage durations less intensively than temperature did. Egg to adult duration was about 43 days at  $59 \mu\text{g C l}^{-1}$  and 29 days at  $363 \mu\text{g C l}^{-1}$ , which complies with food saturated

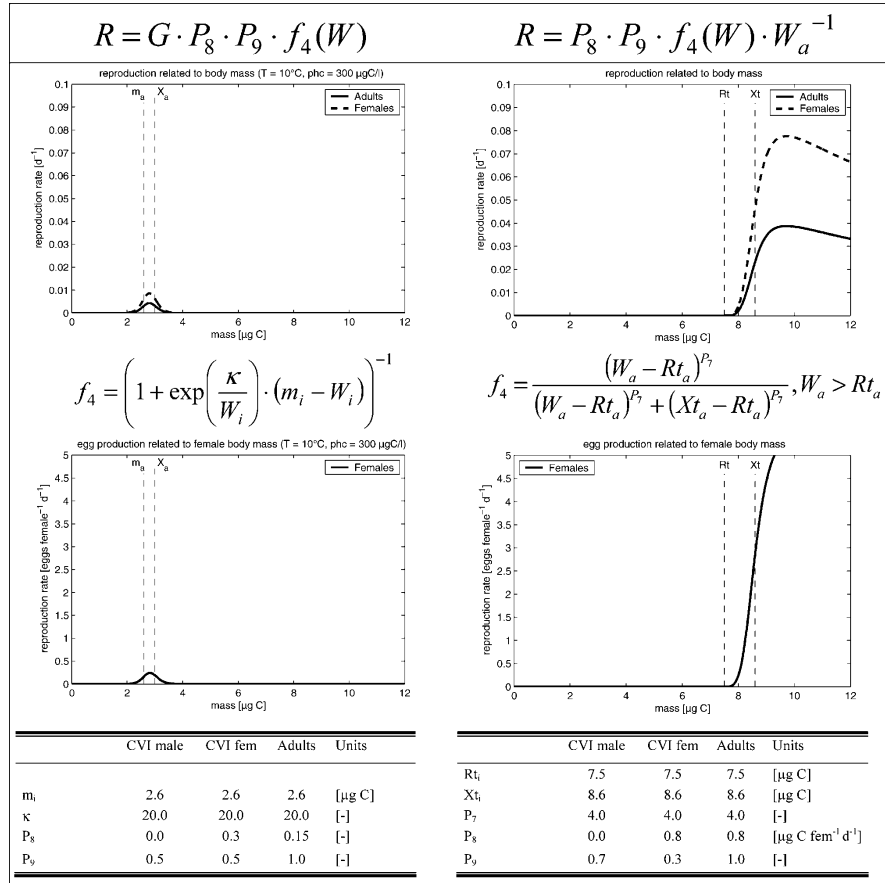


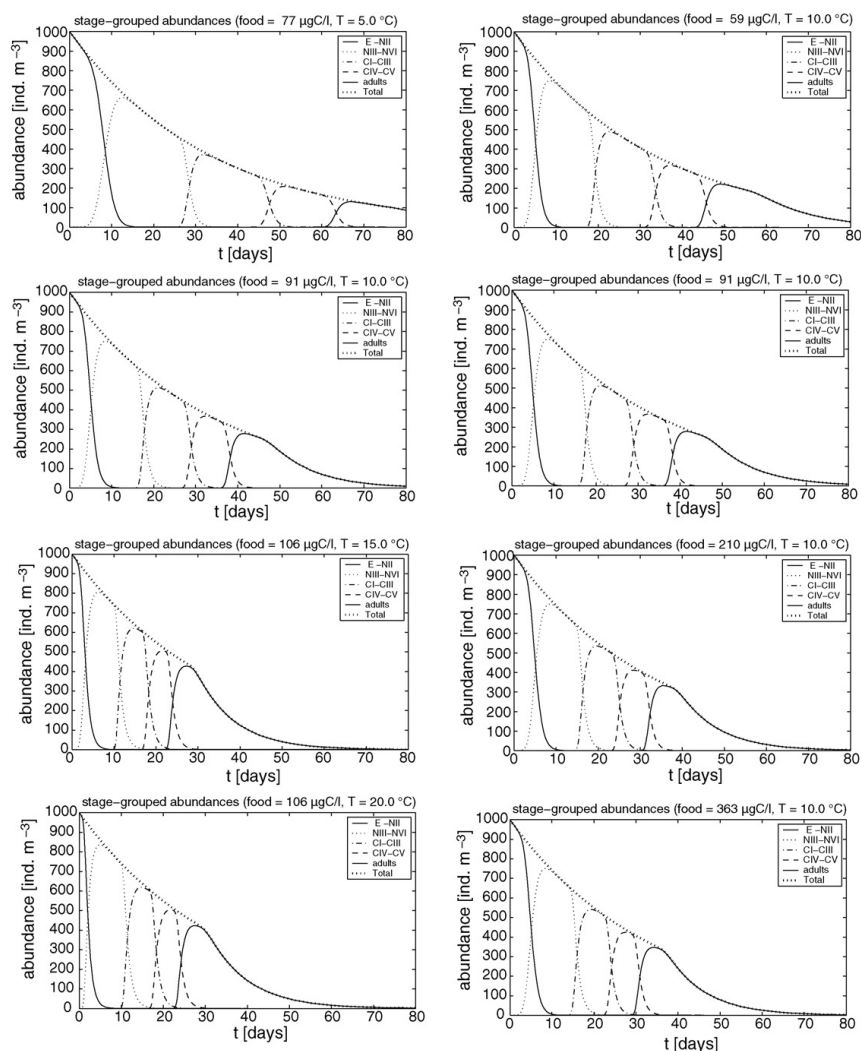
Fig. 7 – Parametrisation of reproduction. Left: for the original formulation (Fennel, 2001), right: for the new formulation represented as a transfer rate from adults to viable eggs.

rates (see Fig. 2). Furthermore, the differences in generation times ( $D$ ) were less at higher food concentrations ( $\Delta D \sim 2$  days between 210 and 363  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) than at lower ones ( $\Delta D \sim 7$  days between 59 and 91  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) as a result of parameterisation of the Michaelis-Menten function.

For the fitting of uncertain process parameters simulation runs were done for each scenario of temperature and food of Table 1. Cumulated durations of stage-groups were compared to the experimental data of Klein Breteler et al. (1995) and presented in Fig. 9. The parameter values calibrated by this data set were the half-saturation constant  $P_2$ , the power factor  $P_3$  and the dome-shaped temperature curve.

The lower half-saturation value for nauplii (Fig. 2) conformed with development given in the data set. Comparing stage durations at low and medium food level at 15°C the proportion of naupliar and copepodite development was in agreement with data. By the power factor we were able to

reduce differences in stage durations between medium and high food concentration. This fitted function for the relationship was supported by the data of Thompson (1982), whose experiments were all done at the same food condition and which, except for her experiments at 20°C nearly matched the stage durations our model produced at medium and full food levels. The relation of stage durations between 15 and 20°C required introducing a dome-shaped function. As generation times were nearly equal at both temperatures the optimum ingestion appeared to be within these values. This was realised by the parabolic function (Fig. 3). While the fit was best at 10 and 15°C for medium and full food supplies, simulated stage durations were underestimated at 5°C. The  $Q_{10}$  seemed invalid at low temperatures. However, at low food concentration again the function nearly fitted the data. As this scenario is relevant with regard to field simulations, the parameterisation was chosen with the values presented.



**Fig. 8 – Comparison of simulated population development. Left: at different temperatures but similar food concentrations (77–106  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ). Right: at different food levels but constant temperature of 10 °C.**

With this calibration the model simulated generation times quite well for temperatures of 10 °C and above at all food levels (Fig. 9) and was able to render the three-fold increase in generation times with changing temperature. The effect of increasing food shortened generation times by a factor of 1.5 (see Table 1). This gave a good confidence level for the functional response of the population using the selected parameterisation.

The mean individual mass is the generic aspect to connect abundance and biomass state variables. The change of mean mass reflects the growth of the individuals. Fig. 10 illustrates the temporal development of the simulated mean

mass for 10 °C at low (59  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) and saturated food condition (363  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ). The simulation at 363  $\mu\text{g C l}^{-1}$  revealed 37.3 days for adults to reach the critical body mass for reproduction ( $X_{t_a}$ ) and a maximum weight of 9.1  $\mu\text{g C}$ . At 59  $\mu\text{g C l}^{-1}$  this took 63.5 days and the mean mass reached 8.65  $\mu\text{g C}$ , which is a little higher than  $X_{t_a}$ . Adult mean mass is balanced by growth ( $g_i - l_i$ ), the matter provided for egg-laying and matter transferred from previous stage, which decreases to marginal before adults reach  $X_{t_a}$ . Reduced growth at lower food concentrations resulted in decreased body weights, which diminished reproduction rate, so that an equilibrium was reached at lower mean mass.

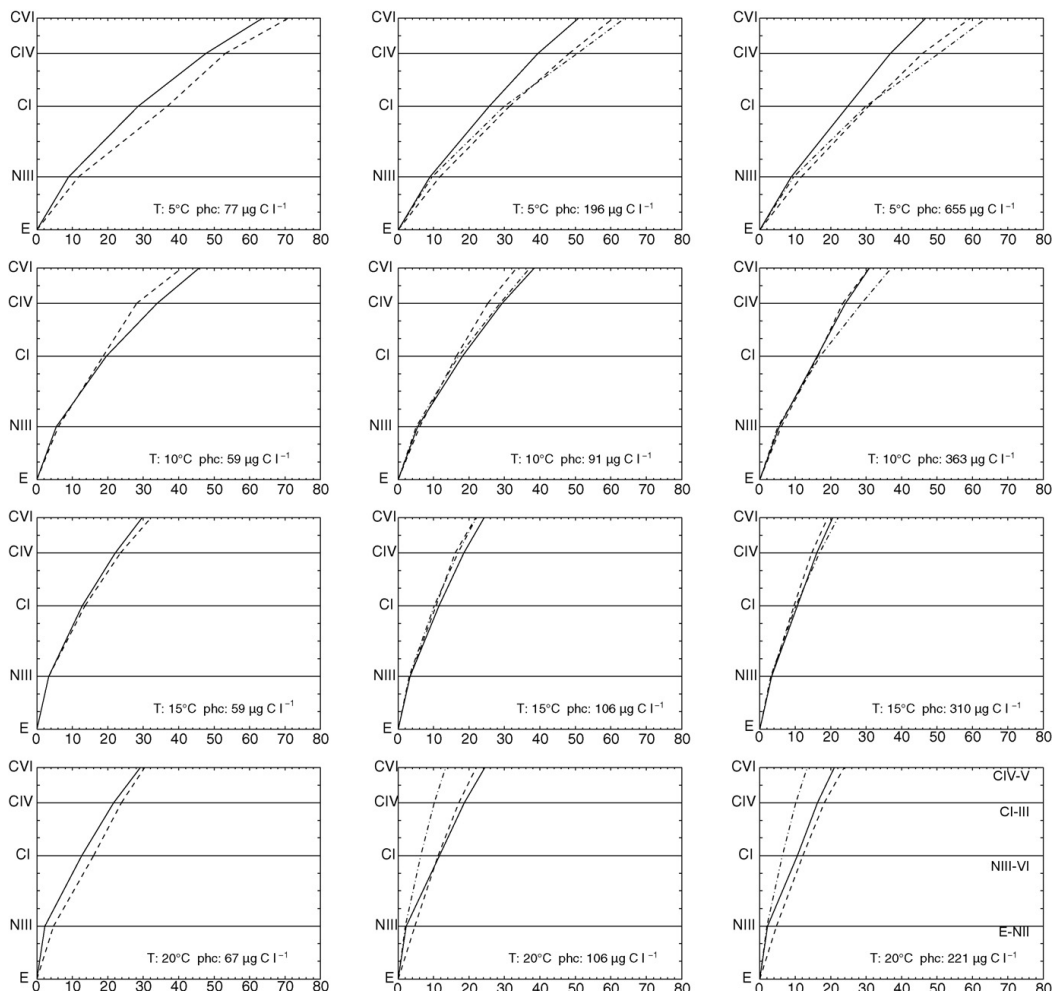


Fig. 9 – Simulated stage durations (solid lines) for revised model formulation vs. observed data at scenarios of Klein Bretelet et al. (1995) as dashed lines and Thompson (1982) as dash-dotted lines. Observed stage durations after Table 1 cumulated with respect to model state variables.

Body weights showed a successive development with exponential growth curves, reflected in the logarithmic depiction on the right side of Fig. 10. Such a relationship was also found by Vidal (1980) and Lee et al. (2003). While development of mean weight at saturated food level was nearly linear on a logarithmic scale, the simulation at low food concentration showed faster development of nauplii compared to copepodites due to lower half-saturation of ingestion. Harris and Paffenhöfer (1976) calculated gross growth efficiencies of *Pseudocalanus elongatus* at different food concentrations. They found, that nauplii at low food concentration had a higher gross growth efficiency than copepodites while the difference at higher food levels was less.

### 5. Sensitivity analysis

A suitable parameterisation of population models depends on robust experimental validation data, representative for field conditions. Although the laboratory experiments were carried out under defined conditions, results of three independent analyses differ extremely (Table 1), e.g. at 15 °C and low food supply stage durations were specified to be 1.9/6.6 and 6.5/2.4 for CIV and CV, respectively. These values diverge by 55% and 46% from mean values of 4.2 and 4.4 days. Considering stage groups in the model, durations of 8.4 and 9.0 differ by only 4% from their mean. By combining stages to stage groups

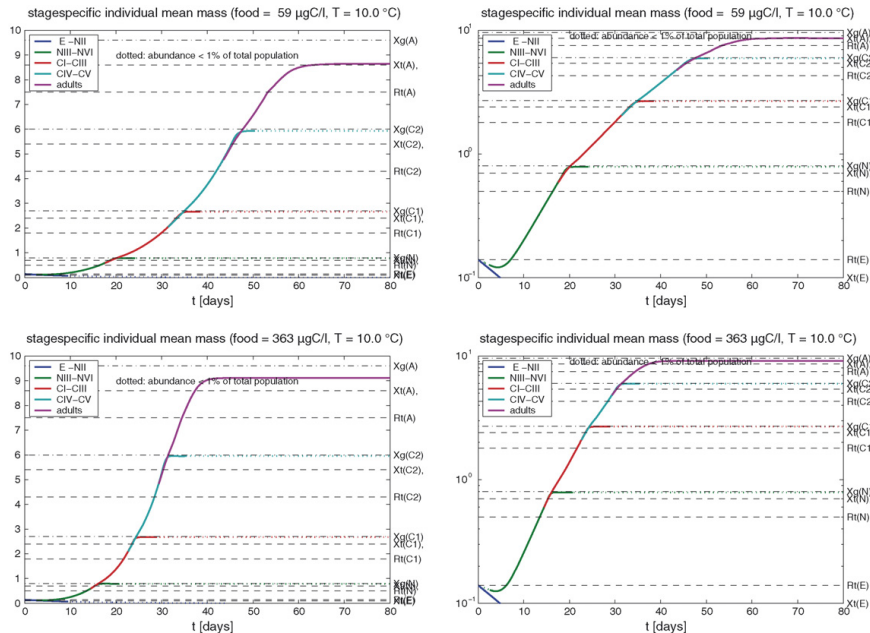


Fig. 10 – Simulated mean individual body mass for 10 °C at food concentrations of 59 (upper) and 363  $\mu\text{gC l}^{-1}$  (lower). Left: linear, and right: logarithmic axes. Dotted lines indicate abundance levels below 1% of the total population.

differences between model and data were not hidden within the variability among the stages. As experiments deviate by only 2–12% in terms of generation times, the generation time is considered as a robust parameter to compare simulated and observed development.

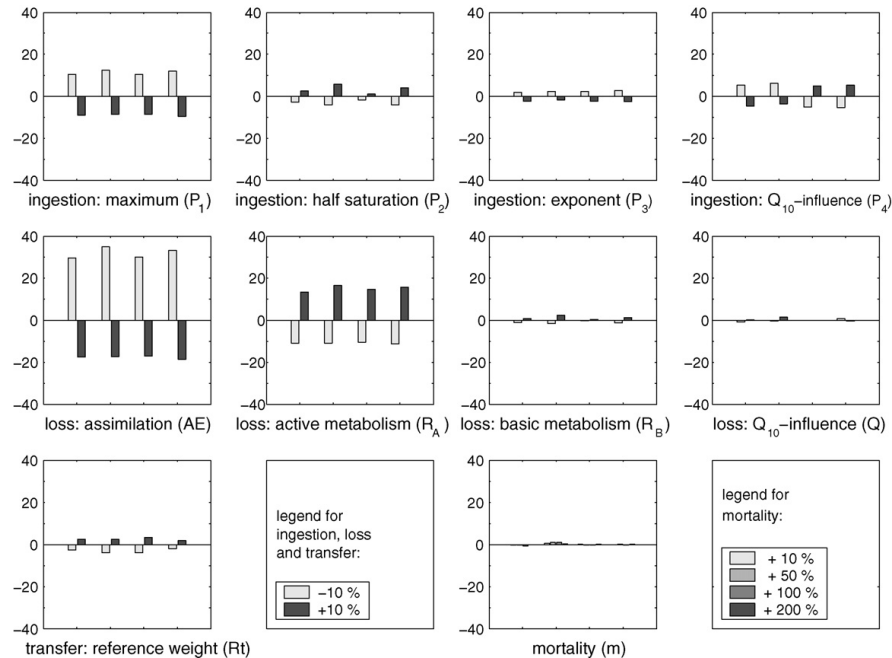
While generation times hold steady with change of some parameter values they are quite sensitive to variance of others. To investigate the sensitivity of small changes to parameter values a change of  $\pm 10\%$  was made for several parameters at four scenarios: for low and middle food concentrations (values as in Fig. 9) at 5 and 15 °C and resulting generation times were analysed.

The results of the sensitivity analysis were presented in Fig. 11. The most critical parameter values identified were the assimilation efficiency (AE), the active metabolism ( $R_A$ ) and the maximum ingestion rate ( $P_1$ ). Corkett and McLaren (1978) reported an assimilation rate of 0.65 as mean value. Model values for food dependant metabolism  $R_A$  and maximum ingestion  $P_1$  (now fitted to 10 °C) were nearly the same as those used by Fennel (see 'Ingestion'). For the ingestion rate Corkett and McLaren (1978) reported a rate of 60% per day for older copepodites. Further parameter values with minor impact on generation times were the half-saturation constant and the temperature influence on ingestion. The temperature dependence was fitted to observed stage durations of *P. elongatus*, resulting in a  $Q_{10}$  of 2.58, though in the literature a  $Q_{10}$  value of 2.0–2.1 (Carlotti et al., 2000) was reported for copepods. The reference weight for transfer  $R_t$  had only minor effect on generation times. As the 50%-moulting was set to stage limits

$X_t$  derived from Appendix A, the reference weight, describing the shape of the curve, is of less importance for the generation time. The effect of basal metabolism  $R_B$  was negligible for generation times, as metabolic losses are mainly related to feeding activity. For the non-feeding stage, ingestion-related processes are not present and basic metabolism has stronger influence on stage duration resulting in a variability up to 10% for  $R_B$  and 5% for the  $Q_{10}$ . Finally, generation times were not influenced by raise in mortality rates as the development is controlled by the stages mean masses, which are not affected by modifying mortality rates.

## 6. Discussion

When comparing our investigations on *Pseudocalanus elongatus* to *P. acuspes* from the Baltic Sea as modelled by Fennel (2001), several differences appeared in its response to temperature variability, food conditions or in size and weight spectrum. These differences are reflected in the choice of single parameter values (e.g. the  $Q_{10}$  and half-saturation coefficient of ingestion) while deviances in process formulae were evident when better representing the development (e.g. for weight-dependent ingestion). New physiological aspects were included in our reformulated model, as the basal respiration and declining ingestion at higher temperatures. The main differences discussed in the following relate to distinct development of *P. elongatus* and *P. acuspes*, the availability of experimental data and the use for ecological modelling.



**Fig. 11 – Percentage change of generation time, as obtained from sensitivity analysis on generation times by decrease (light bars) and increase (dark bars) of a specific model parameter value each at four scenarios (left to right): 5 °C–77  $\mu\text{g C l}^{-1}$ /5 °C–196  $\mu\text{g C l}^{-1}$ /15 °C–59  $\mu\text{g C l}^{-1}$ /15 °C–106  $\mu\text{g C l}^{-1}$ .**

Concerning the temperature dependent ingestion there is generally an increase following the  $Q_{10}$ -law up to an optimal temperature at which the rate reaches its maximum, and a fast decrease at higher temperatures as a result of physiological depression (Corkett and McLaren, 1978). As a consequence, simple monotone Eppley functions tend to be used with a mean  $Q_{10}$  value, lower than measured for the optimal range. The temperature impact on the favourable range of development, i.e. 5–15 °C for *Pseudocalanus elongatus*, follows an exponential curve, while the superposed parabolic function is active for temperatures higher than 15 °C. The maximum is reached at 18.5 °C. Though, there is not much data to validate these parameterisation, the fitting to the data by Klein Breteler et al. (1995) confirms reduced growth at 20 °C.

The division of respiration rates into an active component related to ingestion and a basal component depending on temperature bears some advantage: It allows to represent the metabolic loss in a gradient of food concentrations, especially a negative net flux of matter at very low food supply. It additionally represents a certain temperature dependence of respiration at field temperatures observed for *Pseudocalanus* (Corkett and McLaren, 1978). However, as stated above, only few studies are published concerning the metabolic losses. Additional knowledge on that from experiments would help elaborating process formulation within population models.

For the hatching process Fennel (2001) used the relationship between mean embryonic duration and temperature

described by the Belehradek formula. The inverse formula was taken as hatching rate, so that half of the eggs remain after this period. This formula does not keep individuals for a minimum time in the first stage to represent embryonic development, which is particularly important, when including additionally NI/II to the first stage. However, at periods longer than the mean duration time, the low value for the transfer rate does not force remaining eggs to the next stage. This leads to a number of laggards influencing even model dynamics of higher stages. Adapting temperature dependent respiration for the first stage group according to differences of reference mass  $R_{t,ref}$  and critical mass  $X_{t,ref}$ , the weight-specific function described above reproduces observed embryonic stage durations of 5–7 days for low temperatures (Thompson, 1982; Klein Breteler et al., 1995).

The half-saturation constants of food dependant ingestion are very different in both models. While Fennel (2001) used values of 100–200  $\mu\text{g C l}^{-1}$  the present model contains parameters of 20–50  $\mu\text{g C l}^{-1}$  with identical values for all copepodites. This differentiation is made depending on Carlotti and Radach (1996), who supposed better adaption to low concentrations for nauplii. However, in a study on relationships of growth of different *Pseudocalanus* species Dzierzbicka-Głowacka (2004) presented a much slower development of *Pseudocalanus* from the Gulf of Gdańsk compared to *P. elongatus* from the North Sea. These findings confirmed differences in behaviour of *P. acupes* and *P. elongatus* reflected in the models.



The dome-shaped temperature dependence and the basal metabolism construct higher complexity of physiological behaviour and allow realistic development at conditions with certain interest for implementation into ecosystem models: at high temperatures, found in coastal regions in summer, development is extenuated to prevent disproportionate increase of the population. At low food concentrations, present for a large period within the annual cycle, growth is not only related to food through dependence on ingestion, but loss terms are included and thereby growth is influenced by temperature. The set of five model stages to represent the full life cycle (Fig. 1), and using improved process descriptions adapted to environmental conditions in the North Sea, allows good representation of the population dynamics of *Pseudocalanus elongatus* in our model.

## 7. Conclusion

This paper presents a comprehensive description on parameterisation of a zero-dimensional population model for *Pseudocalanus elongatus* to represent realistic development. The universal model formulations for a typical copepod life cycle were adopted from Fennel (2001). Following the concept of critical moulting masses these masses were derived for all state variables from cited North Sea observations. The species-specific life cycle processes of growth, transfer and reproduction were parameterised according to data cited for the North Sea, when available. Other formulations, e.g. the half-saturation constant and ingestion at higher temperature, were calibrated using laboratory experiments from Klein Breteler et al. (1995), which determined generation times at different temperatures and food conditions. The generation time is found to be a useful indicator for estimating the quality of the simulation.

While egg production and hatching were examples for well investigated species-specific processes, measurements for metabolic losses to assign parameter values were sparse.

As the model is quite sensitive to these metabolic processes as well as to the maximum ingestion new measurements of these processes would be worthwhile to check their parameter values. For the present model these were derived from general specifications for *Pseudocalanus* sp. However, species of the same genus display differences in development and physiological behaviour. This was depicted, when comparing the parameterisation of the present model to the model by Fennel (2001), which was related to *Pseudocalanus* from the Baltic Sea. Differences in weight and physiology between the two species, suggested by the synthesis of laboratory culture data and the simulations, may explain their distinct life cycle development, factors which have consequences for their role in the food web dynamics. Experimental evidence should be sought to demonstrate such differences between these species.

The next step in our modelling work is to verify total abundance and biomass levels under real environmental forcing conditions. Since food concentration is included as constant forcing value, its response to varying grazing pressure of the population is not represented here. This has to be done by running the population model within an ecosystem model to study the impact of seasonal variations of food and temperature in the North Sea.

## Acknowledgements

We particularly thank Prof. Wolfgang Fennel for passing on and introducing the code of his population model, allowing work and changes to it. We acknowledge the help of Dr. Michael Krause for deriving the body weight table and Dr. W.C.M. Klein Breteler for statements on the data. This work was done within the GLOBEC Germany project funded by the BMBF (03F0320E). We thank the DAAD for financial support in travelling within the French-German PROCOPE project (D/0205749). We finally appreciate the extensive textual and linguistic annotations of Rev. #1, which helped improving the text.

**Appendix A**

**A.1. Tabulated stage-specific body mass values (with mean values converted to  $\mu\text{gC}$ ) for *Pseudocalanus* eggs and nauplii from different literature citations and derived values used for model state variables for the North Sea and for the Baltic Sea**

Eggs and Nauplii			Eggs			NI			NII		
Citation	Region	Environment	Unit	Value	Mean $\mu\text{gC}$	Value	Mean $\mu\text{gC}$	Value	Mean $\mu\text{gC}$	Value	Mean $\mu\text{gC}$
Paffenhöfer and Harris (1976) Table 6 Klein Breteler et al. (1982) Fig. 2 Hay et al. (1988) Table 1 Kjørboe and Nielsen (1994)	Lab experiment	12.5 °C/25–200 $\mu\text{gCl}^{-1}$	AFDW	0.2		0.2		0.2		0.2	
	Lab experiment	15 °C/100 $\mu\text{gCl}^{-1}$	AFDW	0.37–0.57		0.37–0.57		0.37–0.57		0.37–0.57	
	Scottish Loch Ewe	10 °C/April–May 1980	DW	0.14	0.14	0.3	0.14	0.3	0.14	0.3	0.14
	Kattegat	April/August 1989	Diam.*	0.14 (125*)	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14
Min Mean Max				0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14
				0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14
Model parameter This paper	Reference mass:	moulting starts (Rt)	$\mu\text{gC}$	0.14							
	Critical mass:	50% are moulting (Xt)	$\mu\text{gC}$								0.10
	Critical mass:	zero-ingestion (Xg)	$\mu\text{gC}$								
	Critical mass:	ingestion is 50% (Im)	$\mu\text{gC}$								
	Critical mass:	50% are moulting (X)	$\mu\text{gC}$								
Fennei (2001)	Constant egg mass		$\mu\text{gC}$	0.10							
			NIII			NIV			NVI		
Citation	Region	Environment	Unit	Value	Mean $\mu\text{gC}$	Value	Mean $\mu\text{gC}$	Value	Mean $\mu\text{gC}$	Value	Mean $\mu\text{gC}$
Klein Breteler et al. (1982) Fig. 2 Hay et al. (1988) Table 1 Hay et al. (1991) Table 2	Lab experiment	15 °C/100 $\mu\text{gCl}^{-1}$	AFDW	0.56–0.98	0.4	0.91	0.5	1.48–1.79	0.8	0.84–1.5	0.8
	Scottish Loch Ewe	10 °C/April–May 1980	DW	0.5	0.2	0.61	0.3	0.73	0.3	0.81	0.4
	Northern North Sea	5–12 °C (winter)	DW					1.12	0.5	1.12	0.5
Min Mean Max				0.2	0.2	0.2	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4
				0.3	0.3	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.5
				0.4	0.4	0.5	0.5	0.5	0.8	0.8	0.8
Model parameter This paper	Reference mass:	moulting starts (Rt)	$\mu\text{gC}$								0.5
	Critical mass:	50% are moulting (Xt)	$\mu\text{gC}$								0.7
	Critical mass:	zero-ingestion (Xg)	$\mu\text{gC}$								0.8
	Critical mass:	ingestion is 50% (Im)	$\mu\text{gC}$								0.2
Fennei (2001)	Critical mass:	50% are moulting (X)	$\mu\text{gC}$								0.3
	Constant egg mass		$\mu\text{gC}$								

Conversion to  $\mu\text{gC}$  by factors of 0.45 and 0.5 from dry weight (DW) and ash-free dry weight (AFDW) measurements, respectively (Cushing et al., 1958), except (\*) value derived from egg diameter measurement after Kjørboe et al. (1985). For definition of reference and critical masses see text.

A.2. Tabulated stage-specific body mass values (with mean values converted to  $\mu\text{g C}$ ) for *Pseudocalanus copepodites and adults from different literature citations and derived values used for model state variables for the North Sea and for the Baltic Sea*

Copepodites and Adults			CI		CII		CIII		
Citation	Region	Environment	Unit	Value	Mean $\mu\text{g C}$	Value	Mean $\mu\text{g C}$	Value	Mean $\mu\text{g C}$
Harris and Paffenhöfer (1976) Table 2	Lab experiment	12.5 °C/25-200 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW	0.8-1.2	0.5			4.0-8.2	2.7
Paffenhöfer and Harris (1976) Table 6	Lab experiment	12.5 °C/25-200 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW	1-?	0.5				
Klein Breteler et al. (1982) Fig. 2	Lab experiment	15 °C/100 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW	1.48	0.7	2.57	1.3	3.75	1.9
Hay et al. (1988) Table 1	Scottish Loch Ewe	10 °C/April-May 1980	DW	0.55	0.2	1.13	0.5	2.13	1.0
Klein Breteler and Gonzalez (1988) Fig. 2	Lab experiment	5-20 °C/20-470 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW	1-2.5	0.9				
Hay et al. (1991) Table 2	Northern North Sea	5-12 °C (winter)	DW	1.45	0.7	2.15	1.0	3.4	1.5
Green et al. (1993) Table 1	Plymouth Sound	Spring-Summer 1989	$\mu\text{g C}$	0.35-0.46	0.4				
		Min		0.2	0.2		0.5		1.0
		Mean		0.6	0.6		0.9		1.8
		Max		0.9	0.9		1.3		2.7
<b>Model parameter</b>									
<b>This paper</b>									
	<b>Reference mass:</b>	<b>moulting starts (Rt)</b>	$\mu\text{g C}$						<b>1.8</b>
	<b>Critical mass:</b>	<b>50% are moulting (Xt)</b>	$\mu\text{g C}$						<b>2.4</b>
	<b>Critical mass:</b>	<b>zero-ingestion (Xg)</b>	$\mu\text{g C}$						<b>2.7</b>
Fennel (2001)		ingestion is 50% (m)	$\mu\text{g C}$						0.8
		50% are moulting (X)	$\mu\text{g C}$						0.6
									<b>Female</b>
									<b>Mean <math>\mu\text{g C}</math></b>
									<b>Value</b>
									<b>9.8-23.4</b>
									<b>7.1</b>
Marshall and Orr (1966) Table 6	Clyde Sea	Winter-autumn 1965	DW	6.5-8.7	3.5	6.2-13.5	3.7		
Robertson (1968) Table 1	Firth of Clyde		DW	6.4-9.2	3.5	8.2-14.2	4.5		
Harris and Paffenhöfer (1976) Table 2	Lab experiment	12.5 °C/25-200 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW						
Paffenhöfer and Harris (1976) Table 6	Lab experiment	12.5 °C/25-200 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW						
Daro and van Gijssel (1982) Table 2	Southern North Sea	All seasons	DW			?	25		
Klein Breteler et al. (1982) Fig. 2	Lab experiment	15 °C/100 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW	6.2-7.2	3.4	10.5-11	5.4	8.74	4.4
Hay et al. (1988) Table 1	Scottish Loch Ewe	10 °C/April-May 1980	DW	3.71	1.7	5.97	2.7	5.34	2.4
Klein Breteler and Gonzalez (1988) Fig. 2	Lab experiment	5-20 °C/20-470 $\mu\text{g C l}^{-1}$	AFDW					5-15.0	5.0
Hay et al. (1991) Table 2	Northern North Sea	5-12 °C (winter)	DW	5.4	2.4	8	3.6	7.8	3.5
Koski et al. (1998) Table 6	Lab experiment	15 °C (spring)	DW						
		Min		1.7	1.7		2.7		2.4
		Mean		2.9	2.9		4.3		4.2
		Max		3.5	3.5		6.0		5.7
<b>Model parameter</b>									
<b>This paper</b>									
	<b>Reference mass:</b>	<b>moulting starts (Rt)</b>	$\mu\text{g C}$						<b>4.3</b>
	<b>Critical mass:</b>	<b>50% are moulting (Xt)</b>	$\mu\text{g C}$						<b>5.4</b>
	<b>Critical mass:</b>	<b>zero-ingestion (Xg)</b>	$\mu\text{g C}$						<b>6.0</b>
Fennel (2001)		ingestion is 50% (m)	$\mu\text{g C}$						2.0
		50% are moulting (X)	$\mu\text{g C}$						1.6

Conversion to  $\mu\text{g C}$  by factors of 0.45 and 0.5 from dry weight (DW) and ash-free dry weight (AFDW) measurements, respectively (Cushing et al., 1958). For definition of reference and critical masses see text.

