

**Die Entwicklung, Parametrisierung und Anwendung eines
Simulationsmodells für die Nordseegarnele (*Crangon crangon*, L.)
zur Beurteilung des Befischungszustandes.**

Dissertation

zur Erlangung der Würde des Doktors der Naturwissenschaften
des Department Biologie, der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften,
der Universität Hamburg

vorgelegt von

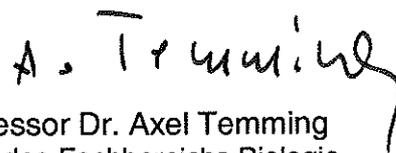
Christian Rückert

aus Braunfels

Hamburg 2011

Genehmigt vom Fachbereich Biologie
der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften
an der Universität Hamburg
auf Antrag von Herrn Prof. Dr. A. TEMMING
Weiterer Gutachter der Dissertation:
Prof. Dr. C. MÖLLMANN
Tag der Disputation: 29. April 2011

Hamburg, den 14. April 2011



Professor Dr. Axel Temming
Leiter des Fachbereichs Biologie

*Für meine Frau,
Christina Totolidou.*

Inhalt	
1 Einleitung	5
1.1 Lebenszyklus	5
1.1.1 Eistadium	5
1.1.2 Larvalstadium	5
1.1.3 Postlarvalstadium	6
1.1.4 Wachstum	6
1.1.5 Mortalität	8
1.1.6 Reifung	9
1.2 Nichtbiologische Populationseinflüsse	10
1.2.1 Temperatur	10
1.2.2 Fischerei	11
1.3 Klassifizierung des Simulationsmodells	12
1.4 Hypothesen	13
2 Material und Methoden	14
2.1 Modellierprogramm	14
2.1.1 Allgemeines	14
2.1.1.1 Modellverwaltung	14
2.1.2 Allgemeine Modelleinstellungen	15
2.1.3 Einbeziehung von Ergebnissen physikalischer Modelle	15
2.1.4 Temperatur	16
2.1.5 Natürliche Sterblichkeit	17
2.1.6 Fischereiliche Sterblichkeit	18
2.1.7 Ei- und Larvalentwicklung, Postlarvale Häutungen und Reife	19
2.1.8 Wachstum	20
2.1.9 Laichfrequenz	21
2.2 Simulationsprogramm	22
2.2.1 Allgemeines	22
2.2.2 Einstellungsmöglichkeiten	23
2.2.2.1 Auswahl der Modelle	23
2.2.2.2 Simpleres Submodell für die natürliche Sterblichkeit	23
2.2.2.3 Simulation bestehender Population	24
2.2.3 Das Simulationsmodell	24
2.2.3.1 Allgemeines	24
2.2.3.2 Die Kohorte als Entität	25
2.2.3.3 Kohortenverwaltung	30
2.2.3.4 Mortalität	32
2.2.3.5 Eientwicklung	34
2.2.3.6 Larvalentwicklung	35
2.2.3.7 Postlarvale Häutungen	35
2.2.3.8 Reife	36
2.2.3.9 Wachstum	37
2.2.3.10 Individuengewicht	38
2.2.3.11 Eiproduktion	38
2.2.3.12 Initialisierung neuer Kohorten	38
2.2.3.13 Zufallszahlen	40
2.3 Analyseprogramm	41
2.4 Datenbankwerkzeug	46
2.5 Eingangsdaten	47
2.5.1 Temperaturen	47
2.5.1.1 Messstationsdaten	48

2.5.1.2	Modellergebnisse (HAMSOM-Daten)	49
2.5.2	Mortalität	52
2.5.2.1	Gesamtsterblichkeit Z	54
2.5.2.2	M-Bestimmung: Biomassespektrum	54
2.5.2.3	Verhältnis M zu F	55
2.5.2.4	Saisonalität von M	56
2.5.2.5	Saisonalität von F	57
2.5.3	Resultierende Sterblichkeiten	59
2.5.4	Eientwicklung	60
2.5.5	Larvalentwicklung	60
2.5.6	Postlarvale Häutungen	60
2.5.7	Reife	61
2.5.8	Wachstum	61
2.5.9	Massebestimmung	63
2.5.10	Eiproduktion	63
2.5.11	Geschlechterverhältnis	63
2.5.12	Laichfrequenz	63
2.5.12.1	Neu berechneter Laichindex Deutschland	65
2.5.12.2	Neu berechneter Laichindex England	65
2.5.12.3	Neu berechneter Laichindex Dänemark	65
2.5.13	Minimales Laichalter	66
2.6	Simulationsläufe	66
2.6.1	Validierungsläufe	66
2.6.2	Standardlauf	67
2.6.3	Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle	68
2.6.3.1	Komplexeres Mortalitätssubmodell	68
2.6.3.2	Beide Geschlechter modellieren	69
2.6.3.3	Völlig geschlossener Lebenszyklus	69
2.6.3.4	Anbindung an Hydrographisches Modell	69
2.6.4	Szenarien mit veränderter Temperatur	70
2.6.4.1	Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern	70
2.6.5	Szenarien mit veränderten Mortalitäten	70
2.6.5.1	Winterfischerei	70
2.6.5.2	Schließung der Fischerei im Sommer	71
2.6.5.3	Variation der Verwertungslänge	71
2.6.5.4	Futterkrabbenfischerei	72
2.6.5.5	Variation der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeiten	73
2.6.6	Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten	74
2.7	Vergleichsdaten	74
2.7.1	Allgemeines	74
2.7.2	Einwanderung	74
2.7.3	Erreichen kommerzieller Länge und Fanggewichte	75
2.7.4	Eiproduktion	76
2.7.5	Geschlechterverhältnis	76
2.8	Simulationsumgebung	78
2.8.1	Hardware	78
2.8.1.1	Hochleistungsrechner (HLR)	78
2.8.1.2	Arbeitsplatzrechner (AP)	78
2.8.1.3	Fileserver (FS)	78
2.8.1.4	SAN-Gerät	78
2.8.2	Software	78

2.8.3	Installation	78
2.8.3.1	Installationsanforderungen	79
2.8.3.2	Durchführung der Installation.....	79
3	Ergebnisse	80
3.1	Das Programm.....	80
3.1.1	Laufzeitperformanz.....	80
3.1.2	Speicherbedarf	80
3.2	Validationsläufe.....	80
3.3	Standardlauf	81
3.3.1	Bestimmung des Wachstumstyps	81
3.3.2	Grundlegende Modellierungsentscheidungen	83
3.3.3	Bestimmung des zu verwendenden M/F Verhältnisses.....	86
3.3.4	Bestimmung des zu verwendenden minimalen Laichalters.....	88
3.3.5	Anmerkungen zum finalen Standardlauf	89
3.4	Szenarienläufe.....	91
3.4.1	Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle.....	91
3.4.1.1	Komplexeres Mortalitätssubmodell	91
3.4.1.2	Beide Geschlechter modellieren	95
3.4.1.3	Völlig geschlossener Lebenszyklus	97
3.4.1.4	Anbindung an Hydrographisches Modell	101
3.4.2	Szenarien mit veränderter Temperatur.....	101
3.4.2.1	Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern	101
3.4.3	Szenarien mit veränderten Mortalitäten.....	104
3.4.3.1	Winterfischerei.....	104
3.4.3.2	Schließung der Fischerei im Sommer.....	107
3.4.3.3	Variation der Verwertungslänge.....	110
3.4.3.4	Futterkrabbenfischerei	114
3.4.3.5	Variation der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeiten	118
3.4.4	Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten.....	126
3.5	Generelle Populationsmuster aus Standardlauf und Zweigeschlechterlauf.....	127
4	Diskussion	139
4.1	Ermittlung des Standardlaufs	139
4.1.1	Wachstum	139
4.1.2	Grundlegende Modellierungsentscheidungen	141
4.1.2.1	Saisonalität der natürlichen Mortalität.....	141
4.1.2.2	Saisonalität der initialisierten Kohortengröße.....	143
4.1.2.3	Wahl der Temperatureingangsdaten	143
4.1.2.4	Natürliche und fischereiliche Sterblichkeit	143
4.1.2.5	Bestimmung des zu verwendenden minimalen Laichalters	145
4.1.2.6	Standardlauf	147
4.1.3	Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle.....	151
4.1.3.1	Komplexeres Mortalitätssubmodell	151
4.1.3.2	Beide Geschlechter modellieren	152
4.1.3.3	Völlig geschlossener Lebenszyklus	155
4.1.3.4	Anbindung an Hydrographisches Modell	156
4.1.4	Szenarien mit veränderter Temperatur.....	156
4.1.4.1	Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern	156
4.1.5	Szenarien mit veränderten Mortalitäten.....	157
4.1.5.1	Winterfischerei.....	157
4.1.5.2	Schließung der Fischerei im Sommer.....	158

4.1.5.3	Variation der Verwertungslänge.....	158
4.1.5.4	Futterkrabbenfischerei	159
4.1.5.5	Variation der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeiten.....	161
4.1.5.6	Rückberechnung der Gesamtsterblichkeit	162
4.1.6	Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten.....	164
4.2	Die Entwicklung.....	164
4.2.1	Performanz.....	165
4.2.1.1	Derzeitiger Zustand	165
4.2.1.2	Änderungsmöglichkeiten	165
4.2.2	Nutzbarkeit	166
4.2.2.1	Allgemeines	166
4.2.2.2	Derzeit mögliche Anwendungen	167
4.2.2.3	Derzeit nicht mögliche Anwendungen.....	167
5	Danksagung	169
6	Literatur	171

1 Einleitung

Die Nordseegarnele *Crangon crangon* ist in den europäischen Küstengewässern weit verbreitet (Gunnarsson et al. 2007, Kuipers & Dapper 1981, Neves et al. 2007, Pihl & Rosenberg 1982). Man findet sie vom Schwarzen Meer über das Mittelmeer, um die Britischen Inseln, in der gesamten Nordsee, der Ostsee und im Atlantik. Im Ärmelkanal, in einer englischen Bucht namens The Wash, vor allem aber entlang der Nordseeküste Frankreichs, Belgiens, der Niederlande, Deutschlands und Dänemarks bietet sich den Tieren ein, im Vergleich zu anderen Seegebieten innerhalb ihres Verbreitungsgebietes, günstiger und somit dicht besiedelter Lebensraum.

Entlang der Nordseeküste nahm die Nordseegarnele Einfluss auf die Wirtschaft. In den Häfen gehören die traditionellen Krabbenkutter mit ihren markanten Baumkurren zur touristischen Attraktion. Doch bieten diese Fischereifahrzeuge nicht nur einen visuellen Genuss; nach wie vor werden sie in einer wirtschaftlich sehr erfolgreichen Fischerei eingesetzt, die vornehmlich von Deutschen, Niederländern und Dänen betrieben wird. Die kommerziellen Anlandungen an Konsumkrabben stiegen seit den 1970er Jahren bis auf den bisher höchsten Stand im Jahr 2005 mit etwa 37000 Tonnen (ICES 2007).

Obwohl es sich bei der Nordseegarnele, die auch Krabbe oder Granat genannt wird, um eine der beliebtesten fischereilich genutzten Arten der Nordsee handelt, und obwohl man sie schon seit mehr als 80 Jahren beforscht, ist ihr Lebenszyklus nicht vollständig bekannt:

1.1 Lebenszyklus

1.1.1 Eistadium

Die Größe und die Anzahl der Eier sind abhängig von der Jahreszeit. Man spricht von Sommer- und Wintereiern. Sommereier sind kleiner als Wintereier und haben einen geringeren Energieinhalt (Paschke et al 2004). Aus den Wintereiern schlüpfen größere Larven als aus den Sommereiern. (Boddecke 1982). Diese Larven sind widerstandsfähiger in Bezug auf Hunger (Paschke et al. 2004). Der Schlupf erfolgt nach einer temperaturabhängigen Entwicklungszeit, die bei 20°C etwa 18, bei 10°C etwa 45 Tage erfordert (Redant 1978). Zu den großen Wissenslücken gehört die Frage nach den genauen Aufenthaltsorten der eitragenden Weibchen, besonders in den Wintermonaten.

1.1.2 Larvalstadium

Die Larven benötigen in Abhängigkeit von der Temperatur unterschiedlich lange um die fünf bis sechs Zoeastadien zu durchlaufen. Bei 10°C dauert dies etwa 47, bei 20°C etwa 19 Tage (Criales & Anger 1986). Während dieser Zeit halten die Larven sich im Pelagial auf. Für die Larven ist weitgehend unbekannt, inwieweit sie vertikale Wanderungen, insbesondere einen selektiven Gezeitentransport durchführen und in welchen Wassertiefen sich die späteren Entwicklungsstadien aufhalten. Damit ist eine Rekonstruktion ihre Verdriftung nur mit erheblichen Unsicherheiten möglich (Hochbaum 2004).

Sowohl für das Ei- wie auch für das Larvalstadium liegen also experimentell parametrisierte Modelle vor, die die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung quantitativ beschreiben. Dies war die Grundlage für ein Modell von Temming & Damm (2002) das zusätzlich Wachstumsraten von Kuipers & Dapper (1984) verwendete um das zeitliche Auftreten des Maximums der 10 – 20mm großen Rekruten auf den Platen zu simulieren. Mittels beobachteter Feldtemperaturen als Eingangsdaten, den entsprechend simulierten Ei- und Larvalentwicklungszeiten und dem darauf folgenden Abwachsen der Postlarven bis auf 15mm Länge konnte der Ursprung des Frühjahrsmaximums der 15mm langen Garnelen den Wintereiern zugeordnet werden. Mit ausschließlich in Deutschland gemessenen Temperaturen wurde der im Feld beobachtete Zeitpunkt nicht erreicht. Niederländische Temperaturen sorgten für besser passende Ergebnisse. Kalte Winter sorgten in den Simulationen für ein distinkteres Maximum der Rekrutenabundanzen. Basierend auf diesem Simulationsmodell wurde in dieser Arbeit ein erweitertes Lebenszyklusmodell der Nordseegarnele angefertigt.

1.1.3 Postlarvalstadium

Als Juvenile gehen die Nordseegarnelen zur benthischen Lebensweise über. Mit etwa 5 – 11 mm Länge erfolgt eine Invasion auf die flachen Platen des Wattenmeeres (Groh 1982, Boddeke 1976). In der deutschen Bucht ist diese Einwanderungswelle im späten Frühling bzw. frühen Sommer zu beobachten. Temming und Damm (2002) führten mittel eines Entwicklungsmodells den Nachweis, dass es sich hierbei um Tiere handelt, die aus Wintereiern geschlüpft sind. Der Zeitpunkt dieser Invasion ist einigermaßen variabel und hängt von den Wintertemperaturen ab. Kalte Winter haben eine Verzögerung des Invasionszeitpunktes zur Folge (Beukema 1992).

Bis zu einer Größe von etwa 30 mm nutzen die Nordseegarnelen die flachen Gebiete des Wattenmeeres als Kinderstube, die ihnen Schutz vor Prädation, Nahrung und für das Wachstum förderliche Temperaturen bieten. (Cattrijsse et al. 1997, Beukema 1992, Boddeke et al. 1986). Größere *Crangon* sind vornehmlich in tieferen Gewässern zu finden. Ab einer Länge von etwa 50 – 55 mm sind sie für die kommerzielle Fischerei interessant, deren höchste Anlandungen im Herbst beobachtet werden (ICES 2007, Beukema 1992, Boddeke et al. 1986).

1.1.4 Wachstum

Es gibt einige Studien, die Wachstumsraten von Nordseegarnelen ermittelten. Die gefundenen Wachstumsraten unterscheiden sich stark. Es wurden Werte zwischen 0 und 0.1mm pro Tag (Oh & Hartnoll 2000, Henderson & Holmes 1987), 0.2 – 0.54 mm pro Tag (Beukema 1992) und 0.07 - 0.4 mm pro Tag (Tetard 1985) veröffentlicht. Selbst innerhalb einer Größenklasse und bei gleicher Temperatur kann es zu einem annähernd nicht vorhandenen Wachstum (Edwards 1978) oder auch zu einem recht starken Wachstum (0.54 mm pro Tag, Beukema 1992) kommen.

Es konnte angesichts der großen Variabilität dieser Raten kein Nachweis darüber geführt werden, ob das Herbstmaximum in der kommerziellen Fischerei durch die abgewachsenen Tiere erzeugt wird, die als Einwanderungswelle im Mai/Juni beobachtet werden können. Hierfür würde ein recht schnelles Wachstum von durchschnittlich etwa 0.3 mm pro Tag benötigt (Hufnagl 2009). Sind die realen Wachstumsraten jedoch geringer, dann müssen die Krabben einen Lebenszyklus

von deutlich mehr als einem, möglicherweise zwei Jahren haben. Dies postulieren z.B. Campos et al (2009).

Da die gemessenen Wachstumsraten in der Mehrzahl der Wachstumsstudien geringer vorhergesagt wurden als die benötigten 0.3 mm pro Tag (Beukema 1992, Temming & Damm 2002) wurde in einer Weiterentwicklung (ICES 2003) des Temming & Damm (2002) Modells ein Kunstgriff angewandt: die Wachstumsparameter wurden künstlich so angepasst, dass das Wachstumsmodell eben dieses schnelle Abwachsen abbildet. Die Ergebnisse dieser Simulationen stehen also unter dem Vorbehalt nicht verifizierter Wachstumsparameter.

Die unabhängig von den Labormessungen bestehende Unsicherheit hinsichtlich der Wachstumsraten unter natürlichen Bedingungen folgt zum großen Teil aus der fehlenden Möglichkeit, das Alter der Tiere zu bestimmen. Die Tiere verlieren nach der Ekdysis alle Hartteile (Hartnoll 2001). Da es sich bei der Nordseegarnele um eine eher schnellwachsende Spezies mit entsprechend vielen Häutungen in ihrem kurzen Leben handelt, entfällt die Möglichkeit, das Alter der Tiere anhand kontinuierlicher Veränderungen an diesen Hartteilen zu bestimmen, wie es beispielsweise bei Fischen anhand der Feinstrukturen der Otolithen üblich ist. Es gibt nur sehr wenige Methoden, um das Alter von Krustazeen zu bestimmen. Zum einen gibt es die Messung eines „Alterspigments“ (Lipofuscin), das sich im zentralen Nervensystem mit der Zeit akkumulieren soll (Bluhm & Brey 2001) und mittels Fluoreszenzmikroskop quantifiziert werden kann (Kodama et al. 2005, Bluhm et al. 2002, Vila et al. 2000, Sheehy et al. 1996, Sheehy et al. 1994). Die Nordseegarnele wurde bislang noch nicht auf dieses Pigment hin untersucht, es scheint jedoch, als ob bei anderen Arten erst nach zwei Jahren eine ausreichende Akkumulation vorlag, um verlässliche Messungen vornehmen zu können. Wie später gezeigt werden wird, unterliegt *Crangon crangon* einer Mortalität, die die überwältigende Mehrheit aller Nordseegarnelen im Feld nicht einmal ein Jahr alt werden lässt. Hartnoll (2001) nennt zwei weitere Methoden zur Altersbestimmung von Krustazeen: Die eine nutzt verschiedene Radionuklide und ist sehr teuer, kann aber nur zur Bestimmung der vergangenen Zeit seit der letzten Häutung genutzt werden. Diese Zwischenhäutungsintervalle sind jedoch bei *Crangon* sehr kurz (Meixner 1969). Die andere Methode zielt auf die Untersuchung einer Kalkstruktur des Infracerebralorgans. Diese Struktur konnte bislang allerdings nur bei Hummerartigen (Nephropidae) nachgewiesen werden.