## REFERENCES

- Becker, G.A., Schulz, A., 2000. Atlas of North Sea Surface Temperatures. Weekly and Monthly Means for the Period 1969 to 1993. Dtsch. Hydrogr. Z. Suppl. 11, 1–79.
- Carlotti, F., Sciandra, A., 1989. Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development. Mar. Ecol. Progr. Ser. 56, 225–242.
- Carlotti, F., Radach, G., 1996. Seasonal dynamics of phytoplankton and *Calanus finmarchicus* in the North Sea as revealed by a coupled one-dimensional model. Limnol. Oceanogr. 41 (3), 522–539.
- Carlotti, J., Giske, J., Werner, F., 2000. Modeling zooplankton dynamics. In: Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.-R., Huntley, M. (Eds.), ICES Zooplankton Methodology Manual. Academic Press, London, pp. 571–667.
- Colebrook, J.M., 1982. Continuous plankton records: seasonal variations in the distribution and abundance of plankton in the North Atlantic Ocean and the North Sea. J. Plankton Res. 4 (3), 435–462.
- Colebrook, J.M., Robinson, G.A., 1961. The seasonal cycle of the plankton in the North Sea and the north-eastern Atlantic. J. Conseil 26, 156–165.
- Corkett, C.J., McLaren, I.A., 1978. The biology of *Pseudocalanus*. Adv. Mar. Biol. 15, 1–231.
- Continuous Plankton Recorder Survey Team, 2004. Continuous Plankton Records: Plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958–1999). Mar. Ecol. Progr. Ser., Suppl., 1–75.
- Cushing, D.H., Humphrey, G.F., Banse, K., Laevastu, T., 1958. Report of the committee on terms and equivalents. Rapp. p-v. Reun. (Dan) 144, 15–16.
- Daro, H.M., van Gijsegem, B., 1982. Ecological factors affecting five dominant copepods in the southern bight of the North Sea, as regards in their seasonal variations of weight. In: ICES Symposium on Biological Productivity of Continental Shelves in the Temperate Zone of the North Atlantic, ICES:21, pp. 1–25.
- Dzierzicka-Glowacka, L., 2004. The dependence of body weight in copepodite stages of *Pseudocalanus* spp. on variations of ambient temperature and food concentration. Oceanologia 46 (1), 45–63.
- Eiane, K., Ohman, M.D., 2004. Stage-specific mortality of *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus* and *Oithona similis* on Fladen Ground, North Sea, during a spring bloom. Mar. Ecol. Progr. Ser. 268, 183–193.
- Fennel, W., 2001. Modelling of copepods with links to circulation models. J. Plankton Res. 23 (11), 1217–1232.
- Fennel, W., Neumann, T., 2003. Variability of copepods as seen in a coupled physical-biological model of the Baltic Sea. ICES Mar. Sci. Symp. 219, 208–219.
- Fransz, H.G., Colebrook, J.M., Gamble, J.C., Krause, M., 1991. The zooplankton of the North Sea. Neth. J. Sea Res. 28 (1/2), 1–52.
- Frost, B.W., 1989. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. Can. J. Zool. 67, 525–551.
- Gentleman, W., Leising, A., Frost, B., Strom, S., Murray, J., 2003. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics. Deep-Sea Res. Pt. II 50, 2847–2875.
- Green, E.P., Harris, R.P., Duncan, A., 1993. The seasonal abundance of the copepodite stages of *Calanus helgolandicus* and *Pseudocalanus elongatus* off Plymouth. J. Mar. Biol. Assn. U.K. 73, 109–122.
- Halsband, C., Hirche, H.J., 2001. Reproductive cycles of dominant calanoid copepods in the North Sea. Mar. Ecol. Progr. Ser. 209, 219–229.
- Harris, R.P., Paffenhöfer, G.-A., 1976. The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth efficiency of two small marine planktonic copepods. J. Mar. Biol. Assn. U.K. 56, 875–888.
- Hay, S.J., Evans, G.T., Gamble, J.C., 1988. Birth, growth and death rates for enclosed populations of calanoid copepods. J. Plankton Res. 10 (3), 431–454.
- Hay, S.J., Kjørboe, T., Matthews, A., 1991. Zooplankton biomass and production in the North Sea during the Autumn Circulation Experiment, October 1987–March 1988. Cont. Shelf. Res. 11 (12), 1453–1476.
- Janssen, F., Schrum, C., Backhaus, J.O., 1999. A Climatological Data Set of Temperature and Salinity for the Baltic Sea and the North Sea. Dtsch. Hydrogr. Z. Suppl. 9, 245.
- Kjørboe, T., Nielsen, T.G., 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 1. Copepods. Limnol. Oceanogr. 39 (3), 493–507.
- Kjørboe, T., Mohlenberg, F., Riisgard, H.U., 1985. In situ feeding rates of planktonic copepods: a comparison of four methods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 88, 67–81.
- Klein Breteler, W.C.M., Gonzalez, S.R., 1988. Influence of temperature and food concentration on body size, weight and lipid content of two Calanoid copepod species. Hydrobiologia 167/168, 201–210.
- Klein Breteler, W.C.M., Fransz, H.G., Gonzales, S.R., 1982. Growth and development of four calanoid copepod species under experimental and natural conditions. Neth. J. Sea Res. 16, 195–207.
- Klein Breteler, W.C.M., Gonzalez, S.R., Schogt, N., 1995. Development of *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida) cultured at different temperature and food conditions. Mar. Ecol. Progr. Ser. 119, 99–110.
- Koski, M., Klein Breteler, W., Schogt, N., 1998. Effect of food quality on rate of growth and development of the pelagic copepod *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida). Mar. Ecol. Progr. Ser. 170, 169–187.
- Krause, M., Fock, H., Greve, W., Winkler, G., 2003. North Sea Zooplankton: a review. Senckenb. Marit. 33 (1/2), 71–204.
- Lee, Ban, Ikeda, Matsuishi, 2003. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. J. Plankton Res. 25 (3), 261–271.
- Marshall, S.M., Orr, A.P., 1966. Respiration and feeding in some small copepods. J. Mar. Biol. Assn. U.K. 46, 513–530.
- Mauchline, J., 1998. The Biology of Calanoid Copepods. Academic Press, San Diego, pp. 710.
- Ohman, M.D., Runge, J.A., Durbin, E.G., Field, D.B., Niehoff, B., 2002. On birth and death in the sea. Hydrobiologia 480, 55–68.
- Paffenhöfer, G.A., Harris, R.P., 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus*. J. Mar. Biol. Assn. U.K. 56, 327–344.
- Radach, G., Pätsch, J., 1997. Climatological annual cycles of nutrients and chlorophyll in the North Sea. J. Sea Res. 38, 231–248.
- Robertson, A., 1968. The continuous plankton recorder: A method for studying the biomass of calanoid copepods. Bull. Mar. Ecol. 6, 185–223.
- Thompson, B.M., 1982. Growth and development of *Pseudocalanus elongatus* and *Calanus* sp. in the laboratory. J. Mar. Biol. Assn. U.K. 62, 359–372.
- Vidal, J., 1980. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. Mar. Biol. 56, 111–134.

### 3.1.2 Fazit zu Artikel I

Die Publikation gibt eine Beschreibung der Parametrisierung eines null-dimensionalen Populationsmodells für *P. elongatus*, mit dem realistische Entwicklungsmuster simuliert werden. Dem Konzept kritischer Gewichte für die Einteilung der Stadien folgend wurden Gewichte für alle Stadien aus Messungen an Spezies aus der Nordsee abgeleitet. Speziesspezifische Prozesse (Wachstum, Transfer und Reproduktion) wurden - soweit vorhanden - auf Basis publizierter Daten parametrisiert. Die übrigen Formulierungen, wie z. B. Halbsättigung oder Ingestion bei höheren Temperaturen, wurden an Hand der Laborexperimente von *Klein Breteler et al.* kalibriert. Die Generationszeit erwies sich dabei als ein nützlicher Parameter zur Bestimmung der Qualität der Simulation. Während Eiproduktion und Schlüpfen Beispiele für gut untersuchte spezies-spezifische Prozesse sind, sind die Daten für die metabolischen Verluste gering. Da das Modell sensitiv auf diese metabolischen Prozesse (Assimilationsrate und futterabhängiger Verlust) wie auch auf die maximale Ingestion reagiert, wären hier neue Messungen hilfreich für die Modellierung. Im diesem Modell wurden für Parameter allgemeine Angaben über *Pseudocalanus* sp. genutzt. Einzelne Spezies desselben Genus zeigen jedoch teils unterschiedliches Verhalten. Dies zeigt sich auch im Unterschied zur Parametrisierung, wie sie *Fennel (2001)* für *Pseudocalanus* in der Ostsee realisierte. Die Unterschiede in Gewichten und Physiologie spiegeln ihren entsprechenden Lebenszyklus und ihre Rolle im Nahrungsnetz wider. Experimentelle Untersuchungen können diese Unterschiede der beiden Spezies herausstellen.

Der nächste Schritt besteht darin, die absoluten Abundanz- und Biomassewerte in realistischer Umgebung zu untersuchen. Mit den konstanten Futterkonzentrationen wird die Reaktion der Population auf schwankenden Fraßdruck hier nicht wiedergegeben. Hierzu ist die Population in ein Ökosystemmodell zu integrieren, in dem die jahreszeitliche Variation von Temperatur und Futter untersucht werden kann.

## 3.2 Artikel II: Test der Populationsdynamik im Jahresgang

Dieser Artikel beschreibt den Ansatz, ein strukturiertes Zooplanktonmodell mit Zustandsvariablen für Eier, Nauplien, zwei Copepoditstadien und Adulte für *Pseudocalanus elongatus* mit dem Ökosystemmodell ECOHAM2 mit 13 Zustandsvariablen für den Kohlenstoff- und Stickstoffkreislauf zu koppeln. Unterschiedliche Temperatur- und Futterszenarien aus Laborexperimenten wurden genutzt, um die Parametrisierung der stadienabhängigen Entwicklungsprozesse der Copepoden zu unterstützen. Um den Jahresgang unter realistischen Umweltbedingungen zu untersuchen, wurde das Ökosystem-Zooplanktonmodell an einer Wassersäule in der nördlichen Nordsee angewandt. Die Zustandsvariablen des Ökosystemmodells wurden zunächst gegen gemessene Monatsmittelwerte validiert. Vertikalprofile ausgewählter Variablen wurden hinsichtlich des physikalischen Antriebs verglichen, um die Unterschiede zwischen Zooplankton als einzelne Zustandsvariable oder als Population zu herauszuarbeiten. Die Generationszeiten wurden stärker durch die Temperatur als durch Schwankungen in der Futterkonzentration beeinflusst, mit Ausnahme der Frühjahrsblüte. Im Jahresgang wurden sechs simulierte Generationen ermittelt.

### 3.2.1 Publikation II: Moll und Stegert (2007)

**Titel:**

Modelling *Pseudocalanus elongatus* stage-structured population dynamics embedded in a water column ecosystem model for the northern North Sea

**Autoren:**

Andreas Moll und Christoph Stegert

**Veröffentlicht in:**

Journal of Marine Systems 64 (2007), Seiten 35-46



Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)



Journal of Marine Systems 64 (2007) 35–46

JOURNAL OF  
MARINE  
SYSTEMS

[www.elsevier.com/locate/jmarsys](http://www.elsevier.com/locate/jmarsys)

## Modelling *Pseudocalanus elongatus* stage-structured population dynamics embedded in a water column ecosystem model for the northern North Sea

Andreas Moll\*, Christoph Stegert

*Institut für Meereskunde (IfM), Universität Hamburg (ZMK-ZMAW), Bundesstr. 53, 20146 Hamburg, Germany*

Received 23 January 2006; received in revised form 17 March 2006; accepted 31 March 2006  
Available online 7 July 2006

### Abstract

This paper outlines an approach to couple a structured zooplankton population model with state variables for eggs, nauplii, two copepodites stages and adults adapted to *Pseudocalanus elongatus* into the complex marine ecosystem model ECOHAM2 with 13 state variables resolving the carbon and nitrogen cycle. Different temperature and food scenarios derived from laboratory culture studies were examined to improve the process parameterisation for copepod stage dependent development processes. To study annual cycles under realistic weather and hydrographic conditions, the coupled ecosystem–zooplankton model is applied to a water column in the northern North Sea. The main ecosystem state variables were validated against observed monthly mean values. Then vertical profiles of selected state variables were compared to the physical forcing to study differences between zooplankton as one biomass state variable or partitioned into five population state variables. Simulated generation times are more affected by temperature than food conditions except during the spring phytoplankton bloom. Up to six generations within the annual cycle can be discerned in the simulation.

© 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.

**Keywords:** Stage-structured population model; Copepod biomass; Generation time; Ecosystem model; ECOHAM2; North Sea

### 1. Introduction

Copepods form a major part of the North Sea zooplankton (Fransz et al., 1991). They are the functional group of consumers of phytoplankton and on the other side they are food for fish larvae and many other marine animals. The international project GLOBEC (GLOBEC et al., 1999) with its German contribution ‘aims at a better understanding of the trophodynamic interactions between zooplankton and fish under the influence of physical processes in order to elucidate the principal

mechanisms accounting for the high variability of copepod production’ (Alheit, 2004). Therefore, the influence of physical processes on copepods, mainly temperature and stratification, have to be complemented with biological processes concerning food availability to study the development of a copepod population. A modelling approach to this problem is presented in this paper.

Modelling seasonality in zooplankton populations of temperate marine environments have a long tradition, e.g., on Georges Bank (Riley and Bumpus, 1946; Davis, 1984) and in the North Sea (Steele, 1974; Henderson and Steele, 1995). Currently, only a few space-resolved models for the North Sea include zooplankton (Moll and Radach, 2003). They include zooplankton as a

\* Corresponding author.

E-mail address: [moll@ifm.uni-hamburg.de](mailto:moll@ifm.uni-hamburg.de) (A. Moll).



functional unit in terms of biomass by one state variable or even broadly divided into two size classes as micro- and mesozooplankton (Broekhuizen et al., 1995). Another approach is to include zooplankton as a structured population of a single key species to resolve detailed population information for a specific time or space scale (Bryant et al., 1997). The performance of the unstructured and structured variants of zooplankton in the course of an annual cycle is of interest to the modelling community.

Most models of population dynamics in the North Sea focus on *Calanus finmarchicus* (Carlotto and Radach, 1996; Heath et al., 1997). It is one of the most investigated copepods (Krause et al., 2003) and was a key target during the Fladen Ground Experiment in 1976 (Fransz and van Arkel, 1980; Krause and Trahms, 1983). However, its distribution is mostly limited to the northern North Sea, while *Pseudocalanus elongatus* is wide-spread in the North Sea (Krause et al., 1995) and is one of the most abundant copepod species (Fransz et al., 1991) in this whole area. Because of its wide distribution and its size being common for several copepod species,

*P. elongatus* is selected as key species for our modelling study. For the biology of *Pseudocalanus*, we refer to Corkett and McLaren (1978) and Mauchline (1998), and especially laboratory culture experiments by Klein Breteler et al. (1995) and Koski et al. (1998).

This study aims at the question, how is a zooplankton population affected by its physical and biological environment. Therefore, a stage-resolved zooplankton population model by Fennel (2001) was implemented within a one-dimensional application of the marine ecosystem model ECOHAM2 (Moll et al., 2003). The major goal is to study the number of generations under environmental forcing conditions and to compare the annual cycle of biomass simulated by a stage-resolved population versus a bulk zooplankton state variable, which is common in many other models.

## 2. Northern North Sea water column

The location of interest is a water column in the northern North Sea close to the Fladen Ground (0°35'E, 58°55'N) where in 1976 the FLEX'76 project was

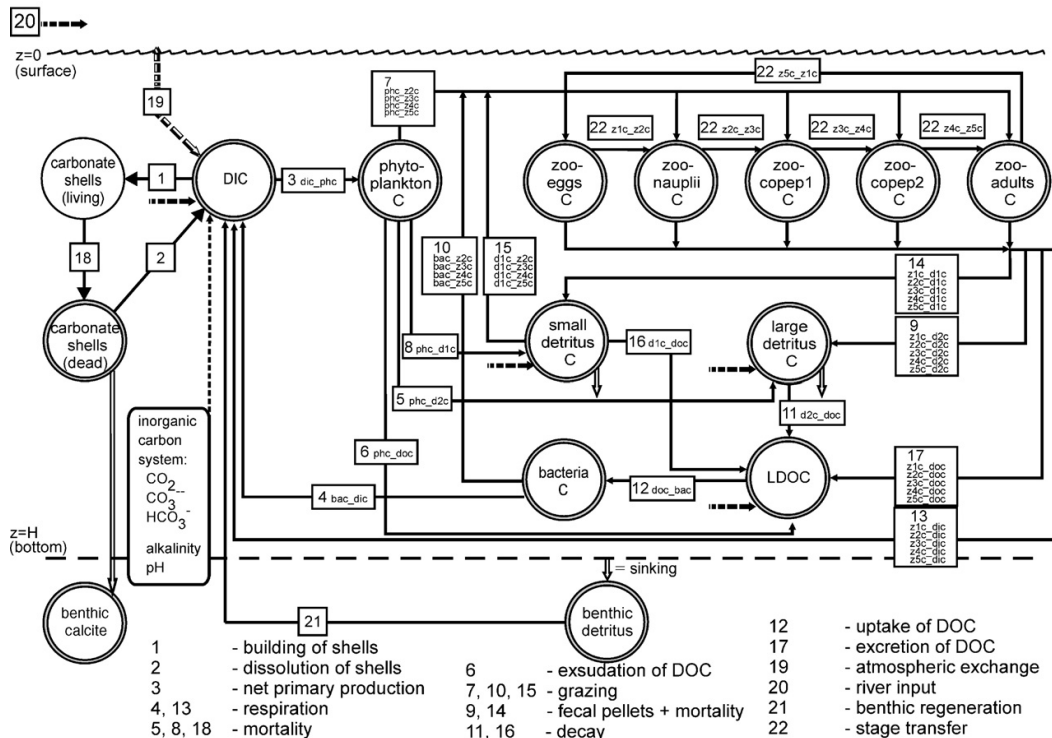


Fig. 1. Carbon cycle of the ecosystem model ECOHAM2 with embedded zooplankton population state variables (circles) and processes (rectangles).

carried out (Sündermann and Lenz, 1983). Tides have minor influence on the circulation system and local winds and solar radiation determine the seasonal stratification with a strong thermocline from May to September/October (Pohlmann, 1997). The strategy for modelling is to implement the population model within a one-dimensional ecosystem model to study the dynamic interaction of the population with the vertical physical–biological environment and the necessary food. The performances of the unstructured (Section 2.1) and structured variants of the zooplankton model (Section 2.2) were considered.

### 2.1. The ecosystem model

The Ecological North Sea Model, Hamburg 2 (ECOHAM2) is an ecosystem model able to predict biogeochemical processes in the physical environment. It calculates the cycling of nitrogen (Kühn and Radach, 1997) and carbon (Pätsch et al., 2002) for the North Sea including exchanges with the atmosphere and the sediment. Further descriptions of forcing data including the set of equations were reported by Moll et al. (2003).

Fig. 1 depicts the carbon cycle with the dissolved inorganic carbon pool (DIC) and the organic particulate pools (phytoplankton, bacteria, zooplankton population and detritus) as well as a labile dissolved organic carbon pool (LDOC). A bottom remineralisation pathway

serves for closed matter cycles. The zooplankton stage-resolved state variables influence system dynamics through three processes: (i) grazing on phytoplankton, small detritus and bacteria; (ii) faecal pellet egestion and mortality into the detritus pool; and (iii) soluble excretion into the DOC state variable. The bulk zooplankton and, for example, *Pseudocalanus* sp. are predominantly omnivorous, indicated by examination of their stomach contents (Mauchline, 1998). Hence, we collated phytoplankton and detritus as the main food into their diet. Free-living bacteria are probably too small to be fed on directly, but bacteria occurring on the surface of the faecal pellets could be absorbed (Mauchline, 1998). These kinds of bacteria were assumed by the model state variable, which had the advantage of providing additional food to the copepods during summer.

The hydrodynamical forcing calculated by the HAMSOM circulation model (Pohlmann, 1996) was included by means of temperature, salinity and turbulent diffusion forcing data files (Pohlmann, 1996). Solar radiation was extracted from ECMWF data and, together with other forcing and initial data, it is described in the ECOHAM2 user guide (Moll et al., 2003). The time step for the simulation is 1 h to resolve the daily solar cycle.

An assessment of the performance of the bulk zooplankton variant of the model was made by comparing predicted state-variables with observations made in the northern North Sea (Fig. 2). Long-term

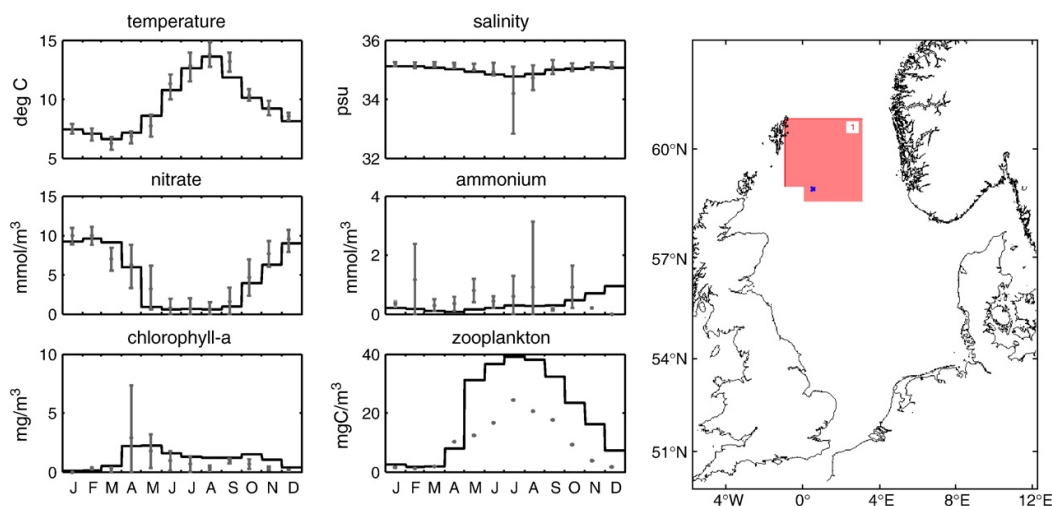


Fig. 2. Validation of the simulated annual cycle of 1986 (solid line) for several state variables of ECOHAM2 in the northern North Sea (shaded box) compared to observed climatological monthly means with 17% and 83% quantiles (vertical bars). Data (except zooplankton) according to Radach and Pätsch (1997) representing all available values in the shaded box. Zooplankton biomass data according to Heath et al. (2002). Note that zooplankton represents the model bulk formulation (i.e. unstructured model variant). Simulated water column located at cross in the map.

Table 1

Parameters used for implementation of a stage-structured zooplankton population: (1) temperature dependent grazing derived from generation times of Klein Breteler et al. (1995), (2) food dependent grazing derived from Paffenhöfer and Harris (1976), (3) mortality rates from mean stage-specific mortality from Ohman and Wood (1996), and (4) losses from Fennel (2001) and weights adapted to measurements for *Pseudocalanus elongatus* females (Koski et al., 1998) scaling Fennel's (2001) weights by a factor of three to yield weights for each stage group

Universal constants								
Parameter	Symbol	Unit	Value					Source
Temperature	$T_0$	°C	15.00					(1)
Temperature for reduction	$T_R$	°C	23.00					(1)
Grazing half saturation	$K$	mmol C m <sup>-3</sup>	4.17					(2)
Preference phytoplankton	$p_{\text{Phy}}$	–	0.34					–
Preference small detritus	$p_{\text{det}}$	–	0.33					–
Preference bacteria	$p_{\text{bac}}$	–	0.33					–
Stage-specific constants								
Parameter	Sign	Unit	Eggs	Nauplii	Cope1	Cope2	Adults	
Maximum grazing rate	$b$	day <sup>-1</sup>	–	1.25	0.75	0.75	0.3125	(1)
Eppley factor	$a$	–	0.109	0.092	0.092	0.092	0.092	(1)
Minimum moulting mass	$M$	µg C	0.30	0.66	1.80	4.80	7.80	(4)
Critical moulting mass	$X$	µg C	–	0.90	2.40	6.00	9.00	(4)
Mortality rate	$\mu$	day <sup>-1</sup>	0.08	0.12	0.09	0.06	0.10	(3)
Loss fraction	$L$	–	–	0.70	0.70	0.70	0.80	(4)

observation data are available which were collected for the ERSEM project and integrated to specific boxes as monthly mean values (Radach and Pätsch, 1997). The temperature and salinity simulations match the observed monthly variability. With the exception of nitrate concentration, which is over-estimated by the model in March, and summer/autumn chlorophyll concentrations, which the model over-estimates a little, the biological state variables (other than zooplankton) are consistent with observations. The parameterisation of the bulk zooplankton grazing is the same adapted and parameter tuned for the northern North Sea by Kühn and Radach (1997) (see grazing rate  $G_i$ , their equation on p. 698). Zooplankton biomasses for the ERSEM boxes were derived from Continuous Plankton Recorder data (Heath et al., 2002) which show lower values compared to simulation for the whole production period.

## 2.2. Zooplankton population dynamics

To gain a higher complexity of the ecosystem dynamics for zooplankton, a stage-resolved population was included. This enables investigation of the behaviour of a copepod population and represents different size classes for fish prey.

The structure of the population modelling was implemented according to Fennel (2001), while the process parameters for transfer, grazing and metabolic losses were adapted to the development of *P. elongatus*. Parameter values are given in Table 1. Five model stages were defined by specific biomass intervals: Non-feeding (eggs, NI–NII), nauplii (NIII–NVI), small (CI–CIII) and large copepodites (CIV–CV) and adults (CVI). Henceforth, the non-feeding group is called eggs for simplicity.

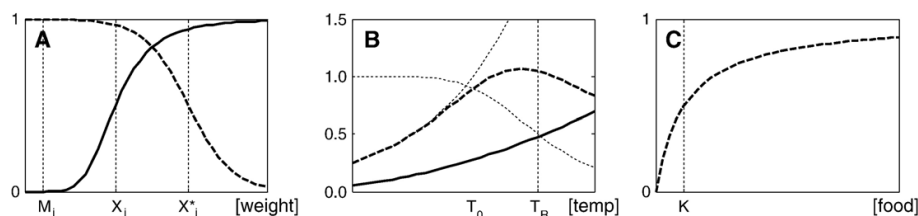


Fig. 3. Diagrams of three parameterisations used in the model for different physiological process rates: (A) transfer (solid line) and grazing (dashed) rates depending on weight; (B) hatching (solid line) and grazing (dashed) rates depending on temperature; (C) grazing rate depending on food concentration (all rates in day<sup>-1</sup>).

For each stage, abundance ( $N_i$ ) and biomass ( $Z_i$ ) were calculated. The resulting stage-specific mean biomass ( $Z_i/N_i$ ) controlled the magnitude of grazing and transfer. Both processes depend on individual weights using critical moulting masses as described by Carlotti and Sciandra (1989). The transfer ( $T_i$ ) proportion is given by a sigmoidal function depending on the mean individual

mass  $Z_i/N_i$  with a threshold biomass  $M_i$ , below which no transfer takes place (Fig. 3).

Reproduction was handled as transfer from adults to eggs. It is assumed that 30% of females' biomass (50% of all adults) is transferred into egg biomass. As the egg state variable does not feed, development is based on temperature only. The transfer ( $T_{e,n}$ ) is

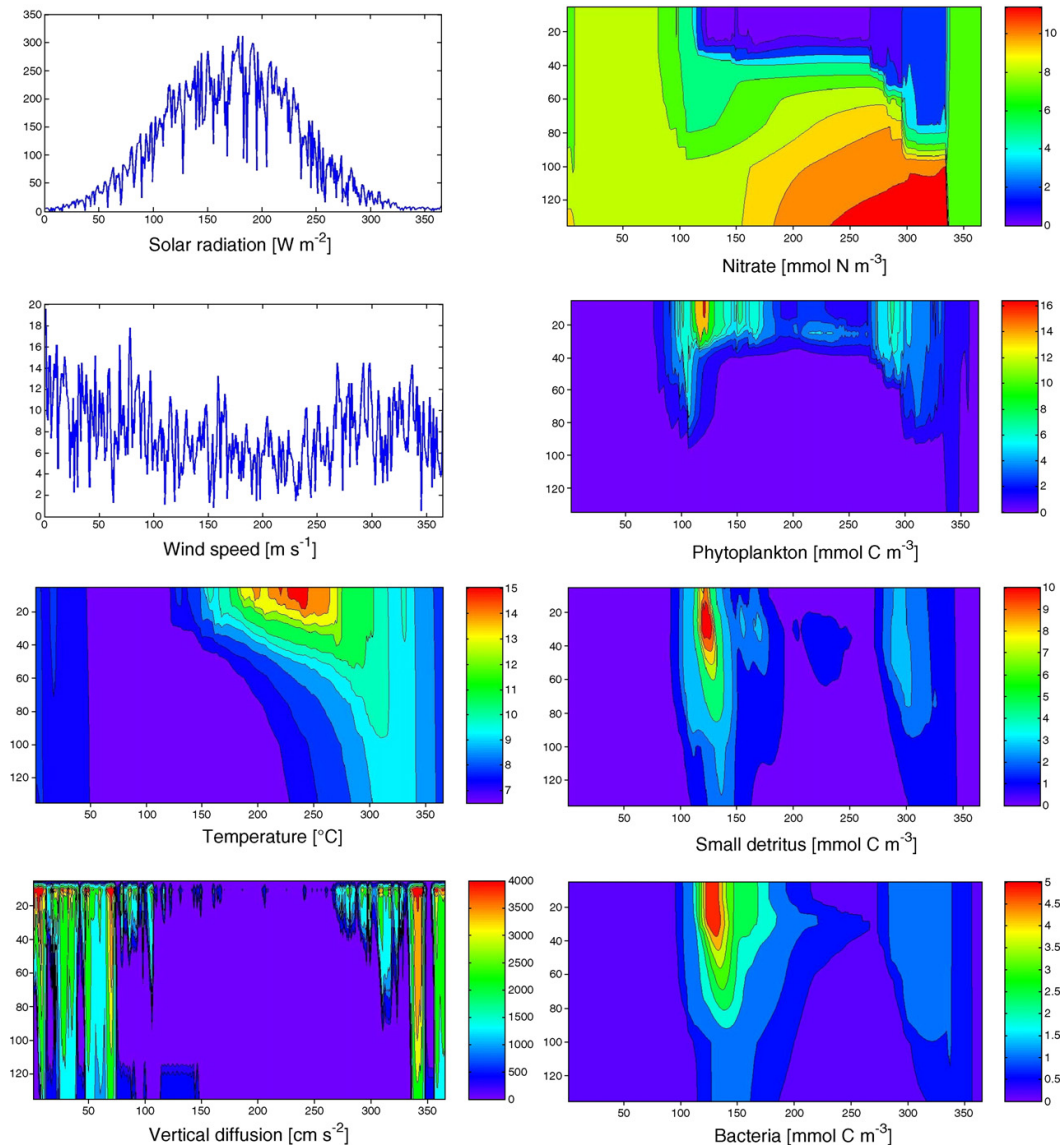


Fig. 4. Model results of 1986 for physical (left) and biological (right) state variables (including meteorological forcing).

defined as the inverse hatching time according to Thompson (1982), enlarged by the stage duration of the NI/NII stages observed from laboratory culture data (Klein Breteler et al., 1995).

The grazing rate  $g_i$  is defined by the maximum grazing rate  $b_i$ , a term depending on available food (Fig. 3(C)), an exponential temperature term with a declining part for higher values (Fig. 3(B)) and a weight dependent filter function  $f(Z_i/N_i)$  (Fig. 3(A), dashed lines). This filter function ensures that for high individual weight ( $Z_i/N_i$ ) grazing is reduced. The half saturation value  $X_{i*} = 2X_i - M_i$  ensures that grazing is not reduced before transfer starts. The decreasing rate for higher temperature is included due to physiological depression in warm environment (Corkett and McLaren, 1978). As zooplankton feeds on three different food sources  $F^{(j)}$  within the ecosystem model, for each stage  $i$ , a specific quota  $p^{(j)}$  for the food item  $j$  is included:

$$g_i^{(j)} = b_i p^{(j)} \frac{F^{(j)}}{K + F^{(j)}} \left\{ e^{a(T-T_0)} \frac{T_R^5}{T_R^5 + T^5} \right\} f(Z_i/N_i),$$

with  $\sum p^{(j)} = 1$ .

The half saturation constant,  $K$ , for the food was adapted according to Corkett and McLaren (1978) (Fig. 3C). Relevant parameter values and references are presented in Table 1.

Metabolic loss rates of nauplii and copepodites are assumed to be linearly dependent upon the rate of food ingestion. For the non-feeding group, the loss through respiration is included. For simplicity, their individual mass is held constant implying that respiration loss is stored within the egg and lost at once when the membrane is broken during hatching and this amount is withdrawn from the biomass transferred to the naupliar stage. The loss is partitioned into different pools: 40% is lost as excretion into dissolved organic matter, another 40% is respired to the inorganic carbon and excreted as ammonium. The remaining 20% is lost as faecal pellets into detritus—divided into small (0.18) and large (0.02) detritus. Mortality is defined by stage-specific constants following Ohman and Wood (1996) and fills both detritus pools in the same quota.

### 3. Results

For the simulations, we chose a position in the northern North Sea (Fig. 2) already well investigated during the Fladen Ground Experiment in 1976 (Krause and Radach, 1980; Williams and Lindley, 1980b; Krause and Trahms, 1983) and several succeeding research projects. The offshore water column of 135 m

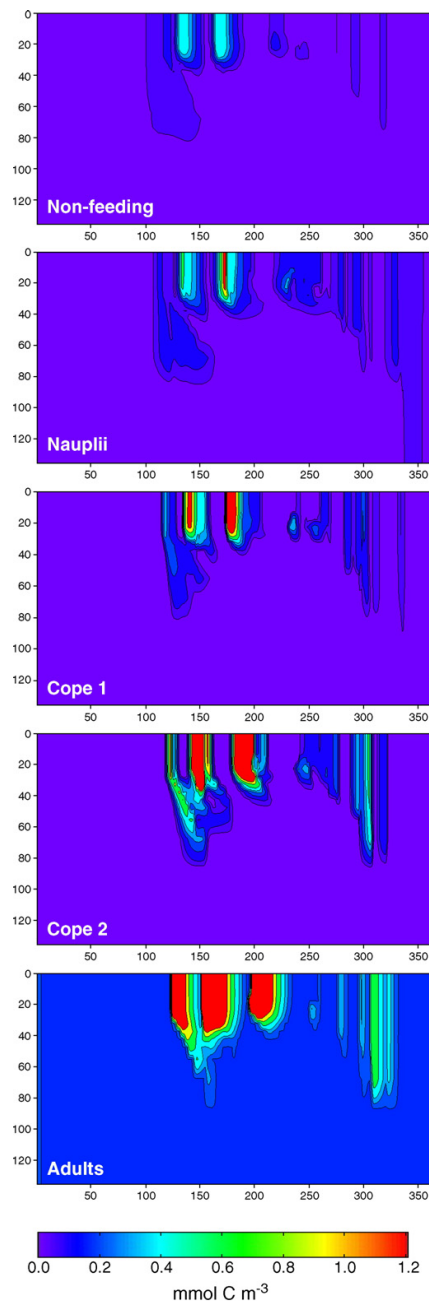


Fig. 5. Simulated annual profiles of five *Pseudocalanus elongatus* size groups representing: biomasses of eggs, nauplii, small and large copepodites and adults ( $\text{mmol C m}^{-3}$ ).

depth (with a vertical resolution of 5 m of the top 50 m water column) is affected by wind induced local currents and forms a thermal stratification layer during summer months. The simulation was carried out for 1986, when hydrographic and biological survey data from the ZISCH project (Sündermann, 1994), which contain zooplankton records (Krause and Martens, 1990) with observations from several months including winter values, were available.

The correlation of physical forcing and biological response of the main ecosystem state variables is shown in Fig. 4. The start of the phytoplankton bloom occurred at the end of March (day 80), when light intensity exceeds  $100 \text{ W m}^{-2}$ . The biomass of phytoplankton is highest in the near surface layers and reaches maximum at the end of April (day 120) with a peak of  $16 \text{ mmol C m}^{-3}$  ( $3.8 \text{ mg chl m}^{-3}$ ). Correlated with the phytoplankton bloom the nutrient depletion begins and limits

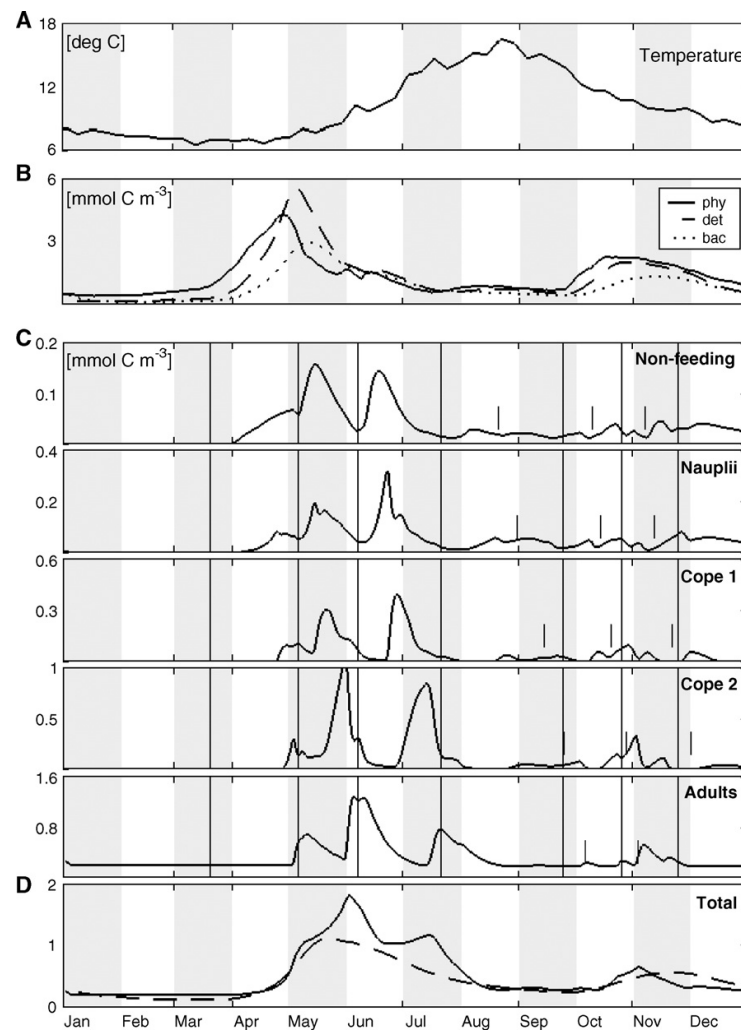


Fig. 6. Simulated *Pseudocalanus elongatus* generations compared to food and temperature: (A) simulated surface temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and food sources ( $\text{mmol C m}^{-3}$ ); (B) vertical mean biomasses of eggs, nauplii, small copepodites, large copepodites and adults ( $\text{mmol C m}^{-3}$ ); (C) total biomass of each stage (solid line); and (D) biomass simulated as bulk only (dotted line) plotted as vertical mean concentrations ( $\text{mmol C m}^{-3}$ ). Vertical lines indicate the durations of six generations and three dashed lines point at egg-laying and development of smaller cohorts from August to November.

further plankton growth. Phytoplankton biomass is reduced by zooplankton grazing to a minimum of  $0\text{--}3 \text{ mmol C m}^{-3}$ . Some higher concentrations can be found at about 30 m near the thermocline. While large detritus immediately sinks through the water column filling the bottom detritus pool (see Fig. 1), small detritus serves as food source within the whole water column during spring and autumn. Furthermore, it decays into dissolved organic matter, which is consumed by bacteria. Thus, small detritus and bacteria are well correlated.

Due to higher solar radiation, the sea surface temperature increases after day 100. At the same time, wind speed declines and vertical diffusion decreases. Both lead to a thermal stratification, causing a high gradient within 30–40 m for most state variables. This stratification breaks at the end of September (day 270) with increasing wind speed initiating a rise of vertical exchange. This brings nitrate from the lower water column (below 100 m) to the surface and enables a second phytoplankton bloom. Lower light (about  $50 \text{ W m}^{-2}$ ) compared to spring conditions limits its growth. Three storm surges during summer stratification on days 149, 162 and 205 increased vertical exchange of nitrate into the surface layer and enables phytoplankton growth leading also to increased zooplankton and detritus biomass.

The annual biomass profiles of the five zooplankton state variables representing *P. elongatus* stage dynamics are visualized in Fig. 5. First eggs occurred around day 100 associated with the phytoplankton spring bloom. This biomass maximum passes through the state variables from eggs to adults which by reproduction initiate a further increase of eggs restarting the cycle. Several generation peaks within the stage biomass variables can be discerned during the production period. The development concentrates on the water depth where food is available but also extends beyond the thermocline due to grazing on small detritus.

To illustrate the number of *P. elongatus* generations in the northern North Sea, Fig. 6 presents the simulated stage biomasses as vertical mean values. The simulation starts with over wintering adults. At increased food availability reproduction begins. The hatching time at  $6\text{--}8 \text{ }^\circ\text{C}$  amounts to 15 days. The development progresses until mature females start reproduction. The generation time ( $D$ ) for this first cohort is 43 days. During development of the second generation (days 123–155,  $D=32$  days), temperature exceeds  $10 \text{ }^\circ\text{C}$  permitting accelerated growth, while depletion of food supply causes a delay—especially notable in the first copepodite stage. The next generation takes 44 days to complete as a result of food deficiency (phytoplankton biomass =  $1\text{--}3 \text{ mmol C m}^{-3}$ , small detritus biomass =  $0\text{--}$

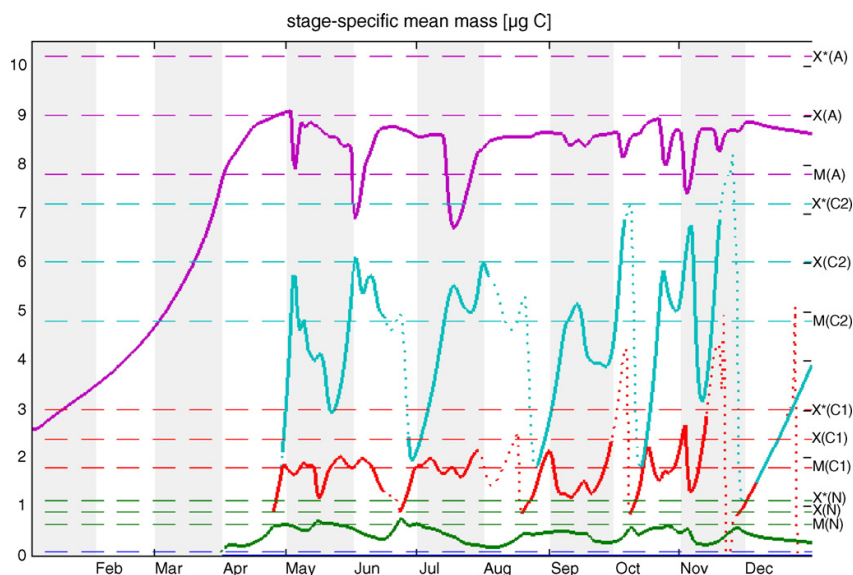


Fig. 7. Time-series of stage-specific mean individual weight together with horizontal lines denoting the threshold moulting weight ( $M$ ), the critical moulting weight ( $X$ ), when transfer reaches 50% and the grazing half saturation value ( $X^*$ ) of each stage ( $\mu\text{g C}$ ).

3 mmol C m<sup>-3</sup>) while hatching is now faster at 11 °C than during the previous generation. During the fourth generation, females lay a second cohort of eggs (day 255) so that another parallel cohort develops (marked by vertical dashed line). Reduced reproduction diminishes the abundance of the fourth generation. This changes during the fifth generation (day 263) with renewed phytoplankton growth at reinitiating vertical mixing events. The biomass of this and the following generation (day 296) is higher esp. for copepodites and adults. Individuals of the seventh generation (day 325) do not reach adulthood during the end of the simulation.

The time-series of the stage-specific mean weights are depicted in Fig. 7. The simulation started with adults, which steadily increase individual weight. When threshold weight  $M(A)$  was reached, the first cohort from eggs to adults developed. The stage-specific mean weight of each stage increased due to growth right to the moulting weight. Thereafter, the mean weight decreased again due to the number of new incomers from the previous stage group. This happened in May, June and July and adult female biomasses drop near to or below the threshold mass indicating the start of the new generation. During summer/autumn, the adult mean weight stayed above the threshold weight which permitted egg-laying over this longer period. The autumn phytoplankton boom provided enough food to allow the development of the November copepod generation, which was weakened due to decreasing temperatures to the end of the simulation.

#### 4. Discussion

The simulation provided the development of five zooplankton model stages (Fig. 5) and additionally the total biomass as summed over all stages. This total biomass is compared to the model run containing zooplankton bulk formulation and the vertical profiles are presented in Fig. 8 as annual cycles. Both show an increase of biomass, its decrease in response to phytoplankton biomass and a second bloom in autumn. But, the model run including population structure shows an increased variability, e.g., a second maximum on day 190 not resolved by the bulk zooplankton. Smaller increments can be found on days 250, 295 and 310, these intervals correspond to respective generation times. In contrast, the simulation with bulk formulation exhibits zooplankton in depths up to 90 m while for the structured zooplankton nearly all biomass is concentrated on the upper 35  $\mu$ m. This is due to a higher grazing on detritus in the lower water column for the bulk zooplankton.

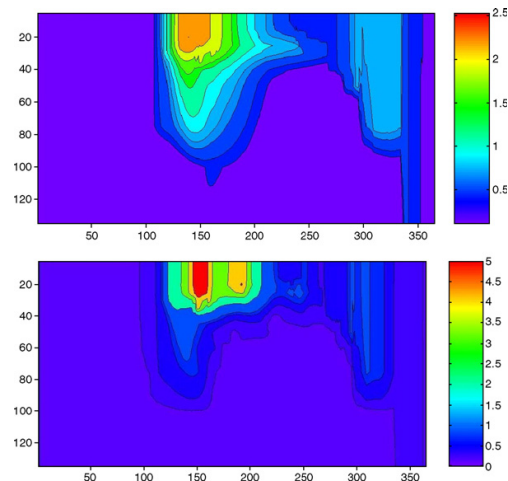


Fig. 8. Comparison of total zooplankton biomass (mmol C m<sup>-3</sup>) as modelled using the bulk formulation (upper) and the structured zooplankton population (lower).

To assess the model's plausibility, the simulated annual cycle of total biomass was compared to field observations (from several sources) merging available data referenced in the literature (Fig. 9). Most of the variability can be attributed to the calculation of carbon values due to different measuring techniques. Continuous sampler as used for the CPR data (Reid et al., 2003) show abundances only of a half to a fifth of, e.g., plankton nets, which resolve vertical profiles (Clark et al., 2001). Information regarding these different methods and conversion factors that were used to derive simulated zooplankton biomass are within the set of data given by several authors.

Given the data that we presented, one cannot convincingly argue that the structured-population model reproduces zooplankton dynamics better than the unstructured one. As the most dramatic difference between the two model variants appears to be in the depth-distribution of zooplankton, in a next validation step, depth-resolved data may be an especially useful diagnostic to examine the state variables of phytoplankton, zooplankton and detritus in the water column.

The presented simulation is a starting point for embedded population modelling to test the behaviour and to compare the different traits of structured and unstructured models. A further step is to integrate some 'other zooplankton' to resolve the necessary grazing pressure on the phytoplankton (Carlotti and Wolf, 1998) and simultaneously to compare abundances of the structured population with CPR counts.



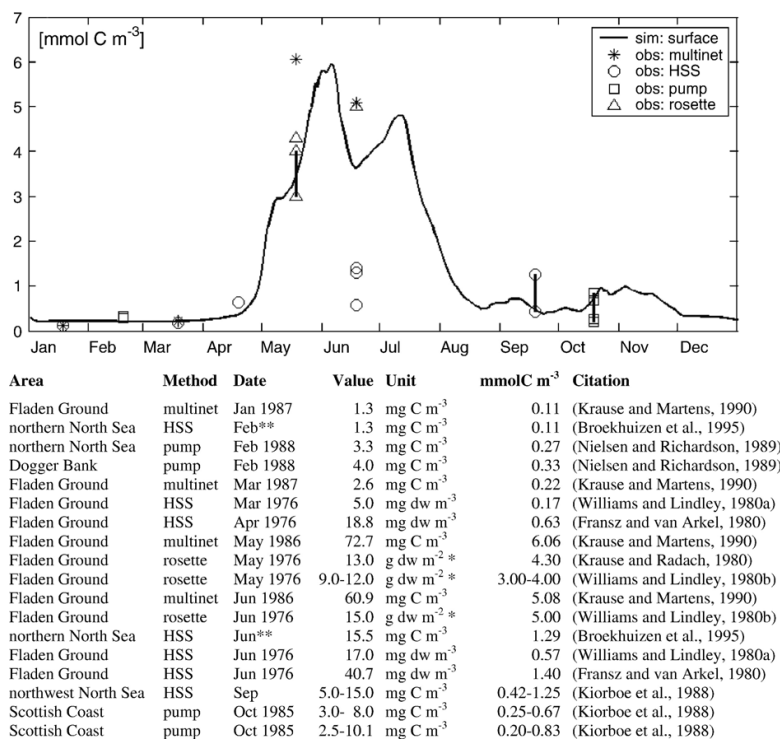


Fig. 9. Observed zooplankton biomass ( $\text{mmol C m}^{-3}$ ) converted from different sampling techniques as published for the northern North Sea compared to simulated population-based surface biomass concentrations 0–10 m ( $\text{mmol C m}^{-3}$ ). (\*) indicates mean water column values (0–100 m). (Fransz and van Arkel, 1980; Krause and Radach, 1980; Williams and Lindley, 1980a,b; Kiorboe et al., 1988; Nielsen and Richardson, 1989; Krause and Martens, 1990; Broekhuizen et al., 1995).

Two points remain for discussion of population modelling. First, the number of state variables resolving the life cycle: Although this model presents a raised complexity in the number of ecosystem state variables, it merged life cycle stages and formed a simplification of the copepods' 13 stages into five model stages. In a response to a population model of Wroblewski (1980), Davies and Payne (1984) criticised merged stages as an oversimplification which 'results in artificial shortening of generation times'. In the present model, development is determined by physiological behaviour and stage durations are calibrated to observed values. This set of 10 state variables is sufficient for embedding the population into the complex ecosystem model ECOHAM2.

Second, physiological simplifications affect the spatial and temporal distribution. In the absence of definitive information, the zooplankton preference factors for the three types of food are assumed equal (i.e., 1/3). The overwintering mechanism is resolved by

a threshold for adults in our model, which normally occurs in the CIV/CV stage in *P. elongatus* (Mauchline, 1998). The lack of vertical migration and constant stage-specific mortality rates required overwintering for the state variable of adults. Additionally, females reproduce only whilst mean weight exceeds the threshold weight. In general, the absence of basal respiratory costs influences the dynamics and may under-estimate generation times when a cohort experiences intermittent food scarcity during summer. Finally, the mortality parameterisation is a sensitive process within the model formulations as it has strong impact on biomass and abundance. Mortality rates were determined as stage-specific constant values. Relations to growth and temperature should be considered to represent seasonal variations.

Summarizing, the one-dimensional simulation including a zooplankton population yielded six generations in northern North Sea. This is consistent with field observations: six generations have been reported in a

Scottish Loch and five in the western North Sea (Mauchline, 1998). The total zooplankton biomass is in agreement with observations. The next task in model improvement is simulating realistic abundances of *P. elongatus* using sets of observations.

#### Acknowledgements

This work was done within the BMBF funded project GLOBEC- Germany. We acknowledge the help on the ecosystem model ECOHAM2 by Dr. Johannes Pätsch and the help on the population model by Prof. Wolfgang Fennel and Prof. Francois Carlotti within the PROCOPE cooperation programme supported by the DAAD. For the conversion of northern North Sea observations and *Pseudocalanus elongatus* body weights, we thank Dr. Michael Krause. Furthermore, we thank two anonymous reviewers for constructive comments, which improved the manuscript.

#### References

- Alheit, J., 2004. The German GLOBEC project. International GLOBEC Newsletter 10, 9–10.
- Broekhuizen, N., Heath, M.R., Hay, S.J., Gurney, W.S.C., 1995. Modelling the dynamics of the North Sea's mesozooplankton. Netherlands Journal of Sea Research 33 (3–4), 381–406.
- Bryant, A.D., Heath, M., Gurney, W.S.G., Beare, D.J., Robertson, W., 1997. The seasonal dynamics of *Calanus finmarchicus*: development of a three-dimensional structured population model and application to the northern North Sea. Journal of Sea Research 38, 361–379.
- Carlotti, F., Radach, G., 1996. Seasonal dynamics of phytoplankton and *Calanus finmarchicus* in the North Sea as revealed by a coupled one-dimensional model. Limnology and Oceanography 41 (3), 522–539.
- Carlotti, F., Sciandra, A., 1989. Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development. Marine Ecology. Progress Series 56, 225–242.
- Carlotti, F., Wolf, K.-U., 1998. A Lagrangian ensemble model of *Calanus finmarchicus* coupled with a 1-D ecosystem model. Fisheries Oceanography 7 (3–4), 191–204.
- Clark, R.A., Frid, C.L.J., Batten, S., 2001. A critical comparison of two long-term zooplankton time series from the central-west North Sea. Journal of Plankton Research 23 (1), 27–39.
- Corkett, C.J., McLaren, I.A., 1978. The biology of *Pseudocalanus*. Advances in Marine Biology 15, 1–231.
- Davies, J.M., Payne, R., 1984. Supply of organic matter in the northern North Sea during a spring phytoplankton bloom. Marine Biology (78), 315–324.
- Davis, C.S., 1984. Predatory control of copepod seasonal cycles on Georges Bank. Marine Biology 82, 31–40.
- Fennel, W., 2001. Modelling of copepods with links to circulation models. Journal of Plankton Research 23 (11), 1217–1232.
- Fransz, H.G., van Arkel, W.G., 1980. Zooplankton activity during and after the phytoplankton spring bloom at the central station in the FLEX box, northern North Sea, with special reference to the calanoid copepod *Calanus finmarchicus*. Meteor-Forschungsergebnisse, A 22, 112–121.
- Fransz, H.G., Colebrook, J.M., Gamble, J.C., Krause, M., 1991. The zooplankton of the North Sea. Netherlands Journal of Sea Research 28 (1/2), 1–52.
- GLOBEC, et al., 1999. Ocean ecosystem dynamics (GLOBEC): implementation plan. IGBP Report Series (International Geosphere–Biosphere Programme) 47, 1–207.
- Heath, M.R., Robertson, W., Mardaljevic, J., Gurney, W.S.G., 1997. Modelling the population dynamics of *Calanus* in the Fair Isle current off northern Scotland. Journal of Sea Research 38, 381–412.
- Heath, M.R., Edwards, A.C., Pätsch, J., Turrell, W.R., 2002. Modelling the behaviour of nutrient in the coastal waters of Scotland. Report of the Fisheries Research Services 10, 1–106.
- Henderson, E.W., Steele, J.H., 1995. Comparing models and observations of shelf plankton. Journal of Plankton Research 17 (8), 1679–1692.
- Kiorboe, T., Munk, P., Richardson, K., Christensen, V., Paulsen, H., 1988. Plankton dynamics and larval herring growth, drift and survival in a frontal area. Marine Ecology. Progress Series 44, 205–219.
- Klein Breteler, W.C.M., Gonzales, S.R., Schogt, N., 1995. Development of *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida) cultured at different temperature and food conditions. Marine Ecology. Progress Series 119, 99–110.
- Koski, M., Klein Breteler, W., Schogt, N., 1998. Effect of food quality on rate of growth and development of the pelagic copepod *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda Calanoida). Marine Ecology. Progress Series 170, 169–187.
- Krause, M., Martens, P., 1990. Distribution patterns of mesozooplankton biomass in the North Sea. Helgoländer Meeresuntersuchungen 44, 295–327.
- Krause, M., Radach, G., 1980. On the succession of developmental stages of herbivorous zooplankton in the North Sea during FLEX '76: 1. First statements about the main groups of the zooplankton community. Meteor-Forschungsergebnisse. Reihe A, Allgemeines, Physik und Chemie des Meeres 22, 133–149.
- Krause, M., Trahms, J., 1983. Zooplankton dynamics during FLEX'76. In: Sündermann, J., Lenz, W. (Eds.), North Sea Dynamics. Springer Verlag, Berlin, pp. 632–661.
- Krause, M., Dippner, J.W., Beil, J., 1995. A review of hydrographic controls on the distribution of zooplankton biomass and species in the North Sea with particular reference to a survey conducted in January–March 1987. Progress in Oceanography 35, 81–152.
- Krause, M., Fock, H., Greve, W., Winkler, G., 2003. North Sea zooplankton: a review. Senckenbergiana Maritima 33 (1–2), 71–204.
- Kühn, W., Radach, G., 1997. A one-dimensional physical–biological model study of pelagic nitrogen cycling during the spring bloom in the northern North Sea (FLEX'76). Journal of Marine Research 55, 687–734.
- Mauchline, J., 1998. The Biology of Calanoid Copepods. Academic Press, San Diego. 710 pp.
- Moll, A., Radach, G., 2003. Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system: Part 1. Models and their results. Progress in Oceanography 57 (2), 175–217.
- Moll, A., Pätsch, J., Kühn, W., 2003. ECOHAM2 User Guide—The Ecological North Sea Model, Hamburg, Version 2. Technical Reports 02-2003. Institut für Meereskunde, Hamburg, Germany. 38 pp.

- Nielsen, T.G., Richardson, K., 1989. Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. *Marine Ecology. Progress Series* 56 (1–2), 75–87.
- Ohman, M.D., Wood, S.N., 1996. Mortality estimation for planktonic copepods: *Pseudocalanus newmani* in a temperate fjord. *Limnology and Oceanography* 41 (1), 126–135.
- Paffenhöfer, G.A., Harris, R.P., 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 56, 327–344.
- Pätsch, J., et al., 2002. Interannual variability of carbon fluxes at the North Atlantic station ESTOC. *Deep-Sea Research. Part II* 49 (1–3), 253–288.
- Pohlmann, T., 1996. Calculating the development of the thermal vertical stratification in the North Sea with a three-dimensional baroclinic circulation model. *Continental Shelf Research* 16 (2), 163–194.
- Pohlmann, T., 1997. Estimating the influence of advection during FLEX'76 by means of a three-dimensional shelf sea circulation model. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift* 49 (2/3), 215–226.
- Radach, G., Pätsch, J., 1997. Climatological annual cycles of nutrients and chlorophyll in the North Sea. *Journal of Sea Research* 38, 231–248.
- Reid, P.C., Colebrook, J.M., Matthews, J.B.L., Aiken, J., 2003. The Continuous Plankton Recorder: concepts and history, from Plankton Indicator to undulating recorders. *Progress in Oceanography* 58 (2–4), 117–173.
- Riley, G.A., Bumpus, D.F., 1946. Phytoplankton–zooplankton relationships on Georges Bank. *Journal of Marine Research* 6 (1), 33–47.
- Steele, J.H., 1974. *The Structure of Marine Ecosystems*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 128 pp.
- Sündermann, J. (Ed.), 1994. *Circulation and Contaminant Fluxes in the North Sea*. In Springer-Verlag, Berlin. 654 pp.
- Sündermann, J., Lenz, W., 1983. *North Sea Dynamics*. Springer Verlag, Berlin. 693 pp.
- Thompson, B.M., 1982. Growth and development of *Pseudocalanus elongatus* and *Calanus* sp. in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 62, 359–372.
- Williams, R., Lindley, J.A., 1980a. Plankton of the Fladen Ground during FLEX 76: I. Spring development of the plankton community. *Marine Biology* 57, 73–78.
- Williams, R., Lindley, J.A., 1980b. Plankton of the Fladen Ground during FLEX 76: III. Vertical distribution, population dynamics and production of *Calanus finmarchicus* (Crustacea: Copepoda). *Marine Biology* (60), 47–56.
- Wroblewski, J.S., 1980. A simulation of the distribution of *Acartia clausi* during Oregon upwelling August 1973. *Journal of Plankton Research* 2 (1), 43–68.

### 3.2.2 Fazit zu Artikel II

Die Simulation beschreibt die Entwicklung der fünf Stadien im Zooplanktonmodell, die in der Summe die gesamte Zooplanktonbiomasse repräsentieren. Der Vergleich zu einer Simulation mit Bulk-Formulierung zeigt für beide Varianten ein starkes Maximum in Reaktion auf die Phytoplanktonbiomasse und einen zweiten kleineren Anstieg im Herbst. Zusätzlich weist der Lauf mit Population eine höhere Variabilität der Biomasse auf. Vier kleinere Erhöhungen in Abständen, welche den Generationszeiten entsprechen, sind zu finden. Während die Population vorwiegend in den oberen 35 m vorkommt, ist das Zooplankton in der Bulk-Formulierung bis in 80 m Tiefe in höherer Konzentration zu finden. Die variable Präferenz des Futters ermöglicht in dieser Variante höhere Aufnahme der alternativen Futterquellen Detritus und Bakterien.

Mit den fünf Stadiengruppen im Modell läßt sich das Verhalten und die Entwicklung von *Pseudocalanus elongatus* im komplexen Ökosystemmodell ECOHAM2 beschreiben. Dabei wurden teilweise vereinfachte Beschreibungen genutzt (wie die Überwinterung und konstante Mortalitätsraten). Die Simulation bildet einen wichtigen Test zum Verhalten der Population in einem komplexen Ökosystemmodell. Ein nächster Schritt besteht darin, das restliche Zooplankton zu integrieren, um den Fraßdruck auf das Phytoplankton beizubehalten und gleichzeitig mit Messungen vergleichbare Abundanzen zu simulieren.