Auch längenbasierte Methoden, wie Kohortenverfolgungen, sind bei *Crangon* aufgrund längenabhängigen und saisonalen Migrationsverhaltens (Boddeke 1976, van der Baan 1975, Hartsuyker 1966, Taylor & Collie 2003, Berghahn 1983, Pihl & Rosenberg 1982) schwierig, da nicht sichergestellt werden kann, dass dieselbe Kohorte bei einem Fang zu einem späteren Zeitpunkt erneut befischt wird. Die Nordseegarnele laicht annähernd das ganze Jahr über (Siegel et al. 2008, Kuipers & Dapper 1984). Im Feld ergeben sich dann durch unterschiedliche individuelle Wachstumsleistungen Längenbereiche, in denen sich langsamer gewachsene und früher gelaichte sowie schneller gewachsene und später gelaichte Individuen mischen. Gründe für individuell variierende Wachstumsleistungen gibt es viele. Die individuelle Temperatur- und Salinitätshistorie, die erhältliche Nahrung aber auch genetische Faktoren und unterschiedlichste Stressoren können das Wachstum beeinflussen (Weetmann et al. 2007, Beaumont & Croucher 2006, Gitterle et al. 2005).

Die oben beschriebenen Probleme längenbasierter Methoden sollten nicht auftreten, wenn die Tiere in einer kontrollierten Laborumgebung gehalten werden. Zur Bestimmung des Wachstums stellen Laborversuche also theoretisch eine sinnvolle Alternative dar. Hier ergibt sich allerdings ein konzeptionelles Problem: um die Situation im Feld zu erklären, wird die mittlere Wachstumsrate im Feld gesucht. Im Labor jedoch erhält man Wachstumsraten als Funktion der Futtermenge und –qualität. Ohne Kenntnis der Futtermengen und –qualitäten im Feld sind die Ergebnisse jedoch von beschränktem Nutzen. In der praktischen Durchführung solcher Versuche (Review in Hufnagl 2009, Hufnagl & Temming in sub.) zeigte sich zudem eine sehr große Variabilität der Ergebnisse, die zum Teil auf die Futterqualität zurückgeführt wurden.

Hufnagl & Temming (2011) nahm erneut Wachstumsversuche vor. Da eine kontrollierte Fütterung mit submaximaler Rationsgröße im Labor kaum machbar ist, und eine Aussage über die Rationen im Feld nicht getroffen werden konnte, entschied man sich für einen Maximalansatz. Ausgangspunkt für diese Studie war die Frage, ob es überhaupt ausreichend große Wachstumsraten bei *Crangon* gibt, die eine Verbindung zwischen dem Frühjahrsrekrutierungspeak und dem Herbstmaximum der kommerziellen Anlandungen nahelegen würden. Dazu wurden die Garnelen *ad libitum* und mit möglichst natürlichem Futter (Lebendplankton aus der Nordsee und Polychaeten) gefüttert. Außerdem führte er alle bekannten Literaturdaten zusammen und berechnete aus dem gesamten Datenpool Wachstumsraten. Die Ergebnisse zeigten höhere Wachstumsraten bei gleicher Länge und Temperatur für Tiere, die noch nicht überwintern mussten. Außerdem wurden hier unter der Annahme, dass aufgrund der hohen Mortalität nur schnellwachsende Individuen zu den Adulten rekrutieren, nicht nur die durchschnittlichen Wachstumsraten berechnet, sondern das Wachstumsmodell über eine Quantilregression an das 75. Perzentil angepasst. Erst mit den Ergebnissen dieser Methode konnten die Rekruten des Spätfrühjahrs mit den kommerziellen Fangmaxima im Herbst in Verbindung gebracht werden. Die durchschnittlichen Wachstumsraten wurden außerdem geschlechtsspezifisch berechnet. Hierbei lagen die Wachstumsraten der Weibchen in etwa im Bereich der an das 75. Perzentil angepassten beidgeschlechtlichen Wachstumsraten, wohingegen die der Männchen noch unterhalb der mittleren, beidgeschlechtlichen Raten lagen.

Die von Hufnagl et al. (2010b) bestimmten Wachstumsraten wurden als gegenwärtig fundierteste Angaben in dieser Arbeit verwendet. Mit dem in dieser Arbeit entwickelten Simulationsmodell wurden in Vergleichsläufen mit diesem und anderen Parametersätzen wachstumsbedingte Fragen bearbeitet. Neben den Hufnagl'schen Wachstumsraten werden die Kuipers & Dapper (1984) Wachstumsraten sowie die von Temming und Damm (2002) angepassten Raten zur Simulation verwendet und untersucht wie gut die verschiedenen beobachteten Muster (Frühjahrsmaximum der 15mm-Tiere, Herbstmaximum in den kommerziellen Anlandungen und die zeitliche Verteilung der Eiproduktion) bei Verwendung verschiedener Wachstumsmodellierung getroffen werden. Ferner wird untersucht, ob die Rekruten im Mai/Juni von den Wintereiern abhängen und ob das Maximum der Adulten im Herbst mit dem Frühjahrspeak in Verbindung gebracht werden kann.

1.1.5 Mortalität

Auch die Mortalität (Z) der Nordseegarnelen unterliegen ist weitestgehend ungewiss. Abschätzungen für adulte *Crangon* variieren von $Z = 2$ (Henderson et al. 2006) über

Z = 4 (Temming et al. 1993, Knijn & Boddecke 1991) und Z = 11 (Viegas et al. 2007) bis hin zu Z = 22 (del Norte-Campos & Temming 1998). Die Unsicherheiten in der Mortalitätsabschätzung liegen wie bei der Wachstumsbestimmung in den fehlenden Möglichkeiten zur Altersbestimmung. Somit ist auch nicht nachgewiesen, wie alt die Tiere im Mittel werden. Annahmen gehen von zwei bis vier Jahren aus (Oh et al. 1999, Tiews 1954, Lloyd & Yonge 1947, Havinga 1930, Havinga 1929).

Zur Bestimmung der Gesamtsterblichkeit kommen am ehesten Längen-Häufigkeitsbasierte Methoden zum Einsatz (de Graaf & Dekker 2006, Sparre et al. 1989, Wetherall et al. 1987, Pauly 1983, Hoenig et al. 1983, Jones & van Zalinge 1981, Powell 1979, Ssentongo & Larkin 1973, Beverton & Holt 1956). Hufnagl (2009) testete sieben verschiedene längenbasierte Methoden zur Sterblichkeitsberechnung auf ihre Eigenschaften, indem er künstliche „Datengrundlagen“ mit bekannten Sterblichkeiten und Wachstumsparametern erzeugte und die durch die Berechnungsmethoden vorhergesagten Ergebnisse für Z mit den bekannten Werten verglich. Insbesondere testete er die Auswirkung von nicht gleichbleibenden, sondern saisonal variierender Rekrutierung, Mortalität und Wachstum, deren Konstanz die Methoden voraussetzen. Die geeignetsten Methoden wurden dann (Hufnagl et al. 2010a) auf die Daten drei verschiedener Surveys angewandt. Die dort bestimmten Mortalitäten wurden als gegenwärtig fundierteste Angaben in diese Arbeit übernommen.

Es gibt für kleinere Nordseegarnelen eine größere Anzahl von Arten und Individuen, die als *Crangon*-Prädator infrage kommen als für größere Garnelen. Daher wird das in dieser Arbeit angefertigte Modell eine mit zunehmender Garnelenlänge abnehmende natürliche Mortalität (Peterson & Wroblewski 1984) für diejenigen Größenklassen annehmen, für die Hufnagl et al. (2010a) auf der Basis der Surveydaten keine Berechnungen durchführen konnte.

Sowohl die Fischerei auf die Nordseegarnele als auch die Abundanzen ihrer Prädatoren unterliegen Saisonalitäten. Es erscheint folglich fragwürdig, saisonal konstante Mortalitäten für die Nordseegarnele anzunehmen. Eine Aufgabe des in dieser Arbeit gefertigten Simulationsmodells wird es sein, zu überprüfen, ob konstante Sterblichkeiten die beobachteten Populationsmuster abzubilden in der Lage sind.

1.1.6 Reifung

Bei der Nordseegarnele wurde die Reifung nur von wenigen Autoren histologisch untersucht. Stattdessen erfasst man die Anzahl eitragender Weibchen als Hinweis auf Reproduktionsstatus und Reproduktionsleistung der Population. Da auch geschlechtsreife Garnelen nach dem Schlupf ihrer Eier keine Eier tragen können oder diese nicht sichtbar sind, ist die Anzahl reifer Weibchen vermutlich höher als die der (beobachteten) Eitragenden. *Crangon*-Weibchen erreichen mit durchschnittlich 50-55 mm ihre Geschlechtsreife (Oh et al. 1999). Die Menge der Eier, die ein Weibchen an den Setae ihrer Pleopoden befestigt trägt, ist abhängig von der Länge des Weibchens und liegt zwischen 2000 (50 mm lange Tiere) und 10000 (80 mm lange Tiere) Eiern (Bilgin & Samsun 2006, Redant 1978, Havinga 1930). Eitragende Weibchen können das gesamte Jahr über beobachtet werden, allerdings mit sehr geringen Anzahlen im Herbst (Neudecker & Damm 1992, Kuipers & Dapper 1984). Der Grund für die geringen Eianzahlen im Herbst ist nicht eindeutig ermittelt. Möglicherweise ist die Reifung der Gonaden hormonell unterbunden. In einer Studie

(Klek-Kawinska & Bomirski 1975) wurden Hormone aus den Augenstielen von Nordseegarnelen extrahiert und anderen *Crangon* injiziert. Diese Tiere bildeten keine Eier aus. Bei der hormonellen Inhibition handelt sich allerdings nur um eine mögliche Erklärung.

Ein alternativer Erklärungsversuch für die reduzierte Eianzahl im Herbst könnte auch im „Generationswechsel“ liegen. Sollten im Herbst die vorjährigen Weibchen der Mortalität anheim gefallen sein, die nachfolgende Kohorte allerdings noch nicht alt genug um Eier produzieren zu können, ließe sich das Minimum erklären. Dieses Erklärungsmodell setzt ein minimales Reifealter voraus, das unabhängig von der erlangten Länge des Individuums erreicht sein muss, bevor Eier angelegt werden können. Während die hormonelle Inhibition kaum in ein Modell eingebaut werden muss, da ihre Wirkung offensichtlich ist, stellt die Implementierung des Minimalalters eine interessante Alternative dar, die in dem in dieser Arbeit erstellten Simulationsmodell getestet werden soll.

Boddeke behauptete, *Crangon crangon* sein ein protandrischer Hermaphrodit. Alle Männchen, die eine gewisse Größe erlangten, würden Weibchen (Boddeke et al. 1991, Boddeke 1966, Boddeke 1961). Martens & Redant (1986) analysierten Feldproben um den Anteil Männchen zu bestimmen, die zu diesem Zeitpunkt dabei waren, sich zu Weibchen zu entwickeln, angezeigt durch die Entwicklung von Oozyten. Nach ihren Ergebnissen waren bis zu 9% der Männchen gerade dabei, sich zum Weibchen zu entwickeln. In dieser Studie wurde Mangelernährung als möglicher Grund für die Ausbildung von Oozyten genannt.

Eine weitere Arbeit, die diesen Sachverhalt klären wollte (Schatte & Saborowski 2005) hielt einzelne Männchen im Labor und untersuchte nach jeder Häutung die Exuvien. Die Endopoditen der ersten und zweiten Pleopoden geben einen Hinweis auf das Geschlecht (Tiews 1970). In ihren Versuchen wurde eins von 80 Männchen zum Weibchen. Eine potentielle sozial-induzierte Geschlechtsveränderung kann mit einzeln gehälterten Individuen allerdings nicht untersucht werden. Das Ausmaß der Auswirkung der möglichen Geschlechtswandlung bei der Nordseegarnele auf die Population ist also immer noch ungewiss. Das in dieser Arbeit entwickelte Modell soll zeigen, ob die im Feld beobachteten längenspezifischen Geschlechterverhältnisse auch durch die Interaktion von hoher Sterblichkeit und geschlechtsspezifischem Wachstum erzeugt werden können.

1.2 Nichtbiologische Populationseinflüsse

1.2.1 Temperatur

Wachstum, Ei-, Larval- und Reifungsdauer, Häutungsintervalle und, unter der Annahme von mit zunehmender Länge abnehmender Mortalität, auch die Sterblichkeit, sind temperaturabhängig. Daher bietet das Simulationsmodell dieser Arbeit die Möglichkeit unterschiedliche Temperaturszenarien zu analysieren.

Dies ermöglicht den Test, ob deutsche Temperaturvorgaben für die Simulation ausreichen oder zusätzliche niederländische Temperaturen die beobachteten Muster im Feld besser widerspiegeln. Dies würde die Migration der Krabben entlang der Wattenmeerküste abbilden.

1.2.2 Fischerei

Die Fischerei auf die Nordseegarnele ist mit monetären Anlandewerten um 100 Millionen Euro eine der lukrativsten in der gesamten Nordsee. Gleichzeitig ist sie nahezu unreguliert. Es gibt keine Fangquoten, Schonzeiten oder Fangberechtigungen für *Crangon crangon*. Die Fischer müssen, zumindest in Deutschland, lediglich eine Lizenz für die Baumkurrenfischerei haben. Selbst die Verwertungslänge ist nicht rechtlich vorgegeben, die abnehmenden Betriebe schreiben allerdings Sortiergitterbreiten von minimal 6.3 mm vor. Außer im Winter ist der betriebene Aufwand saisonal gleichverteilt. Zusätzlich sind zur Verringerung von Beifang in das Netz integrierte Trenneinrichtungen vorgeschrieben, zu deren Nutzung es allerdings zahlreiche Ausnahmen gibt. In der kalten Jahreszeit verringert das schlechte Wetter den Aufwand, da die Mehrzahl der kleinen Fahrzeuge bei hohem Seegang nicht arbeiten kann. Die Fänge hingegen zeigen ein starkes Herbstmaximum und ein schwächeres Frühjahrsmaximum (ICES 2003, 2007)

In den letzten Dekaden wurde die Pulung der Krabben nicht mehr in Heimarbeit in der Region vorgenommen, wie in früherer Zeit. Diese Entwicklung wurde durch gestiegene Hygieneanforderungen eingeleitet, denen im Rahmen der Heimarbeit in der Region nicht, oder nicht wirtschaftlich, nachgekommen werden konnte. Stattdessen wird ein Großteil der Anlandungen von zwei international operierenden niederländischen Firmen abgenommen, die dadurch weitestgehend die Preise und die Verwertungsgröße diktieren können. Diese Firmen arbeiten mit Pulfabriken in Niedriglohnländern in Nordafrika und Osteuropa. Die an der Wattenmeerküste angelandeten Garnelen werden also verpackt, mit dem Kühllaster zur Pulfabrik transportiert, ausgepackt, gepult, verpackt und schließlich zurück in die Niederlande gefahren, von wo aus sie dann als „fangfrisch“ oder verarbeitet zu veredelten Produkten, in den Handel gelangen. Ein kleiner Anteil der Anlandungen wird in einigen wenigen deutschen Pulmaschinen gepult.

Es soll nicht unerwähnt bleiben, dass der Pulung in Marokko anekdotenhaft nachgesagt wird, dass sie zu einer Verringerung der Verwertungsgröße geführt habe, da die dortigen Pulerinnen kleinere Krabben pulen als das bei den Heimarbeiterinnen in den Fangregionen der Fall war. Das in dieser Arbeit erstellte Simulationsmodell untersucht die Auswirkungen der möglichen Verringerung der Verwertungsgröße auf die Anlandemengen an Konsumkrabben.

Bis in die 1970er Jahre machten untermaßige, so genannte Futterkrabben, einen Großteil der Anlandungen aus. Sie wurden getrocknet und Tierfutter beigemischt. Steigende Energiepreise machten die Trocknung zunehmend unwirtschaftlich. Ferner hatten Boddekes Äußerungen über das wechselnde Geschlecht bei Nordseegarnelen nicht nur einen wissenschaftlichen Disput zur Folge. Mit dem Argument, dass es zu Rekrutierungsausfällen durch fehlende sekundäre Weibchen kommen könne, wenn man die kleinen überwiegend männlichen *Crangon* zu intensiv befische, wurde auf eine Schließung der Futterkrabbenfischerei gedrungen. Durch die aus dieser Diskussion resultierenden Anlandeverbote für Futterkrabben in Holland und Schleswig Holstein überwogen mit der Zeit die Anlandungen der Konsumkrabben (Schumacher 1979). In der Folge sanken die Futterkrabbenanlandungen auf nahezu Null. Die Anlandungen der Konsumkrabben hingegen stiegen über die Jahre bis zu einem Höchststand von 37000 Tonnen im Jahr 2005 (ICES 2007). Die Frage, ob die Zunahme der Konsumkrabbenfischerei mit der Aufgabe der Futterkrabbenfischerei zusammen hängt, oder ob auch nachlassende Prädation, sinkende Vermarktungslängen

oder höherer Fischereiaufwand eine Rolle spielten, soll mit dem hier entwickelten Simulationsmodell geklärt werden.

Größere Schiffe, stärkere Maschinen und größere Netze führten zur Reduzierung der an der Fischerei beteiligten Fahrzeuge seit 1950. In Schleswig Holstein gab es 1994 noch etwa 100 von vormals 300 Krabbenkuttern. Zusätzlich kamen in den letzten Jahren größere Einheiten aus der zunehmend unlukrativen Fischerei auf die Seezunge (*Solea solea*) in die Krabbenfischerei. Da diese größere Fahrzeuge mit stärkeren Maschinen im Gegensatz zu alten Krabbenkuttern besser mit Schlechtwetter auf See umgehen können, führt die Entwicklung zu einer Verschiebung des Fischereiaufwands in den Winter hinein (die Preise sind dann in der Regel höher) sowie möglicherweise zu einer Erhöhung des Gesamtaufwandes. Aufgrund der Unsicherheiten im Lebenszyklus der Nordseegarnele kann nicht ohne weiteres bewertet werden, welche Auswirkung dies auf die Garnelenpopulation hat. Wenn es so ist, dass die Herbstfänge von den Wintereiern abhängen, dann könnte eine starke Befischung der reproduzierenden Adulten im Winter signifikant negative Auswirkungen auf die Populationsbiomasse und den Fischereiertrag haben. Dies soll mit dem hier entwickelten Simulationsmodell geklärt werden.