### 3.3 Artikel III: Anwendung in der Deutschen Bucht

Ein dreidimensionales Ökosystemmodell, das Konkurrenz zwischen *Pseudocalanus elongatus* und dem restlichen Zooplankton beinhaltet, wurde angewandt, um den jahreszeitlichen Zyklus des Zooplanktons für 2003–2004 zu beschreiben. Dieser Artikel behandelt den Vergleich der simulierten stadienaufgelösten Abundanzen mit Zählungen von Copepoden, die innerhalb des GLOBEC-Germany Projektes zwischen Februar und Oktober 2004 in der Deutschen Bucht erhoben wurden. Eine Validation der wichtigsten Zustandsvariablen zeigt, daß das Modell zuverlässig die Entwicklung und die Abundanzen von *P. elongatus* wie auch die Zooplanktonbiomasse simulieren kann und somit den prozentualen Anteil der Population an der Gesamtbiomasse. In der Deutschen Bucht liegt der Anteil der Population im Frühjahr unterhalb 20% und steigt im Sommer auf über 50% an. Die Anzahl der Generationen wurde aus lokalen Maxima der Eierabundanzen ermittelt und ergab 4–8 Generationen für *P. elongatus* in der südlichen Nordsee. Dabei wurden vier Generationen für die zentrale Nordsee, sechs bis acht nordwestlich der Dogger Bank und fünf Generationen in der inneren Deutschen Bucht berechnet.

### 3.3.1 Publikation III: Stegert et al. (eingereicht)

**Titel:**

Validation of the three-dimensional ECOHAM model in the German Bight for 2004 including population dynamics of *Pseudocalanus elongatus*

**Autoren:**

Christoph Stegert, Andreas Moll und Markus Kreuz

**Eingereicht bei:**

Journal of Sea Research, 02. Mai 2008

# Validation of the three-dimensional ECOHAM model in the German Bight for 2004 including population dynamics of *Pseudocalanus elongatus*

Christoph Stegert<sup>a,\*</sup> Andreas Moll<sup>a</sup> Markus Kreis<sup>a,1</sup>

<sup>a</sup>*Institut für Meereskunde, Universität Hamburg (ZMK-ZMAW), Bundesstr. 53, 20146 Hamburg, Germany*

---

## Abstract

A three-dimensional ecosystem model for the North Sea which includes competition between *Pseudocalanus elongatus* and the rest of the zooplankton biomass was applied to describe the seasonal cycle of zooplankton in 2003-2004. The paper presents the comparison of simulated stage-resolved abundances with copepod counts at several stations in the German Bight during the GLOBEC-Germany project from February to October 2004. A validation of influential state variables gives confidence that the model is able to calculate reliably the stage development and abundances of *P. elongatus* as well as the range of bulk zooplankton biomass, and thus the ratio of population biomass to total biomass. In the German Bight, the population is below 20% in spring. The ratio increases up to 50% during summer. The number of generations was estimated from peaks in egg abundance to about 4-8 generations of *P. elongatus* in the southern North Sea. A mean of four generations per year were estimated in the central North Sea, six to eight generations northwest of the Dogger Bank (tails end) and five generations in the German Bight.

*Key words:* Stage-structured zooplankton population model, copepod biomass, generation time, *Pseudocalanus elongatus*, ecosystem model, ECOHAM, North Sea, German Bight

---

## 1. Introduction

Copepods as part of the zooplankton bear an important role in the marine food web as mediators between lower (i.e. phytoplankton) and higher (i.e. fish and larval fish) trophic levels. They also affect the recruitment success of larval fish, which undergoes strong inter-annual variability (Alheit et al., 2005). Thus, copepods have been investigated intensely in the North Sea during the last decades (Krause et al., 2003). In 2003-2005 an elaborate program of sam-

pling and field studies in the German Bight was implemented within the GLOBEC-Germany project, which included studies on zooplankton: its development, the influence of physical processes and the trophodynamic processes linked to larval fish (i.e. herring and sprat) (Alheit, 2007).

In 2004 zooplankton investigations took place during seven cruises between February to October (Renz et al., 2008). This paper describes a three-dimensional ecosystem model used for a detailed study of zooplankton and copepod population dynamics and the influence of physical and biological environmental factors.

Zooplankton population modelling has already been done in the North Sea at different spatial scales: Slagstad and Tande (1981) developed a process model for studying the ecophysiology of cope-

---

\* Corresponding author.

Email address: moll@ifm.uni-hamburg.de (Andreas Moll).

<sup>1</sup> Now at: GKSS Forschungszentrum, Max-Planck-Str. 1, 21502 Geesthacht, Germany

pods, Carlotti and Radach (1996) coupled a population model to a water column model, while Heath et al. (1997) used a Lagrangean one-dimensional approach based on a three-dimensional Eulerian hydrodynamical model. Recently, Speirs et al. (2005) described the spatio-temporal distribution of a copepod population within the North Atlantic. All these papers dealt with the life cycle of *Calanus finmarchicus*, a larger copepod, which is found mostly in the northern North Sea. The main food basis of larval herring and sprat in the German Bight, however, are smaller copepods including species of the genera *Pseudocalanus* (42%), *Acartia* (11%) and *Temora* (10%) (Dickmann, 2006).

The southern North Sea is influenced by water masses from the Atlantic Ocean entering through the Strait of Dover in the south and via the Fair Island Current in the north flowing southward along the British coast as well as by strong, nutrient-rich fresh water inflow from continental rivers. The North Sea is characterised by an increase in depth and a decrease in primary production from the inner German Bight towards the northwest (Rick et al., 2006). This trend is interrupted by the particularly shallow Dogger Bank area north of the Southern Bight. Zooplankton in the German Bight is highly diverse and not dominated by a single species. For our investigation we have chosen *Pseudocalanus elongatus* since it is one of the most abundant species in the North Sea (Krause et al., 1995; CPRS, 2004) and its ecophysiology is well studied (Mauchline, 1998).

The pelagic species *Pseudocalanus elongatus* belongs to the calanoid copepods. The eggs are carried by its females. Such sac-spawners are characterised by a comparatively low egg mortality compared to broadcast spawners as *Calanus sp.*, for example. The nauplii start feeding at the N3 stage (Corkett and McLaren, 1978) and moult from stage N6 to copepodite stage C1 after about half of the generation time. Adults reach a total length ( $TL$ ) of 1-1.7 mm (Frost, 1989) with females being slightly larger than males. In laboratory experiments Klein Breteler et al. (1995) showed that development times of *P. elongatus* are strongly influenced by temperature and that this species is more adapted to low temperatures than *Acartia sp.*, for example. This is also reflected in its numerical dominance in spring and early summer (Fransz et al., 1991), while *Acartia* reaches maximum abundances in the warmer summer months. Food concentration, however, affects growth less than it does in other species (Klein

Breteler et al., 1982) as *P. elongatus* has the ability to utilize lipid reserves (Renz et al., 2008).

Our aim was to simulate the development and distribution of *Pseudocalanus elongatus* and to investigate its life cycle in terms of stage development times, the number of generations per year and the proportion of this particular species in total zooplankton.

## 2. The ecosystem model setup

For the zooplankton analysis we used the three-dimensional ecosystem model ECOHAM3 (Ecological Model, Hamburg), which calculates the cycles of carbon, nitrogen and oxygen on the Northwest European Continental Shelf with a horizontal resolution of 20 km (Fig. 1, left) (Pätsch and Kühn, 2008). The biogeochemical model is coupled to the hydrodynamical HAMSOM (Hamburg Shelf Ocean Model) whose equation system was described in Pohlmann (1996).

For the investigation of *Pseudocalanus elongatus* we implemented the model population in competition to the rest zooplankton (Fig. 2) (Moll et al., submitted 2007). The population was described by ten state variables representing the naupliar and copepodite stage groups of eggs-N2 (i.e. non-feeders), N3-6, C1-3, C4-5 and adults each in terms of abundance and biomass and defined by species-specific (critical moulting) weights as described in Fennel (2001). Development of *P. elongatus* was described by the change in mean individual weight through gain (ingestion) and loss (respiration, excretion and egestion) of matter. Stage transfer was implemented by a sigmoidal function allowing a statistical scattering of moulting around the critical weight. The population competed for existing food with the bulk zooplankton variable. This bulk variable represented the rest of the total zooplankton biomass, though its dynamics was parameterised towards generic copepod behaviour as this group constitutes the largest part of zooplankton in the North Sea (Fransz et al., 1991). Population dynamics of *Pseudocalanus* in the North Sea were parameterised by Stegert et al. (2007) for zero-dimensional case scenarios in laboratory culture experiments. When the process equations were adopted for the three-dimensional environment, some parameter values were changed to fit the population abundance to the reported annual development. A reduction of the  $Q_{10}$  (2.0 instead of 2.58) and reduced ingestion at higher temperatures



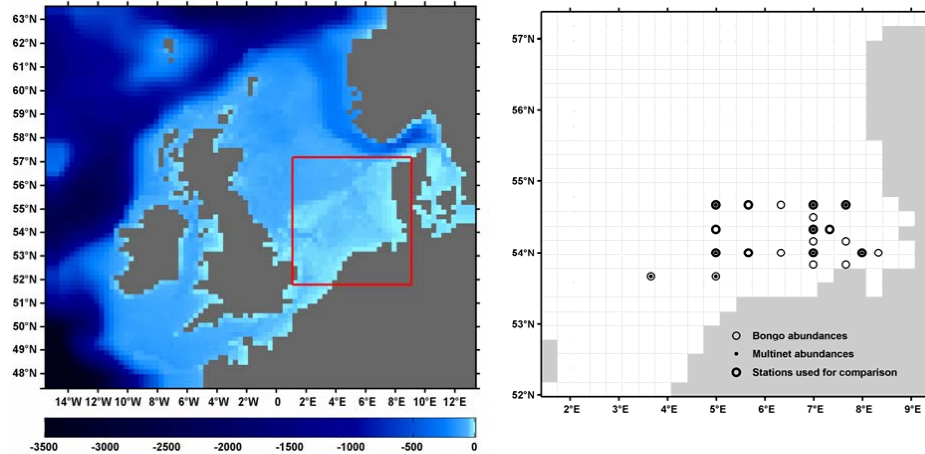


Fig. 1. Left: Model topography of the northwest European Continental shelf (NECS). Right: Zoom on the area of interest with station grid of zooplankton sampling during GLOBEC Germany cruises in the German Bight in 2004.

adapted the population to the earlier and colder season. A detailed overview to changes compared to the zero-dimensional calibration is given in the Appendix.

The model system was set up using forcing and boundary conditions of the years 2003-2004 (Tab. 1). NCEP reanalysis data were used for the meteorological forcing (i.e. air temperature, cloud coverage, humidity, pressure, radiation and wind speed) to run a HAMSOM application for these years providing the necessary hydrodynamic forcing for ECO-HAM3. Initial and boundary data were derived from the World Ocean Atlas 2001 (Conkright et al., 2002) for the biogeochemical module. A two year spin-up for 2003 with the population initiated by an overwintering stock of adults according to Moll et al. (2007) was made previous to the consecutive simulation of the years 2003 and 2004.

### 3. Validation

As temperature and phytoplankton biomass directly influence the development of zooplankton we compared these variables as well as the total zooplankton biomass and the *Pseudocalanus* abundance with observed values.

#### 3.1. Temperature

The basic step in the validation of an ecological model is the validation of the hydrodynamics (Skogen and Moll, 2005) as discrepancies in the physical simulation increase the uncertainty of modelled biological processes. A validation of the HAMSOM model for different grid setups was presented by Pohlmann (2006) for 2003. The simulation presented in this paper was compared to weekly sea surface temperature (SST) data of the North Sea for 2004 provided by the Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie ([www.bsh.de](http://www.bsh.de)), which are based on gridded in-situ observations, statistical estimates and radar analysis data (Loewe et al., 2006). The year 2004 was relatively warm (Fig. 3) compared to climatological data for 1971–1993 (about  $1^{\circ}\text{C}$  warmer for most of the year). Particularly high temperatures were found in August and September with anomalies of  $2 - 3^{\circ}\text{C}$  above average in the central and eastern North Sea (Loewe et al., 2006). While the observed strong anomaly was not simulated in the central North Sea and along the British coast, the model reproduced the temperature cycle within  $1^{\circ}\text{C}$  deviation in the southern North Sea.

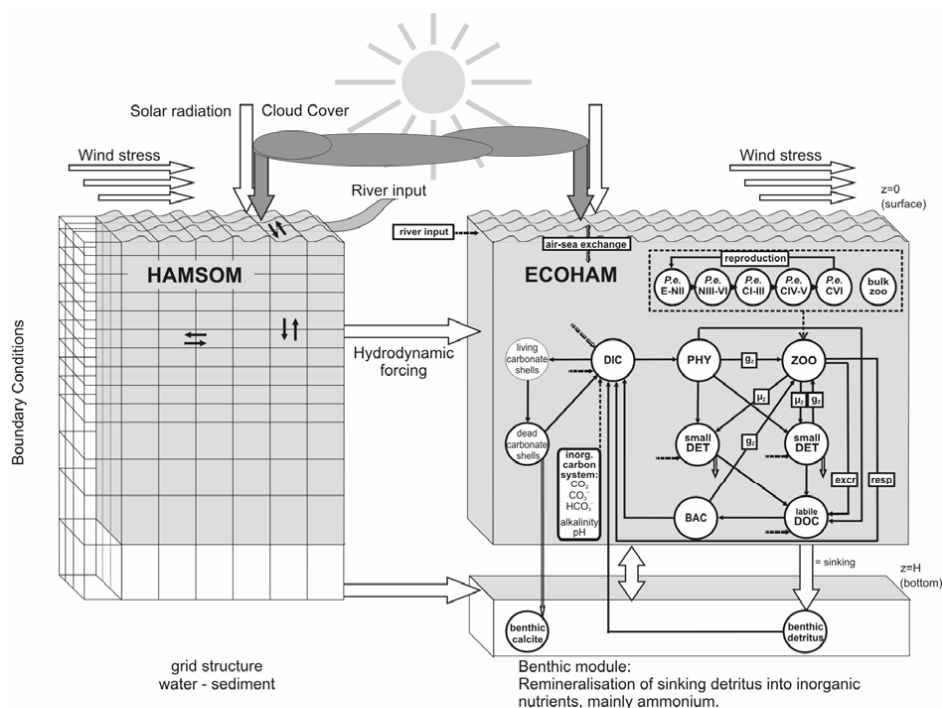


Fig. 2. Conceptual diagram of the coupled three-dimensional physical-biogeochemical model ECOHAM3 with implemented population model of *Pseudocalanus elongatus* shown for the carbon cycle.

	Variable	Resolution	Literatur
Nutrient cycle	$NO_3$	Monthly	Conkright et al. (2002)
Carbon cycle	DIC, alkalinity	Seasonal	Thomas et al. (2004)
Silt concentration	SPM	Monthly	Heath et al. (2002)
Atmospheric deposition	$NO_3$ , $NH_4$	Annual	EMEP (www.emep.int)
River loads	$NO_3$ , $NH_4$ , DIC, other	Daily	Heath et al. (2002) and Pätzsch et al. (2004)

Table 1  
Source and resolution for the ECOHAM3 forcing data sets.

### 3.2. Phytoplankton

Long-term chlorophyll data were compiled from the ECOMOD data set and from an ICES data set by Radach et al. (1995) as monthly mean values with standard deviation. A  $1^\circ$  by  $1^\circ$  box setup for the entire North Sea was chosen, dividing the

North Sea into upper boxes (0–30 m) and additional lower boxes (30 m–bottom) in deeper areas (Radach and Pätzsch, 1997). Following methods to validate annual cycles recommended in Radach and Moll (2006) we validated the simulated phytoplankton biomass against these data using a conversion factor of  $1 \text{ mg Chl m}^{-3}$  equal to  $50 \text{ mg C m}^{-3}$ .

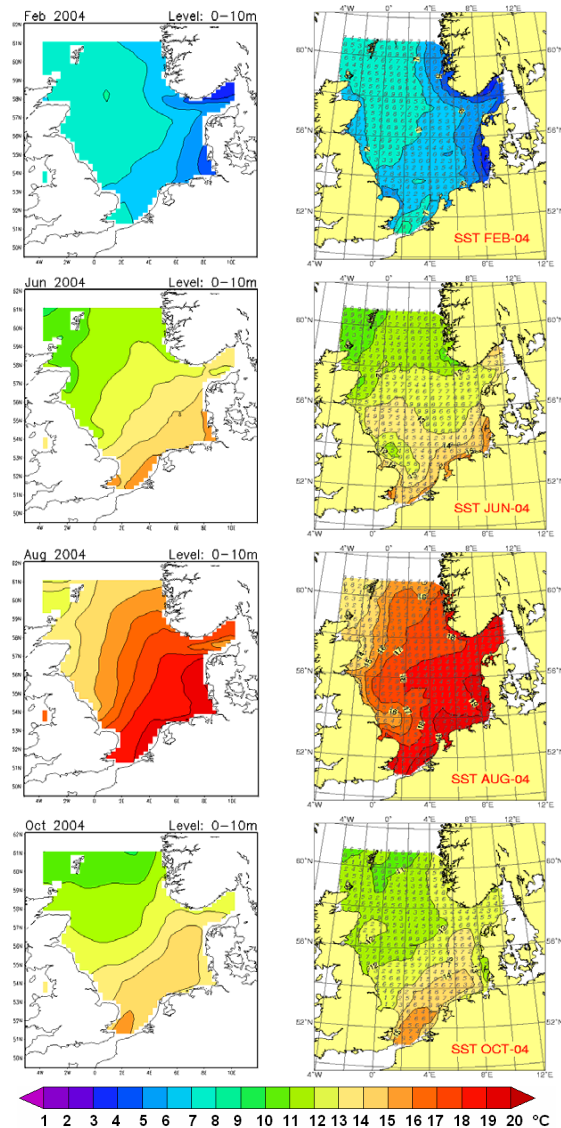


Fig. 3. Monthly mean sea surface temperatures [ $^{\circ}\text{C}$ ] for each season from simulation (left) and observations by Loewe (2006) (right).

The simulated phytoplankton stock size generally corresponded to the observed with a better simulation in the coastal area (Fig. 4). Highest deviations were found in the stratified area (boxes 46–48, 50, 57–58 and 65–66), where the model exceeded the (partly sparse) observed data. In part of the south-

ern coastal area (boxes 77, 78 and 80) the simulated concentration was in the lower range of the data. The timing of the spring bloom matched the observation for the coastal boxes, but was ahead of time in some of the offshore boxes. Increased autumn chlorophyll concentrations could be reproduced for

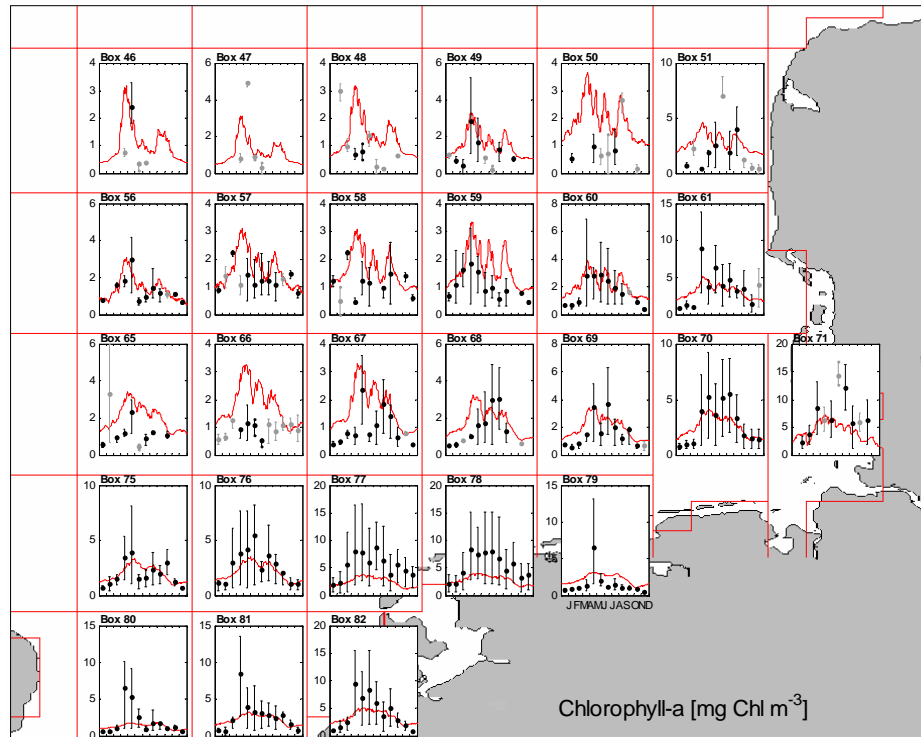


Fig. 4. Validation of chlorophyll-*a* [ $\text{mg Chl m}^{-3}$ ] for the German Bight: Annual cycles derived from model phytoplankton (red lines,  $1 \text{ mg Chl} = 50 \text{ mg C}$ ) compared to box averages of observed values (dots) with 17/83% quantiles as bars (pale bars indicate values based on  $< 15$  observations).

the outer German Bight but not within the Elbe outflow box 71. The phytoplankton is expected to control the timing and the amount of the zooplankton biomass.

### 3.3. Total zooplankton biomass

The total zooplankton biomass was compared to monthly mean values derived from abundance counts obtained from CPR surveys as provided by Broekhuizen et al. (1995) and interpolated to the same box setup mentioned above.

The zooplankton biomass resembled the observed annual cycle for most boxes (Fig. 5). The winter standing stock was generally above observations. The spring maximum in the central North Sea was also higher than observed values, but still within a range of factor 2 (boxes 46–59 and 65–66). Also, the onset was too early in these boxes, which was not

the case in any other box. Highest differences were found in the coastal area, where the simulated zooplankton biomass was above observations (a factor of 2–3 for boxes 51, 61, 70 and 82 and a factor of 4 for the box 71, which contains the river Elbe outflow).

### 3.4. Pseudocalanus abundance

Measurements of copepod abundances were available from the GLOBEC Germany surveys in 2004. Counting was done during seven cruises between February and October at numerous stations in the German Bight (Fig. 1, right). Copepodite abundances were compared to Bongonet field data, while for the nauplii sampling Multinet hauls were used (Renz et al., 2008).

Comparing the annual cycle of model stage abundances with those from field samples we found, that the model computed the high variability of

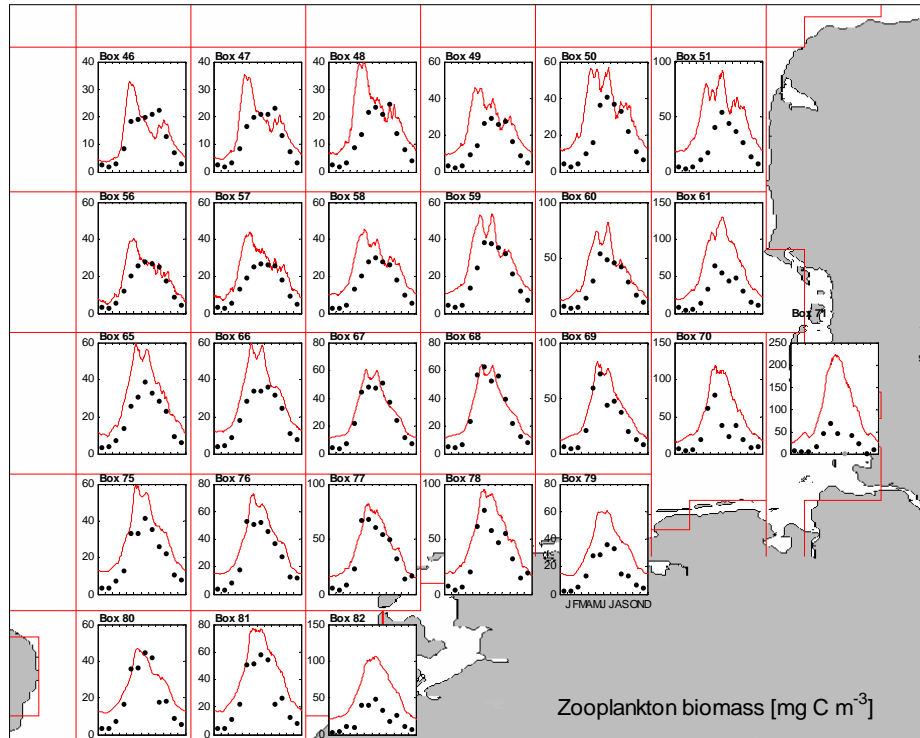


Fig. 5. Validation of total zooplankton biomass [ $\text{mg C m}^{-3}$ ] for the German Bight: Annual cycles of simulated biomass (red lines) compared to box averages of observed values (dots). Monthly mean observations based on CPR counts derived by Broekhuizen et al. (1995).

individuals per square meter (data:  $0\text{--}106 \text{ Ind m}^{-2}$ , Fig. 6). Although the model tended to generate abundances higher than those observed. Comparing the annual development of *Pseudocalanus* the simulation showed more peaks within the annual cycle. The simulated maximum abundance was found in June (nauplii) and July (adults and nauplii) for all stations, while observations showed maxima of various magnitude in different months. Nauplii maxima were observed in June at stations 7, 31 and 42 with  $100\text{--}560 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$ , which were matched by the simulation (Fig. 6, top). High nauplii abundances were also observed in April at stations 31 and 32, while modelled nauplii increased about one week later. At stations 22 and 32 maxima were present in August, when the simulation showed the third peak. Abundances of young copepodites remained low in most hauls ( $< 50 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$ ), whereas the model calculated maxima of  $130\text{--}300 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$

for early July. Observed peaks of this magnitude were found in August at stations 15, 22 and 42, and at station 41 in May and June, a few days before the simulation reached its maximum.

Larger copepodites and adults showed similar patterns (Fig. 6, bottom). Simulated abundances exhibited a development of consecutive cohorts with two major peaks at the start of June and in mid-July with  $40\text{--}60 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$  and  $80\text{--}100 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$ , respectively, for both stage groups. Maxima of this size were mainly observed in the coastal region, whereas the inner German Bight (station 7) exhibited lower abundances in observation and simulation. Highest observed abundances of copepodites and adults were found in May at stations 20 and 41, and in June at stations 15, 20, 31 and 41, when the simulation exhibited a local minimum. In August at stations 22 and 41 simulation results quantitatively corresponded to the

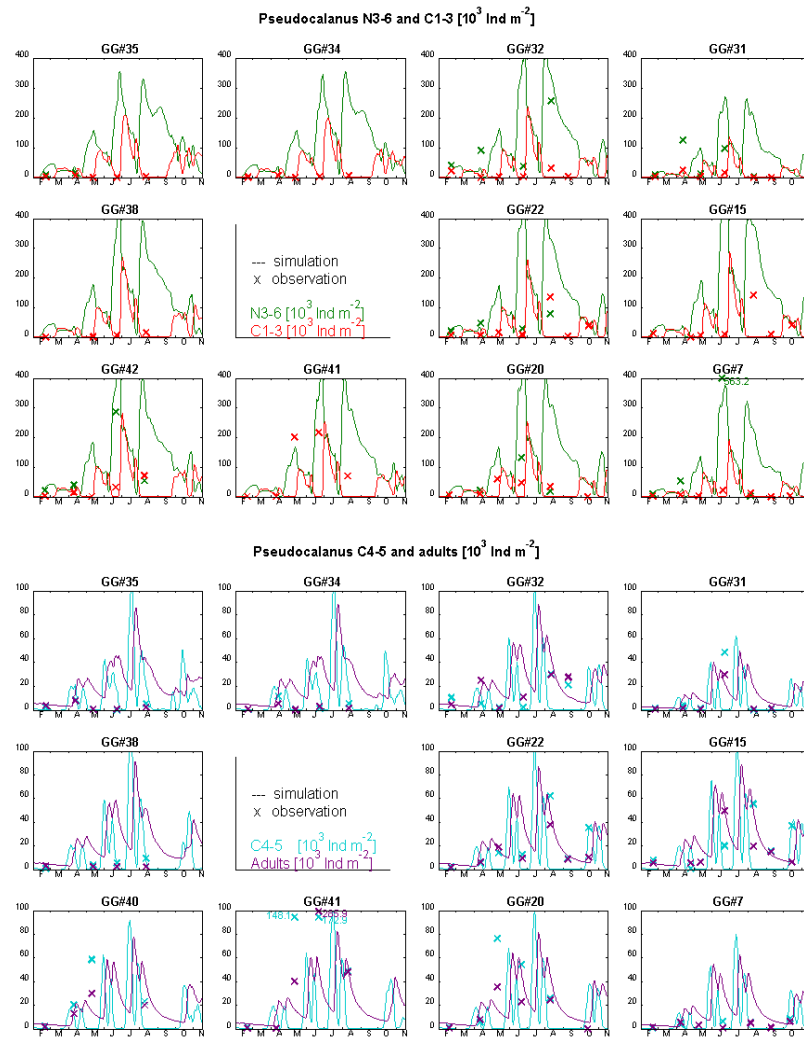


Fig. 6. Comparison of simulated (lines) and observed (crosses) *Pseudocalanus elongatus* abundances ( $\cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$ ). Upper panel: Nauplii (green) and C1-3 (red), lower panel: C4-5 (cyan) and adults (magenta).

observed peaks. Only some very high numbers observed at station 41 exceeded simulated maxima of  $114 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$  and  $91 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-2}$  for C4-5 and adults, respectively.

#### 4. Simulated zooplankton development

The horizontal distribution and seasonal development of phytoplankton biomass, *Pseudocalanus* non-feeders and adults as well as the bulk zooplank-

ton is given in Fig. 7. The zooplankton biomass started to increase in April 2004 (week 17) in the coastal area of the German Bight after the first peak of the phytoplankton spring bloom appeared. However, the onset of the *Pseudocalanus* population occurred almost one week earlier. Mature adults originating from the overwintering stock started reproduction at the onset of the spring bloom in the third week of April. At temperatures of  $8 - 12 \text{ }^\circ\text{C}$  in May it took about six weeks for the first generation of the

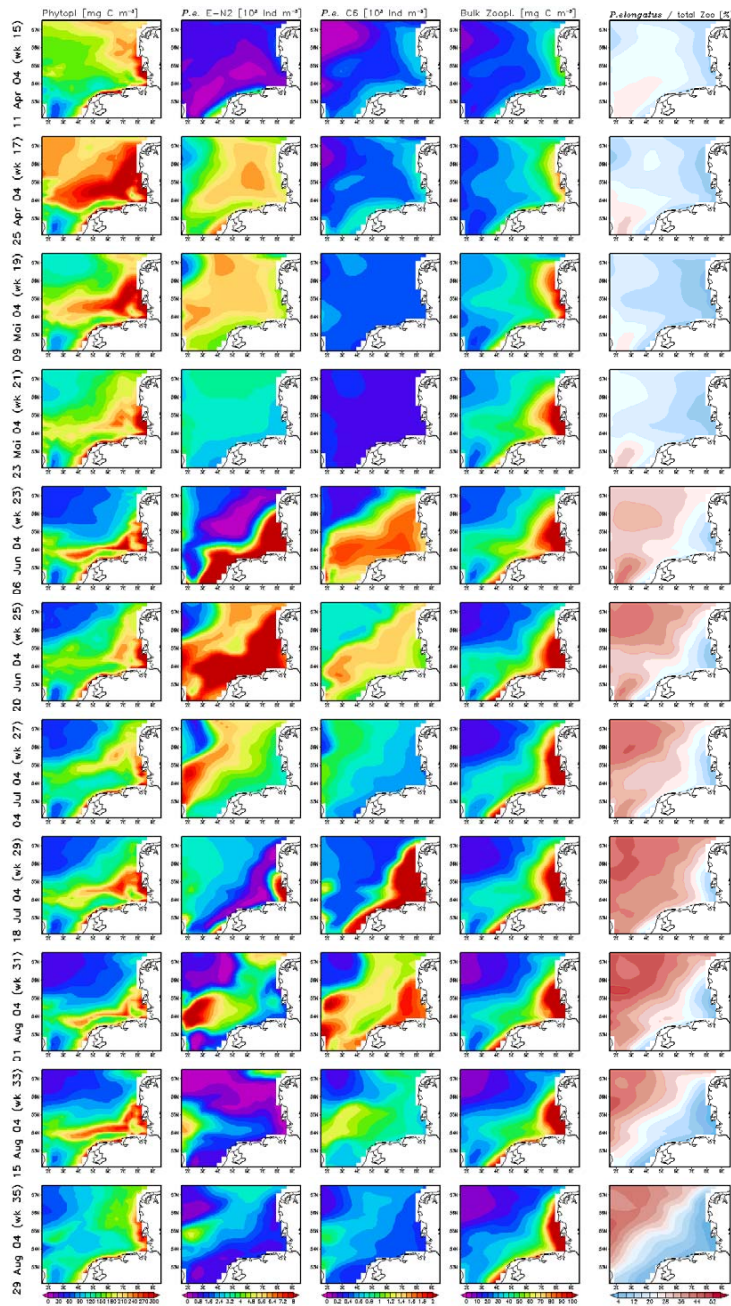


Fig. 7. Spatial distribution of plankton state variables in the North Sea every two weeks from April to August for (left to right) phytoplankton, *Pseudocalanus elongatus* non-feeders [E-N2], *P. elongatus* adults, bulk zooplankton and percentage of *P. elongatus* to the total zooplankton biomass.

population to reach maturity and the second and stronger peak in population abundance happened in early June (week 23).

In contrast, bulk zooplankton steadily increased in biomass and reached its maximum in early June when the phytoplankton already decreased. This maximum lasted for about two weeks after which the zooplankton biomass continuously decreased until the end of the year. A third maximum of *Pseudocalanus* adults appeared in the mid of July co-occurring with a summer increase in phytoplankton (week 29). This peak was as high in abundance as the previous one, yet more confined to the German Bight and the continental coast. Further, but distinctly narrower peaks were found in autumn particularly in the shallow Dogger Bank area, where phytoplankton concentrations remained high (cf. week 35). The time of increase in bulk zooplankton biomass from week 17 to week 23 was shorter than its decreasing period (week 23 to 35). A sudden increase was also found for the population state variables in each successive peak (Fig. 6).

The simulated zooplankton development showed, that distributions of bulk zooplankton and *Pseudocalanus* population differed both in space and time, and consequently, the ratio of summed population biomass to the total zooplankton (Fig. 7, right column). In April and May its maximum percentage of about 25% was located in the Dutch coastal region. With increasing bulk zooplankton biomass in the coastal areas the population percentage maximum shifted to the offshore region. Highest percentage was found in the central North Sea at the end of July (~50% of the total zooplankton biomass) and decreased in the later summer.

Stegert et al. (2007) found the generation time to be a robust parameter to represent the population development. As a proxy for the number of generations per year the peaks in egg abundance were taken, with double peaks counting as one generation given they occur within a certain period of days. The Belehradek function was used to calculate this number of days according to the temperature dependent generation time  $D$  with parameter values estimated by Klein Breteler et al. (1995) for saturated food concentrations,  $D = 9398 \cdot (T + 8)^{-1.98}$ .

We assumed that no further generation can appear within this time span. The regional distribution of annual generation numbers estimated for the southern North Sea is shown in Fig. 8, varying between four and eight generations. We estimated a mean of four to five generations per year in the

central North Sea and in the German Bight. Between these regions a belt of six to eight generations extended from the Dogger Bank northeast to the Fisher Banks. A detailed inspection of single stations along a transect from the open North Sea (box 1) to the German Bight (box 9) is given in the lower panels of Fig. 8. Each vertical line represents the onset of a new generation calculated from the abundance of the non-feeders. The comparison of the development of *Pseudocalanus* at these stations revealed differences in development: An early population increase appeared in February in the German Bight, which was not present in the central North Sea. Development was also faster in the southern area. The two major peaks occurred there at the end of April and in early June, while in the central North Sea it happened eight and seventeen days later. In autumn the development in the German Bight stagnated while in the offshore region further peaks were found.

## 5. Discussion

The validation showed, that the model is able to simulate annual cycles of phytoplankton and zooplankton biomass in the range of long-term monthly mean values. Simulated phytoplankton was within observed ranges for ~70% of the data. Monthly mean values based on less than 15 observations (pale bars in Fig. 4) were not considered. The zooplankton biomass was simulated within a factor of two compared to monthly mean CPR data at about 80% of the observed data. For the southern boxes 75–77 and 80–81 (Fig. 5) the simulation showed similar annual cycles for phytoplankton and zooplankton biomass compared to observations. In the stratified area both plankton state variables increased prematurely due to remarkably high SST in 2004 and early stratification. Sharples et al. (2006) found a strong correlation for the onsets of stratification and spring bloom in a thirty year simulation run for the northern (stratified) North Sea. Likewise Mills et al. (1994) found a similar correlation from observations north of the Dogger Bank. Observations at Helgoland Reede revealed an earlier onset of the spring bloom for the years 2000–2004 compared to the previous decade (Loewe et al., 2006).

For the *Pseudocalanus* population we used the extensive GLOBEC-Germany data set for validation and investigation of abundance development and distribution (Tamm et al., 2007). The logarithmic regression plot of model results versus data for



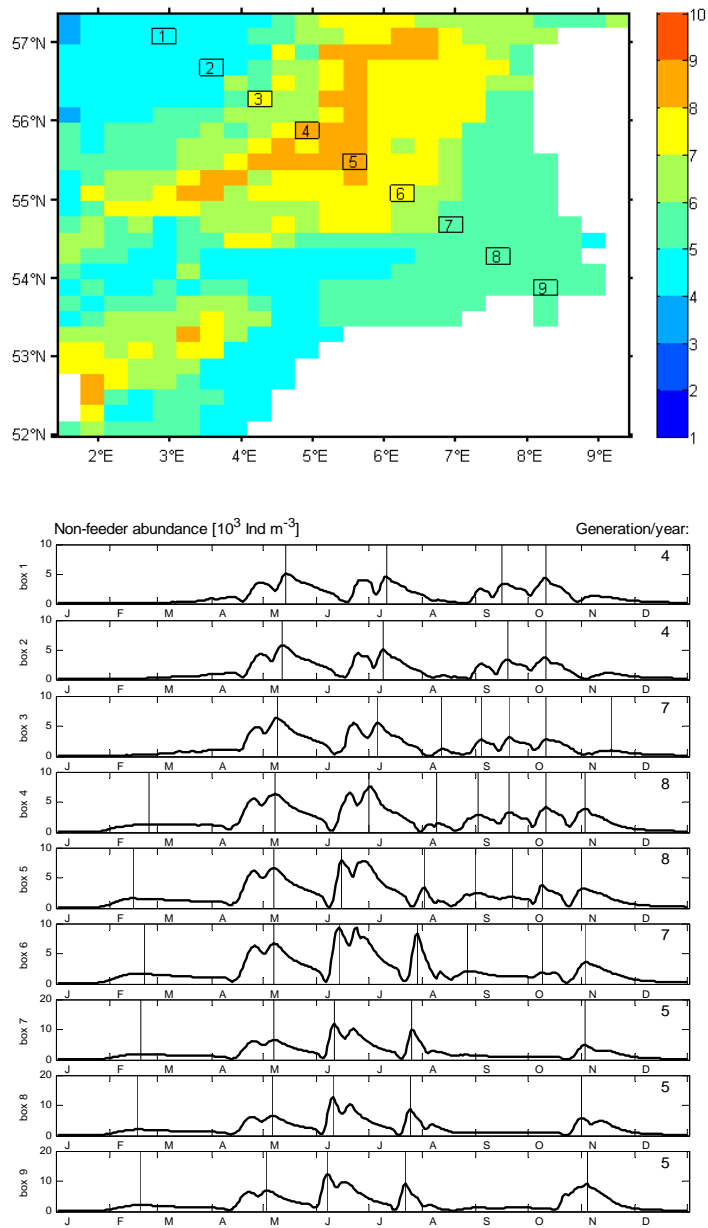


Fig. 8. Number of estimated *Pseudocalanus* generations in the North Sea. Top: Spatial distribution of the number of generations in 2004. Bottom: Simulated development of eggs and non-feeders (N1–N2) abundance at selected stations from the central North Sea (top) to the inner German Bight (bottom) with local abundance maxima indicated by vertical lines and estimated number of generations.

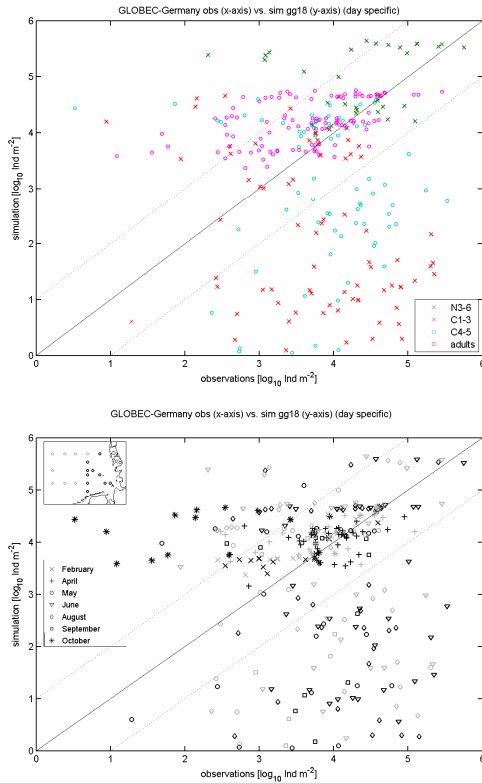


Fig. 9. Regression plot of *Pseudocalanus elongatus* abundances ( $\log_{10} \text{Ind } m^{-2}$ ) from observations (x-axis) versus simulated abundances (y-axis). Top panel with indication of state variables and lower panel with indication of months and area (dark and pale station circles).

all stations (at the specific day) showed that the model resembled observed abundances of *Pseudocalanus elongatus* nauplii and adults only in orders of magnitude (Fig. 9). Differences in the simulation of adults were found towards a tendency of overestimation. However, for the copepodite stage groups (C1–3 and C4–5) the model tended to underestimate abundances. For a closer investigation of these differences the abundances are plotted with distinction of time and position (Fig. 9, bottom). Overestimated values mostly belong to the coastal region (dark marks) in October (\*). Although, such autumn increase was also observed at stations 9, 15 and 22 within GLOBEC in 2004, which agrees with previous investigations described by Wiborg (1954) and by Fransz and van Arkel (1983). In autumn temperatures of 13 – 15 °C in the German Bight (cf. Fig. 3)

allow optimal development of individuals resulting in a faster succession of generations and increased abundances as shown by Moll and Stegert (2007). Very low abundances in the model were found in February (×), May (○), June (▽) and September (◻) for the C1–3 and the C4–5 stages. Low February values resulted from the parameterisation of overwintering, which was realised by limiting reproduction in winter so that individuals were summed in the model stage group for adults.

An important parameter concerning the abundance is the mortality. Several investigations on calculation of *Pseudocalanus* mortality were performed (Ohman et al., 2002; Eiane and Ohman, 2004). We used constant stage dependent mortality rates of 0.13–0.17 (Table 2). Reported mean mortality rates vary between 0.04 and 0.2, while instantaneous rates vary strongly in time (Ohman and Wood, 1996).

Further differences in simulated abundances compared to observations result from the strong stage succession in the model when peak abundances alternate with minima (Fig. 6). Thus, we additionally considered monthly mean values for comparison in Fig. 10 (right column). Here the model produced more congruent values compared to observations. Throughout the year observed abundances of all stages varied more strongly in space compared to the simulation.

The key question of interest is how *Pseudocalanus* is distributed in the German Bight. The variability of observations allows different interpretations: Patches of high abundances with strong lateral gradients are well-known (Wiebe and Benfield, 2003). Such patches of copepods were reported for a scale of 10–1000 m (Wroblewski, 1977), which cannot be resolved by the 20 km resolution of the model grid. Furthermore, we are not able to discern from the data how many of such patches exist. This should be studied further in a nested grid model application.

The temporal variability of abundance as calculated by the model was only partially reflected in the observations. For this purpose a data set at Helgoland Reede with three observations per week was considered. Comparison of the simulated abundance to the 2004 time-series showed a similar structure of several abundance peaks (Fig. 11). Such periodic development of abundances and the impact of advection at that specific location was discussed in the past (Halsband-Lenk et al., 2004; Wesche et al., 2007). Such development was also observed at other locations, i.e. for *Pseudocalanus* at the L4 station in the English Channel (Green et al., 1993), for cope-

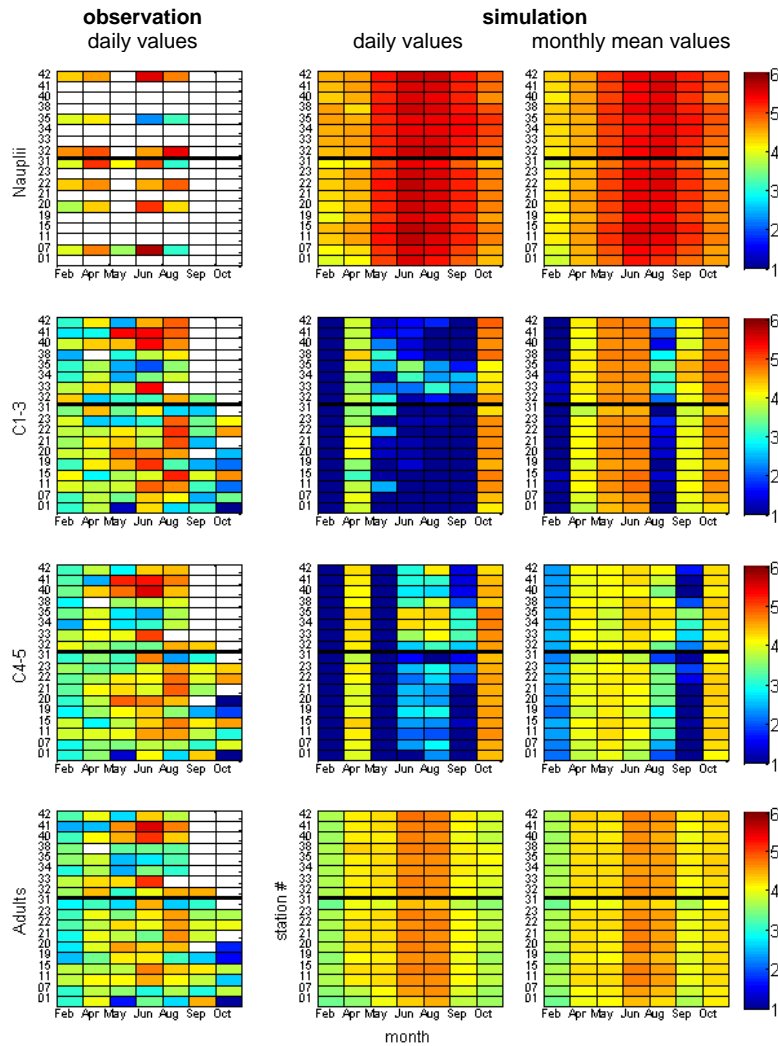


Fig. 10. Distribution in space and time of observed (left) and simulated (middle and right) abundances of nauplii, C1-3, C4-5 and adults (top to bottom) of *Pseudocalanus elongatus* as  $\log_{10} \text{Ind m}^{-2}$ . Simulated abundances were compared to values at the specific days of observation (middle) and as monthly mean values (right).

Pods off Stonehaven (northern North Sea off Aberdeen) and also in the western Mediterranean Sea (Fernandez de Puelles et al., 2007). Thus, for stage-resolved population models we propose a validation based on at least weekly samples at single stations to resolve the temporal distribution.

Another goal was to find the proportion in total zooplankton. *Pseudocalanus elongatus* is reported to

be a highly abundant species making up to 46% of the copepod stock (Fransz et al., 1991). The simulated proportion in terms of biomass varied considerably in space and time and amounted up to 50%. We found no quantification in terms of biomass in the literature. Thus, this model provides a tool to estimate biomass ratios in space and time.

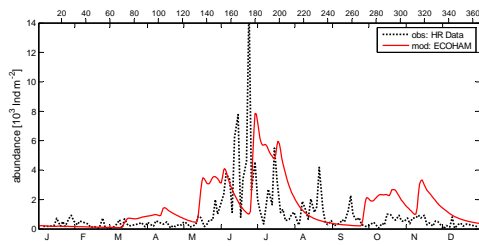


Fig. 11. Comparison of simulated copepodite abundance (C1–6, red line) and samples at Helgoland Reede (black dotted line) as  $\text{Ind m}^{-2}$ .

The numbers of generations were estimated by computed local maxima in egg abundance. It shows areas of best development with more generations at the tails end region of the Dogger Bank. This method outlines the general distribution pattern which is hard to estimate from observations and information on number of generations is rare. This model study enabled the first estimations for every grid box. The abundance peaks during the spring bloom were detected well at most stations, but identification of single peaks was more difficult in autumn, when generation times partly became shorter at higher temperatures. We found encouragement for the validity of our simulation approach from reported values of four to five generations near Norway (Corkett and McLaren, 1978), five generations in the western North Sea (Evans, 1977), and six (Green et al., 1993) to nine (Corkett and McLaren, 1978) in the English Channel. For the year 2004 Renz et al. (2008) estimated four to five generations in the German Bight which was in agreement to the simulation.

## 6. Conclusion

The numerical modelling of zooplankton biomass and copepod population dynamics with ECOHAM3 was compared with monitoring data in the German Bight. The validation was based on monthly mean values and showed that the phytoplankton stock and the total zooplankton biomass corresponded in magnitude to long term observations for most boxes. Thus, the model was able to simulate realistic hydrographic and lower trophic forcing fields for the development and distribution of *Pseudocalanus elongatus* as one characteristic copepod species. Comparing the model stage group abundances with GLOBEC-Germany field data we found, that the model reasonably well reproduced

the variability of the data which were in the range of  $0\text{--}6 \log_{10} \text{Ind m}^{-2}$ , but tended to generate generally higher adult abundances and lower smaller copepodites. The simulation showed less spatial variance but more peaks within the annual cycle compared to the field observations. A satisfying comparison was provided at Helgoland Reede with three observations per week, which showed a similar structure in the number of annual peaks.

The model simulated a biomass ratio of up to 50% for *Pseudocalanus elongatus* of the total zooplankton biomass in summer. Finally, model estimates of egg abundance peaks were taken as proxies to estimate the number of generations per year. We estimated a mean of four generations per year in the central North Sea, six to eight generations north-west of the Dogger Bank and five generations in the German Bight. The area with the highest number of generations per year was also the area of highest percentage of the population.

## 7. Acknowledgements

This work was done within the BMBF funded project GLOBEC Germany. The authors thank Jasmin Renz for help with the GLOBEC data concerning *Pseudocalanus elongatus* and for helpful comments that improved the manuscript. We appreciate the discussion within the zooplankton workgroup and especially Jörg Dutz, Jasmin Renz, and Christian Möllmann. For help concerning the model simulations at the super-computer we thank our colleagues Wilfried Kühn and Johannes Pättsch. We also thank Ilse Hamann for helpful improvements on the text.

## 8. Appendix

The development of *Pseudocalanus elongatus* was parameterised by Stegert et al. (2007) partly based on literature data and partly based on calibration towards stage durations as measured by Klein Breteler et al. (1995). The abundance was not considered there and had to be adjusted for this simulation. Adaptation to lower temperatures was realised by changes in the temperature function for ingestion and a lower half-saturation value was applied to maintain growth at lower food concentrations reflecting lipid storage (Table 2). The ingestion function is given as

Parameter	this paper				Stegert et al., 2007			
	N3-6	C1-3	C4-5	C6	N3-6	C1-3	C4-5	C6
max. ingestion ( $P_1$ )	1.00	0.60	0.55	0.35	1.00	0.60	0.50	0.30
Power coefficient ( $P_3$ )	2.00	2.00	2.00	2.00	1.15	1.40	1.40	1.40
$Q_{10}$ value	2.00	2.00	2.00	2.00	2.58	2.58	2.58	2.58
Mortality ( $\mu$ )	0.17	0.16	0.15	0.12	0.03	0.03	0.03	0.03
reproductive females	–	–	–	0.60	–	–	–	0.30

Table 2

Parameter values used for this paper differing from Stegert et al. (2007).

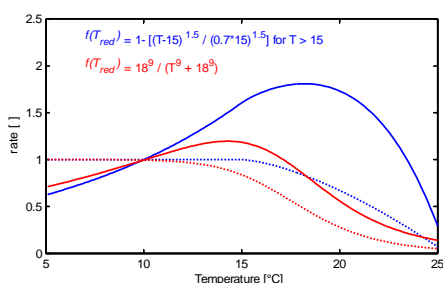


Fig. 12. Temperature dependent ingestion function in Stegert et al. (2007) (blue) and this paper (red) with ingestion reduction factor (dashed) for higher temperatures.

$$g = P_1 \frac{F^{P_3}}{P_2^{P_3} + F^{P_3}} \cdot Qg^{(T-10)/10} \cdot f_{T,red}$$

where  $F$  is the food concentration,  $T$  is the temperature and  $f_{T,red}$  a decreasing function for  $T > 15$  °C. A lower  $Q_{10}$  of 2.0 reduced ingestion at high temperatures, while the stronger function  $f_{T,red}$  supported reduced growth at high temperatures (Fig. 12).

The total abundance is strongly affected by mortality and reproduction. Mortality rates (Table 2) were calibrated to fit mean abundances from time series at Helgoland Reede. As adults were parameterised towards female weights, this stage was also parameterised to reflect female physiology, i.e. all adults were considered as females as proposed in Moll et al. (submitted 2007). Non-vital eggs were associated with detritus to account for males and non-reproductive females. A reproductive success of 0.6 with a sex ratio of 0.5 equals the reproductive females of 0.3 reported in Stegert et al. (2007).

## 9. Literature

- Alheit, J., 2007. Progress of the German GLOBEC project. International GLOBEC Newsletter, 13 (2): 57-78.
- Alheit, J., Möllmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V. and Wasmund, N., 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. ICES Journal of Marine Science, 62: 1205-1215.
- Broekhuizen, N., Heath, M.R., Hay, S.J. and Gurney, W.S.C., 1995. Modelling the dynamics of the North Sea's mesozooplankton. Netherlands Journal of Sea Research, 33 (3-4): 381-406.
- Carlotti, F. and Radach, G., 1996. Seasonal dynamics of phytoplankton and *Calanus finmarchicus* in the North Sea as revealed by a coupled one-dimensional model. Limnology and Oceanography, 41 (3): 522-539.
- Conkright, M.E., Locarnini, R.A., Garcia, H.E., O'Brien, T.D., Boyer, T.P., Stephens, C. and Antonov, J.I., 2002. World Ocean Atlas 2001: Objective analyses, data statistics, and figures CD-ROM documentation. National Oceanographic Data Center Internal Report (NOAA Atlas NESDIS), 17: 17.
- Corkett, C.J. and McLaren, I.A., 1978. The biology of *Pseudocalanus*. Advances in Marine Biology, 15: 1-231.
- CPRS, 2004. Continuous Plankton Records: Plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958-1999). Marine Ecology Progress Series, Supplement: 1-75.
- Dickmann, M., 2006. Feeding ecology of spratt (*Sprattus sprattus* L.) and sardine (*Sardine pilchardus* W.) larvae in the Baltic Sea and in the

- North Sea. Ph.D. Thesis, University of Rostock, Rostock.
- Eiane, K. and Ohman, M.D., 2004. Stage-specific mortality of *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus* and *Oithona similis* on Fladen Ground, North Sea, during a spring bloom. Marine Ecology Progress Series, 268: 183-193.
- Evans, G.T., 1977. A two layer shear diffusion model. Deep-Sea Research, 24 (10): 931-936.
- Fennel, W., 2001. Modelling of copepods with links to circulation models. Journal of Plankton Research, 23 (11): 1217-1232.
- Fernandez de Puelles, M.L., Alemany, F. and Jansá, J., 2007. Zooplankton time-series in the Balearic Sea (Western Mediterranean): Variability during the decade 1994-2003. Progress in Oceanography, 74: 329-354.
- Fransz, H.G., Colebrook, J.M., Gamble, J.C. and Krause, M., 1991. The zooplankton of the North Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 28 (1/2): 1-52.
- Fransz, H.G. and van Arkel, W.G., 1983. Fluctuation and succession of common pelagic copepod species in the Dutch Wadden Sea. Oceanologica Acta, Vol. spec: 78-91.
- Frost, B.W., 1989. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. Canadian Journal of Zoology, 67: 525-551.
- Green, E.P., Harris, R.P. and Duncan, A., 1993. The seasonal abundance of the copepodite stages of *Calanus helgolandicus* and *Pseudocalanus elongatus* off Plymouth. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 73: 109-122.
- Halsband-Lenk, C., Carlotti, F. and Greve, W., 2004. Life-history strategies of calanoid congeners under two different climate regimes: a comparison. ICES Journal of Marine Science, 61: 709-720.
- Heath, M.R., Edwards, A.C., Pätsch, J. and Turrell, W.R., 2002. Modelling the behaviour of nutrient in the coastal waters of Scotland. Report of the Fisheries Research Services, 10: 1-106.
- Heath, M.R., Robertson, W., Mardaljevic, J. and Gurney, W.S.G., 1997. Modelling the population dynamics of *Calanus* in the Fair Isle current off northern Scotland. Journal of Sea Research, 38: 381-412.
- Klein Breteler, W.C.M., Fransz, H.G. and Gonzales, S.R., 1982. Growth and development of four calanoid copepod species under experimental and natural conditions. Netherlands Journal of Sea Research, 16: 195-207.
- Klein Breteler, W.C.M., Gonzales, S.R. and Schogt, N., 1995. Development of *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida) cultured at different temperature and food conditions. Marine Ecology Progress Series, 119: 99-110.
- Krause, M., Dippner, J.W. and Beil, J., 1995. A review of hydrographic controls on the distribution of zooplankton biomass and species in the North Sea with particular reference to a survey conducted in Jan-Mar 1987. Progress in Oceanography, 35: 81-152.
- Krause, M., Fock, H., Greve, W. and Winkler, G., 2003. North Sea Zooplankton: a review. Senckenbergiana Maritima, 33 (1-2): 71-204.
- Loewe, P., Becker, G., Brockmann, U., Dick, S., Frohse, A., Hermann, J., Klein, B., Klein, H., Nies, H., Schmolke, S., Schrader, D., Schulz, A., Theobald, N. and Weigelt, S., 2006. Nordseezustand 2004, Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie (BSH), Hamburg.
- Mauchline, J., 1998. The biology of Calanoid Copepods. Academic Press, San Diego, 710 pp.
- Mills, D.K., Tett, P.B. and Vovrino, G., 1994. The spring bloom in the south western North Sea in 1989. Netherlands Journal of Sea Research, 33 (1): 65-80.
- Moll, A., Kreuz, M., Kühn, W., Krause, M. and Greve, W., submitted 2007. Seasonal dynamics of *Pseudocalanus elongatus* in the North Sea using the ecosystem model ECOHAM3 with competing bulk zooplankton. Part 1: Description and validation of the embedded population model. Journal of Marine Systems.
- Moll, A. and Stegert, C., 2007. Modelling *Pseudocalanus elongatus* population dynamics embedded in a water column ecosystem model for the northern North Sea. Journal of Marine Systems, 64 (1-4): 35-46.
- Ohman, M.D., Runge, J.A., Durbin, E.G., Field, D.B. and Niehoff, B., 2002. On birth and death in the sea. Hydrobiologia, 480: 55-68.
- Ohman, M.D. and Wood, S.N., 1996. Mortality estimation for planktonic copepods: *Pseudocalanus newmani* in a temperate fjord. Limnology and Oceanography, 41 (1): 126-135.
- Pätsch, J. and Kühn, W., 2008. Nitrogen and carbon cycling in the North Sea and exchange with the North Atlantic - a model study, Part I. Nitrogen budget and fluxes. Continental Shelf Research, doi:10.1016/j.csr.2007.12.013.
- Pätsch, J. and Lenhart, H.-J., 2004. Daily loads of nutrients, total alkalinity, dissolved inorganic

- carbon and dissolved organic carbon of the European continental rivers for the years 1977-2002. *Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung, Reihe B: Ozeanographie*, 48: 159.
- Pohlmann, T., 1996. Predicting the thermocline in a circulation model of the North Sea - Part I: Model description, calibration and verification. *Continental Shelf Research*, 16 (2): 131-146.
- Pohlmann, T., 2006. A meso-scale model of the central and southern North Sea: Consequences of an improved resolution. *Continental Shelf Research*, 26: 2367-2385.
- Radach, G. and Moll, A., 2006. Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system. Part II: Model validation and data needs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 44: 1-60.
- Radach, G. and Pätsch, J., 1997. Climatological annual cycles of nutrients and chlorophyll in the North Sea. *Journal of Sea Research*, 38: 231-248.
- Radach, G., Pätsch, J., Gekeler, J. and Herbig, K., 1995. Annual cycles of nutrients and chlorophyll in the North Sea (Part 1). *Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung, Reihe B: Ozeanographie*, 20 (1): 172.
- Renz, J., Mendedoht, D. and Hirche, H.-J., 2008. Reproduction, growth and secondary production of *Pseudocalanus elongatus* Boeck (Copepoda, Calanoida) in the southern North Sea. *Journal of Plankton Research*, doi: 10.1093/plankt/fbn016.
- Rick, H.-J., Rick, S., Tillmann, U., Brockmann, U., Gärtner, U., Dürselen, C.-D. and Sündermann, J., 2006. Primary productivity in the German Bight (1994-1996). *Estuaries and Coasts*, 29 (1): 4-23.
- Sharples, J., Ross, O.N., Scott, B.E., Greenstreet, S.P.R. and Fraser, H., 2006. Inter-annual variability in the timing of stratification and the spring bloom in the North-western North Sea. *Continental Shelf Research*, 26: 733-751.
- Skogen, M.D. and Moll, A., 2005. Importance of ocean circulation in ecological modelling: An example from the North Sea. *Journal of Marine Systems*, 57 (3-4): 289-300.
- Slagstad, D. and Tande, K.S., 1981. A mathematical model of the assimilation process in the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus): computer simulations discusses in relation to experimental results. *Kieler Meeresforschungen Sonderhefte*, 5: 229-239.
- Speirs, D.C., Gurney, W.S.C., Heath, M.R. and Wood, S.N., 2005. Modelling the basin-scale demography of *Calanus finmarchicus* in the north-east Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 14 (5): 333-358.
- Stegert, C., Kreuz, M., Carlotti, F. and Moll, A., 2007. Parameterisation of a zooplankton population model for *Pseudocalanus elongatus* using stage duration laboratory experiments. *Ecological Modelling*, 206 (3-4): 214-234.
- Tamm, S., Moll, A. and Zabanski, S., 2007. The GLOBEC-Germany database. *GLOBEC International Newsletter*, 13 (2): 57-58.
- Thomas, H., Bozec, Y., Elkalay, K. and de Baar, H.J.W., 2004. Enhanced open ocean storage of CO<sub>2</sub> from shelf sea pumping. *Science*, 304 (14 May 2004): 1005-1008.
- Wesche, A., Wiltshire, K.A. and J., H.H., 2007. Overwintering strategies of dominant calanoid copepods in the German Bight, southern North Sea. *Marine Biology*, 151 (4): 1309-1320.
- Wiborg, K.F., 1954. Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway with special reference to the copepods. *Fisk Dir. Skr. (Ser. Havunders.)*, 11 (1): 1-246.
- Wiebe, P.H. and Benfield, M.C., 2003. From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Progress in Oceanography*, 56: 7-136.
- Wroblewski, J.S., 1977. Vertically migrating herbivorous plankton - their possible role in the creation of small scale phytoplankton patchiness in the ocean. In: N. Andersen and B. Zahurane (Editors), *Oceanic sound scattering prediction*. Plenum Press, pp. 817-847.





### 3.3.2 Fazit zu Artikel III

Die Ergebnisse der numerischen Modellierung der Zooplanktonbiomasse sowie der Populationsdynamik der Copepoden mit ECOHAM3 wurde mit Meßdaten in der Deutschen Bucht verglichen. Die Validation von Phytoplankton- und gesamter Zooplanktonbiomasse zeigte generelle Übereinstimmung mit Monatsmittelwerten aus Langzeitmessungen. Somit wurden mit dem Modell hydrographische Antriebsfelder sowie die untere trophische Stufe erfolgreich simuliert und bereitgestellt, um die Entwicklung und Verteilung von *Pseudocalanus elongatus* als ein charakteristischer Copepode zu untersuchen. Im Vergleich der Abundanz der Modell-Stadiengruppen mit Feldmessungen in GLOBEC-Germany ergab, daß die simulierte Abundanz die Variabilität der Messungen in der Größenordnung  $0-6 \log_{10} \text{Ind } m^{-2}$  wiedergibt, wobei generell eine höhere Anzahl an Adulten und geringere Abundanz der Copepoditen modelliert wurden.