Bezogen auf die Fischerei gibt es eine weitere Überlegung, die mit dem hier entwickelten Simulationsmodell geklärt werden soll: Zum Schutz der Schollenbestände vor hoher Beifangsterblichkeit könnte man überlegen, die Crangonfischerei in den Sommermonaten zu verbieten um den 0-Gruppen Schollenbeifang zu reduzieren und die Plattfische bis zur Verwertungsgröße weiter abwachsen zu lassen (Berghahn & Purps 1998, Revill et al 1999). Auch dieses Szenario soll mit dem Simulationsmodell berechnet werden.

Generelle Auswirkungen durch veränderten fischereilichen Aufwand sind ebenfalls im Focus dieser Arbeit. Temming et al. (1993) stellten ein Verschwinden des Frühjahrsmaximums in französischen, niederländischen und deutschen Anlandungen fest und postulierten, dass dies die Folge gestiegener fischereilicher Sterblichkeit sei. Dabei ist folgender Gedankengang grundlegend: Wenn es so ist, dass die aus Wintereiern entstandenen Garnelen im Herbst das Fischereimaximum ausmachen und dann überwintern, die aus den Sommereiern entstandenen Garnelen aber erst im folgenden Sommer die Vermarktungsgröße erreichen, befischt die Crangonfischerei vom Spätsommer bis in den nächsten Frühling hinein im Wesentlichen dieselbe Kohorte. Ein hoher fischereilicher Aufwand müsste daher das Herbstmaximum relativ stärker ausfallen lassen, als das darauffolgende Frühjahrsmaximum und umgekehrt. Stellt man den Anteil der Frühjahrsfänge an den Herbstfängen über der Zeit in Jahren dar, wie es in dieser Arbeit getan wurde, zeigt sich ein abnehmender Trend, was eine gestiegene fischereiliche Sterblichkeit indiziert. Um diese Feldbeobachtungen in zukünftig nutzbare Angaben für F zu übertragen, wird das Simulationsmodell mit unterschiedlichen fischereilichen Sterblichkeiten laufen gelassen und die Anteile der Frühjahrs- mit den vorausgegangenen Herbstmaxima verglichen. Somit lassen sich die Ratios der Maxima im Feld auf bestimmte F kalibrieren.

1.3 Klassifizierung des Simulationsmodells

Das Simulationsmodell fasst die Submodelle für die einzelnen den Lebenszyklus beschreibenden Prozesse zusammen und über die Zustandsgrößen der modellierten Kohorten (Größe, Anzahl, produzierte Eier) berechnet es einen täglich veränderlich-

en Modellsystemzustand. In diesem Sinne handelt es sich um ein Lebenszyklusmodell der Nordseegarnele.

Da es aber ferner über die Variationsmöglichkeiten des Submodells für die fischereiliche Sterblichkeit verschiedene Fischereiszenarien analysierbar macht, handelt es sich auch um ein Fischerei- oder Befischungsmodell. Da die aktuelle Biomasse der Nordseegarnelen unbekannt ist, agiert man stattdessen mit festen Anzahlen an in das Modellsystem entlassenen Gruppen von Eiern, die dann den verschiedenen Szenarien unterliegend verfolgt und berechnet werden. Man kann die Anzahl dieser Eier so einregeln, dass ein in der realen Fischerei vorkommender Ertrag abgebildet wird. Die Veränderungen der errechneten Erträge in den abweichenden Szenarien ist dann ein Hinweis auf die realen Veränderungen im Falle des realen Eintretens dieser Gegebenheiten. In diesem Sinne handelt es sich also um ein Yield-per-Recruit-Modell der Nordseegarnelenfischerei.

1.4 Hypothesen

- Das Simulationsmodell bildet den Lebenszyklus der Nordseegarnele plausibel ab.
- Mit den Wachstumsraten aus Hufnagl et al. (2010b) gibt das Simulationsmodell zutreffendere saisonale Populationsmuster (Frühjahrs- und Herbstmaxima von Rekruten und Adulten, temporale Eiproduktion) aus und erlaubt Aussagen darüber, ob die Rekruten im Mai/Juni von den Wintereiern abstammen und das Fischereimaximum im Herbst auf Individuen basiert, die auch das Frühjahrsmaximum der Rekruten ausmachen.
- Saisonal konstante Mortalitäten können nicht genutzt werden um die beobachteten Populationsmuster abzubilden.
- Ein Mindestalter zur Eiproduktion in Verbindung mit einem Generationswechsel kann das Herbstminimum an Eitragenden erklären.
- Die im Feld beobachteten längenspezifischen Geschlechterverhältnisse können durch die Interaktion von hoher Sterblichkeit und geschlechtsspezifischem Wachstum auch ohne die Annahme von Geschlechtswechseln erzeugt werden.
- Ausschließlich deutsche Temperaturen als Eingangsdaten in der Simulation zu verwenden, führt zu einer schlechteren Abbildung der Populationsmuster als die zusätzliche Verwendung von niederländischen Temperaturen; dies entspricht einer impliziten Einwanderung von Rekruten aus westlichen Gebieten.
- Eine fortschreitende Erwärmung der Nordsee hätte Auswirkungen auf die Populationsmuster der Nordseegarnele.
- Eine Verringerung der Verwertungsgröße hat Auswirkungen auf die Anlandemengen der Konsumkrabben.
- Allein die Aufgabe der Futterkrabbenfischerei führte zur Zunahme der Konsumkrabbenenerträge.
- Eine Aufwandserhöhung im Winter hat negative Auswirkungen auf die Populationsbiomasse und den Fischereiertrag.
- Eine Reduktion der Garnelenfischerei in den Sommermonaten zum Schutz junger Schollen hat keine Auswirkungen auf den Gesamtjahresertrag der Crangonfischerei.
- Das Verhältnis der Frühjahrsfänge an vorausgegangenen Herbstfängen ergibt einen Hinweis auf die Fischereiliche Sterblichkeit.

2 Material und Methoden

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

2.1 Modellierprogramm

2.1.1 Allgemeines

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

2.1.1.1 Modellverwaltung

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

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

Informationen zur Modellverwaltung finden sich auf der Reiterkarte „Model Settings“ (Abbildung 2-1).

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

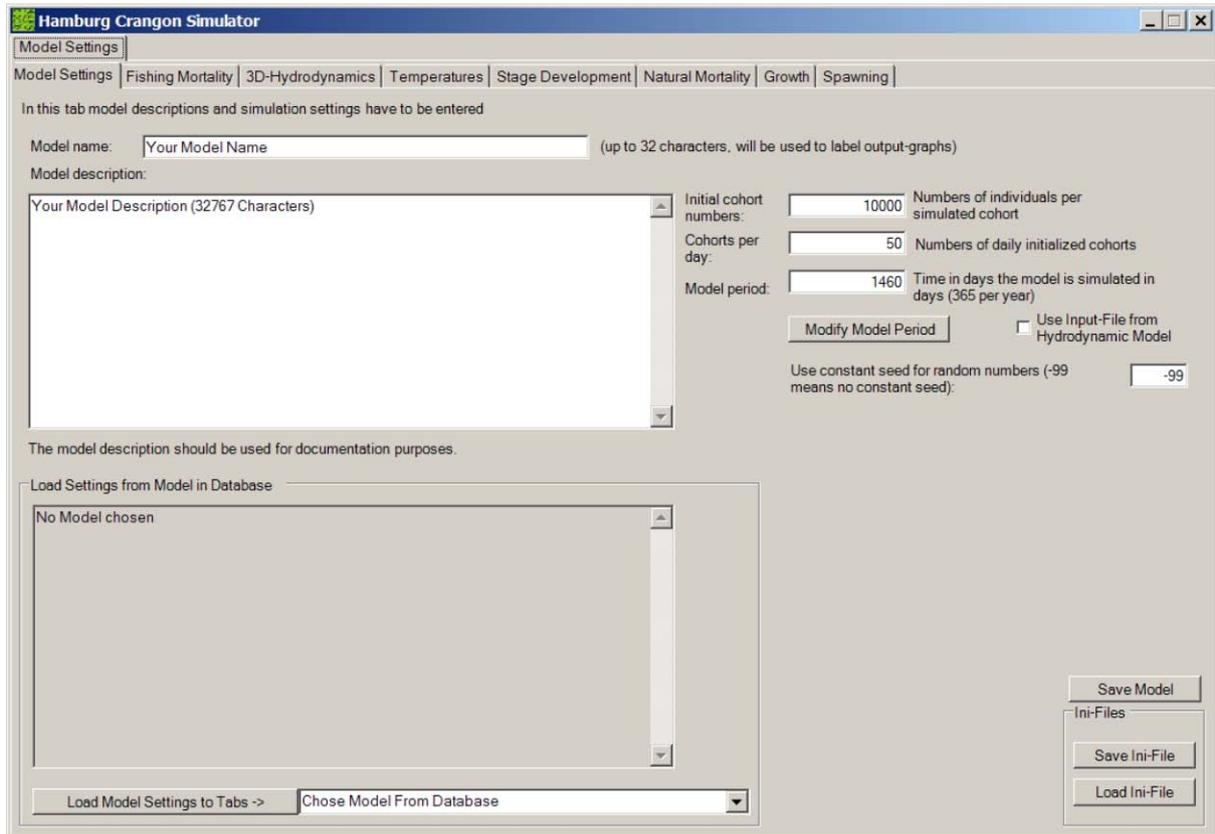


Abbildung 2-1 Tab "Model Settings" des Modellierprogramms.

2.1.2 Allgemeine Modelleinstellungen

Neben den in 2.1.1.1 beschriebenen, für die Modellverwaltung notwendigen Einstellungen, beinhaltet das Tab „Model Settings“ auch allgemeine Modelleinstellungen mit Einfluss auf die Modelle selbst. Die Initiale Kohortengröße, die Anzahl parallel startender Kohorten pro Tag und die Simulationsdauer des Modells müssen angegeben werden. Außerdem können hier Angaben gemacht werden, ob Ergebnisse eines hydrodynamischen Modells als Modelleingabe verwendet werden sollen und ob ein voreingestellter „Seed“ für die Erstellung von (Pseudo-) Zufallszahlen verwendet werden soll oder dieser von der Laufzeitumgebung (also außerhalb der Kontrolle des Nutzers) gewählt wird. Festlegungen in dieser Reiterkarte können das Aussehen der Reiterkarten „Temperatures“ und „3D-Hydrodynamics“ bedingen. Sie sollten also als erstes modifiziert werden.

2.1.3 Einbeziehung von Ergebnissen physikalischer Modelle

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

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

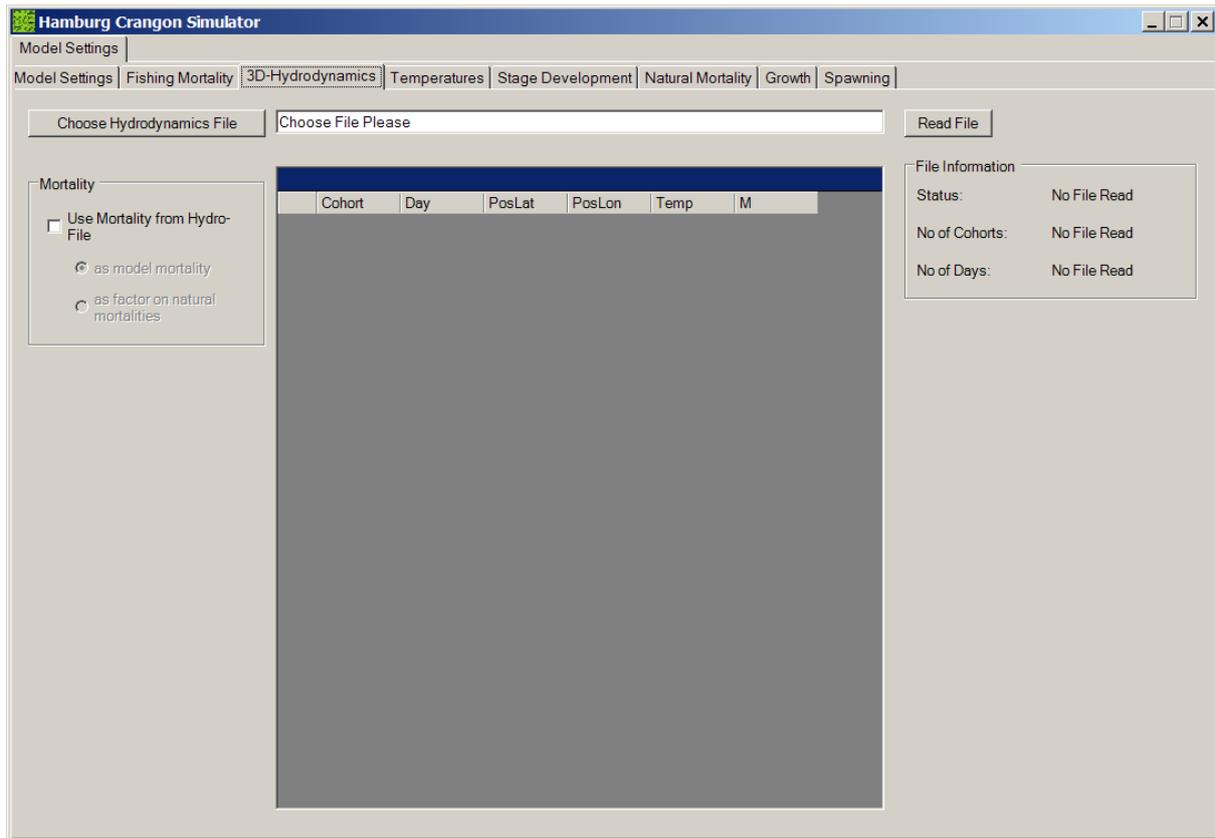


Abbildung 2-2 Tab "3D-Hydrodynamics" des Modellierprogramms.

2.1.4 Temperatur

Die in der Simulation verwendeten Temperaturen werden über die Einstellungen des „Temperatures“-Tab verwaltet (Abbildung 2-3). Nachdem, wie in 2.1.2 bemerkt, die Simulationsdauer festgelegt wurde, können bis zu sechs verschiedene Temperatur-Dateien ausgewählt und, wahlweise als Jahresmuster, also als Liste von 365 Werten, oder als Werteliste mit je einem Wert pro Tag der Laufzeit, eingelesen werden. Im Falle des Jahresmusters wird die Liste bei Simulationslaufzeiten von mehr als einem Jahr wiederholt. Bei der Variante mit je einem Wert pro Tag der Laufzeit können unterschiedliche, aufeinander folgende Jahre simuliert werden.

Anschließend können aus verschiedensten Kombinationen dieser eingelesenen Temperaturen Maxima, Mittelwerte und Minima gebildet werden, die dann adulten Weibchen (und an ihnen haftenden Eiern), adulten Männchen, Juvenilen oder Larven zugeordnet werden. Im Laufe einer Simulation wird das Geschlecht und das zum jeweiligen Simulationszeitpunkt gültige Stadium der Kohorte abgefragt und den individuellen temperaturabhängigen Prozessen die gültige Temperatur zur Verarbeitung gegeben.

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

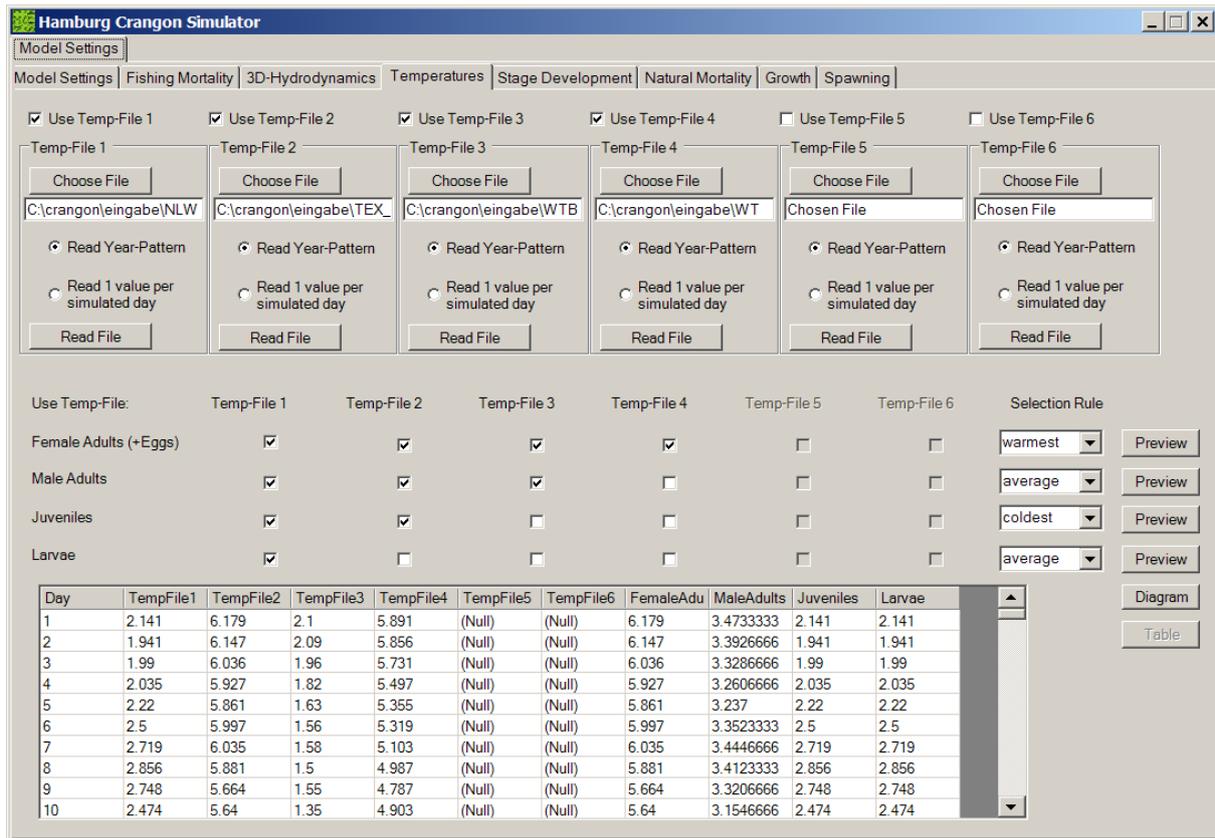


Abbildung 2-3 Tab "Temperatures" des Modellierprogramms.