Die Entwicklung in Raum und Zeit ergab im Vergleich zu Messungen geringere räumliche Variabilität, dafür aber mehrere Maxima im Jahresverlauf als im Feld gemessen. Ein zufrieden stellender Vergleich wurde zu den Zeitreihendaten bei Helgoland Reede erzielt. Die Simulation ergab einen Anteil bis zu 50% der Population an der Gesamtbiomasse. Die Verteilungsmuster von *Pseudocalanus elongatus* als eine wichtige Futterquelle für Sprottenlarven geben wichtige Hinweise über die Habitatvoraussetzungen und lassen sich für die Modellierung der Entwicklung von Fischlarven nutzen.



# 4 Anwendung: Futterfelder zur Modellierung von Sprottenlarven

Put physics to physh to physhers.

---

(Kenneth R. Rose  
Louisiana State University)

Die zentrale Aufgabe in GLOBEC-Germany ist, die Wechselwirkung der Copepoden mit den Fischen in der Ost- und Nordsee zu untersuchen. Der Schwerpunkt liegt dabei auf den beiden pelagischen Fischarten Hering und Sprotte, die sowohl wichtige Nahrungsquelle für größere Fische wie den Dorsch sind, als auch für industrielle Zwecke befischt werden.

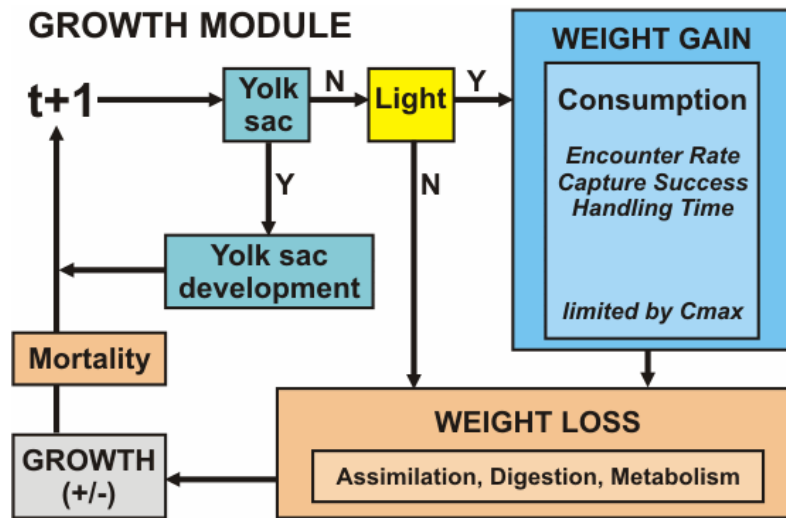
Die Sprotte ist in den flacheren Gebieten der europäischen Schelfmeere weit verbreitet und zeigt in der Nordsee die größten Bestände südlich der Dogger Bank. Der Lebenszyklus der Fische beginnt mit der Reproduktion der Eier, aus denen nach 1–3 Wochen die etwa 3 mm großen Larven schlüpfen. Die Laichzeit erstreckt sich von März bis August ([Bailey et al., 1990](#)), wobei der größte Anteil im April bis Juni liegt ([Daan et al., 1990](#)). Während des Ei- und Larvenstadiums gehören die Sprotten zum Plankton und werden in ihrer Ausbreitung (vorwiegend) von den vorherrschenden hydrodynamischen Bedingungen bestimmt. Sie können somit in dieser Phase in erster Näherung als passive Partikel betrachtet werden.

## 4.1 Beschreibung des Fischlarvenmodells für Sprotten

Zur Untersuchung der Entwicklung von Sprottenlarven wurde ein gekoppeltes Transport- und Wachstumsmodell entwickelt ([Kühn et al., 2008](#)). Mit Hilfe des Lagrange'schen Transportmodells können die Trajektorien der Larven berechnet oder ihre Herkunft ermittelt werden. Während ihrer Drift wird die Entwicklung der Larven hinsichtlich Nahrungssuche, Wachstum und Mortalität durch ein individuenbasiertes Modell (IBM) berechnet (Abb. 4.1).

Das Wachstum der Larven basiert auf der Differenz zwischen aufgenommener und abgegebener Biomasse:

$$G = C \cdot AE \cdot (1 - R_{SDA}) - R, \tag{4.1}$$



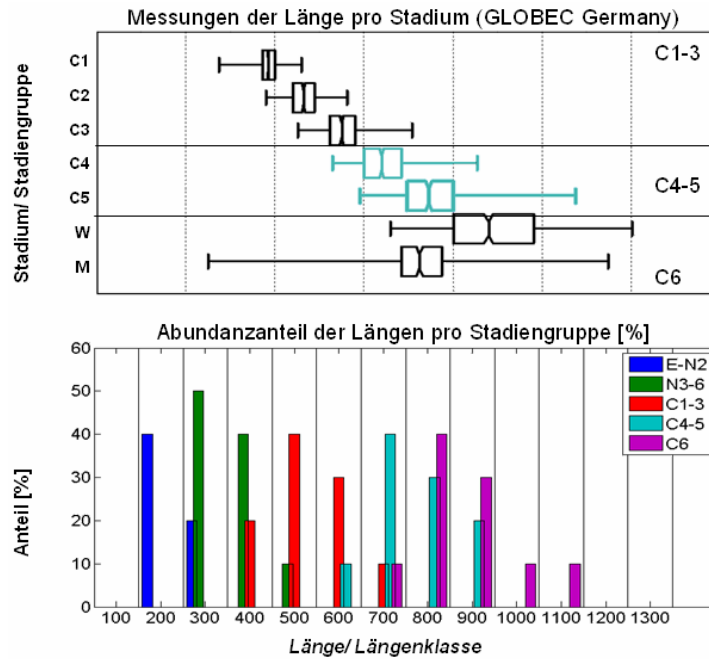
**Abb. 4.1:** Konzeptdiagramm des individuenbasierten Wachstumsmodells für Sprotten. Gewichtszunahme ist bei Licht möglich und wird durch maximale Futtermaufnahme ( $C_{max}$ ) limitiert. Wachstum ergibt sich aus dem Verhältnis von Futtermaufnahme (blaue Box) und Stoffwechselverlusten (braune Box).

**Fig. 4.1:** Conceptual diagram of the individual-based growth model for larval sprat. Increase in weight is limited by light and the maximum ingestion ( $C_{max}$ ). Growth is influenced by ingestion (blue box) and losses (brown boxes)

worin  $C$  die konsumierte Biomasse,  $AE$  die Assimilation,  $R_{SDA}$  die bewegungsspezifische und  $R$  die Standard- und aktive Respiration bedeuten, wobei erstere u. a. vom vorhandenen Futterangebot abhängt. Zur Berechnung des Wachstums sind für das betrachtete Gebiet tägliche Futterfelder notwendig, welche in zwölf Längenklassen zu je  $100 \mu\text{m}$  vorliegen. Kühn et al. (2008) leiteten diese Futterfelder aus den monatlichen GLOBEC-Zählungen für die Zielarten *Acartia*, *Temora* und *Pseudocalanus* ab. Entsprechendes soll nun aus Modellsimulationen mit ECOHAM erfolgen, indem mit den in dieser Arbeit beschriebenen Erweiterungen für Zooplankton zeitlich wie räumlich hochaufgelöste Futterfelder erstellt werden.

## 4.2 Erstellung von Beutefeldern aus dem ECOHAM-Modell

Um geeignete Futterfelder aus der simulierten Population zu erhalten, ist eine Konvertierung der Stadiengruppen in Längenklassen nötig. Dazu wurde die statistische Verteilung der Längen einzelner Stadien von *Pseudocalanus elongatus*, die aus Messungen innerhalb des GLOBEC-Germany Projektes (Abb. 4.2) bestimmt wurden, genutzt. Die Messungen zeigen, daß z.B. für die C4 und C5 Stadien der größte Anteil in der 700 und 800  $\mu\text{m}$ -Klasse vertreten ist. Die Abundanzen der Modellstadien werden prozentual auf die Längenklassen verteilt, mit



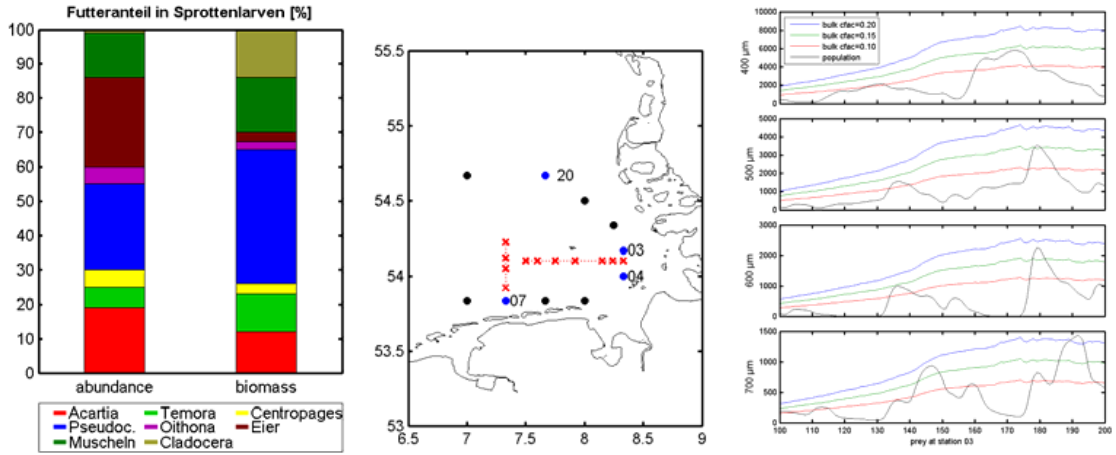
**Abb. 4.2:** Konvertierung von Stadien aus dem Populationsmodell in Längenklassen als Futterpartikel für das Fischlarvenmodell.

**Fig. 4.2:** Conversion of simulated population stages to length classes used as food source for the IBM.

höchstem Anteil (40 und 30%) in den genannten Klassen und zu geringerem Anteil (10 und 20%) in den benachbarten Klassen (600 und 800  $\mu\text{m}$ ). Dieses Verfahren wurde für alle fünf modellierten Stadiengruppen durchgeführt. Die von den Weibchen getragenen Eier stellen keine potentielle Beute dar und werden daher nicht mit einbezogen. Unter der Annahme eines Anteils von 40% von Eiern an der ersten Stadiengruppe, wurde aus dieser nur 60% - entsprechend dem Anteil der Nauplienstadien N1 und N2 - verteilt.

In der Natur stehen den Sprottenlarven neben *Pseudocalanus* auch weitere Futterquellen zur Verfügung. Um eine realistische Beutemenge zu erhalten, ist auch das restliche Zooplankton aus dem ECOHAM-Modell-System (Moll *et al.*, 2007) zu berücksichtigen. Daewel *et al.* (2008) entwickelten eine Methode, mit der in Längenklassen eingeteilte Beutefelder aus einer einzigen Zustandsvariable für die Zooplanktonbiomasse berechnet werden. Das Verfahren beruht auf dem Ansatz, daß die Anzahl (size frequency distribution,  $SD$ ) der Individuen mit der Größe (prosoma length,  $pl$ ) exponentiell abnimmt, während die Individuenmasse  $m$  logarithmisch zunimmt:

$$SD_{pl} = a \cdot e^{-b \cdot pl} \quad (4.2)$$



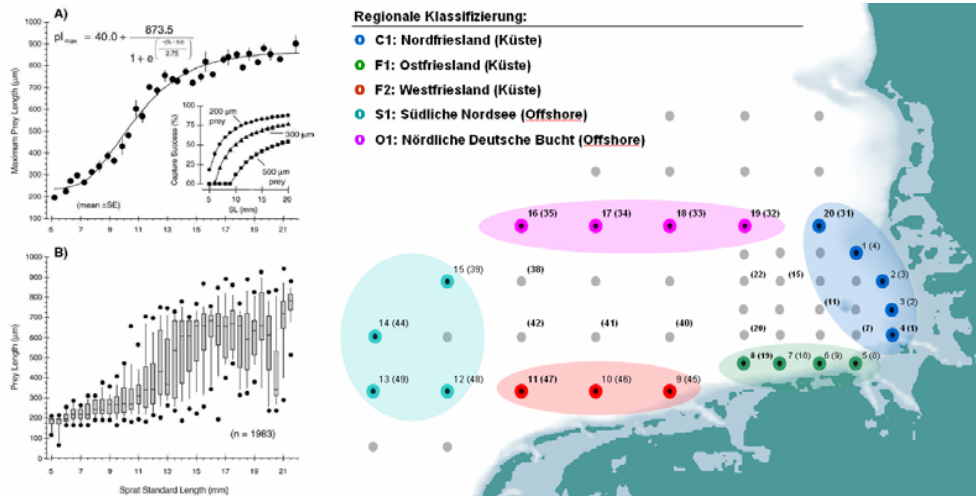
**Abb. 4.3:** Aufbereitung der Futterfelder. Links: Relative Futteranteile aus Magenuntersuchungen an Sprotten aus [Dickmann \(2006\)](#). Der blaue Anteil entspricht Pseudocalanus. Mitte: Positionen der Magenuntersuchungen ( $x$ ) und der IBM-Studien ( $\bullet$ ). Rechts: Zeitreihe der in Größenklassen eingeteilten Zooplankter aus dem restlichen Zooplankton für drei Skalierungsfaktoren  $cfac$  (farbige Kurven) und aus der Pseudocalanus Population (schwarze Kurve).

**Fig. 4.3:** Preparation of prey fields. Left: Percentage of of prey from stomach content measurements from [Dickmann \(2006\)](#). The blue bar indicates Pseudocalanus. Center: Stations of stomach analyses ( $x$ ) and IBM stations ( $\bullet$ ). Right: Time series of zooplankton four size classes estimated from the bulk variable by three scaling factors  $cfac$  (colored) and from the Pseudocalanus population (black).

$$m_{pl} = v \cdot \log_{10}(pl) - w \quad (4.3)$$

Die Konstanten  $a$ ,  $b$ ,  $v$  und  $w$  wurden von [Daewel et al. \(2008\)](#) aus Messungen für Zooplankton in der Nordsee ermittelt. Aus diesen Beziehungen läßt sich für die normierte Gesamtbio-masse  $tm = \sum SD_{pl} \cdot m_{pl}$  der relative Anteil sowie die Abundanz pro Größenklasse  $pl$  bestimmen. Bei dieser Methode ist zu beachten, daß nicht das gesamte Zooplankton poten-tielles Futter für Sprottenlarven ist. Untersuchungen von [Dickmann \(2006\)](#) in der Deutschen Bucht ergaben, daß neben kleinen Copepoden (Abb. 1.4c-h) frei schwimmende Eier, Muscheln und Blattfußkrebse (Cladocera) zur Nahrung der Sprotten gehören (Abb. 4.3).

Somit ist statt der gesamten Zooplanktonbiomasse lediglich ein Teil für die Konvertierung in Größenklassen heranzuziehen. Für die Größenordnung dieses Skalierungsfaktors ( $cfac$ ) wurde das Verhältnis der Biomasse von *Pseudocalanus* zu den übrigen Futterquellen genutzt, das bei Messungen in der inneren Deutschen Bucht bei 39% liegt (Abb. 4.3). Der Test verschiedener Skalierungen ergab bei einem Faktor von  $cfac = 0,15$  einen Anteil von ca.



**Abb. 4.4:** Links: Futterselektion von Sprottenlarven in Abhängigkeit ihrer Länge. Rechts: Untersuchungsgebiet der IBM-Studien: 20 Startpositionen mit Numerierung nach Kühn et al. (2008), sowie in Klammern Bezeichnung der GLOBEC-Germany Stationen, die in Stegert et al. (eingereicht) genannt sind.

**Fig. 4.4:** Left: Length dependent food selection of larval sprat. Right: Area of interest for the IBM studies: GLOBEC-Germany station grid with starting positions numbered as in Kühn et al. (2008) and GLOBEC station numbers in brackets as mentioned in Stegert et al. (eingereicht).

37% der Population am Gesamtfutter (als 100-Tage-Mittel der umgebenden Stationen 3, 4, 7 und 20). Aus der modellierten restlichen Zooplanktonbiomasse  $Z$  berechnet sich die Abundanz je Größenklasse  $pl$  somit durch:

$$N_{pl} = SD_{pl} \cdot cfac \cdot Z \cdot tm^{-1}. \quad (4.4)$$

Diese Methode erzeugt Futterfelder, die quantitativ zu denen aus der Population passen, so daß beide Varianten kombiniert werden können. Eine abschließende Simulation verwendet zum Vergleich Futterfelder, welche aus einer ECOHAM-Simulation mit Zooplankton als einer einzigen Zustandsvariablen ('Bulk-Variante') stammen.

### 4.3 Studien zur Larvenentwicklung von Sprotten

In ihrer Untersuchung zur Entwicklung von Sprottenlarven konzentrierten sich Kühn et al. (2008) auf Sprotten mit einer Länge von etwa 10-16 mm. In diesem Entwicklungsstadium findet ein Wechsel von kleinerem Futter (vorrangig Mikrozooplankton  $< 300 \mu m$ ) hin zu größerem (Copepoden  $400-800 \mu m$ ) statt (Abb. 4.4). Dazu wurden die Drift und das Wachstum

der Larven mit einer Anfangslänge von 10 mm über einen Zeitraum von zehn Tagen und startend an 20 Stationen in der Deutschen Bucht (Abb. 4.4) simuliert. Diese Szenarienauswahl wird auch in den folgenden Beispielanwendungen wiederholt. Um die Wirkung der aus der Population ermittelten Futterfelder auf die Entwicklung der Sprottenlarven zu untersuchen, werden zwei Studien durchgeführt:

- Die Larvenentwicklung im Verlauf des Frühjahrs und des Sommers. Dazu werden Szenarienkäufe zwischen April (Tag 102) und August (Tag 241) durchgeführt. Dies entspricht den Zeitpunkten der in Artikel III gezeigten Phyto- und Zooplanktonverteilung (dortige Abb. 2.2). Hier werden Larven an fünf Stationen repräsentativ für verschiedene Regionen aus Abb. 4.4 betrachtet. Anhand der erreichten Länge nach zehn Tagen wird der saisonale Verlauf untersucht.
- Räumliche Unterschiede in der Larvenentwicklung im Juni. Dieser Monat stellt einen typischen Zeitraum für Sprottenlarven dieser Größe dar (Munk, 1993). Hier werden in drei aufeinander folgenden Zeiträumen (startend an den Tagen 155, 165 und 175) alle Stationen vergleichend betrachtet, sowie zwei Positionen (küstennah/ablandig) im Detail untersucht. Hier wird der Einfluß der kurzzeitigen Schwankungen der Population herausgearbeitet.

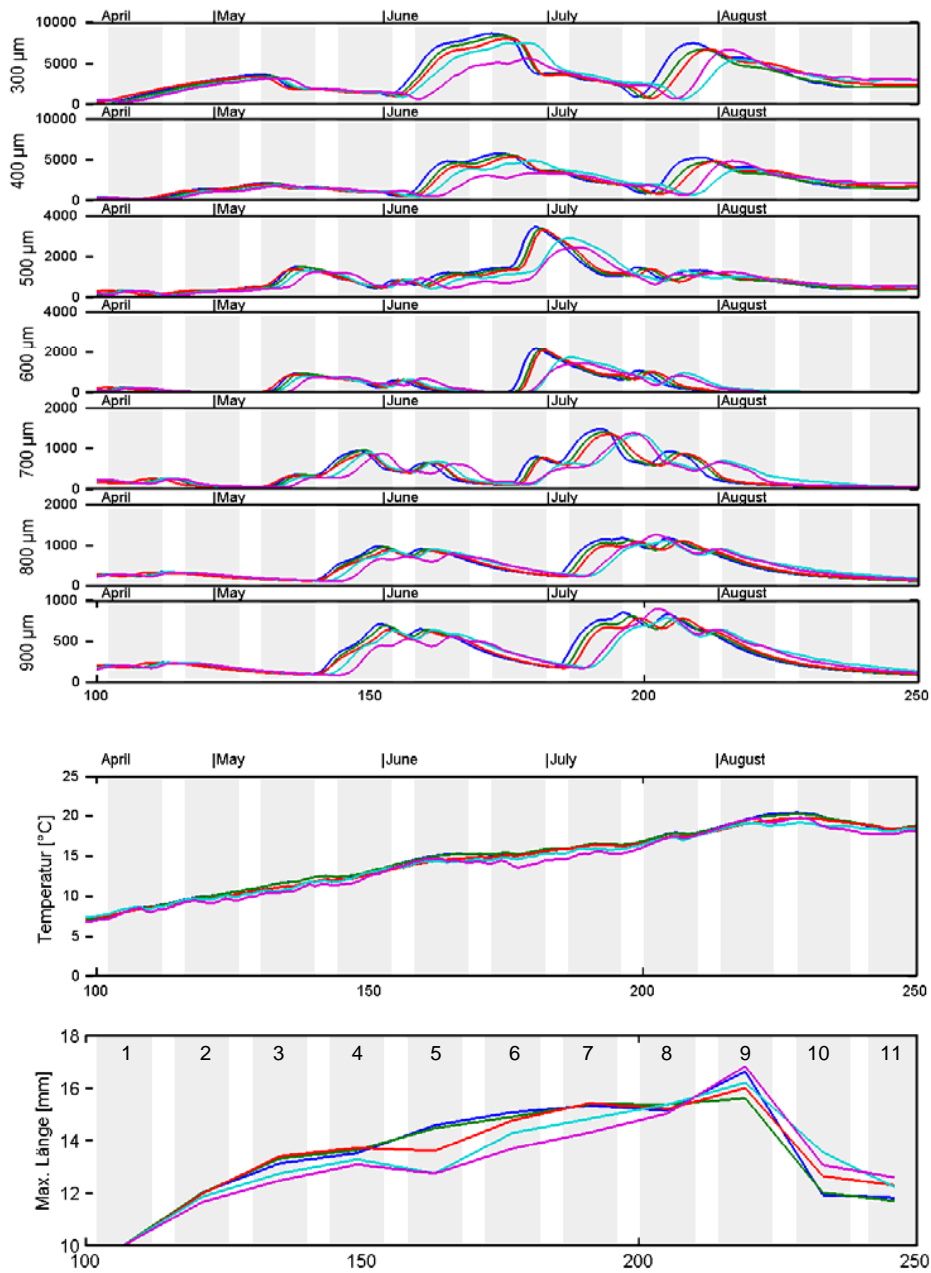
Für zwei Positionen wird abschließend die Entwicklung der Fischlarven bei Verwendung von verschiedenen Futterfeldern aus der Population und der Biomassevariablen verglichen.

### 4.3.1 Das Wachstum zu verschiedenen Jahreszeiten

In der Abundanz der Größenklassen (Abb. 4.5) spiegelt sich die Generationsabfolge der Population wider. Entsprechend ist die Entwicklung der Larven in den untersuchten Zeiträumen verschieden. Anfang April kann sich keine der Larven entwickeln, da die Futterkonzentration zu gering ist. In den weiteren Simulationen nimmt bei steigender Temperatur (10 – 20 °C) auch die maximal erreichte Larvenlänge von ca. 12 mm Ende April auf 17 mm Anfang August zu. Im zweiten und dritten 10-Tage-Lauf im August (Simulationen 10 und 11) wirkt wiederum das Futter limitierend und die Entwicklung ist stark gehemmt. Neben der Abhängigkeit von der Temperatur zeigt sich in den übrigen Simulationen auch der Einfluß der Futterverfügbarkeit in der Variabilität zwischen den einzelnen Stationen.

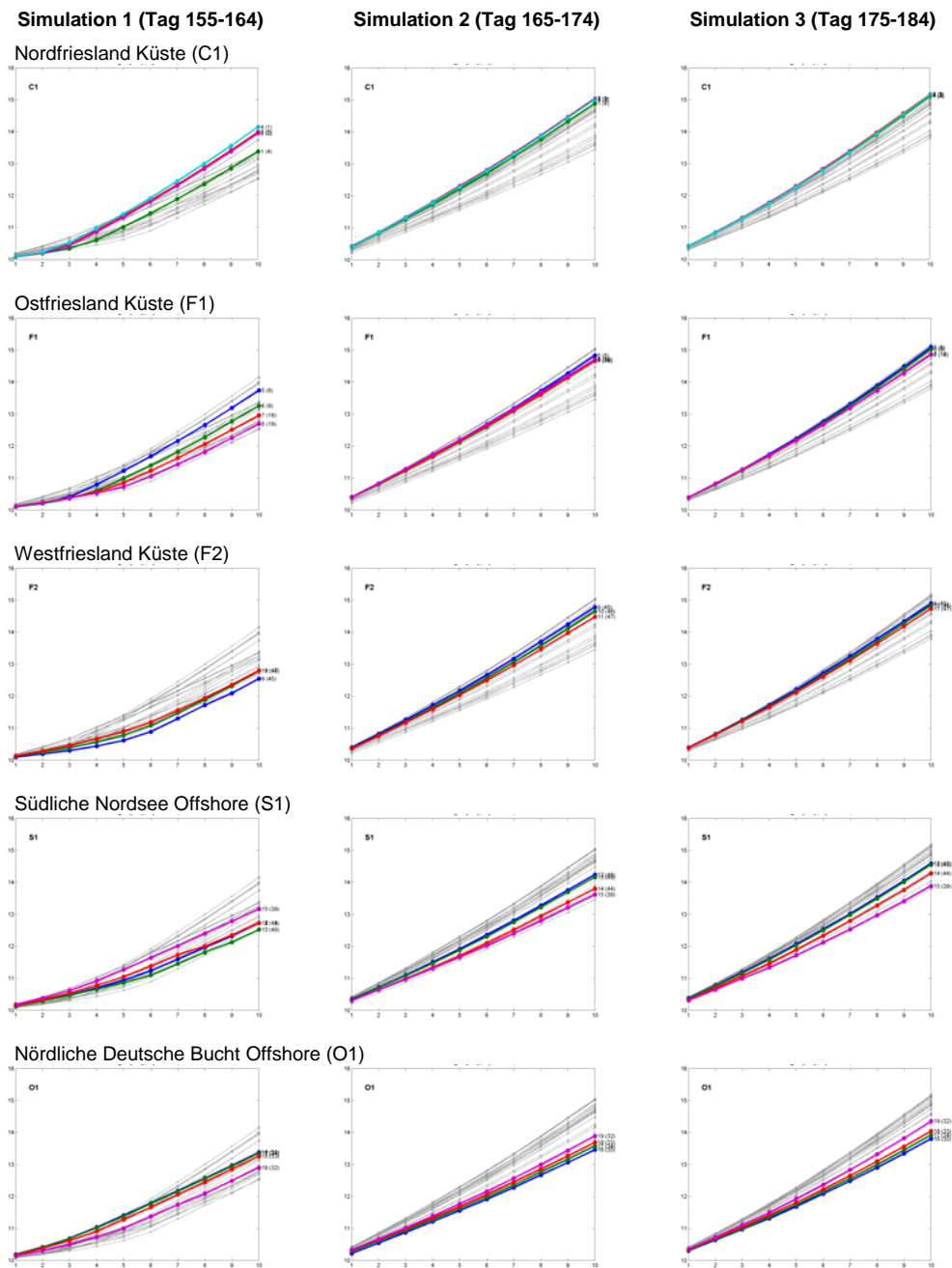
Der Wechsel von hohen und geringen Abundanzen in der Zooplanktonpopulation - also dem Futter - führt zu lokalen Minima bei den Sprottenlarven. Ein solches Minimum findet sich z. B. in der 5. Simulation (ab Tag 158) an den nördlichen und westlichen Stationen (9, 13 und 17). Die Folge ist jeweils eine trotz steigender Temperatur geringere Endlänge der





**Abb. 4.5:** Zeitliche Entwicklung der Larven. Oben: Abundanzen von Futterpartikeln einzelner Größenklassen aus den simulierten Copepoden. Mitte: Temperatur. Unten: resultierende Larvenlänge nach 10 Tagen; jeweils an fünf unterschiedlichen Positionen (Stationen 1, 5, 9, 13 und 17, Farbcodierung s. Abb. 4.4).

**Fig. 4.5:** Temporal development of larvae. Upper panels: Abundances of prey items of simulated copepods divided in different size classes. Middle panel: Temperature. Lower panel: Larval length after 10 days starting at five stations of different regions (stations 1, 5, 9, 13 and 17, colors as in Fig. 4.4).



**Abb. 4.6:** Entwicklung der Larvenlänge in Zehn-Tages-Simulationen für drei Zeiträume. Es sind jeweils alle 20 simulierten Larven aufgetragen und die Vertreter der fünf Region nach Abb. 4.4 farblich hervorgehoben.

**Fig. 4.6:** Larval development in simulations of 10 days within three time periods. Grey lines indicate larvae at all stations while representatives of each region are highlighted in colors as defined in Fig. 4.4.

simulierten Sprottenlarven im Vergleich zum vorgehenden Zeitabschnitt. Eine entsprechende Situation findet sich für die innere Deutsche Bucht im Juli (8. Simulation).

### 4.3.2 Regionale Unterschiede

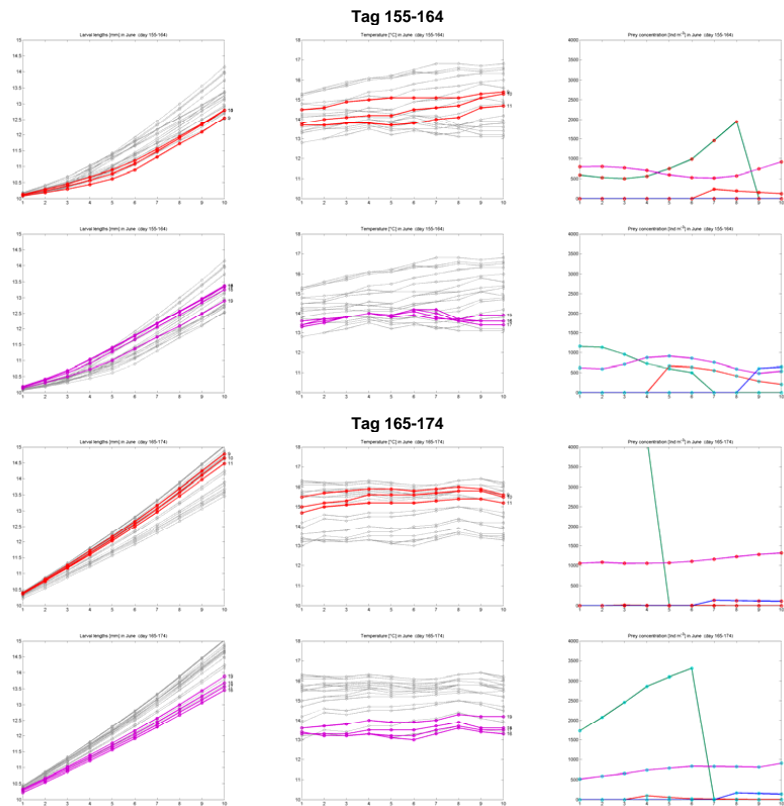
In Abb. 4.6 wurden für drei Zeitabschnitte die Entwicklung der zwanzig Larven aufgetragen (graue Kurven) und an jeweils einer Position der Regionen C1, F1 und F2 (Küste), sowie S1 und O1 (Offshore) farblich hervorgehoben. Die Definition der Regionen ist in Abb. 4.4 gegeben, wobei nun die Farben den einzelnen Stationen einer Region zugeordnet sind. Damit ist ein visueller Vergleich der Larvenentwicklung in den verschiedenen Regionen möglich.