2.1.5 Natürliche Sterblichkeit

Die Reiterkarte „Natural Mortality“ ist die wohl komplexeste der Modellierungsumgebung (Abbildung 2-4). Dies liegt in der Vielzahl der Interaktionen zwischen verschiedenen Annahmen, die die Modellierung der natürlichen Sterblichkeit im Kontext der hier präsentierten Simulationsmodelle bedingen.

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

Die linke Seite des Tabs dient der Berechnung der verbleibenden, durch die Prädatoren der rechten Seite nicht abgedeckten, natürlichen Sterblichkeit. Die mittlere jährliche Sterblichkeit kann einerseits manuell eingegeben werden, wobei der Nutzer an festgelegte Größenbereiche gebunden ist und im Falle der Larven entscheiden kann, ob er eine Angabe für alle Larven oder eine je Larvenstadium machen möchte. Alternativ dazu kann die natürliche Sterblichkeit nach Peterson & Wroblewski (1984) berechnet werden. Wie alle Submodelle wird auch dieses im Kontext der Simulation behandelt (2.2.3.4). Es sei jedoch hier schon erwähnt, dass diese Berechnung, neben spezifischen Parametern, auf dem Trockengewicht der

Tiere basiert. Somit müssen die Nass-Trocken-Gewichtsbeziehung und die Längen-Nass-Gewichtsbeziehungen über entsprechende Parameterwerte definiert werden.

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

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

The screenshot shows the 'Hamburg Crangon Simulator' software interface. The 'Natural Mortality' tab is active. It contains several sections for parameter input:

- Remaining Natural Mortality:** Includes options for 'M Sub-Model' (Peterson and Wroblewski, Manually Enter length spec. M), 'Zoea Wdry' (Cnales, length/Wwet, manually), 'Wwet - Wdry' (Hufnagl, manually, Defaults), and 'Wwet-length' (Hufnagl, VanLissa, manually).
- Natural Mortality Sub-Model:** Features the equation $M = c \cdot k \cdot Wdry^x$ with input fields for c (1.22), k (1.5768), and x (0.25). It also includes 'Wet-Weight *' (0.2585) and 'Wwet' (4.603) fields.
- Seasonality (% mean M):** A table for months (Jan to Dec) with columns for Lar, Juv, and Adu stages.
- Dry-weight(g) and M(yr⁻¹):** A table for Zoea stages 1-6 with input fields for dry weight and mortality rate.
- Manually entered M:** A table for Juveniles and Adults in different size classes (<50, 50-75, 75-100, >100).
- Additional Predators:** A table with columns for 'Activate' and 'Predator' for each month from January to December, plus 'Lower prey size' and 'Upper prey size' rows.

Buttons for 'Calculate' and 'Visualize' are located at the bottom of the interface.

Abbildung 2-4 Tab "Natural Mortality" des Modellierprogramms.

2.1.6 Fischereiliche Sterblichkeit

Ähnlich wie bei den zusätzlichen Prädatoren im „Natural Mortality“ Tab, können auch in der „Fishing Mortality“-Reiterkarte bis zu sechs verschiedene „Fleets“ definiert werden (Abbildung 2-5). Jede Fischereiflotte wirkt mit einer für jeden Monat definierbaren Mortalität auf Tiere in einem definierbaren Längenspektrum.

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

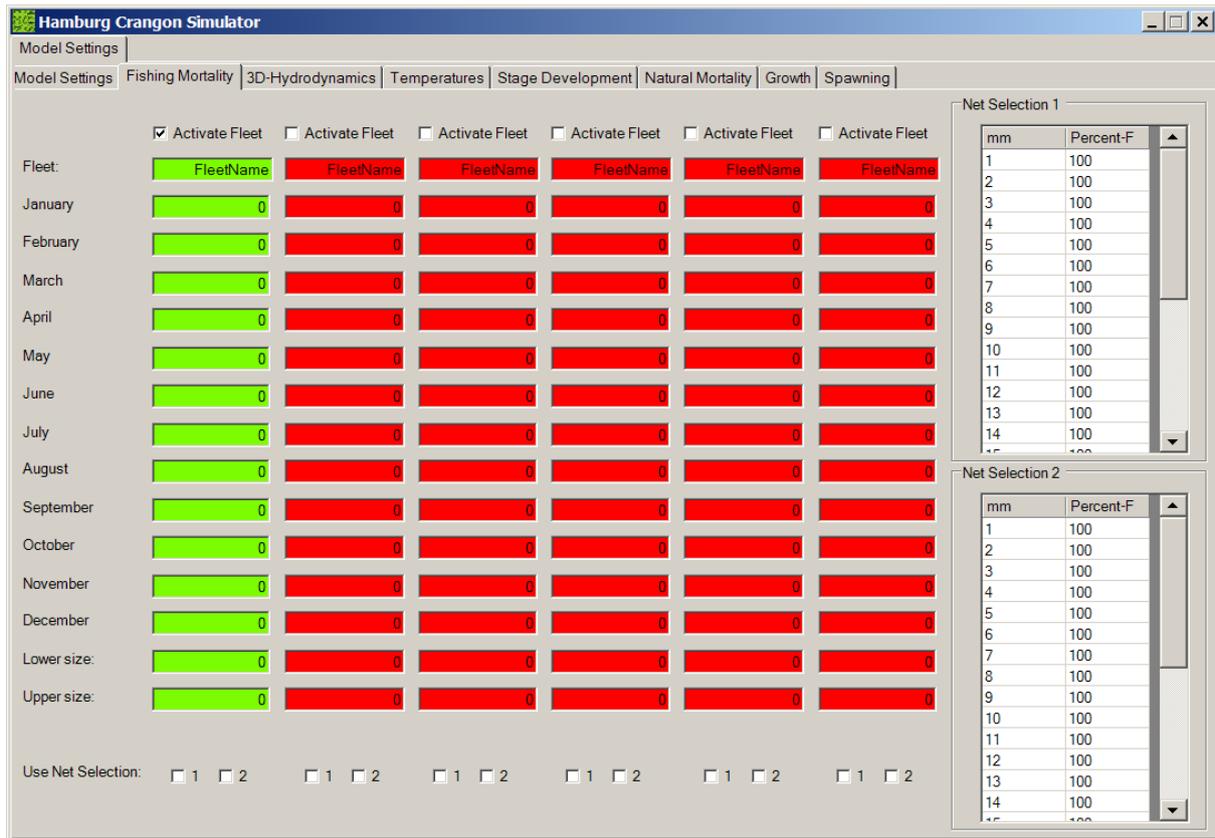


Abbildung 2-5 Tab "Fishing Mortality" des Modellierprogramms.

2.1.7 Ei- und Larvalentwicklung, Postlarvale Häutungen und Reife

Das „Stage Development“-Tab bündelt die Einstellungen für die Submodelle der Ei-entwicklung, der Larvalentwicklung, der Steuerung der postlarvalen Häutungen und dem Berechnen der Länge der ersten Reife (Abbildung 2-6).

Dabei werden stets im oberen Bereich der Reiterkarte die Parameter der Submodelle, die im Kontext des Simulationsmodells (2.2.3.5 bis 2.2.3.8) behandelt werden, definiert. Darunter findet sich eine Schaltfläche, mittels derer jederzeit die Ausgangswerte wiederhergestellt werden können.

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

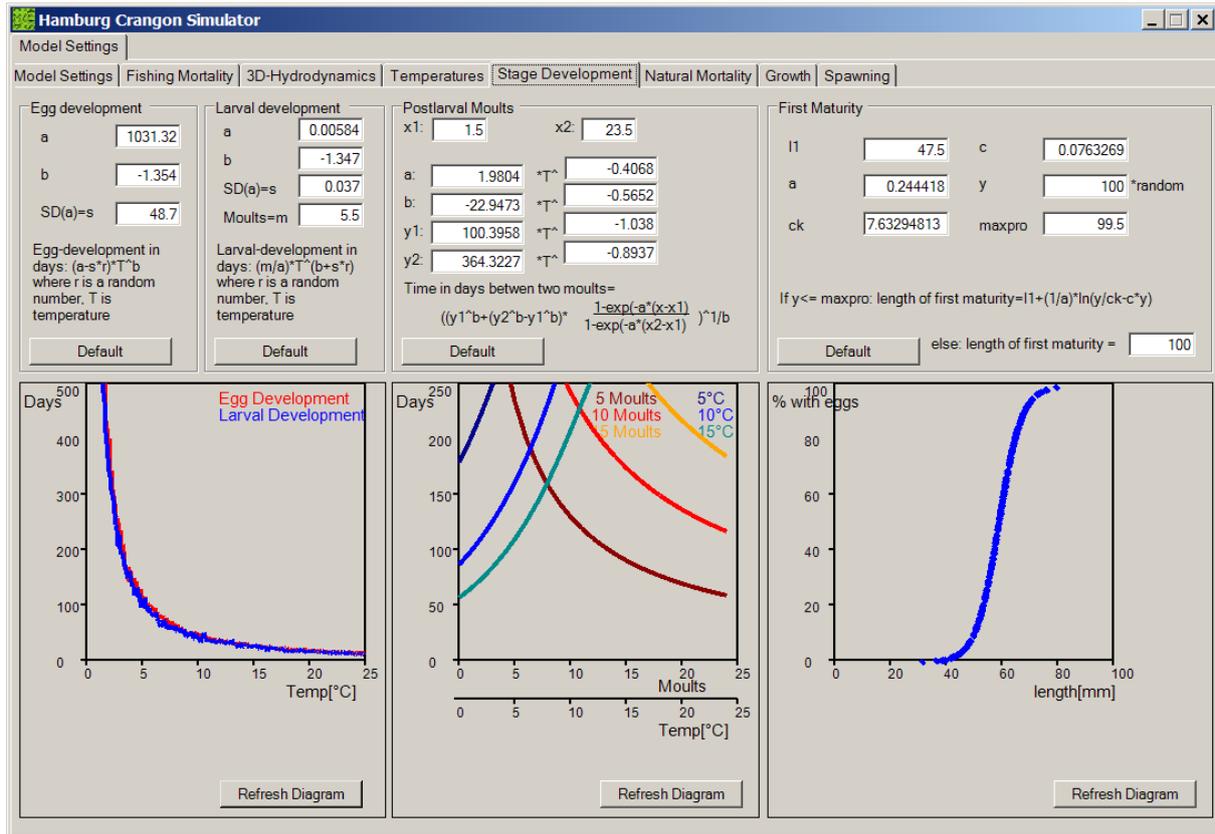


Abbildung 2-6 Tab "Stage Development" des Modellierprogramms.

2.1.8 Wachstum

Das Simulationsprogramm kann unterschiedliche Wachstumsparameter für die beiden Geschlechter nutzen, aber auch die Stadien (Juvenile und Adulte) im Wachstum unterscheiden. Im oberen Teil der Reiterkarte „Growth“ lassen sich die zusätzlichen Parametrisierungen zuschalten und händisch modifizieren (Abbildung 2-7). Schaltflächen ermöglichen zusätzlich die Anwendung spezifischer Parametrisierungen, die in 2.2.3.9 näher behandelt werden.

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

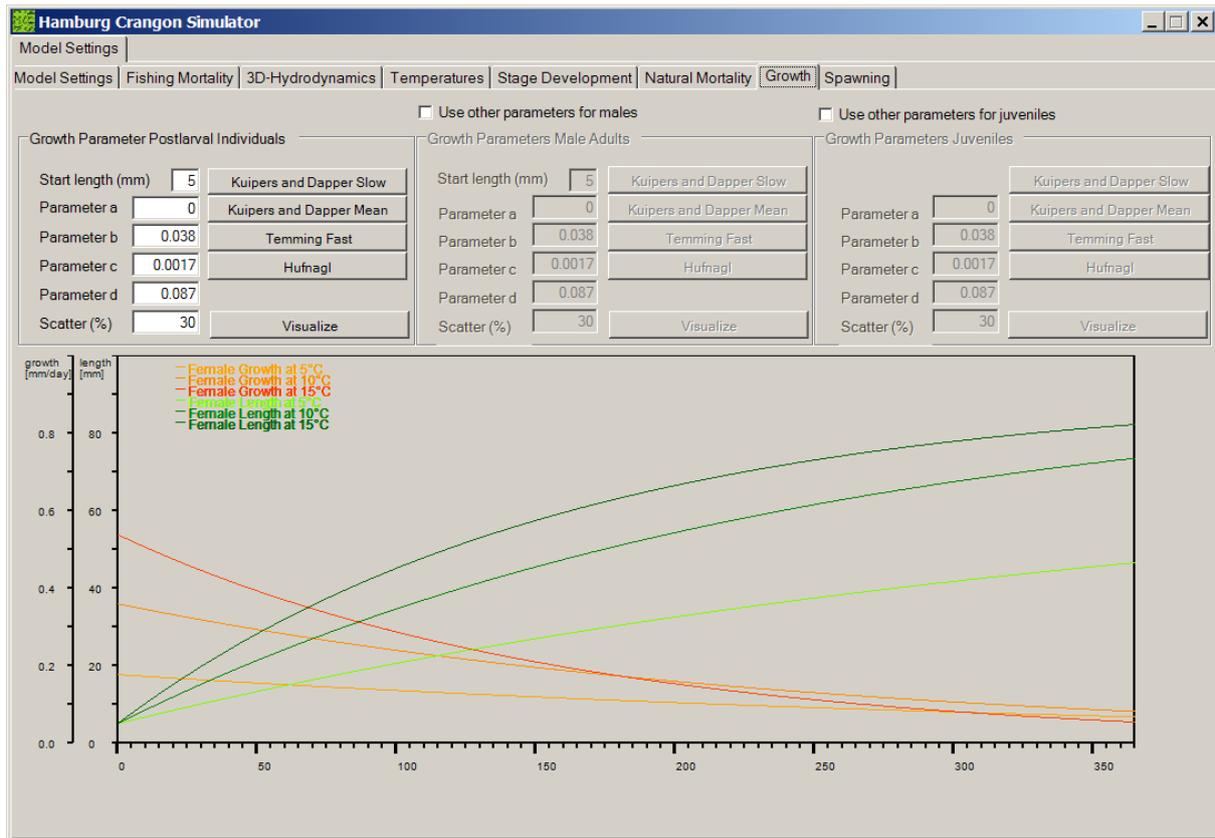


Abbildung 2-7 Tab "Growth" des Modellierprogramms.

2.1.9 Laichfrequenz

Die Startgröße der Individuenanzahlen der Kohorten kann auf unterschiedliche Weisen bestimmt werden; die Einstellungsmöglichkeiten dazu finden sich im Tab „Spawning“ (Abbildung 2-8).

Im Groben gibt es in diesem Simulationsmodell zwei Möglichkeiten, neuen Kohorten diese Startgröße zuzuordnen: Entweder bedient man sich einer vorberechneten Laichfrequenz, deren Herkunft im Kontext des Simulationsmodells (siehe 2.2.3.12.1) erläutert wird, oder des Produkts aus Produzierten Eiern und Anzahl der Individuen der laichenden Kohorte (2.2.3.12.2) um einen geschlossenen Lebenszyklus zu modellieren. Die Einstellung dafür, und auch die Auswahl der die Laichfrequenz beinhaltenden Datei, können im oberen Teil der Reiterkarte getroffen werden.

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

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

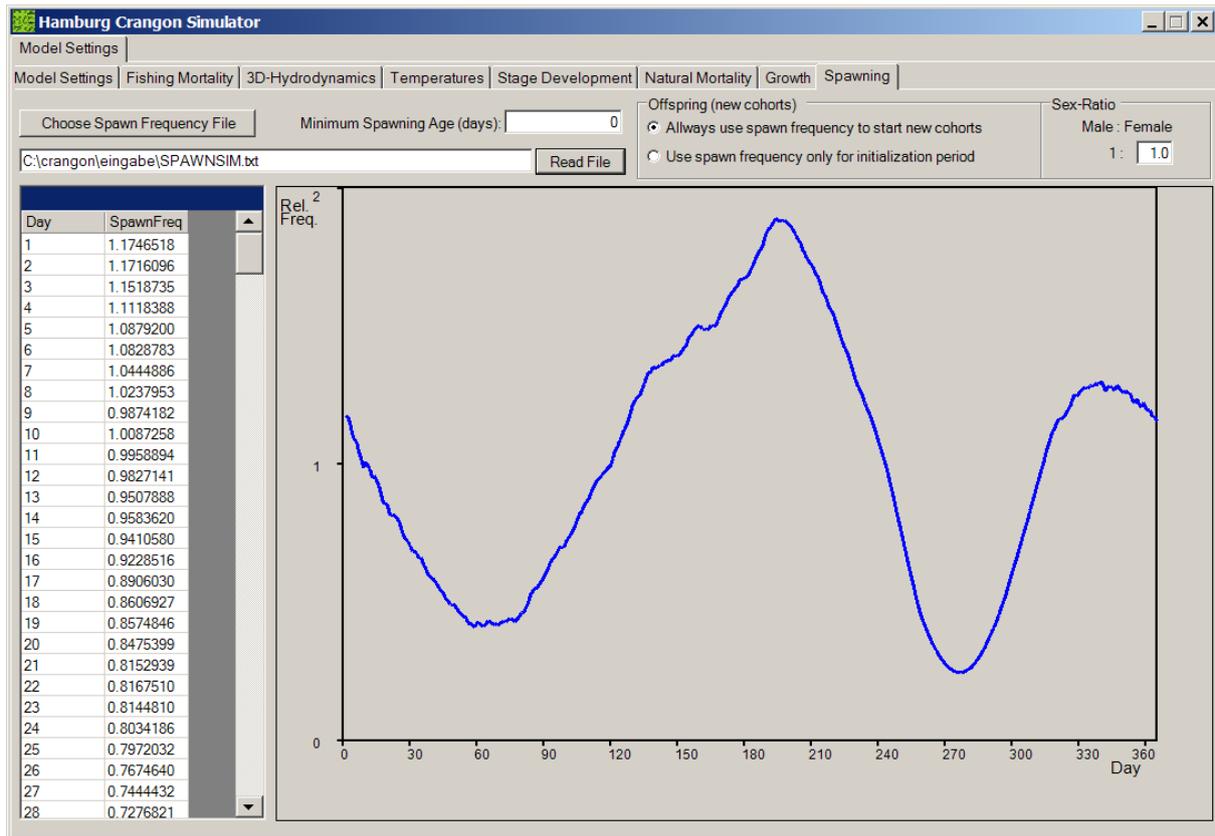


Abbildung 2-8 Tab "Spawning" des Modellierprogramms.

2.2 Simulationsprogramm

2.2.1 Allgemeines

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

Während der Simulationsläufe informieren Fortschrittsbalken darüber, welcher Anteil der ausgewählten Simulationen abgearbeitet ist (Abbildung 2-9).

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

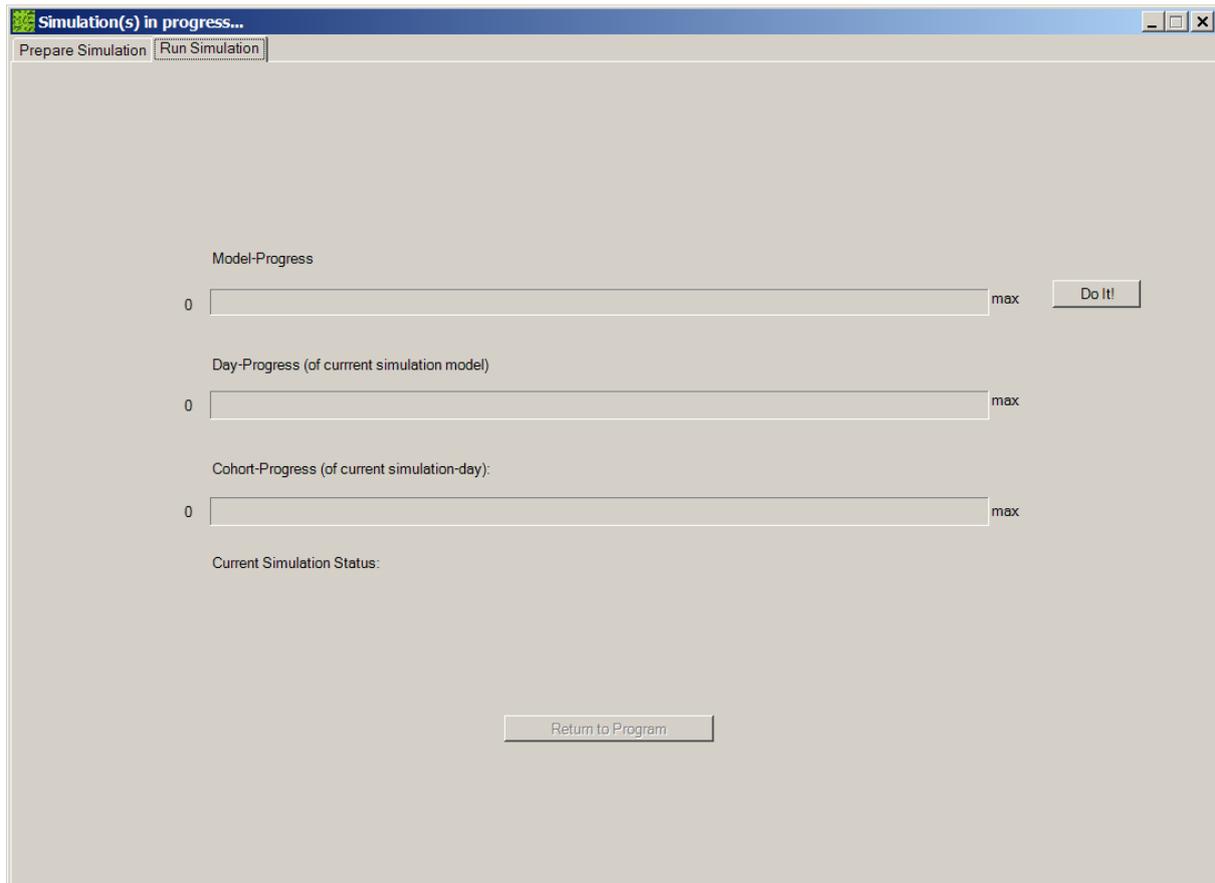


Abbildung 2-9 Tab "Run Simulation" des Simulationsprogramms.

2.2.2 Einstellungsmöglichkeiten

2.2.2.1 Auswahl der Modelle

In einer Liste auf der Rechten Seite des Tabs „Prepare Simulation“ des Simulationsprogramms können die in der Datenbank abgelegten Modelle ausgewählt und durch Druck auf eine Schaltfläche in die Liste der zu simulierenden Modelle übertragen werden (Abbildung 2-10).

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

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

2.2.2.2 Simpleres Submodell für die natürliche Sterblichkeit

Es können zusätzliche Angaben zum Ablauf der Simulation gemacht werden. Dies betrifft einerseits eine alternative Möglichkeit der Berechnung der natürlichen

Mortalität um Vergleichbarkeit mit einem Vorgängermodell möglich zu machen (nähere Erläuterungen hierzu finden sich in Kapitel 2.2.3.4.7).

2.2.2.3 Simulation bestehender Population

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

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

Diese Einstellungen können im linken Teil des Tabs „Prepare Simulation“ des Simulationsprogramms gemacht werden (Abbildung 2-10).

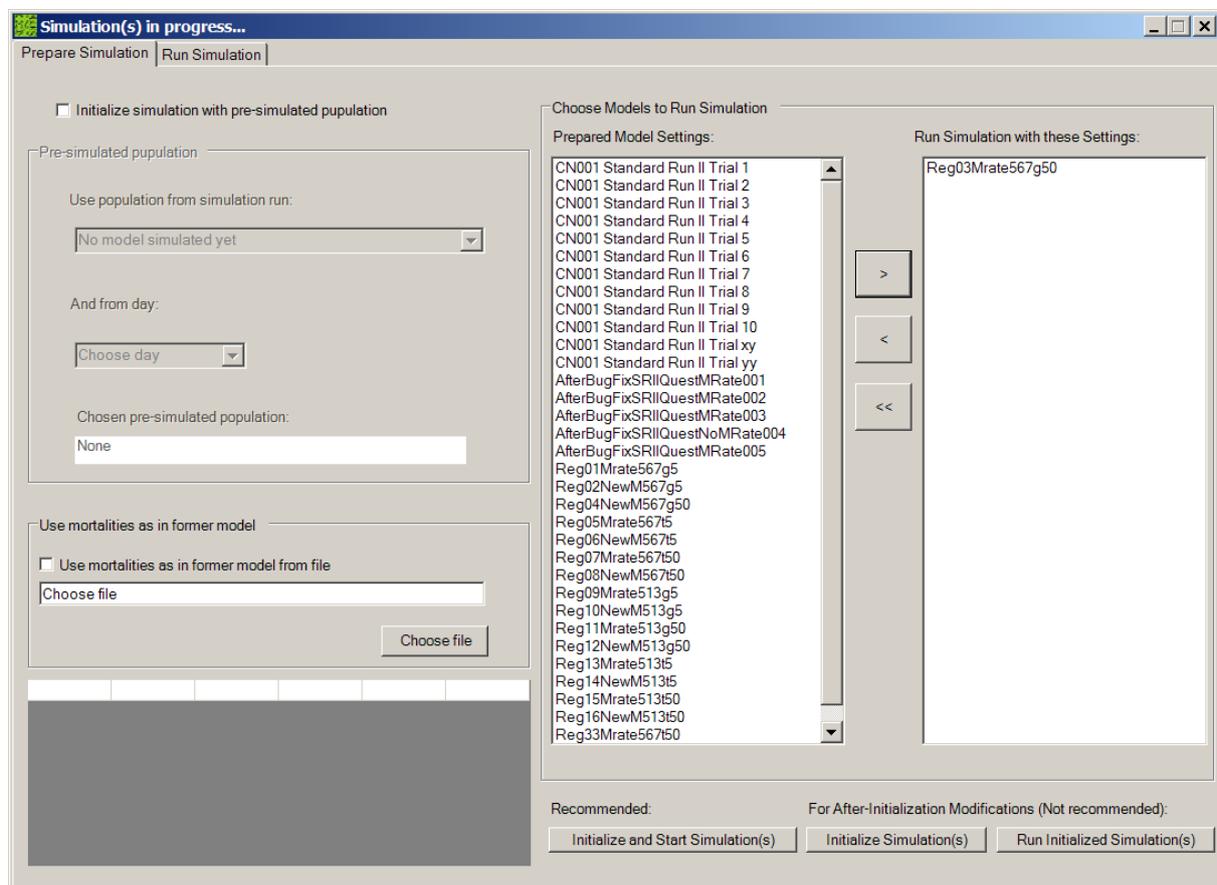


Abbildung 2-10 Tab "Prepare Simulation" des Simulationsprogramms.

2.2.3 Das Simulationsmodell

2.2.3.1 Allgemeines

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

Vom informatischen Standpunkt aus handelt es sich bei dem hier verwendeten Simulationsmodell um ein numerisches prozessorientiertes Modell: Für jeden Zeitschritt

werden alle Zustandsgrößen der modellierten *Crangon*-Kohorten berechnet und in Textfiles ausgegeben. Dabei durchlaufen die Kohorten zu jedem Zeitschritt abhängig von ihrem dann aktuellen Zustand Prozesse, deren Auswirkungen die Zustände dieser Kohorte im folgenden Zeitschritt verändern.

Aus fischereiwissenschaftlicher Sicht handelt es sich um ein Yield-per-Recruit-Modell (Y/R-Modell). Diese Modelle haben in der Fischereiwissenschaft eine lange Tradition, weil sie keine verlässliche Schätzung der Populationsgröße zum Beginn der Simulation voraussetzen. Y/R-Modelle errechnen für eine feste Rekrutierungsgröße den im Laufe des Lebens anfallenden Ertrag in Abhängigkeit von festzulegenden Randbedingungen. Die Größenselektivität und Saisonalität der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeit in Interaktion mit dem Wachstum haben Einfluss auf den Anteil der Rekrutenzahl, der schließlich durch die Fischerei entnommen wird.

Da die Ergebnisse dieser Simulationsmodelle von der eingegebenen Ei-Anzahl abhängig sind, vergleicht man die Simulationsergebnisse unterschiedlicher Läufe, in dem man relative Anteile der Larven-, Juvenilen- und Adultrekrutierung oder auch der Fangmengen betrachtet. Somit stellt man ihre zeitliche Entwicklung und Trends dar; absolute Werte unterschiedlicher Läufe haben nur dann eine Aussagekraft, wenn diese mit vergleichbaren Ei-Anzahlen initialisiert wurden.

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

2.2.3.2 Die Kohorte als Entität

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

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

Die Kohorten dieses Simulationsmodells jedoch sind die Gruppe von Tieren, deren Eigenschaften gleich sind. An jedem Tag können beliebig viele Kohorten starten. Diese Kohorten könnten theoretisch gleiche Eigenschaften haben, dies ist in der Regel aber nicht der Fall. Eigenschaften der Kohorte sind beispielsweise Anzahl der Individuen der Kohorte, Länge, Wachstumsparameter, Länge der Ersten Reife, etc (Tabelle 2-1). Die Gesamtheit der Eigenschaften einer Kohorte zu genau einem Zeitpunkt (informatisch: ihr Zustand) wird programmintern in einer logischen Struktur namens DataSet verzeichnet. Dabei handelt es sich um eine Art interner Datenbank.

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

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

Tabelle 2-1 Eigenschaften der Kohorte mit programminternen Feldbezeichnungen, Datentypen und Beschreibung.

Feldbezeichnung	Variablentyp	Feldbeschreibung
ModellID	Long Integer	Modell-Identifikationsnummer
SetModelName	String:32	Modellname
CohortID	Long Integer	Kohorten-Identifikationsnummer
Cday	Long Integer	Simulationstag
Cmonth	Long Integer	Simulationsmonat
Cnum	Double	Anzahl der Individuen dieser Kohorte in diesem Zeitschritt
Clength	Double	Länge (mm) der Individuen dieser Kohorte
Cweight	Double	Masse (g) der Individuen dieser Kohorte
Cstage	String:4	Stadium (Ei (Egg), Larve (Lar), juvenil (Juv), adult (Adu), tot (Dead))
Cage	Long Integer	Alter der Kohorte in Tagen
CdeathMR	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der "verbleibenden" natürlichen Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP1	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator1 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP2	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator2 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP3	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator3 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP4	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator4 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP5	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator5 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CDeathP6	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch Prädator6 ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt

CdeathAll	Double	Anzahl gestorbener Individuen aufgrund der durch alle Prädatoren ausgeübten Mortalität in diesem Zeitschritt
CCatchF1	Double	Anzahl durch Flotte1 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF2	Double	Anzahl durch Flotte2 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF3	Double	Anzahl durch Flotte3 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF4	Double	Anzahl durch Flotte4 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF5	Double	Anzahl durch Flotte5 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CCatchF6	Double	Anzahl durch Flotte6 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CcatchAll	Double	Anzahl durch Flotten1-6 gefangener Individuen in diesem Zeitschritt
CfadedZ	Double	Anzahl aller gestorbener Individuen in diesem Zeitschritt (also aufgrund der Gesamtsterblichkeit Z)
Ctemp	Double	Temperatur (°C) des Tages (da der Zeitschritt 1 Tag ist, kann dieser Eintrag auch als day-degree gesehen werden)
COffspring	Double	Von der Kohorte produzierte Eier dieses Tages
CposLat	Double	Position der Kohorte an diesem Tag (hier: geogr. Breite in Dezimalgrad; nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CposLon	Double	Position der Kohorte an diesem Tag (hier: geogr. Länge in Dezimalgrad; nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
ChydroM	Double	Natürliche Sterblichkeit aus dem Hydro-File (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
ChowIni	String:3	Die Initialisierungsart dieser Kohorte (ini für Initialisierung aufgrund vorgegebener Laichfrequenz, NtE wenn Coffspring der Mutter-Kohorte zu CNum der neuen Kohorte wird)
Csex	String:3	Geschlecht (Fem für weiblich, Mal für männlich)
CsumWin	String:3	Sommer- oder Winterkohorte (Sum, wenn die Kohorte zwischen dem 8.März und dem 30.September als Ei begann, sonst Win)
CstartDay	Long Integer	Start-Simulationstag der Kohorte
Cmoults	Double	Anzahl der bisher absolvierten Häutungen
CMotherLength	Double	Länge der Mutter (mm, für die Berechnung der Ei-Mortalität)
Cspawns	Boolean	Kohorte laicht (wahr bedeutet Länge der ersten Reife erreicht, sonst falsch)
ClarDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte
ClarAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte

CLarNum	Double	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Larven-Stadiums.
CLarSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Larven-Stadiums
CLarLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CLarLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CjuvDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CjuvAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CjuvNum	Double	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums.
CJuvSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums
CjuvLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CjuvLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CaduDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CaduAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CaduNum	Double	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Adult-Stadiums.
CAduSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Adult-Stadiums
CaduLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CaduLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CDeadDay	Long Integer	Der Simulationstag an dem die Kohorte ausstarb
CDeadAge	Long Integer	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte ausstarb
CDeadSDD	Double	Summe der Tagesgrade bei Aussterben der Kohorte
CDeadLat	Double	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CDeadLon	Double	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CsumDeathMR	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der "verbleibenden" natürlichen Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathP1	Double	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator1 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn

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

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

2.2.3.3 Kohortenverwaltung

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

Ei- und später Larvalentwicklungsroutinen entscheiden darüber, wann die Individuen der Kohorte von Eiern zu Larven und von Larven zu Juvenilen werden. Ist die Kohorte einmal im Juvenilstadium, hat sie die Eigenschaft der Länge, das heißt, sie kann wachsen. Überschreitet die Kohorte eine Länge, die ihrer bei Initialisierung der Kohorte festgelegten Reifelänge entspricht, ist die Kohorte adult und legt bei jeder weiteren Häutung Eier ab. Häutungen werden in jedem Zeitschritt berechnet. Die Individuenanzahlen werden um die von der Mortalitätsroutine berechneten gestorbenen Individuen reduziert. Eine graphische Übersicht des beschriebenen Programmablaufs findet sich in Abbildung 2-11.

Nach jedem Simulationstag (also immer, wenn der Tageszähler einer in der Simulation befindlichen Kohorte weitergezählt wird) wird in der internen Programmdatenbank ein Tupel angelegt, das alle Zustandsgrößen, wie sie in Tabelle 2-1 aufgeführt sind, verzeichnet.

Am Ende eines jeden Starttages, also wenn alle Kohorten, die an diesem Tag starten bis zum letzten Tag der Simulationsdauer oder ihrem vorzeitigen Aussterben simuliert wurden, werden alle erzeugten Tupel in eine Textdatei ausgegeben. So bleibt jeder einzelne Zustand jeder einzelnen Kohorte erhalten und kann anschließend analysiert werden. Es wurden im Rahmen dieser Arbeit Versuche unternommen die Tupel direkt in eine SQL-Datenbank zu schreiben. Die Schreibgeschwindigkeit auf der Datenbank war allerdings zeitraubend und erhöhte die Rechenzeiten noch deutlich (um mindestens den Faktor 2) über das aktuelle Maß hinaus.

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

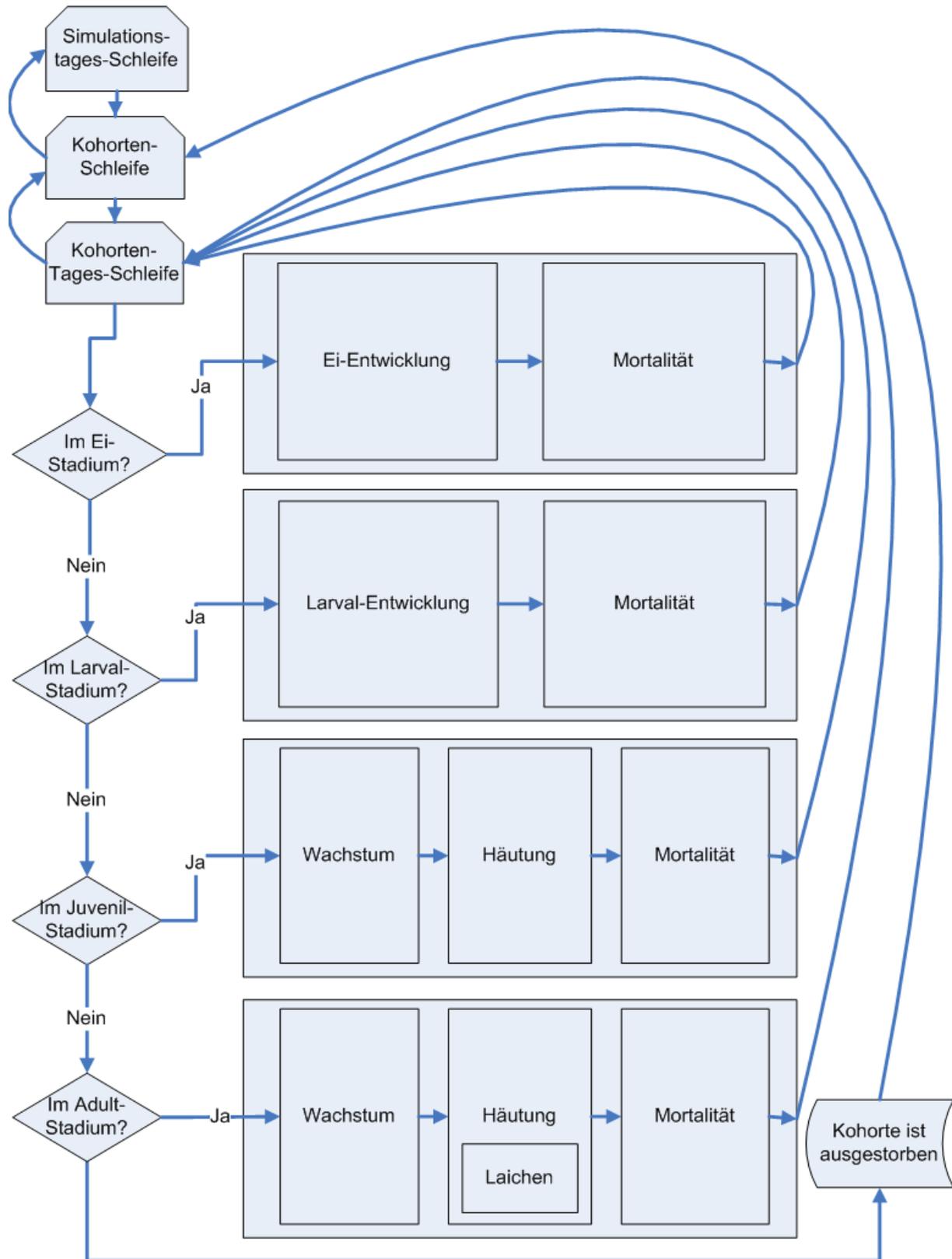


Abbildung 2-11 Grundlegender Programmablauf des Simulationsmodells.