Es zeigt sich deutlich eine wechselnde Rangordnung bezüglich der Längenentwicklung zwischen den Regionen, aber auch innerhalb der Regionen. Generell zeigen die Larven in den drei Küstenregionen beste Entwicklung in der zweiten und dritten Simulationsperiode (zweite Junihälfte), während sie im ersten Lauf (Anfang Juni) geringeres Wachstum aufweisen (am deutlichsten in der Region F2). In den küstenfernen Regionen zeigt sich dagegen eine variable Entwicklung. Die Larven der nordwestlichen Stationen (15–18) wachsen in der ersten Simulation teilweise schneller als an der Küste. Auffallend ist auch der Wechsel innerhalb der Offshore-Regionen zwischen den Positionen 12–13 und 14–15 (S1) sowie 16–17 und 18–19 (O1). Entwickeln sich ab Tag 155 die Larven an den Positionen 14–17 (jeweils rot und magenta) schneller als an den anderen Stationen ihrer Region, so verhält es sich in den zwei folgenden Zeiträumen umgekehrt. Bei dieser räumlich-zeitlichen Variabilität spielt nicht nur die absolute Futtermenge, sondern auch die nutzbare Futtermenge eine wesentliche Rolle. Dies wird in einer genaueren Betrachtung zweier konträrer Positionen verdeutlicht.

Abb. 4.7 zeigt die Längenentwicklung, die Temperatur und Abundanz in den verwertbaren Futterklassen 400–700  $\mu\text{m}$  für die Küstenregion F2 sowie die Offshore-Region O1 im Vergleich zu allen übrigen Positionen. Dabei wachsen die Larven ab Tag 155 schneller im ablandigen Gebiet, während es zehn Tage später ab Tag 165 genau umgekehrt ist. Der Vergleich der Temperaturen in diesen Zeiträumen ergibt, daß jeweils höhere Temperaturen im Küstenbereich herrschen. Der Unterschied erklärt sich somit aus dem zur Verfügung stehenden Futter. Dabei ist nicht die gesamte Futtermenge ausschlaggebend. Im ersten Zeitabschnitt steht den Larven mehr Futter zur Verfügung, jedoch in einer Größenklasse, welche zu diesem Zeitpunkt nicht genutzt werden kann.

## 4.4 Vergleich verschiedener Futterfelder für das Wachstum

Die zeitliche Entwicklung der in drei Varianten aus dem ECOHAM-Modellsystem abgeleiteten Futterklassen, nämlich der Population, dem restlichen Zooplankton und der Summe beider, wurden mit Feldern aus einer unabhängigen Modellvariante nur mit Bulk-Zooplankton

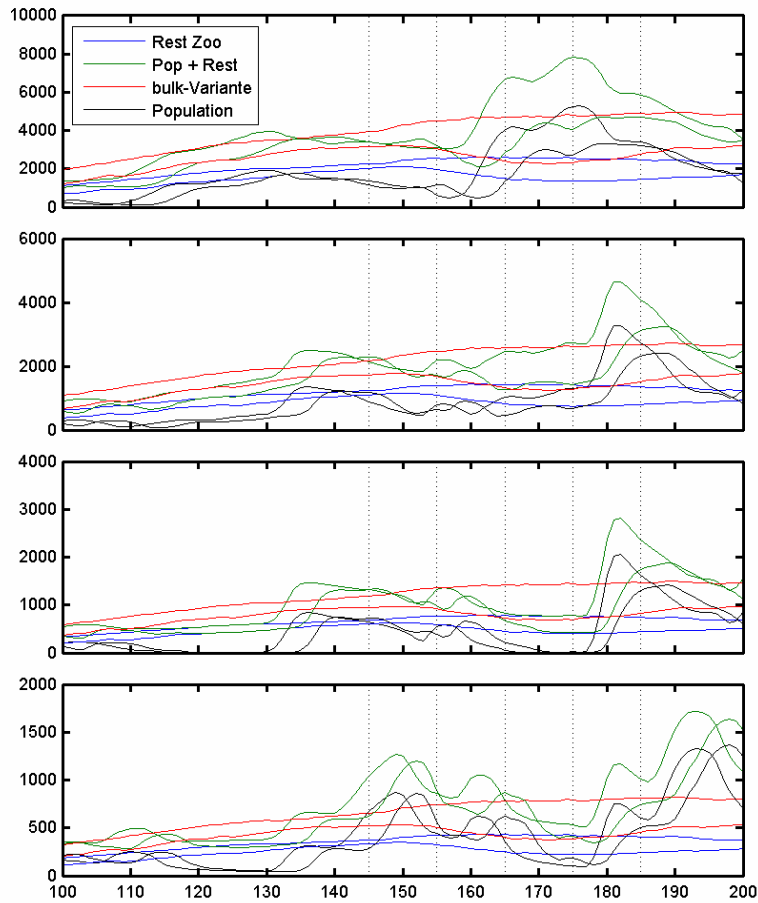


**Abb. 4.7:** Vergleich der Larvenlänge, der Temperatur und der Futterbedingungen für zwei Zeiträume an den Positionen 9 und 17 (s. Abb. 4.4).

**Fig. 4.7:** Comparison of larval length, temperature and food conditions for two time periods at stations 9 and 17 (s. Fig. 4.4).

in Abb. 4.8 verglichen. Es zeigt sich, daß die ausgeprägte zeitliche Variabilität der Population (schwarz) in den Futterfeldern aus Bulk-Zooplankton nicht zu finden ist. Vielmehr ist die zeitliche Entwicklung in allen Längenklassen identisch, lediglich die Abundanzwerte sind unterschiedlich. Dagegen zeigt die Population zwischen den Maxima der Längenklassen einen zeitlichen Versatz, der in der sukzessiven Stadienentwicklung begründet ist. In Abb. 4.9 (links) werden die Längenentwicklungen der Sprottenlarven mit den verschiedenen Futterfeldern noch einmal detailliert für diese zwei Positionen gezeigt.

Trotz unterschiedlicher Abundanz mit Ausnahme der Population im ersten Lauf führen alle Futterfelder zu gleichen Larvenentwicklungen. Die Ursache liegt in der Begrenzung der Futteraufnahme im Wachstumsmodell durch den Maximalwert  $C_{max}$  (s. Abb. 4.1). Dieser Wert sorgt im IBM dafür, daß die Larven bei sehr hohen Futterwerten nicht überproportional schnell wachsen. Das bedeutet an dieser Stelle, daß mit allen simulierten Beutefeldern

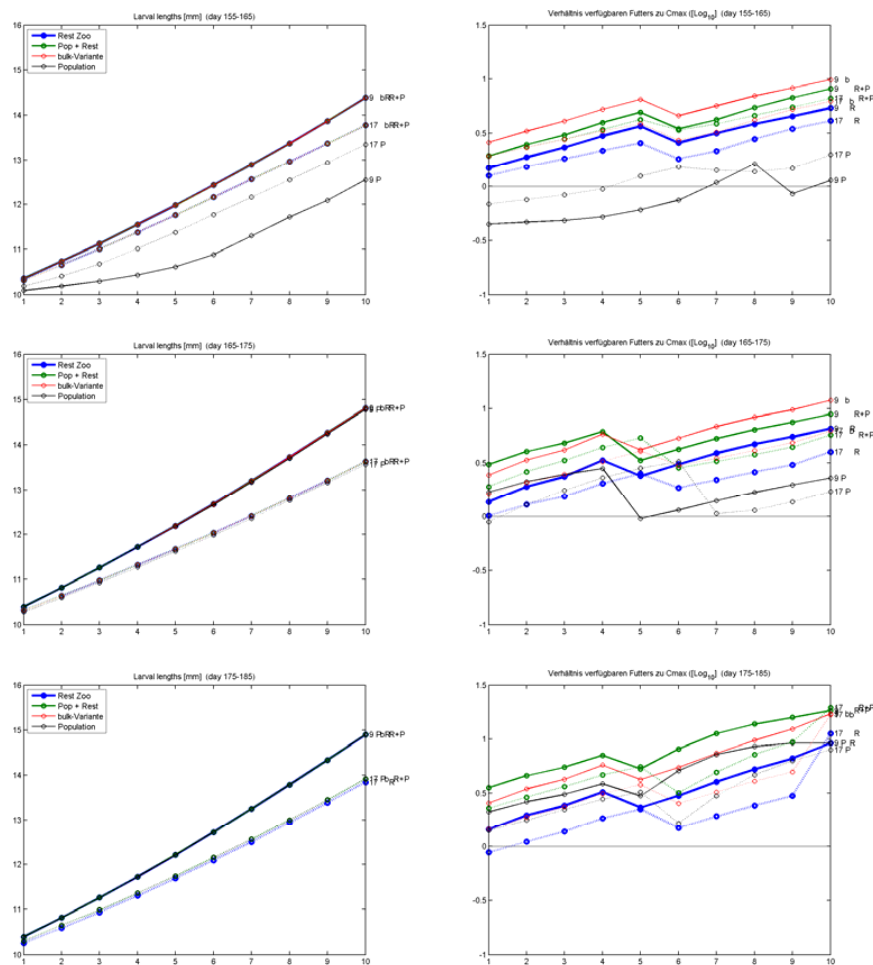


**Abb. 4.8:** Entwicklung der Abundanz in den Größenklassen 400–700  $\mu\text{m}$ . Dargestellt aus verschiedenen Anteilen vom Zooplankton an den Stationen 9 und 17 (mit jeweils gleicher Farbe). Die senkrechten Linien markieren die untersuchten 10-Tages-Zeiträume.

**Fig. 4.8:** Development of abundances in size classes of 400–700  $\mu\text{m}$  estimated from different zooplankton state variables at stations 9 and 17 (both with the same color). Dotted lines indicate the investigated 10-day-periods.

ausreichend Futter zur Verfügung steht. In welchem Maß das Überangebot vorhanden ist, liefert das Verhältnis der aus dem IBM für das Angebot ermittelten Futtermenge und dem temperaturabhängigen Wert  $C_{max}$ , wie in Abb. 4.9 (rechts) aufgetragen.

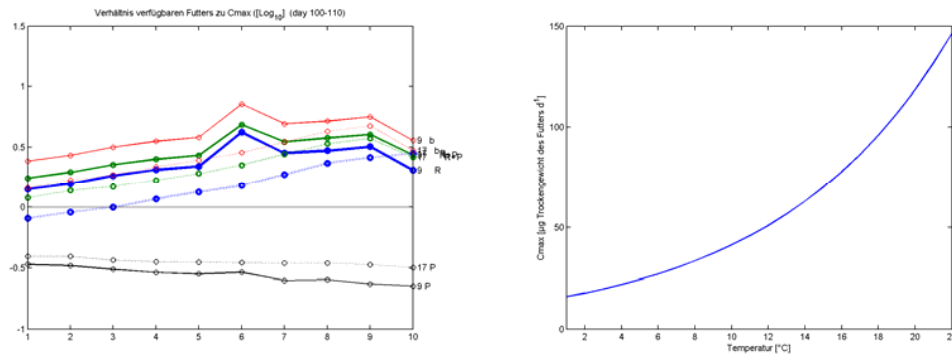
Auf der logarithmischen Skala steht den Sprottenlarven bei einem Wert von 0 genau die Menge  $C_{max}$  zur Verfügung, während ein positiver Wert einen Nahrungsüberfluß darstellt. Die Abbildung zeigt, daß die Population (schwarz) allein nicht immer genügend Futter zur Verfügung stellt, während das restliche Zooplankton (blau) Futtermengen zwischen  $C_{max}$  und dessen fünffachen Wert hervorbringt. In der Summe (grün) entspricht die Futtermenge etwa der Größenordnung, die auch aus dem Bulk-Lauf (rot) ermittelt wurde. Für eine



**Abb. 4.9:** Links: Längenentwicklung der Sprottenlarven bei Nutzung von vier verschiedenen Futterfeldern an den Positionen 9 (–) und 17 (:) für drei Zeitabschnitte. Rechts: Verhältnis des verfügbaren Futters zum Schwellwert  $C_{max}$  ( $\log_{10}$ ) für die vier verschiedenen Beutfelder (nach Abb. 4.8) an den beiden Positionen 9 und 17.

**Fig. 4.9:** Left: Development of larval length using four different food sources at positions 9 (–) and 17 (:) within three time frames. Right: Proportion of food available and  $C_{max}$  on a  $\log_{10}$  scale. Each panel shows graphs at four different food sources at positions 9 and 17.

Untersuchung der limitierenden Wirkung des Futterangebotes, wurde daher eine zusätzliche Simulation für April (ab Tag 100) durchgeführt, wenn die Zooplanktonbiomasse mit ca.  $2 \text{ mg C m}^{-3}$  deutlich geringer ist (gegenüber  $6\text{--}7 \text{ mg C m}^{-3}$  im Juni). Auch hier liegt die verfügbare Nahrungsmenge für alle Futterfelder aus Bulk-Zooplankton über dem Grenzwert  $C_{max}$  (Abb. 4.10), während aus der Population allein das Futter deutlich unterhalb dieses Wertes bleibt. Wie ist das zu verstehen? Im Frühjahr ist nicht nur die Planktonkonzentra-

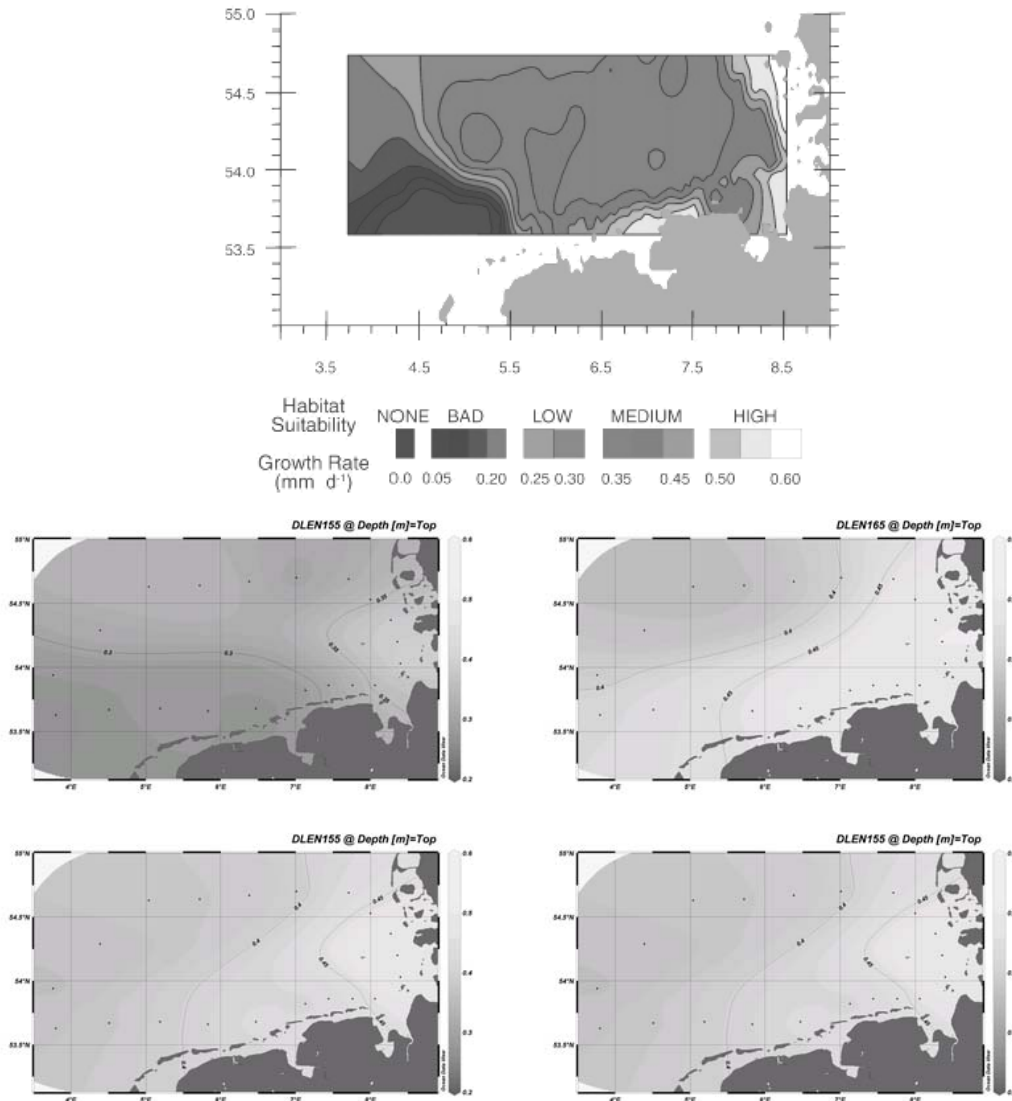


**Abb. 4.10:** Links: Verhältnis des verfügbaren Futters zum Schwellwert  $C_{max}$  ( $\log_{10}$ ) aus Simulationen mit vier verschiedenen Beutefeldern im April. Rechts:  $C_{max}$  in Abhängigkeit von der Temperatur. **Fig. 4.10:** Left: Proportion of food available and  $C_{max}$  ( $\log_{10}$ ) from simulations at four different food sources in April. Right: Temperature dependent function of  $C_{max}$ .

tion geringer, sondern auch die Temperatur. Somit ist auch der temperaturabhängige  $C_{max}$  niedriger, und das Verhältnis von Futter aus dem Bulk-Zooplankton und  $C_{max}$  ändert sich kaum. Wie in der Deutschen Bucht gezeigt (Artikel III), nimmt das Bulk-Zooplankton über einen größeren Zeitraum stetig zu, während die Population erst Mitte April ihre erste Generation ausbildet. *Pseudocalanus* allein stellt im Frühjahr keine ausreichende Futterquelle dar.

Fazit: Diese Ergebnisse weisen die Deutsche Bucht als Gebiet guter Futterbedingungen aus und somit als geeignetes Habitat für junge Sprottenlarven.

Diese Schlußfolgerung stimmt mit früheren Untersuchungen ([Bartsch und Knust, 1994](#); [Lee und Ramster, 1981](#); [Munk, 1993](#)) überein. Somit bleibt die Frage, ob die hier berechneten Futterfelder in der richtigen Größenordnung liegen. Wie viele Sprotten sich auf diesen Futterfeldern entwickeln können, wäre in einer quantitativen Analyse mit dem IBM zu untersuchen. Hierzu werden Simulationen mit Populationen von Sprotten ebenso wie entsprechende Validationsdaten aus Feldmessungen zum Vergleich benötigt. Mit den hier beschriebenen Mitteln läßt sich die Habitateignung wie in [Kühn et al. \(2008\)](#) darstellen, wie sie sich aus den unterschiedlichen Futterfeldern ergibt (Abb. 4.11). Dabei zeigt das obere Bild die Wachstumsverteilung im Juni aus Futterfeldern aus Messungen nach [Kühn et al. \(2008\)](#). Zum Vergleich ist nun die Wachstumsverteilung der Sprottenlarven bei modellierten Futterfeldern für Juni (ab Tag 155 und ab Tag 165) aufgetragen, links für die Population und rechts für die Summe aus Population und restlichem Zooplankton. Dabei zeigt sich ab Tag 155 bei Futter aus der Population ein ähnliches Muster wie aus gemessenen Futterfeldern mit geringem Wachstum in der südlichen Nordsee, wobei die Larven bei modellierten Futterfeldern insgesamt höhe-



**Abb. 4.11:** Wachstum bei unterschiedlichen Futterfeldern und Temperatur im Juni 2004. Oben: Habitatseignung mit Futterfeldern aus Messungen nach Kühn et al. (2008). Unten: Habitatseignung mit Futterfeldern aus dem Modell für die Zeiträume Tag 155–164 (mitte) und Tag 165–174 (unten) aus der Population (links) und für die Summe aus Population und restlichem Zooplankton.

**Fig. 4.11:** Growth at different food sources and temperature conditions in June 2004. Upper panel: Habitat suitability using prey fields from observations after Kühn et al. (2008). Lower panels: Habitat suitability using prey fields from the ecosystem model for days 155–165 (middle) and 165–175 (bottom) estimated from the population only (left) and the sum of population and rest zooplankton (right).



res Wachstum aufweisen. Hier liegt das Minimum bei  $0,25 \text{ mm d}^{-1}$ . Unter Zunahme des restlichen Zooplanktons zeigen die Larven im Küstenbereich mittleres bis hohes Wachstum ( $0,45\text{--}0,5 \text{ mm d}^{-1}$ ) und bei geringerer Temperatur im Offshore-Bereich mittleres Wachstum ( $0,35\text{--}0,4 \text{ mm d}^{-1}$ ).



## 5 Diskussion und Schlußfolgerungen

Die Modellierung sollte kein Ende in sich selbst haben -  
Um nützlich zu sein, sollte sie Teil eines größeren Zusammenhangs sein,  
um spezifische Fragen zu beantworten.

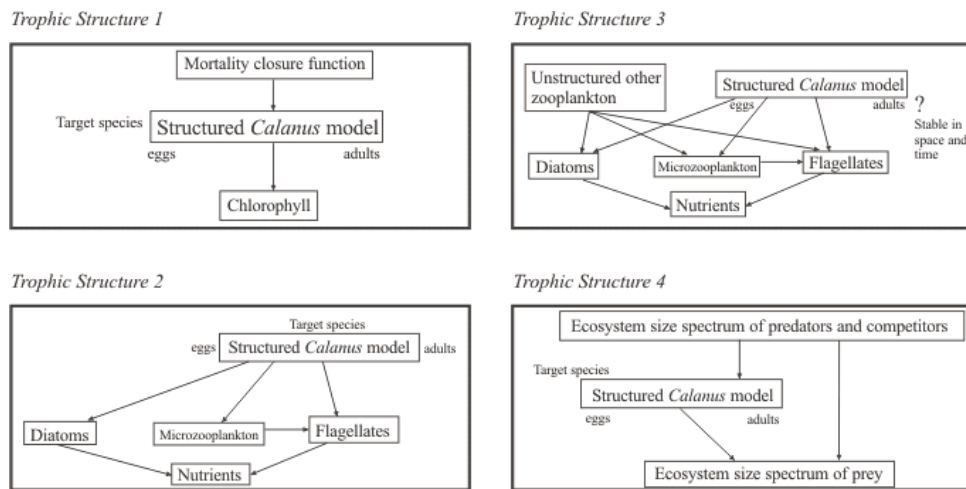
---

(Paul J. Somerfield  
Plymouth Marine Laboratory)

Die vorliegende Dissertation beschreibt die Parametrisierung einer Zooplanktonpopulation sowie die Implementierung und Anwendung eines entsprechenden Moduls innerhalb eines Ökosystemmodells. Während in GLOBEC auf internationaler Ebene *Calanus* sp. als dominanter und vielfach erforschter Copepode als eine Hauptschlüsselart betrachtet wurde, dem sich viele Modelle widmeten (vgl. Kapitel 1.4), wurde für die Untersuchungen in GLOBEC-Germany auf Grund seiner Bedeutung für die Deutsche Bucht die kleine Copepodenart *Pseudocalanus elongatus* ausgewählt (s. Kapitel 3).

In der Modellentwicklung wurde dem Ansatz des internationalen GLOBEC-Programms ([www.globec.org](http://www.globec.org)) gefolgt, wonach die Komplexität in der Auflösung von Zooplankton schrittweise erhöht werden soll (Abb. 5.1). Die Untersuchungen führten zu folgenden drei Veröffentlichungen: Die erste Struktur (*trophic structure 1* in Abb. 5.1) wurde mit einem Populationsmodell basierend auf dem Modell von [Fennel \(2001\)](#) in [Stegert et al. \(2007\)](#) realisiert (Artikel I). Es handelt sich dabei um die *Pseudocalanus elongatus* Population, die eine spezifische Futtermenge zur Verfügung hat und in ihrem Zuwachs durch Mortalität begrenzt wird. Die Einbindung in das Ökosystemmodell ECOHAM mit Nährstoffkreislauf, Phytoplankton als Futter und der Zooplanktonpopulation als trophischem Abschluß wurde in [Moll und Stegert \(2007\)](#) umgesetzt (Artikel II). *Pseudocalanus elongatus* als omnivore Copepodenart wurde selektiver Fraß auf Phytoplankton, Bakterien und Detritus ermöglicht und bildet die *trophic structure 2* aus Abb. 5.1. Die dritte Struktur, die regionale Verteilung in Konkurrenz zum 'restlichen' Zooplankton, wurde schließlich in [Stegert et al. \(eingereicht\)](#) untersucht und ist als Manuskript eingereicht worden (Artikel III). Die letzte Struktur (*trophic structure 4* in Abb. 5.1) bildet eine Idealisierung mit Wechselwirkungen basierend auf einem Größenspektrum von vielen verschiedenen Phyto- und Zooplanktonpopulationen.

Für die Population von *Pseudocalanus elongatus* konnten mit Hilfe des Modellsystems Ergebnisse zur Entwicklung, zur räumlich-zeitlichen Verteilung sowie ihrer Bedeutung im



**Abb. 5.1:** Strukturdiagramm des internationalen GLOBEC-Vorhabens für die Modellierung von Ökosystemen (Werner et al., 2001).

**Fig. 5.1:** Conceptual diagram of the international GLOBEC program for modelling marine ecosystems (Werner et al., 2001).

marinen Nahrungsnetz der Nordsee, insbesondere der Deutschen Bucht, erzielt werden. Dabei wurde auf die Verknüpfung der physikalischen und biologischen Faktoren Wert gelegt. So wurde das stadienabhängige Wachstum in Abhängigkeit von Futterangebot, Temperatur und Körpergewicht parametrisiert. Gemessen an den simulierten Generationszeiten wirkt sich die Änderung der Temperatur stärker aus als die Futtermenge (Artikel I). Die Futtermenge hingegen ist die bestimmende Größe für die Abundanz der Population (Artikel II). Die Mortalität zeigt im Modell ebenfalls Auswirkung auf die Abundanz, nicht jedoch auf die Entwicklungszeit, wie die Sensitivitätsstudie der Generationszeit ergab (Artikel I). Mit dem dreidimensionalen ECOHAM-Modellsystem konnten sowohl die zeitliche als auch die räumliche Entwicklung in Abhängigkeit von Umweltfaktoren wie Temperatur, Strömung und Nährstoffverteilung in der Deutschen Bucht simuliert werden (Artikel III). So wurden vier bis acht Generationen pro Jahr ermittelt, mit den höchsten Werten im Bereich der produktiven Doggerbank. Das Verhältnis der Population zum restlichen Zooplankton beträgt bis zu 50% der Biomasse im Sommer und weist somit *Pseudocalanus elongatus* als wichtige Art in der Deutschen Bucht aus, deren Bedeutung auch als Futterquelle für Sprotten gezeigt wurde (Kapitel 4).

Abschließend sollen an dieser Stelle übergeordnete Fragestellungen in Bezug auf die Populationsmodellierung behandelt werden:

- 
- Inwieweit ist die Verknüpfung von Population und restlichem Zooplankton stabil in Raum und Zeit (Abb. 5.1, 3)?
  - Welchen Einfluß hat die Erweiterung der Komplexität innerhalb der trophischen Stufen auf das Modell und seine Beschreibung des Zooplanktons (Abb. 5.1, 4)?
  - Was ist für die Nutzung des Zooplanktons als Futterquelle für die Modellierung von Fischlarven zu beachten?

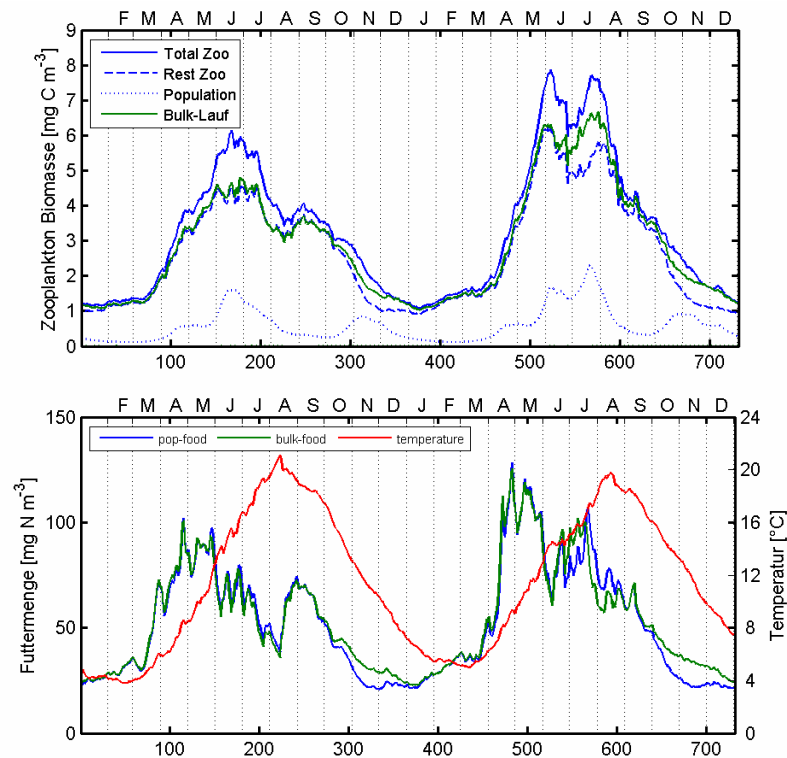
Dies soll mit Hilfe des ECOHAM-Modellsystems beantwortet werden.

### **Betrachtung des zeitlichen Gleichgewichtes der Zooplanktongruppen**

Die Simulation für 2003–2004 zeigte, daß die Zu- und Abnahme beider Zooplanktongruppen durch die gegebenen physikalischen und biologischen Faktoren reguliert werden. Sowohl die Population als auch das restliche Zooplankton werden im Winter durch Temperatur- und Futterbedingungen reduziert (Abb. 5.2). Wie verhält sich die Zooplanktonbiomasse, wenn die Population nicht explizit berechnet wird, sondern das gesamte Zooplankton durch eine Zustandsvariable beschrieben wird, die oft als *Bulk-Variante* bezeichnet wird und Gegenstand von Modellvergleichen ist (*Radach und Moll, 2006*)?

In Abb. 5.2 sind die verschiedenen Bestandteile der Zooplanktonbiomasse an einer Station in der Deutschen Bucht (GLOBEC Station GG#32) über zwei Jahre aufgetragen. Dabei beschreiben die blauen Kurven den Verlauf für die Population, das restliche Zooplankton und die Summe aus beiden aus der Simulation, die in Artikel III ausgewertet wurden, und die grüne Kurve zeigt die Biomasse aus der oben benannten Bulk-Variante mit zum restlichen Zooplankton des Populationslaufs identischer Parametrisierung. Im Vergleich der zwei simulierten Jahre zeigen sich Merkmale, die in beiden Varianten auftreten, wie z.B. der Biomasseanstieg im März/April, aber auch zwischenjährige Unterschiede, wie das geringere Maximum im Herbst 2003 gegenüber 2004 oder der stärkere zweite Peak nach dem Frühjahr im Juli 2004. Betrachtet man die Unterschiede zwischen den Versionen, so zeigt sich folgendes Phänomen:

Das gesamte Zooplankton im Simulationslauf mit Population ist höher als in der von vielen anderen Modellen verwendeten Bulk-Variante. Vielmehr ist diese für einen großen Zeitraum sehr ähnlich zum Verlauf des restlichen Zooplanktons (blau gestrichelt). Dies erklärt sich durch ausreichend Futter und seltene Zeiten der Futterlimitierung. Die Biomasseentwicklung des Bulk-Zooplanktons ist somit durch die maximale Futterrate und den von der Temperatur abhängigen Term begrenzt, welche für beide Simulationen nahezu identisch sind. Unterschiede treten mit zunehmendem Anteil der Population im Herbst auf, wenn der Kon-



**Abb. 5.2:** Zeitreihe für die Station GG#32 in der Deutschen Bucht an der Oberfläche über zwei Jahre aus dem Populationslauf (blau) und dem Bulk-Lauf (grün). Oben: Zooplanktonbiomasse. Unten: Futtermenge (zusammengesetzt aus Phytoplankton, Detritus und Bakterien) und Temperatur (rot).  
**Fig. 5.2:** Biannual time series of surface values at station GG#32 in the German Bight from simulation runs with population (blue) and without population (green). Upper panel: Zooplankton biomass. Lower panel: Food concentration (of phytoplankton, detritus and bacteria) and temperature (red).

kurrenzdruck seitens der Population zunimmt und damit die restliche Zooplanktonbiomasse abnimmt, während in der Bulk-Variante diese Konkurrenzsituation gerade nicht gegeben ist.