2.2.3.4 Mortalität

2.2.3.4.1 Allgemeines

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

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

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

Gleichung 2-1 Allgemeine Sterblichkeitsformel, N_t und N_{t-1} sind die Individuenzahlen zum Zeitpunkt t bzw. $t-1$, F und M sind Mortalitätskoeffizienten, Δt ist der Zeitschritt (ein Tag)

Gleichung 2-1 gilt für alle Stadien, die eine Kohorte einnehmen kann. N_{t-1} ist aus dem vorherigen Zeitschritt bekannt, e ist die Eulersche Zahl, also konstant, und Δt ist immer 1 (Tag). Das unterschiedliche Sterben der Individuen einer Kohorte in Abhängigkeit ihres Stadiums, der Länge, saisonaler Fischerei und Prädation, ist also ausschließlich manifestiert in den Koeffizienten der natürlichen Mortalität (M) und der fischereilichen Mortalität (F).

2.2.3.4.2 Biomassespektrum

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

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

Gleichung 2-2 M_{yr} ist der mittlere jährliche Mortalitätskoeffizient (Jahr^{-1}), c , k und x sind Parameter. $W_{Trocken}$ ist Trockengewicht in g.

Die Parameter c , k und x ermöglichen nur eine beschränkte Flexibilität bei der Anpassung der Funktion. Erhöht man c oder k oder vermindert man x um die Sterblichkeit insgesamt zu erhöhen, muss man bei relativ kleinen Änderungen für größere Tiere extreme Änderungen für die kleineren in Kauf nehmen. Eine Erweiterung der Gleichung 2-2 um einen Summanden (M_{RV}) bietet die Möglichkeit kleine, absolute Änderungen für alle Größen vorzunehmen. Dieser Summand wird im folgenden auch Anpassungswert genannt werden.

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

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

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

2.2.3.4.3 Natürliche Mortalität der Eier

Weibliche *Crangon crangon* tragen die Eier bis diese als Larven schlüpfen. Man kann somit annehmen, dass die Eier dann sterben, wenn das Weibchen, das sie trägt, stirbt. Die Berechnung von M und F erfolgt also analog der Berechnung von M und F eines adulten Weibchens (2.2.3.4.5). Da sowohl M als auch F des Weibchens von seiner Länge abhängen, werden bei dieser Berechnung entweder pauschal 50mm als Länge angenommen (wenn die Initialisierung der neuen Kohorten unabhängig von den Ei-legenden Kohorten vorgenommen wird) oder eben die Länge der Mutter-Kohorte (wenn die Initialisierung neuer Kohorten basierend auf der Eiproduktion bestehender Kohorten erfolgt).

2.2.3.4.4 Natürliche Mortalität der Larven

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

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

Gleichung 2-4 $W_{Trocken}$ ist das Trockengewicht in g, ZS das Zoea-Stadium (1-6).

Das Simulationsmodell erlaubt statt Zoea-Stadiumsspezifischen Mortalitäten auch die Verwendung einer mittleren Larven-Mortalität, die als Mittelwert aus den Zoea-spezifischen Werten berechnet wird. Außerdem ist eine händische Eingabe Zoea-spezifischer Mortalitäten oder eines Mittelwertes möglich. Zur Parametrisierung der Mortalitätsgleichungen sei auf Kapitel 2.5.2 und 2.5.3 verwiesen

2.2.3.4.5 Natürliche Mortalität der Juvenilen und Adulten – benötigtes Trockengewicht

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

Die Längengewichtsbeziehung hat die Form

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

Gleichung 2-5 W ist das Nassgewicht in g, L die Länge in mm, a und b sind Parameter

Die Parameter müssen aus Messungen parametrisiert werden. Die verschiedenen Varianten der Parametrisierung werden in Kapitel 2.5.9 besprochen.

Die Nass-Trockengewichtsbeziehung hat die Form

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

Gleichung 2-6 $W_{Trocken}$ ist das Trockengewicht in g, W_{Nass} das Nassgewicht in g, a ein Parameter

Auch der Parameter a aus Gleichung 2-6 wird in Kapitel 2.5.9 besprochen.

2.2.3.4.6 *Zusätzliche längenbasierte natürliche Mortalität*

Zusätzlich zu der in den vorangegangenen Kapiteln beschriebenen (verbleibenden) natürlichen Mortalität, erlaubt das Simulationsmodell die Definition von bis zu sechs zusätzlichen Prädatoren (siehe Kapitel 2.1.5). Diese werden programmintern auf die anderen Mortalitätskoeffizienten aufaddiert. Die gestorbenen Tiere werden anteilig auf die verschiedenen Mortalitätsursachen verteilt. Somit wird dokumentiert, wann welcher Prädator welchen Erfolg hatte.

2.2.3.4.7 *Simpleres Submodell für die natürliche Mortalität*

Wie in Kapitel 2.2.2.2 besprochen, kann das Simulationsmodell auch noch mit einer simpleren, im Vorläufermodell erprobten, Modellierung der natürlichen Sterblichkeit arbeiten.

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

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

2.2.3.4.8 *Fischereiliche Mortalität*

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

Zusätzlich kann noch eine Netzselektion definiert werden. Dabei handelt es sich um die Angabe von Prozentwerten, mit denen der untere Bereich des angegebenen Größenbereichs belegt werden kann.

2.2.3.5 *Eientwicklung*

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

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

Gleichung 2-7 f ist die Eientwicklungsdauer in Tagen, T die Temperatur in °C, a und b Parameter

In diesem Simulationsmodell wird die Eientwicklungsdauer in jedem Zeitschritt, also täglich, berechnet. Da die Eier an jedem Tag eine andere Temperatur erfahren, unterscheiden sich folglich auch die Eientwicklungsdauern. Die Reziproke dieser berechneten Entwicklungszeiten, also der bereits erreichte Anteil der vollständigen Entwicklung, werden aufaddiert. Überschreitet die Summe dieser Anteile den Wert 1, ist die Eientwicklung abgeschlossen und die Kohorte tritt in das Larvalstadium ein.

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

Die vollständige Formel des an einem Tag erreichten Anteils der Eientwicklung sieht damit folgendermaßen aus, die verwendeten Parameter finden sich in Kapitel 2.5.4:

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

Gleichung 2-8 E ist der an diesem Tag erreichte Anteil der Eientwicklung, a und b sind Parameter, T ist die Temperatur in °C, der die Kohorte an diesem Tag unterliegt; s ist die maximale Abweichung, r_K die kohortenspezifische normalverteilte Zufallszahl

2.2.3.6 Larvalentwicklung

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

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

Gleichung 2-9 Z_L ist die Dauer des Larvalstadiums, m die Anzahl der dafür benötigten Häutungen, a und b sind Parameter, s die maximale Parameterabweichung, r_K die kohortenspezifische normalverteilte Zufallszahl

Wie bei der Eientwicklung (Kapitel 2.2.3.5) wird auch hier das Reziprok bis zum Erreichen des Wertes 1 aufaddiert, die verwendeten Parameter finden sich in Kapitel 2.5.5.

2.2.3.7 Postlarvale Häutungen

Die Häufigkeitsfrequenz der Juvenilen und Adulten wird Temming und Damm (2002) folgend berechnet. Sie ist von der Temperatur und dem Alter der Tiere abhängig (Tiews 1954). Tiews (1954, dort Figure 6) stellte die Zwischenhäutungsphasenlänge über dem Alter (gemessen in Anzahlen der erfolgten Häutungen) bei drei verschiedenen Temperaturen dar. Temming und Damm (2002) fitteten Schnutes (1981) flexible Wachstumsfunktion an Tiews Daten und benutzten dabei folgende Formel:

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

Gleichung 2-10: Y ist die Zeit zwischen zwei Häutungen in Tagen, a, b, y_1 , y_2 sind gefittete Modellparameter, die unten näher beschrieben sind, die Parameter y_1 und y_2 beziehen sich auf die Zwischenhäutungsphasen bei den Altern x_1 und x_2 . Die Alter x_1 und x_2 können frei gewählt werden, sollten aber den beobachteten Bereich umfassen. x ist das aktuelle Alter in Häutungen.

Temming und Damm (2002) wählten $x_1 = 1.5$ und $x_2 = 23.5$ und stellten beim Fitten der Gleichung an drei Datensätze aus Tiews (1952), die bei verschiedenen Temperaturen ermittelt wurden, einen systematischen Unterschied der Parameter fest. Daher bestimmten sie die Parameter unter Zuhilfenahme einer zusätzlichen Temperaturabhängigkeit, die folgendermaßen erzeugt wurde:

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

Gleichung 2-11 P = Parameter (also y_1 , y_2 , a oder b), F (Faktor) ist ein Parameter, E (Exponent) ist ein Parameter

Die Kombination von Gleichung 2-10 und Gleichung 2-11 beschreibt dann den funktionellen Zusammenhang der Zeit zwischen den Häutungen, Y , und Temperatur und Alter (in Anzahl erfolgter Häutungen seit der Metamorphose). Die verwendeten Parameter finden sich in Kapitel 2.5.6.

2.2.3.8 Reife

Die Länge der ersten Reife wird bestimmt als Konstante beim Start einer jeden Kohorte. Diese Reifelängen variieren zufällig zwischen den Kohorten und bilden so das durchschnittliche Muster ab, das auch bei Feldbeprobungen gefunden wird.

Aus mathematischer Sicht wird der Anteil der reifen Weibchen als Funktion der Länge mittels einer logistischen Funktion beschrieben:

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

Gleichung 2-12 $X(l)$ ist der Anteil an reifen Weibchen der Länge l ; f, g, h und l_0 sind Parameter

Da Gleichung 2-12 monoton ist, lässt sich für sie eine Umkehrfunktion formulieren, die die Länge angibt, bei der der Anteil der reifen Weibchen der gezogenen Zufallszahl entspricht. Diese Länge wird dann als Reifelänge verwendet. Die Umkehrfunktion lautet für:

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

Gleichung 2-13: Umkehrfunktion von Gleichung 2-12

Die Parameter für diese Gleichung wurden auf Basis der Feldbeobachtungen aus der Crangon-Beifangserie ermittelt (ICES 2003). Ihr wurde der Anteil der eiträgenden Weibchen an allen Tieren der jeweiligen Längenklasse entnommen. Diese Daten aus der deutschen kommerziellen Krabbenfischerei sind über mehrere Dekaden, prinzipiell für alle Monate verfügbar. Allerdings ist der Umfang der Datenerhebungen in dieser Zeit unterschiedlich. Hier wurde ein Teil des Gesamtdatensatzes, der die Jahre von 1958 bis 1962 umfasst, verwendet. Da in der Beifangserie keine geschlechtsspezifische Erhebung durchgeführt wurde, subtrahierte man in ICES 2003, basierend auf Geschlechtsverhältnissen aus Martens und Redant (1986), die Männchen aus diesen Daten. Somit erlangte man den Anteil der eiträgenden Weibchen an allen Weibchen. Eine Reifebestimmung wurde nicht durchgeführt, Weibchen, die Eier tragen könnten, dies aber nicht tun, sind also nicht berücksichtigt. Die Parameter der logistischen Funktion, die an diesen Datensatz angepasst wurde, sind $f=59.086$, $g=0.054$, $h=0.272$ and $l_0=47.5$ (Parameter bezogen auf Gleichung 2-12).

Die Ermittlung der jeweiligen Reifelänge einer Kohorte beginnt mit der Ziehung einer gleichverteilten Zufallszahl zwischen 0 und 1. Diese steht für einen Anteil reifer Weibchen ($x(l)$) in Gleichung 2-12, zu dem entsprechend der Umkehrfunktion (Gleichung 2-13) genau eine Länge (die Reifelänge) ermittelt wird.

Bei Überschreitung dieser, bei Initialisierung der Kohorte festgelegten, Reifelänge werden die Kohorten adult und legen danach bei jeder Häutung Eier ab.

2.2.3.9 Wachstum

Längenwachstum wird häufig nach von Bertalanffy in folgender Form berechnet:

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

Gleichung 2-14 L_t ist Länge zum Zeitpunkt t , L_∞ , k und t_0 sind Parameter

Kuipers und Dappers (1981) nutzten eine Ratengleichung, die für konstante Temperatur äquivalent zur Differentialgleichung der Bertalanffygleichung ist (Hufnagl & Temming 2011). Diese wird in dieser Arbeit als Typ 1 bezeichnet.

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

Gleichung 2-15 dl ist die Längenzunahme, dt das Zeitintervall, a, b und K sind Parameter, T ist die Temperatur und l die Länge

Die Gleichung 2-15 kann mit einer physiologisch realistischeren Variante des katabolischen Terms K erweitert werden:

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

Gleichung 2-16 K ist der Parameter aus Gleichung 2-15, c und d sind Parameter, T die Temperatur

Somit ergibt sich für die Längenzunahme dl während des Zeitschritts dt die Formel, die nachfolgend als Typ 2 bezeichnet wird.

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

Gleichung 2-17 dl ist der Längenzuwachs, dt das Zeitintervall (1Tag), a, b, c und d sind Parameter, T die Temperatur und l die Länge

Für das Simulationsmodell wird nun zusätzlich noch Wachstumsvariabilität in die Formel eingebaut. Diese wird als Wachstumsleistung einer jeden Modellkohorte in Abhängigkeit vom katabolischen Temperaturterm realisiert. Die maximale Abweichung s , welche mit einer kohortenspezifischen normalverteilten Zufallszahl multipliziert wird, führt zu einer Streuung des realisierten Wachstums. Die Koppelung der Streuung an den Temperaturterm bildet kohortenspezifische Temperaturhistorien ab, die um die mittlere in der Simulation verwendete Temperaturvorgabe streuen:

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

Gleichung 2-18 zusätzlich zu den Beschreibungen in Gleichung 2-17: s ist die maximale Abweichung, r_K die kohortenspezifische normalverteilte Zufallszahl

In jedem Zeitschritt wird nun unter Anwendung von Gleichung 2-18 der Längenzuwachs berechnet und auf die Länge des Zeitschritts zuvor aufaddiert. Die Parametrisierung des Wachstums wird in Kapitel 2.5.8 behandelt.

2.2.3.10 Individuengewicht

Das Gewicht der Individuen einer Kohorte resultiert schlicht aus der Anwendung der Formel

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

Gleichung 2-19 W_{Nass} ist Nassgewicht in g, L ist Länge in mm, a und b sind Parameter

Die Parameter der Gleichung 2-19 werden durch Anpassung der Funktion an aus Messungen erhaltene Daten bestimmt (Kapitel 2.5.9).

2.2.3.11 Eiproduktion

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

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

Gleichung 2-20 E ist die Anzahl der Eier je produzierendem Individuum, L dessen Länge. a und b sind Parameter

Die Parameter a und b der Gleichung 2-20 werden durch Anpassen der Funktion an Feldbeobachtungen ermittelt (Kapitel 2.5.10). Die individuelle Eiproduktion wird dann mit der in diesem Zeitschritt aktuellen Individuenzahl der Kohorte multipliziert und archiviert.

2.2.3.12 Initialisierung neuer Kohorten

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

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

Allen Initialisierungen gemein ist, dass jede neu entstandene Kohorte alle notwendigen Startwerte erhalten muss. In Bezug auf die initiale Individuenanzahl, Geschlecht, Reifelänge, stochastische Entwicklungs- oder Wachstumsparameter sind

dies berechnete Werte. „Ergebniswertfelder“ wie erreichte Häutungen, Länge oder Stadium müssen mit stets gleichen, logischen Startwerten, Nullen oder „missing values“, also Fehlwerten, belegt werden.

2.2.3.12.1 *Gemäß externer Laichsimulation*

In diesem Fall wird die Eiproduktion zwar aufgezeichnet, aber nicht zur Initialisierung nachfolgender Kohorten weiterverwendet. Es handelt sich um den Standardfall des nicht geschlossenen Lebenszyklus.

Täglich wird die gleiche Zahl an Kohorten in die Simulation entlassen. Die Anzahl der Eier, die in das System gelangen, ist eine zwischen Kohorten verschiedener Tage variierende Größe. Die initialen Individuenzahlen (das sind die Eier mit denen die Kohorte gestartet wird) richten sich nach dem Produkt aus einem mittleren Vorgabewert der in der gesamten Simulation konstant ist und die Einregelung des Y/R-Modells auf eine bestimmte Fangmenge erlaubt (Initiale Kohortengröße aus Kapitel 2.1.2) und dem jahrestagsspezifischen Multiplikator der aus einer Laichfrequenz-Datei (Kapitel 2.1.9). Somit ergibt sich ein jahreszeitliches Muster, wie es im Feld beobachtet wird.

Das Feld „CmotherLength“, das die Länge der Mutter beinhaltet, wird mit 50mm belegt. Im Verlauf der Simulation erhält die Kohorte, solange sie in der Eiphasen ist, die längenabhängige natürliche Mortalität der Mutter, und da die Länge der Mutter bei externer Laichsimulation nicht bekannt ist wird diese willkürlich mit 50mm besetzt.