Welche Schlußfolgerungen ergeben sich daraus für die von [Werner et al. \(2001\)](#) gestellte Frage nach der Stabilität der Simulation? Durch Konkurrenz um Nahrung sind beide Zooplanktongruppen in ihrem Zuwachs begrenzt. Damit wird das Gleichgewicht zwischen den Zooplanktonversionen erzielt und die Unterschiede für die *Pseudocalanus* Population treten deutlich hervor. Um identische Werte für das gesamte Zooplankton in beiden Varianten zu erhalten, wenn kein Futtermangel auftritt, müßte die maximale Ingestionsrate in der Bulk-Variante höher angesetzt werden als bei der Beschreibung des restlichen Zooplanktons.

---

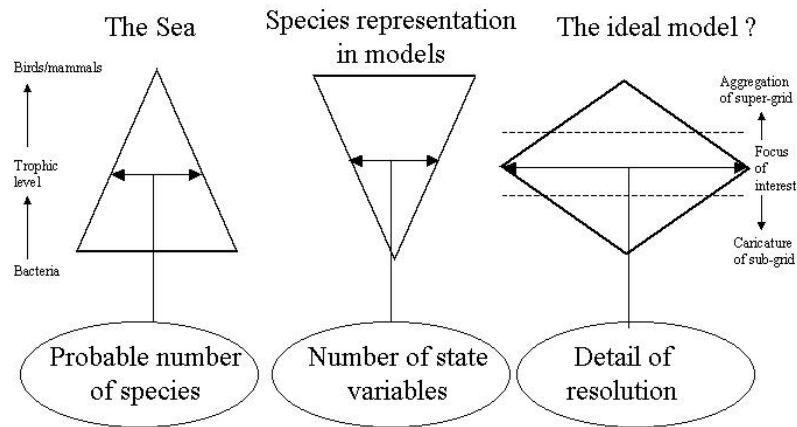
## Betrachtung der Komplexität im Modell

Nach dem Ansatz von GLOBEC (Abb. 5.1) beinhaltet die vierte trophische Struktur ein Spektrum an Prädatoren, welche die Mortalität der Population bestimmt und das Nahrungsnetz durch die trophische Stufe der Fische schließt. Die Arbeiten dazu wurden in Kapitel 4 beschrieben und sollen nun diskutiert werden. Ansätze, Fischpopulationen mit den unteren trophischen Stufen explizit zu verbinden, wurden in den letzten Jahren z. B. von *Fennel (2008)* für die Ostsee und *Megrey et al. (2007)* für den Nordpazifik vorgenommen. In einer dekadischen Simulation verglichen *Rose et al. (2004)* eine entkoppelte Variante, d. h. Zooplanktonfelder werden gespeichert und wie bei *Kühn et al. (2008)* in das Fischmodell eingelesen, mit der gekoppelten Simulation, die in *Megrey et al. (2007)* beschrieben wurde. Die gekoppelte Variante zeigte dabei ein geringeres mittleres Gewicht der Fische ebenso wie eine stärkere Reduktion der Zooplanktonbestände im Herbst, die sich bis auf die Phytoplanktonbestände und die Nährstoffkonzentrationen auswirkte. Welche Auswirkungen können damit für das Modellsystem in der Nordsee diskutiert werden? Für das Populationsmodell wurden in der vorliegenden Arbeit konstante Mortalitätsraten angenommen. Wie in Artikel III diskutiert, ist jedoch die Mortalität zeitlich variabel (*Ohman und Wood, 1996*). Mit der Einbindung einer höheren trophischen Stufe könnte auch eine zeitlich dynamische Mortalität auf das Zooplankton realisiert werden. Eine Folge wäre nach *Rose et al. (2004)* eine Reduktion der Zooplanktonbiomasse im Herbst. Hierin liegt eine mögliche Erklärung der beobachteten reduzierten Abundanz bei Helgoland Reede *Stegert et al. (eingereicht, Abb. 11)* im Spätsommer, die im ECOHAM-Zooplankton-Modellsystem über reduzierte Nahrungsaufnahme bei höheren Temperaturen realisiert wurde.

Das Einbinden der Fische wäre jedoch mit einer erheblichen Erhöhung der Komplexität im Modell verbunden, die zur Zeit für dreidimensionale Anwendungen nicht bewältigt werden kann. Als eine sinnvolle Balance zwischen nötiger Auflösung und möglicher Komplexität empfehlen *de Young et al. (2004)* einen sogenannten Rhomboid-Ansatz (Abb. 5.3). Dieser sieht eine hohe Auflösung auf der jeweils fokussierten trophischen Stufe vor. Für die Untersuchungen von Copepoden unterstützt dieser Ansatz die in dieser Arbeit vorgenommene Auflösung der Population, schlägt aber eine (geringer aufgelöste) höhere trophische Stufe vor. Liegt der Fokus auf Populationen von Fischen, so wird wiederum eine vereinfachte Beschreibung des Zooplanktons als Futterquelle empfohlen. Doch wie kann diese Vereinfachung ausfallen? Dies führt zum dritten Aspekt:

## Ansätze für die Aufbereitung des Zooplanktons als Futter

Man kann einerseits von der Gesamtzooplanktonmasse ausgehen. *Daewel et al. (2008)* schlagen in ihrem Ansatz die Verwendung einer Zustandsvariable vor, aus der das Futterspek-



**Abb. 5.3:** Der Rhomboid-Ansatz: Schematische Darstellung der Beziehung zwischen trophischer Stufe (vertikal) und Komplexität (horizontal) in Ökosystemmodellen. Höchste Komplexität liegt auf der Ebene der zu untersuchenden Spezies vor (Werner, 2000).

**Fig. 5.3:** The Rhomboid approach for ecosystem modelling: Relationship of trophic level (vertical) and suggested complexity (horizontal). Highest complexity exists on the level of interest (Werner, 2000).

trum abgeleitet wird (Kapitel 4). Der Vorteil dieser Methode liegt klar in der reduzierten Anzahl von Zustandsvariablen in einem gekoppelten Ökosystem-Zooplankton-Modellsystem. Bei Einbindung weiterer Populationen in ein Modellsystem (bei gleichem Ansatz wie hier für *Pseudocalanus* vorgestellt) kommen jeweils zehn Variablen für jede Population hinzu. Zur Zeit ist nur eine vereinfachte Darstellung mit reduzierter Variablenanzahl technisch umsetzbar.

Die Untersuchungen der Mageninhalte von Sprottenlarven (Dickmann, 2006) ergaben, daß in der Deutschen Bucht die Zielarten *Pseudocalanus*, *Acartia*, *Temora* sowie Cladoceren etwa 75% des Futters ausmachen (Abb. 4.3), so daß sich mit diesen vier Arten bereits eine plausible Futtermenge ergibt. Die Strukturen, die sich in der Futterauswahl der Sprotte zeigen, können jedoch nicht ohne weiteres aus dem Gesamtzooplankton erschlossen werden. In Kapitel 4 wurde gezeigt, daß sich die Entwicklung der Population mit den fünf Stadiengruppen auf die feiner aufgelösten Größenklassen des Futters der Sprotten abbilden läßt (Abb. 4.5). Darin zeigt sich die Qualität der Methoden, die artenspezifische Verteilungen über die Größenklassen bilden, welche die zeitliche Variabilität besser abbilden. Die Beziehungen von Abundanzen und Längenklassen lassen sich auf diese Weise mit größerer Sicherheit bestimmen als aus dem gesamten Zooplankton.

Hier dient die Modellvariante mit integrierter Populationsdynamik für *Pseudocalanus elongatus* als Informationsquelle für Parameter, die schwierig aus Messungen zu ermitteln



sind (wie auch in Artikel III dargestellt). So lassen sich mit einem Modell mit Physiologie die Muster einer allgemeinen Parametrisierung ableiten. Ein möglicher Parameter ist die Anzahl von Generationen von *Pseudocalanus elongatus* im Jahresgang, die aus dem Modell auch in ihren räumlichen Unterschieden aufgelöst werden kann. Mit dem ECOHAM-Zooplankton-Modellsystem liegt ein generisches Mittel vor, derartige Parameter auch für andere Arten zu ermitteln und mit zunehmender Rechnerkapazität diese zusammenzuführen. Hierin liegt die Schnittstelle der Zooplankton-Populationsmodellierung zu den Fischereiwissenschaften, um Aussagen zur Rekrutierung von Jungfischen basierend auf der Futtermenge zu treffen.



## 6 Danksagung

Mein Dank gilt allen Menschen, die mir bei der Erstellung dieser Arbeit geholfen haben und mit in den vergangenen drei Jahren zur Seite gestanden haben.

An Prof. Dr. Jens Meincke richte ich meinen herzlichen Dank, der sich der Betreuung dieser Arbeit angenommen hat und mich zuvor durch das Studium begleitet hat. Für die Offenheit gegenüber der biologischen Ausrichtung und für die Unterstützung in der zeitlichen wie inhaltlichen Gestaltung der Arbeit.

Dr. Andreas Moll danke ich für seine Betreuung der Arbeit, die Hilfe und Struktur gab, um die Arbeit voranzubringen und Offenheit und Freiheit, eigene Ideen und Methoden einzubringen und die Arbeit zu gestalten. Danke für ein stets offenes Ohr und Verständnis für alle Dinge, die über fachliche Belange weit hinausgingen. Danke für die Offenheit und Ehrlichkeit, die aus der Betreuung eine Freundschaft werden ließ.

Der Gruppe der Ökosystemmodellierung am IfM danke ich für alle Unterstützung und 'Mitbetreuung':

Dr. Hermann-Josef Lenhart, der auch in persönlichen Fragen und Überlegungen da war, sich Zeit genommen hat.

Dr. Wilfried Kühn, durch den ich - und damit auch die Arbeit - den Bezug zur Fischereiwissenschaft bekommen habe und bei der Erstellung des Kapitel 4 behilflich war und der wie auch

Dr. Johannes Pätsch in technischen Fragen geduldig zur Seite stand.

Markus Kreuz, der in den zweieinhalb Jahren als Zimmergenosse das Populationsmodell mit weitergeführt und gestaltet hat, für die weiterbringenden Diskussionen und für eine wundervolle Fahrt nach Marseille.

Bente Tiedje, die im vergangenen Jahr dafür sorgte, daß es im Zimmer nicht zu einsam ist, für Ihre Aufmerksamkeit und Mitversorgung.

Dr. Susanne Tamm und Dr. Larissa Müller für ihre morlaische Unterstützung und Hilfe in vielen Verwaltungs- und amtlichen Belangen.

Silke Hinze, Petra Nerge und Christian für ihre Anteilnahme und ihr Mitfiebern.

Sie alle hatten stets ein offenes Ohr und Zeit für mich und haben mich so aufgenommen wie ich bin.

Ebenso danke ich allen Kollegen und Kommilitonen, die Interesse an meiner Arbeit hatten und mich unterstützt haben. Besonderer Dank gilt dabei

Prof. Dr. Michael St. John und Prof. Myron Peck für die Unterstützung beim Stipendienantrag, sowie Ute Daewel vom Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft.

Prof. Dr. Jan Backhaus und den Kollegen aus der Schelfmeerozeanographie.

Dr. Thomas Pohlmann für die Hilfe bei der Aufbereitung der NCEP-Daten.

Dr. Ilse Hamann von der DGM-Geschäftsstelle für die Unterstützung bei der Formulierung englischer Texte.

Dank auch an alle GLOBEC-Kollegen, insbesondere

Dr. Jasmin Renz für die gute und fruchtbare Zusammenarbeit, für das Hinterfragen und den biologischen Input.

Prof. Dr. Wolfgang Fennel und Dr. Thomas Neumann vom IO Warnemünde für den Austausch in der Modellierung, für die Bereitstellung des Populationsmodells und die Unterstützung.

allen, die Interesse an der Modellierung gezeigt haben.

Einen ganz besonderen Dank richte ich an Prof. Dr. François Carlotti, von dem ich im Rahmen des PROCOPE-Austauschs sehr viel lernen durfte und in drei Aufenthalten in Lyon und Marseille viel erleben konnte. Danke für die wunderbare Aufnahme und die fruchtbare Zusammenarbeit, sowie die hilfreichen Ergänzungen im Parametrisierungsartikel.

Schließlich danke ich meiner Familie von ganzem Herzen für die treue Unterstützung, für alles Mitfeiern, Mitleiden und Mitfreuen. Danke, daß Ihr mir stets zur Seite standet und ich so den nötigen Freiraum für die Arbeit haben konnte.

## 7 Beitrag zu den Publikationen

### Artikel I

Die Parametrisierung wurde im Rahmen des DAAD-Austauschprogramms PROCOPE zusammen mit den Co-Autoren erarbeitet. Die gezeigten Simulationsläufe habe ich durchgeführt und den Text unter Mithilfe der Co-Autoren verfaßt. Die Sensitivitätsanalyse wurde von mir durchgeführt und ausgewertet.

### Artikel II

Der Einbau der *Pseudocalanus* Population in das ECOHAM-Modell in der hier dargestellten Form wurde von mir durchgeführt. Text und Inhalt wurde von den Autoren gemeinsam erarbeitet und die Abbildungen von mir erstellt.

### Artikel III

Erweiterungen des Programmteils für die Population wurden von Markus Kreis (Erweiterungen zu ECOHAM3 mit *Competition*) und mir (Einbindung in die aktuelle ECOHAM-Umgebung, genutzte Parametrisierung) eingearbeitet. Der Modellauf für 2003–2004 wurde von mir vorbereitet (Aufbereitung der meteorologischen und hydrodynamischen Antriebsdaten) und auf dem DKRZ-Großrechner durchgeführt. Der Inhalt der Auswertung wurde von den beiden ersten Autoren erarbeitet und von mir umgesetzt. Der Text wurde von mir verfaßt und von den Co-Autoren ergänzt.

### Kapitel 4

Die Methodik der Aufbereitung von Futterfeldern wurde zusammen mit Dr. Andreas Moll erarbeitet und von mir umgesetzt. Die IBM-Läufe wurden von Dr. Wilfried Kühn durchgeführt und unter seiner Mithilfe von mir ausgewertet.



# Literaturverzeichnis

- Alheit, J. (2007), Progress of the German GLOBEC project, *International GLOBEC Newsletter*, 13, 57–78.
- Arakawa, A., und V. R. Lamb (1977), Computational design of the basic dynamical processes of the UCLA general circulation model, *Methods in computational Physics*, 16, 173–263.
- Backhaus, J. O. (1985), A Three-Dimensional Model for the Simulation of Shelf Sea Dynamics, *Deutsche hydrographische Zeitschrift*, 38(4), 165–187.
- Bailey, R. S., E. Bakken, J. Alheit, O. Hagström, S. A. Iversen, P. O. Johnson, K. P. Madsen, D. W. McKay, und G. Naevdal (1990), Report of the Sprat Biology Workshop, *Tech. ber.*, Food and Agriculture Organization of the United Nations – Fisheries Department, ICES Cooperative Research Report.
- Baretta, J. W., W. Ebenhöf, und P. Ruardij (1995), The European Regional Seas Ecosystem Model (ERSEM), a complex marine ecosystem model, *Netherlands Journal of Sea Research*, 33(3-4), 233–246.
- Bartsch, J., und R. Knust (1994), Simulating the dispersion of vertically migrating sprat larvae (*Sprattus sprattus*) in the German Bight with a circulation and transport model system, *Fisheries Oceanography*, 3(2), 92–105.
- Barz, K., und H.-J. Hirche (2006), Abundance, distribution and prey composition of scyphomedusae in the southern North Sea, *Marine Biology*, 151(3), 1021–1033.
- Batchelder, H. P., C. A. Edwards, und T. M. Powell (2002), Individual-based models of copepod populations in coastal upwelling regions: implications of physiologically and environmentally influenced diel vertical migration on demographic success and nearshore retention, *Progress in Oceanography*, 53, 307–333.
- Beaugrand, G. (2004), Continuous Plankton Records: Plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958-1999). I. Introduction and methodology, *Marine Ecology Progress Series, Suppl.*, 3–10.
- Brockmann, U. H., R. W. P. M. Laane, und H. Postma (1990), Cycling of nutrient elements in the North Sea, *Netherlands Journal of Sea Research*, 26, 239–264.
- Bryant, A. D., M. Heath, W. S. G. Gurney, D. J. Beare, und W. Robertson (1997), The seasonal dynamics of *Calanus finmarchicus*: development of a three-dimensional structured population model and application to the northern North Sea, *Journal of Sea Research*, 38, 361–379.

- Carlotti, F., und G. Radach (1996), Seasonal dynamics of phytoplankton and *Calanus finmarchicus* in the North Sea as revealed by a coupled one-dimensional model, *Limnology and Oceanography*, 41(3), 522-539.
- Carlotti, F., und A. Sciandra (1989), Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development, *Marine Ecology Progress Series*, 56, 225-242.
- Carlotti, F., J. Giske, und F. Werner (2000), Modeling zooplankton dynamics, in: *ICES Zooplankton Methodology Manual*, Hrsg.: R. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H.-R. Skjoldal, und M. Huntley, S. 571-667, Academic Press, London.
- Corkett, C. J., und I. A. McLaren (1978), The biology of *Pseudocalanus*, *Advances in Marine Biology*, 15, 1-231.
- CPRS (2004), Continuous Plankton Records: Plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958-1999), *Marine Ecology Progress Series, Suppl.*, 1-75.
- Daan, N., P. J. Bromley, J. R. G. Hislop, und N. A. Nielsen (1990), Ecology of North Sea fish, *Netherlands Journal of Sea Research*, 26(2-4), 343-386.
- Daewel, U., M. A. Peck, C. Schrum, und M. A. St. John (2008), How best to include the effects of climate-driven forcing on prey fields in larval fish individual-based models, *Journal of Plankton Research*, 30(1), 1-5.
- Davis, C. S. (1984), Interaction of a copepod population with the mean circulation on Georges Bank, *Journal of Marine Research*, 42, 573-590.
- de Wilde, P., J. Jenness, und G. Duineveld (1992), Introduction into the ecosystem of the North Sea: Hydrography, biota, and food web relationships, *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 26(1), 7-18.
- de Young, B., M. Heath, F. Werner, F. Chai, B. Megrey, und P. Montfray (2004), Challenges of modeling ocean basin ecosystems, *Science*, 304(5676), 1463-1466.
- Delhez, E., und G. Martin (1994), 3D modelling of hydrodynamic and ecohydrodynamic processes on the north-western European continental shelf, *Bulletin de la Societe Royale des Sciences de Liege*, 63(1-2), 5-64.
- Dickmann, M. (2006), Feeding ecology of sprat (*Sprattus sprattus* L.) and sardine (*Sardine pilchardus* W.) larvae in the Baltic Sea and in the North Sea, Dissertation, Universität Rostock, Institut für Ostseeforschung.
- Dippner, J., G. Kornilovs, und L. Sidrevics (2000), Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea, *Journal of Marine Systems*, 25, 23-31.
- Fennel, W. (2001), Modelling of copepods with links to circulation models, *Journal of Plankton Research*, 23(11), 1217-1232.



- Fennel, W. (2008), Towards bridging biogeochemical and fish-production models, *Journal of Marine Systems*, 71(1-2), 171–194.
- Fennel, W., and T. Neumann (2003), Variability of copepods as seen in a coupled physical-biological model of the Baltic Sea, *ICES Marine Science Symposia*, 219, 208–219.
- Fisheries Research Services (2005), Zooplankton and Climate Change - the Calanus Story, *Information resources*, Marine Laboratory Aberdeen.
- Fransz, H. G., J. M. Colebrook, J. C. Gamble, and M. Krause (1991), The zooplankton of the North Sea, *Netherlands Journal of Sea Research*, 28(1/2), 1–52.
- Gaedke, U. (1990), Population dynamics of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia tonsa* in the Ems-Dollart-Estuary: a numerical simulation, *Archiv für Hydrobiologie*, 118(2), 185–226.
- Greve, W., F. Reiners, J. Nast, and S. Hoffmann (2004), Helgoland Roads meso- and macrozooplankton time-series 1974 to 2004: lessons from 30 years of single spot, high frequency sampling at the only off-shore island of the North Sea, *Helgoland Marine Research*, 58(4), 274–288.
- Gurney, W. S. C., D. C. Speirs, S. N. Wood, E. D. Clarke, and M. R. Heath (2001), Simulating spatially and physiologically structured populations, *Journal of Animal Ecology*, 70, 881–894.
- Heath, M. R., W. Robertson, J. Mardaljevic, and W. S. G. Gurney (1997), Modelling the population dynamics of *Calanus* in the Fair Isle current off northern Scotland, *Journal of Sea Research*, 38, 381–412.
- Hensen, V. (1887), Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren, *Berichte der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel*, 5, 1–107.
- Huang, D. (1995), Modelling studies of barotropic and baroclinic dynamics in the Bohai Sea, Dissertation, Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung der Universität Hamburg, Reihe B: Ozeanographie.
- IGBP (2003), Marine Ecosystems and Global Change: Global Ocean Ecosystem Dynamics, *IGBP Science Series*, 5, 1–36.
- Keister, J. E., and W. T. Peterson (2003), Zonal and seasonal variations in zooplankton community structure off the central Oregon coast, 1998-2000, *Progress in Oceanography*, 57(3-4), 341–361.
- Klein Breteler, W. C. M. (1982), The life stages of four pelagic copepods (Copepoda: Calanoida), illustrated by a series of photographs, *Netherlands Institute for Sea Research Publication Series*, 6.

- Klein Breteler, W. C. M., S. R. Gonzales, und N. Schogt (), Development of *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida) cultured at different temperature and food conditions, *Marine Ecology Progress Series*, 119, 99–110.
- Krause, M., und P. Martens (1990), Distribution patterns of mesozooplankton biomass in the North Sea, *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 44, 295–327.
- Krause, M., und J. Trahms (1983), Zooplankton dynamics during FLEX'76, in: *North Sea Dynamics*, Hrsg.: J. Sündermann und W. Lenz, S. 632–661, Springer Verlag, Berlin.
- Krause, M., J. W. Dippner, und J. Beil (1995), A review of hydrographic controls on the distribution of zooplankton biomass and species in the North Sea with particular reference to a survey conducted in January-March 1987, *Progress in Oceanography*, 35, 81–152.
- Krause, M., H. Fock, W. Greve, und G. Winkler (2003), North Sea Zooplankton: a review, *Senckenbergiana Maritima*, 33(1-2), 71–204.
- Kühn, W., und G. Radach (1997), A one-dimensional physical-biological model study of the pelagic nitrogen cycling during the spring bloom in the northern North Sea (FLEX'76), *Journal of Marine Research*, 55, 687–734.
- Kühn, W., M. A. Peck, H.-H. Hinrichsen, U. Daewel, A. Moll, T. Pohlmann, C. Stegert, und S. Tamm (2008), Spatial and temporal changes in the habitat suitability of the German Bight (southern North Sea) for larval sprat: An IBM approach using size-structured prey fields, *Journal of Marine Systems*, S. in press.
- Lee, A. J. (1980), North Sea: Physical Oceanography, in: *The northwest European Shelf Seas: The sea bed and the sea in motion II. Physical and chemical oceanography, and physical resources*, Hrsg.: F. T. Banner, M. B. Collins, und K. S. Mussie, S. 467–493, Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam.
- Lee, A. J., und J. W. Ramster (1981), *Atlas of the seas around the British Isles*, 56 S., Ministry of Agriculture, Fisheries and Food (MAFF), Lowestoft.
- Lenhart, H.-J. (2001), Effects of river nutrient load reductions on the eutrophication of the North Sea, simulated with the ecosystem model ERSEM, *Senckenbergiana Maritima*, 31(2), 299–312.
- Lenhart, H.-J., und T. Pohlmann (1997), The ICES-boxes approach in relation to results of a North Sea circulation model, *Tellus*, 49A(1), 139–160.
- Luff, R., und A. Moll (2004), Seasonal dynamics of the North Sea sediments using a three-dimensional coupled water-sediment model system, *Continental Shelf Research*, 24(10), 1099–1127.
- Lynch, D. R., W. C. Gentleman, J. McGillicuddy, D. J., und C. S. Davis (1998), Biological/physical simulations of *Calanus finmarchicus* population dynamics in the Gulf of Maine, *Marine Ecology Progress Series*, 169, 189–210.
- Mauchline, J. (1998), *The biology of Calanoid Copepods*, Academic Press, San Diego.

- McGillicuddy, D. J., und A. Bucklin (2002), Intermingling of two *Pseudocalanus* species on Georges Bank, *Journal of Marine Research*, 60, 583–604.
- Megrey, B. A., K. A. Rose, R. A. Klumb, D. E. Hay, F. E. Werner, D. L. Eslinger, und S. Lan Smith (2007), A bioenergetics-based population dynamics model of pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model: Description, calibration, and sensitivity analysis, *Ecological Modelling*, 202, 144–164.
- Michaelsen, K., U. Krell, V. Reinhardt, H. Graßl, und L. Kaufeld (1998), *Climate of the North Sea*, Nr. 118, Deutscher Wetterdienst, Einzelveröffentlichungen, Hamburg.
- Moll, A. (1995), Regionale Differenzierung der Primärproduktion in der Nordsee: Untersuchungen mit einem drei-dimensionalen Modell, *Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung. Reihe B: Ozeanographie*, 19, 1–151.
- Moll, A. (1998), Regional distribution of primary production in the North Sea simulated by a three-dimensional model, *Journal of Marine Systems*, 16(1-2), 151–170.
- Moll, A. (2000), Assessment of three-dimensional physical-biological ECOHAM simulations by quantified validation for the North Sea with ICES and ERSEM data, *ICES Journal of Marine Science*, 57(4), 1060–1068.
- Moll, A., und G. Radach (1990), ZISCH Parameter Report (Vol. II: Data lists). Compilation of measurements from two interdisciplinary STAR-shaped surveys in the North Sea, *Techn. ber.*, Institut für Meereskunde der Universität Hamburg.
- Moll, A., und G. Radach (2003), Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system - Part 1: Models and their results, *Progress in Oceanography*, 57(2), 175–217.
- Moll, A., und C. Stegert (2007), Modelling *Pseudocalanus elongatus* population dynamics embedded in a water column ecosystem model for the northern North Sea, *Journal of Marine Systems*, 64(1-4), 35–46.
- Moll, A., M. Kreuz, W. Kühn, M. Krause, und W. Greve (2007), Seasonal dynamics of *Pseudocalanus elongatus* in the North Sea using the ecosystem model ECOHAM3 with competing bulk zooplankton. Part 1: Description and validation of the embedded population model, *Journal of Marine Systems*, S. submitted.
- Munk, P. (1993), Differential growth of larval sprat *Sprattus sprattus* across a tidal front in the eastern North Sea, *Marine Ecology Progress Series*, 99, 17–27.
- Ohman, M. D., und S. N. Wood (1996), Mortality estimation for planktonic copepods: *Pseudocalanus newmani* in a temperate fjord, *Limnology and Oceanography*, 41(1), 126–135.
- Pätsch, J., und W. Kühn (2008), Nitrogen and carbon cycling in the North Sea and exchange with the North Atlantic - a model study, Part I. Nitrogen budget and fluxes, *Continental Shelf Research*, 28(6), 767–787.

- Pätsch, J., W. Kühn, G. Radach, J. M. Santana Casiano, M. Gonzalez Davilia, S. Neuer, T. Freudenthal, und O. Llinas (2002), Interannual variability of carbon fluxes at the North Atlantic station ESTOC, *Deep-Sea Research II*, 49(1-3), 253–288.
- Plaganyi, E. E., L. Hutchings, J. G. Field, und H. M. Verheye (1999), A model of copepod population dynamics in the southern Benguela upwelling region, *Journal of Plankton Research*, 21(9), 1691–1724.
- Pohlmann, T. (1991), Untersuchung hydro- und thermodynamischer Prozesse in der Nordsee mit einem dreidimensionalen numerischen Modell, Dissertation, Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung der Universität Hamburg.
- Pohlmann, T. (1996), Calculating the development of the thermal vertical stratification in the North Sea with a three-dimensional baroclinic circulation model, *Continental Shelf Research*, 16, 163–194.
- Radach, G., und A. Moll (1993), Estimation of the variability of production by simulating annual cycles of phytoplankton in the central North Sea, *Progress in Oceanography*, 31, 339–419.
- Radach, G., und A. Moll (2006), Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system. Part II: Model validation and data needs, *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 44, 1–60.
- Reid, P. C., B. Planque, und M. Edwards (1998), Is observed variability in the long-term results of the continuous plankton recorder survey a response to climate change?, *Fisheries Oceanography*, 7, 282–288.
- Reid, P. C., J. M. Colebrook, J. B. L. Matthews, J. Aiken, und CPRS (2003), The Continuous Plankton Recorder: concepts and history, from Plankton Indicator to undulating recorders, *Progress in Oceanography*, 58, 117–173.
- Rose, K. A., B. A. Megrey, D. E. Hay, und F. E. Werner (2004), Coupling NEMURO to herring bioenergetics, in: *Report of the MODEL Task Team Second Workshop to Develop a Marine Ecosystem Model of the North Pacific Ocean Including Pelagic Fishes*, Nr. 27, Hrsg.: M. J. Kishi, S. 5–15, PICES Scientific Report.
- Skogen, M. D., und A. Moll (2000), Interannual variability of the North Sea primary production: comparison from two model studies, *Continental Shelf Research*, 20, 129–151.
- Skogen, M. D., E. Svendsen, J. Berntsen, D. L. Aksnes, und K. B. Ulvestad (1995), Modeling the primary production in the North Sea using a coupled three-dimensional physical-chemical-biological ocean model, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 41, 545–565.
- Slagstad, D., und K. S. Tande (1990), Growth and production dynamics of *Calanus glacialis* in an Arctic pelagic food web, *Marine Ecology Progress Series*, 63, 189–199.
- Sommer, U. (1996), Marine food webs under euphotic conditions: desirable and undesirable forms of nutrient richness, *Deutsche Hydrographische Zeitschrift Supplements*, 6, 167–176.

- Southward, A. J. (2005), Long-term oceanographic and ecological research in the western English Channel, *Advances in Marine Biology*, 47, 1–105.
- Speirs, D. C., W. S. C. Gurney, M. R. Heath, and S. N. Wood (2005), Modelling the basin-scale demography of *Calanus finmarchicus* in the north-east Atlantic, *Fisheries Oceanography*, 14, 333–358.
- Steele, J. H. (1974), *The Structure of Marine Ecosystems*, 128 S., Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Steele, J. H., and M. M. Mullin (1977), Zooplankton Dynamics, in: *Marine Modelling. Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas*, Hrsg.: E. D. Goldberg, I. N. McCave, J. J. O'Brien, and J. H. Steele, S. 857–890, John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Stegert, C., M. Kreuz, F. Carlotti, and A. Moll (2007), Parameterisation of a zooplankton population model for *Pseudocalanus elongatus* using stage durations from laboratory experiments, *Ecological Modelling*, 206, 214–234.
- Stegert, C., A. Moll, and M. Kreuz (eingereicht), Validation of the three-dimensional ECOHAM model in the German Bight for 2004 including population dynamics of *Pseudocalanus elongatus*, *Journal of Sea Research*, S. submitted May 2nd, 2008.
- Wehde, H. (2006), Untersuchung der Generationszeiten von Zooplanktonpopulationen in Abhängigkeit der physikalischen und biologischen Umweltbedingungen für verschiedene Nordseeregionen, Diplomarbeit, Universität Hamburg, Institut für Meereskunde.
- Werner, F. E. (2000), First Meeting of the GLOBEC Focus 3 Working Group (F3WG) on Modelling and Predictive Capabilities, *GLOBEC International Newsletter*, 6, 18–20.
- Werner, F. E., L. Botsford, K. Brander, F. Carlotti, O. Fiksen, M. Heath, M. Kishi, C. Marra-se, C. L. Moloney, E. Murphy, B. de Young, and M. Zhou (2001), Report of the GLOBEC Focus 3 Working Group: Modelling and predicting capabilities, *Tech. ber.*, Chapel Hill, NC, USA.
- Wroblewski, J. S. (1980), A simulation of the distribution of *Acartia clausi* during Oregon upwelling, August 1973, *Journal of Plankton Research*, 2, 43–68.