2.2.3.12.2 *Gemäß simulierter Eiproduktion*

Das Ziel dieser alternativen Initialisierungsvariante ist das Schließen des Lebenszyklus. Ist die Funktion „Use spawn frequency only for initialization period“ aktiviert (Kapitel 2.1.9), wird innerhalb des Simulationsmodells immer dann, wenn eine adulte Kohorte Eier produziert, eine neue Kohorte erzeugt, die die Gesamteanzahl der Mutter-Kohorte als Anfangs-Individuenzahl erhält. Außerdem wird die Länge der Ei-produzierenden Kohorte in das Feld „cMotherLength“ der neu initialisierten Kohorte eingetragen, da von diesem Wert die Ei-Mortalität abhängen wird.

Die fertig initialisierten neuen Kohorten, genauer ihre Tupel, werden in einer programminternen Datenbank gespeichert. Diese Tupel enthalten alle notwendigen Kohorteneigenschaften, wie die für kohortenspezifische Streuungen notwendigen Zufallszahlen und die vorbestimmte Reifelänge. Die Anzahl der solcherart erstellten Kohorten je Simulationstag wird ebenfalls verzeichnet. Zu Beginn eines jeden neuen Simulationstages wird überprüft, wie viele Kohorten für diesen Tag in der Datenbank liegen. Sind dies weniger als die Anzahl parallel startender Kohorten pro Tag (Kapitel 2.1.2) so wird die fehlende Anzahl an Kohorten so initialisiert, wie in Kapitel 2.2.3.12.1 dargestellt.

In logischer Folge führt diese Form der Kohorteninitialisierung dazu, dass die Anzahl der parallel startenden Kohorten pro Tag nicht mehr konstant bleibt. Dafür wird den Eiern aber die Mortalität zugeordnet, die zur Länge „ihrer“ Mutter gehört.

2.2.3.13 Zufallszahlen

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

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

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

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

- Gleichverteilte Zufallszahlen
- Normalverteilte Zufallszahlen

2.2.3.13.1 Gleichverteilte Zufallszahlen

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

$$0 \leq x < 1$$

Gleichung 2-21 X ist eine (Pseudo-)Zufallszahl

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

2.2.3.13.2 Normalverteilte Zufallszahlen

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

Die Polar-Methode bietet da einen einfachen Ausweg. Zunächst werden zwei gleichverteilte Zufallszahlen y_1 und y_2 gezogen (Kapitel 2.2.3.13.1).

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

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

Gleichung 2-22: y_1 und y_2 sind gleichverteilte (Pseudo-)Zufallszahlen.

Wenn $q \neq 1$:

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

Gleichung 2-23: Zwischenschritt zur Berechnung normalverteilter Zufallszahlen.

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

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

Gleichung 2-24 z_1 und z_2 sind normalverteilte Zufallszahlen, y_1 und y_2 sind gleichverteilte Zufallszahlen.

Tatsächlich wird im Programm nur eine der beiden Zufallszahlen berechnet.

2.2.3.13.3 Reihenfolgen-Startwert (Seed)

Wenn ein festeingestellter Seed für die Zufallszahlenerstellung verwendet werden soll, muss dies im Modellierungsprogramm festgelegt werden (Kapitel 2.1.2).

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

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

2.3 Analyseprogramm

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

Die Graphische Benutzeroberfläche ist denkbar einfach aufgebaut (Abbildung 2-12). Im oberen Bereich muss das simulierte Modell und die Anzahl der Länge der Simulationsperiode ausgewählt werden.

Darunter finden sich drei Blöcke:

- „Create Cohort Statistics“ lässt den Nutzer den Tag aussuchen, von dem aus wesentliche Kohortenzustände ausgelesen werden können. Der „Do It“-Button führt dies dann aus. In der Folge wird eine Textdatei erstellt, die immer dann, wenn eine Kohorte als gestorben markiert ist, deren Lebensgeschichte ausliest. Das gleiche geschieht mit allen Kohorten, die am letzten Simulationstag noch leben. Neben kohortenspezifischen Werten, wie Geschlecht, Starttag, Länge der Mutter, den Zufallswerten für Wachstum, Ei- und Larvalentwicklung, werden die Zeitpunkte, das Alter, die Anzahl der Überlebenden und gegebenenfalls die geographische Position bei erreichen markanter Lebensabschnitte (Wechsel vom Ei zur Larve, dann zu Juvenile, schließlich Adulte und Aussterben der Kohorte) ausgeschrieben. Ferner Angaben über die Anzahlen der Gestorbenen, aufgegliedert nach der Flotte oder dem Prädator

sowie der produzierten Eier dieser Kohorte. Eine vollständige Liste der ausgegebenen Felder findet sich in Tabelle 2-2.

- „Create Start Population“ sucht in den Simulationsergebnissen alle Kohorteneinträge, die am angegebenen Tag noch lebende Individuen enthält und fügt diese zu einer Datei zusammen. Diese können im Simulationsprogramm als Startpopulation ausgewählt werden (Kapitel 2.2.2.3).
- Im mittleren Block können drei Längenangaben gemacht werden, die sich auf angenommene Grenzgrößen beziehen (die Länge der Rekruten im Watt (Standard: 15mm), der Verwertungsgröße (50mm) und eine Ausgabedefinition für einen der Längenhäufigkeitsfiles (45mm). Der „Do It“-Button unter diesen Zahlenfeldern erstellt die Standardausgaben des Analyseprogramms, welche in Tabelle 2-2 näher beschrieben sind. Hinweis: Ordnet man die Dateierweiterung *.tsf einem geeigneten Editor zu, kann man die Ausgabedateien per Doppelklick öffnen. Kopiert man die Inhalte dieser Dateien in entsprechend vorbereitete Excel-Dateien, erhält man schnell und einfach fertige Graphen.

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

Feldbezeichnung	Feldbeschreibung
SetModelName	Modellname
ChowIni	Die Initialisierungsart dieser Kohorte (ini für Initialisierung aufgrund vorgegebener Laichfrequenz, NtE wenn Coffspring der Mutter-Kohorte zu CNum der neuen Kohorte wird)
Csex	Geschlecht (Fem für weiblich, Mal für männlich)
CsumWin	Sommer- oder Winterkohorte (Sum, wenn die Kohorte zwischen dem 8.März und dem 30.September als Ei begann, sonst Win)
CstartDay	Start-Simulationstag der Kohorte
Cmoults	Anzahl der bisher absolvierten Häutungen
CmotherLength	Länge der Mutter (mm, für die Berechnung der Ei-Mortalität)
Cspawns	Kohorte laicht (wahr bedeutet Länge der ersten Reife erreicht, sonst falsch)
CLarDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte
CLarAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Larven-Stadium erreichte
CLarNum	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Larven-Stadiums.
CLarSDD	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Larven-Stadiums
CLarLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CLarLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Larven-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CjuvDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CjuvAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Juvenilen-Stadium erreichte
CjuvNum	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums.
CJuvSDD	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums
CjuvLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CjuvLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Juvenilen-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CaduDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CaduAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte das Adult-Stadium erreichte
CaduNum	Individuenanzahl der Kohorte bei Erreichen des Adult-Stadiums.
CAduSDD	Summe der Tagesgrade bei Erreichen des Adult-Stadiums
CaduLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CaduLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Erreichen des Adult-Stadiums (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CdeadDay	Der Simulationstag an dem die Kohorte ausstarb
CdeadAge	Das Alter in Tagen an dem die Kohorte ausstarb
CDeadSDD	Summe der Tagesgrade bei Aussterben der Kohorte

CdeadLat	geogr. Breite in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CdeadLon	geogr. Länge in Dezimalgrad bei Aussterben der Kohorte (nur bei Modellen der 3D-Hydrodynamic-Variante)
CsumDeathMR	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der "verbleibenden" natürlichen Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathP1	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator1 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathP2	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator2 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathP3	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator3 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathP4	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator4 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathP5	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator5 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathP6	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch Prädator6 ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumDeathAll	Anzahl gestorbener Individuen dieser Kohorte aufgrund der durch alle Prädatoren ausgeübten Mortalität seit Simulationsbeginn
CsumCatchF1	Anzahl durch Flotte1 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CsumCatchF2	Anzahl durch Flotte2 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CsumCatchF3	Anzahl durch Flotte3 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CsumCatchF4	Anzahl durch Flotte4 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CsumCatchF5	Anzahl durch Flotte5 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CsumCatchF6	Anzahl durch Flotte6 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CsumCatchAll	Anzahl durch Flotten1-6 gefangener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn
CsumFadedZ	Anzahl aller gestorbener Individuen dieser Kohorte seit Simulationsbeginn (also aufgrund der Gesamtsterblichkeit Z)
CsumDayDeg	Summe der Tagesgrade dieser Kohorte bis zum aktuellen Zeitschritt
CsumOffspring	Summe der produzierten Eier dieser Kohorte bis zum aktuellen Zeitschritt
CFinalStage	Letztes Stadium (Ei (Egg), Larve (Lar), juvenil (Juv), adult (Adu), tot (Dead))
CGrowthSmalRFem	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Weibchen x normalverteilte Zufallszahl)
CGrowthSmalRMal	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Männchen x normalverteilte Zufallszahl)
CGrowthSmalRJuv	Stochastischer Wachstumsfaktor (max. Abweichung der Juvenilen x normalverteilte Zufallszahl)
CstagDevSmalREgg	Stochastischer Ei-Entwicklungsfaktor (max. Abweichung x normalverteilte Zufallszahl)
CstagDevSmalRLar	Stochastischer Larval-Entwicklungsfaktor (max. Abweichung x normalverteilte Zufallszahl)
CLenFirstMat	Länge (mm) der ersten Reife
CeggDur	relative Anteile der erreichten Ei-Entwicklung
CsumCatchWAll	Summe aller Fänge dieser Kohorte seit Simulationsbeginn in g

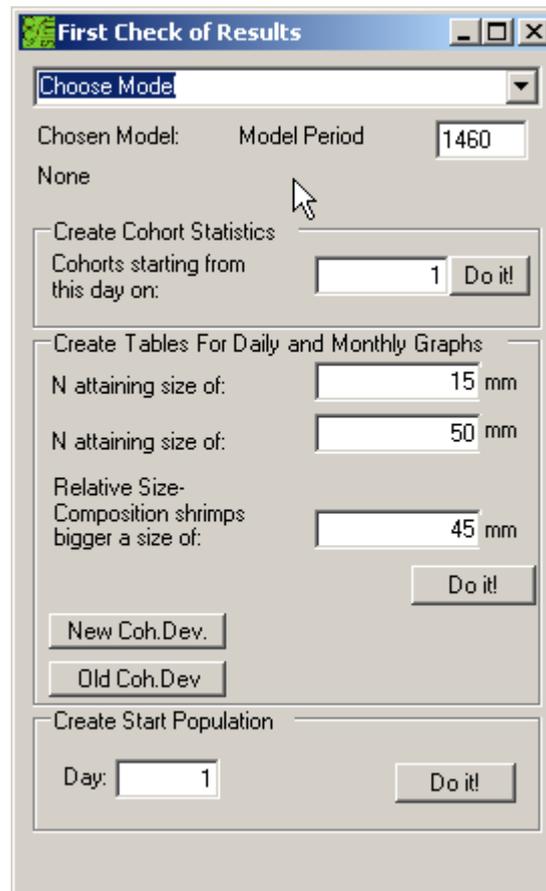


Abbildung 2-12: Screenshot des Analyseprogramms.

Tabelle 2-3: Standardausgabedateien des Analyseprogramms.

Dateiname	Inhalt
BothCohortsExistingPerDay.tsf	Verzeichnet die Anzahl der an diesem Tag existierenden Kohorten
CatchWeight5Day.tsf	Summe des Fangs von jeweils 5 Tagen, verzeichnet nach Herkunftstag der Kohorte
CatchWeightIndividualFleetsMonth.tsf	Monatliche Fangmenge der einzelnen definierten Flotten
CatchWeightMonthMonth	monatliche Gesamtfangmenge nach Herkunftsmonat der Kohorten
EggProduction5Day.tsf	Summe der produzierten Eier von jeweils 5 Tagen, verzeichnet nach Herkunftstag der Kohorte
EggProductionMonthMonth.tsf	monatliche Eiproduktion nach Herkunftsmonat der Kohorten
FemaleAdultsMonthLengthCnum.tsf	Anzahl der weiblicher, adulter Individuen nach Monat und Länge
FemaleAdultsMonthLengthNCoh.tsf	Anzahl weiblicher, adulter Kohorten nach Monat und Länge
FemaleAdultsMonthLengthOffspring.tsf	Monatliche Anzahl an produzierten Eiern, nach Monat und Länge der Mütter
FemaleCohortsExistingPerDay.tsf	Anzahl existierender, weiblicher Kohorten dieses Tages
FemaleCohortsStartingPerDay.tsf	Anzahl startender, weiblicher Kohorten dieses Tages
FemaleJuvenilesMonthLengthCnum.tsf	Anzahl weiblicher, juveniler Individuen nach Monat und Länge
FemaleJuvenilesMonthLengthNCoh.tsf	Anzahl weiblicher, juveniler Kohorten des Tages
FemNumsBigger40MonthAgeClass50days.tsf	Anzahl weiblicher Individuen von mehr als 40mm Länge, je Monat und 50 Tage Altersklasse
MaleCohortsExistingPerDay.tsf	Anzahl männlicher, existierender Kohorten an diesem Tag
MaleCohortsStartingPerDay.tsf	Anzahl männlicher, startender Kohorten an diesem Tag
MeanEggsIfProduced.tsf	Mittlere Anzahl an Eiern (Summe der Kohorte), wenn welche produziert wurden (also Nullwerte ausschließend)
MeanLaengenhaeufigkeit.tsf	Mittlere Anzahl an Individuen nach Monat und Länge
MeanLengthIncreasedPerMonthAndLength.tsf	Mittlerer Längenzuwachs nach Monat und Länge
MeanMoultIncr.tsf	Mittlere Häutungsanzahl nach Monat und Länge
NeamNumsAndIndividualEggs.tsf	Mittlere Anzahl an Eiern (Eines Individuums der Kohorte), wenn welche produziert wurden (also Nullwerte ausschließend)
MeanSufferedFPerMonthAndLength.tsf	Mittlere wirkende fischereiliche Sterblichkeit je Monat und Länge
MeanSufferedMPerMonthAndLength.tsf	Mittlere wirkende natürliche Sterblichkeit je Monat und Länge
MeanTemperaturePerDayAndLength.tsf	Mittlere Temperatur je Tag und Länge
NAttainingXXmm5dayMonthMonth.tsf	Anzahl der Individuen die XXmm Länge überschreiten (Rekruten) nach Monat und Herkunftsmonat der Kohorte
NAttainingYYmm5dayMonthMonth.tsf	Anzahl der Individuen die YYmm Länge überschreiten (Adulte) nach Monat und Herkunftsmonat der Kohorte
NumberOfFEMALEINDIVIDUALSPerLengthAndMonth.tsf	Anzahl weiblicher Individuen nach Monat und Länge
NumberOfMALEINDIVIDUALSPerLengthAndMonth.tsf	Anzahl männlicher Individuen nach Monat und Länge
NumsOfAdultFemPerLengthAndMonth.tsf	Anzahl von Individuen, die ihre Reifelänge überschritten haben, nach Monat und Länge
RelSizeCompBigger45mm.tsf	Mittlere Individuen größer ZZmm für jeweils 5 Tage nach ihrer Länge
SumEggsLengthMonth.tsf	Summe der produzierten Eier je Monat nach Länge der Mütter

2.4 Datenbankwerkzeug

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

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

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

Ferner kann nun jeder Nutzer, sollten ihm die Ausgaben aus dem Analyseprogramm (Kapitel 2.3) nicht ausreichen, alternative Analyseroutinen in beliebigen Softwarepaketen erstellen (Matlab, SPSS, SAS oder andere).

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

Das Werkzeug ist denkbar einfach aufgebaut (Abbildung 2-13). Das simulierte Modell muss gewählt werden, die Art der Ausgabe definiert und der Start-Button gedrückt werden.

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

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

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

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

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

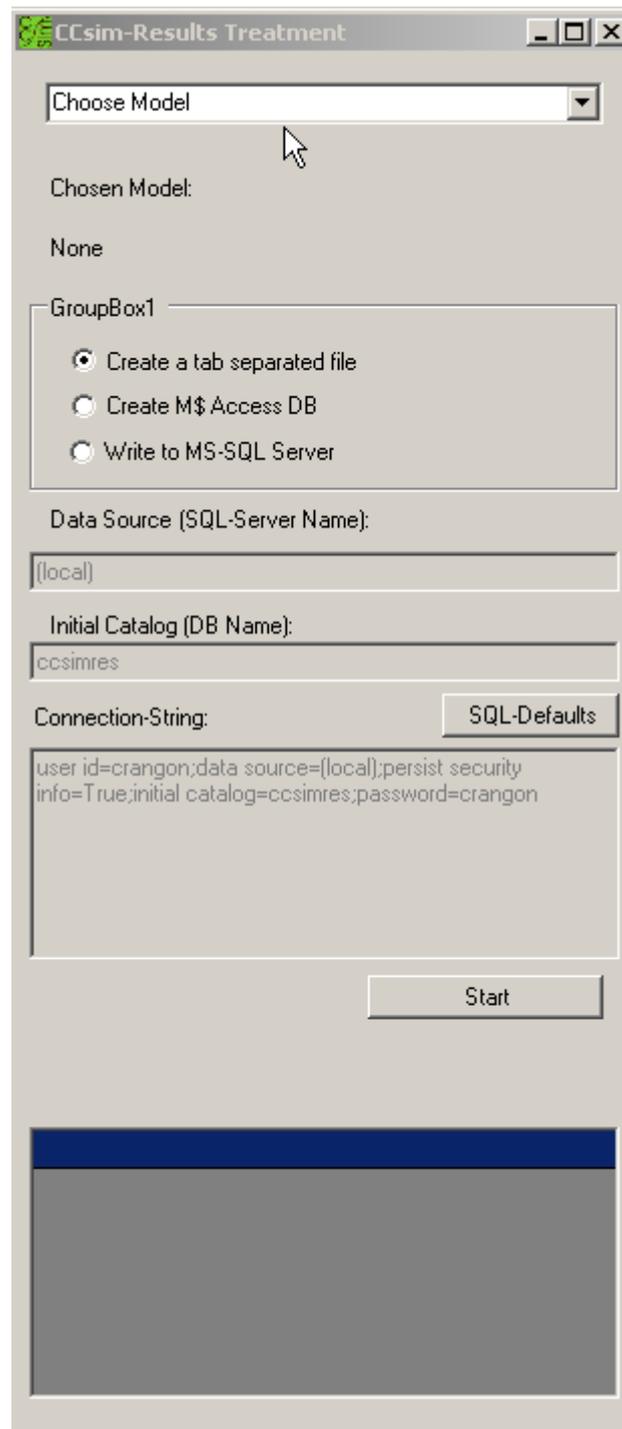


Abbildung 2-13: Screenshot des Datenbankwerkzeugs.

2.5 Eingangsdaten

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

2.5.1 Temperaturen

Mehrere Prozesse des Simulationsmodells sind temperaturabhängig. Die für die Simulation benötigten Temperaturzeitreihen wurden einzelnen Messstationen, wie Feuerschiffen und stationären Sensoren und reinen Modellergebnissen wie dem Hamburg Shelf Ocean Model (HAMSOM) entnommen.

2.5.1.1 Messstationsdaten

In einem Vorläufermodell dieser Arbeiten wurden Temperaturmesswerte vom Feuerschiff Texel, dem Niederländischen Wattenmeer, dem Feuerschiff Weser und aus dem Buisumer Hafen verwendet (Orte der Messung siehe Abbildung 2-14). Hierbei handelt es sich nicht um die Originaldaten, sondern um gemittelte Werte (Abbildung 2-15). Die durchschnittlichen Temperaturen für die deutschen Gewässer wurden aus Daten der Jahre 1960 bis 1995 ermittelt. Für die holländischen Temperaturen wurde auf Angaben von Fonds (Zitat in Temming & Damm 2002) zurückgegriffen. Hier handelt es sich um Messungen von 1960 bis 1964 wobei das abnorm kalte Jahr 1963 herausgelassen wurde.

Je Ursprungsposition wurde eine Datei erzeugt, die 365 Temperaturwerte enthält. Diese Dateien dienen vornehmlich dem Vergleich mit dem Vorgängermodell Lütke (2002), stellen aber auch eine sinnvolle Abbildung des Temperaturregimes des Rekrutierungsgebietes der Nordseegarnelen in der Deutschen Bucht dar.

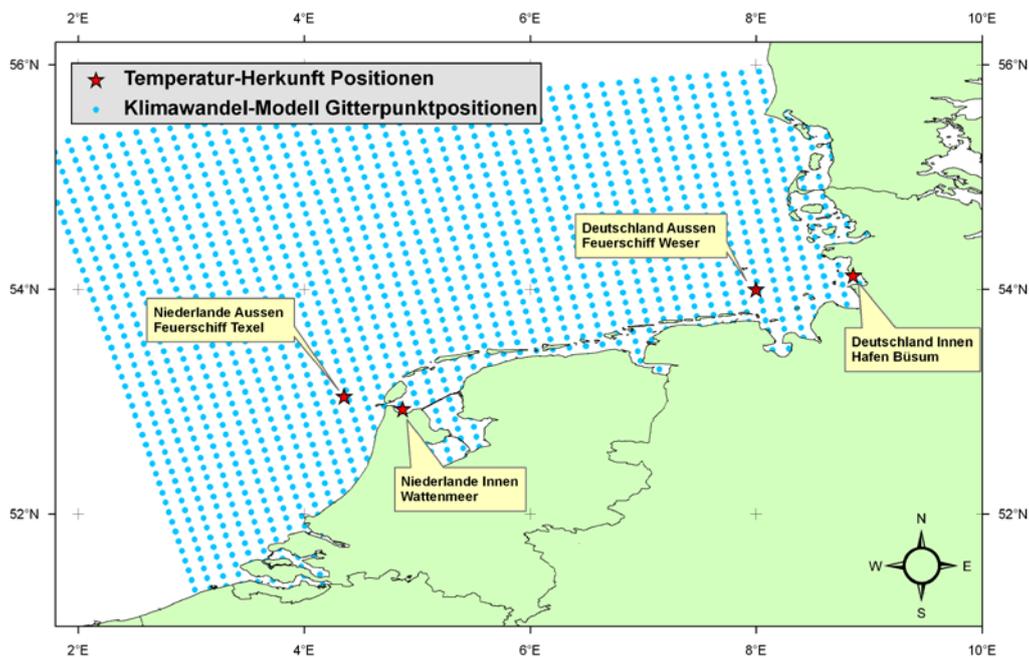


Abbildung 2-14: Gitterpunkt-Positionen des Klimawandel-Modells und Positionen der Temperatur-Messstationen

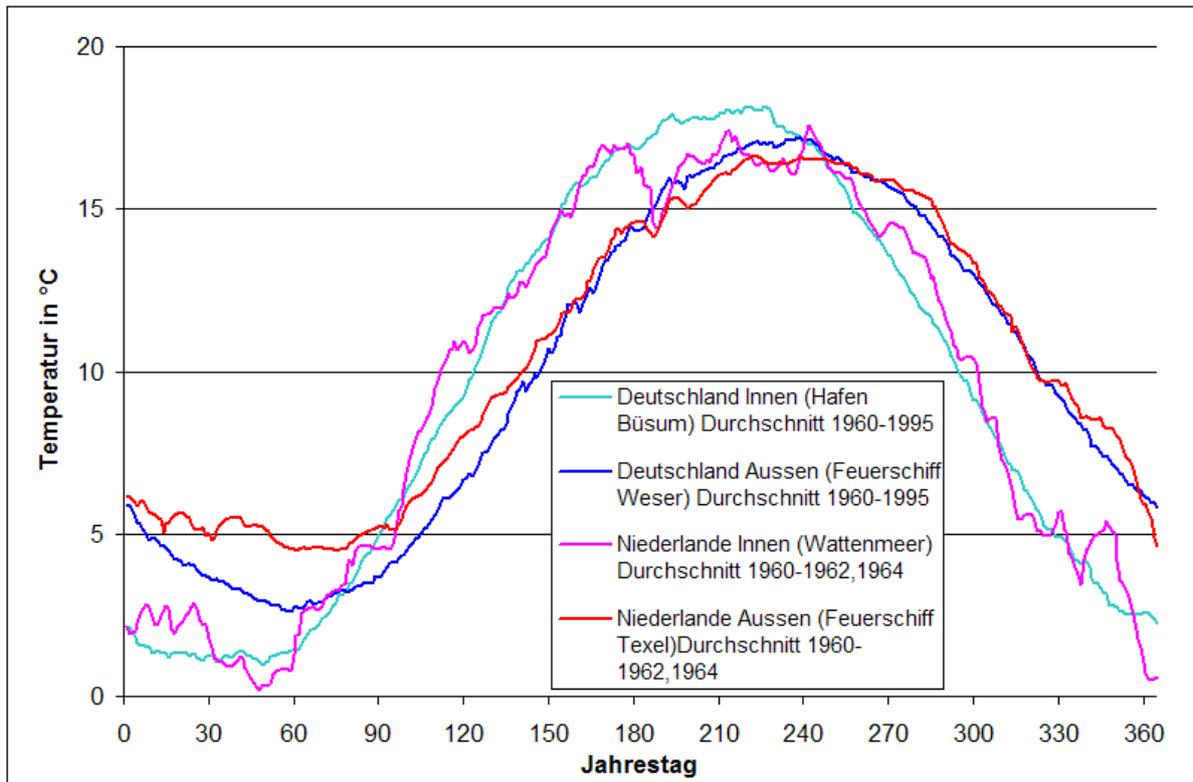


Abbildung 2-15: Temperatur-Messdaten aus Büsum Hafen und Feuerschiff Weser (Mittelwert 1960 - 1995) und aus dem Niederländischen Wattenmeer und Texel (Mittelwert 1960 - 1962 und 1964).

2.5.1.2 Modellergebnisse (HAMSOM-Daten)

Für lokale Anwendungen in verschiedenen Nordseegebieten wurden auch Ausgaben aus hydrographischen Simulationen verwendet. Sie entstammen dem „Hamburg Shelf Ocean Model“ (HAMSOM), einem dreidimensionalen hydrodynamischen Modell, dessen horizontale Auflösung einem 6 Seemeilen Lambert Gitter entspricht.

Das gekoppelte Eis-Ozean-Modell deckt sowohl die Nordsee als auch die Ostsee ab. Backhaus (1985) schuf das ursprüngliche Modell und Schrum (1997) entwickelte es weiter. Im Detail ist es von Schrum & Backhaus (1999) beschrieben. Schrum & Siegmund (2002) zeigten, dass das Modell klimatologische Strukturen wie die Schichtung der Nordsee gut reproduzieren kann. Vertikal verfügt das Modell, in der hier verwendeten Konfiguration, über fünf Meter starke Schichten und eine variable unterste Schicht.

Im Gegensatz zu beobachteten Daten des Bundesamts für Seeschifffahrt und Hydrographie, dessen wöchentliche Temperaturkarten hauptsächlich aus Satellitenmessungen und Ferryboxaufnahmen erstellt werden, also aus Temperatur-Ermittlungsquellen, die die Oberflächentemperatur oder die der obersten Meeresschicht erfassen, können bei den Ergebnissen des HAMSOM-Modells die Temperaturen der Bodenschicht verwendet werden, was dem erlebten Temperaturregime der Nordseegarnele näher kommen sollte als die beobachteten Oberflächentemperaturen. Allerdings stellen gerade die randständigen Gitterzellen, in denen die küstennahen Positionen („Innen“) liegen, möglicherweise ein fragwürdiges Abbild der Realität dar. Die klein-

skalige Dynamik von Strömungen im Watt können von einem Modell mit etwa 6sm Gitterweite nicht aufgelöst werden.

Die 10 Positionen für die diese errechneten Temperaturen ermittelt wurden (England, Belgien, Niederlande, Deutschland und Dänemark, je eine küstennahe und eine weiter außen liegende, zwischen der 20 und 30m Tiefenlinie liegende Station) sind in Abbildung 2-16 dargestellt. Ihre exakten Positionen finden sich in Tabelle 2-4. Aus der HAMSOM-Ergebnisdatenbank wurden Temperaturen der Jahre 1995-2004 extrahiert und gemittelt.

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

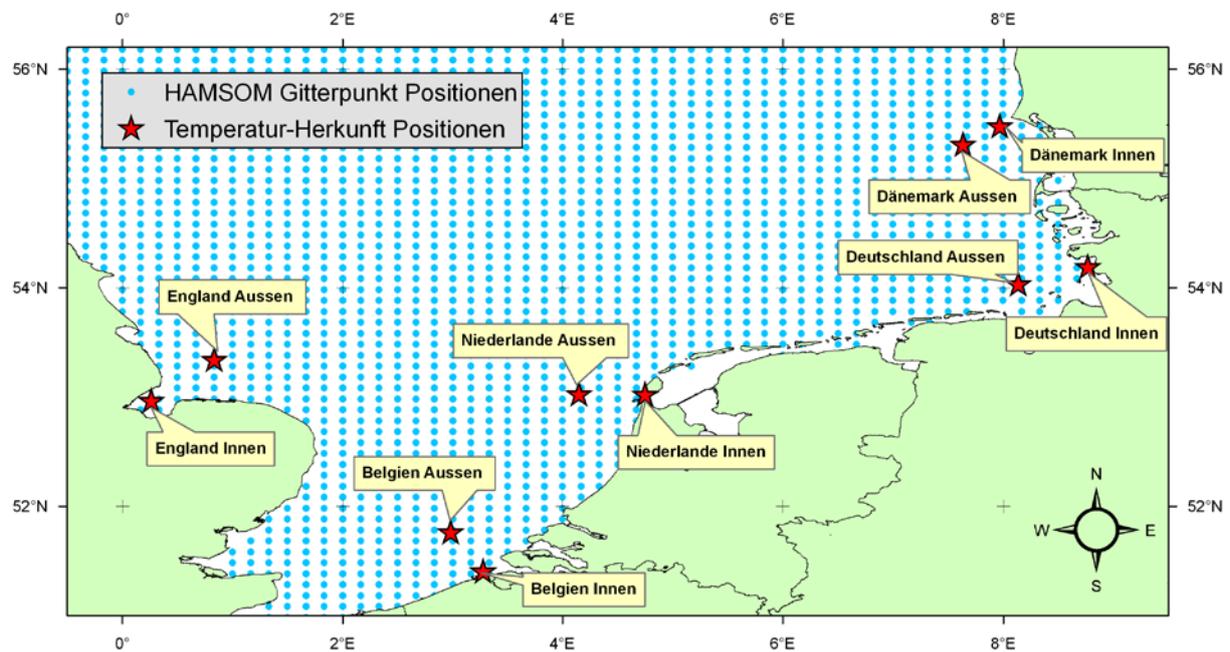


Abbildung 2-16: HAMSOM-Gitterpunktpositionen und ausgewählte Temperaturursprungspositionen in der südlichen Nordsee

Tabelle 2-4: Positionen der aus den HAMSOM Ergebnissen extrahierten Temperaturdaten

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

Von diesen wurden letztlich die dänischen, deutschen und englischen Daten weiterverwendet.

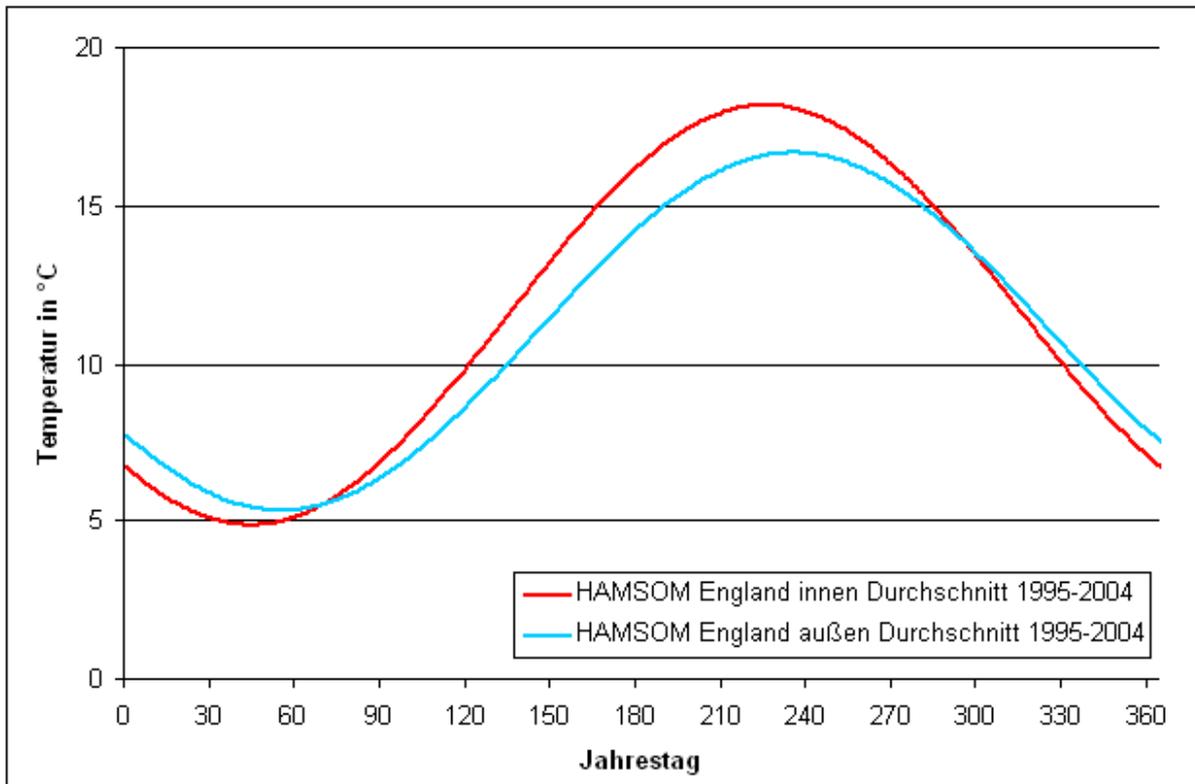


Abbildung 2-17: HAMSOM Temperaturen "England"-Positionen

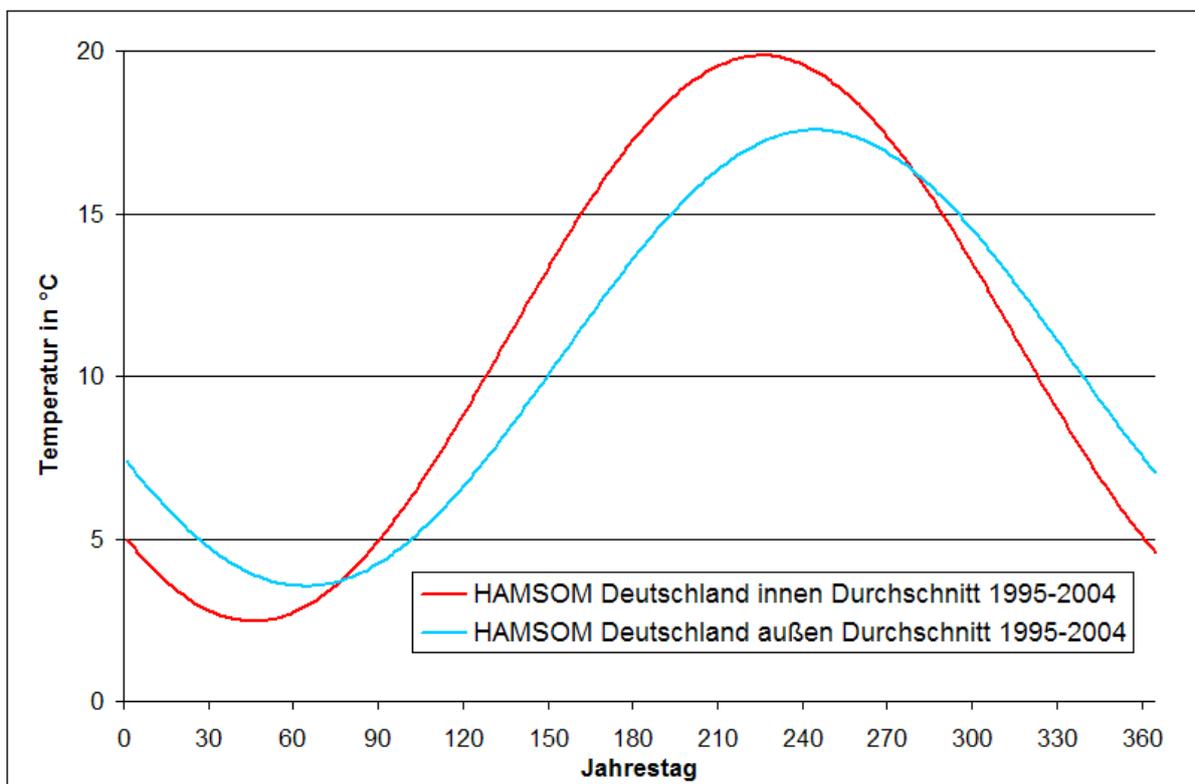


Abbildung 2-18: HAMSOM Temperaturen "Deutschland"-Positionen.

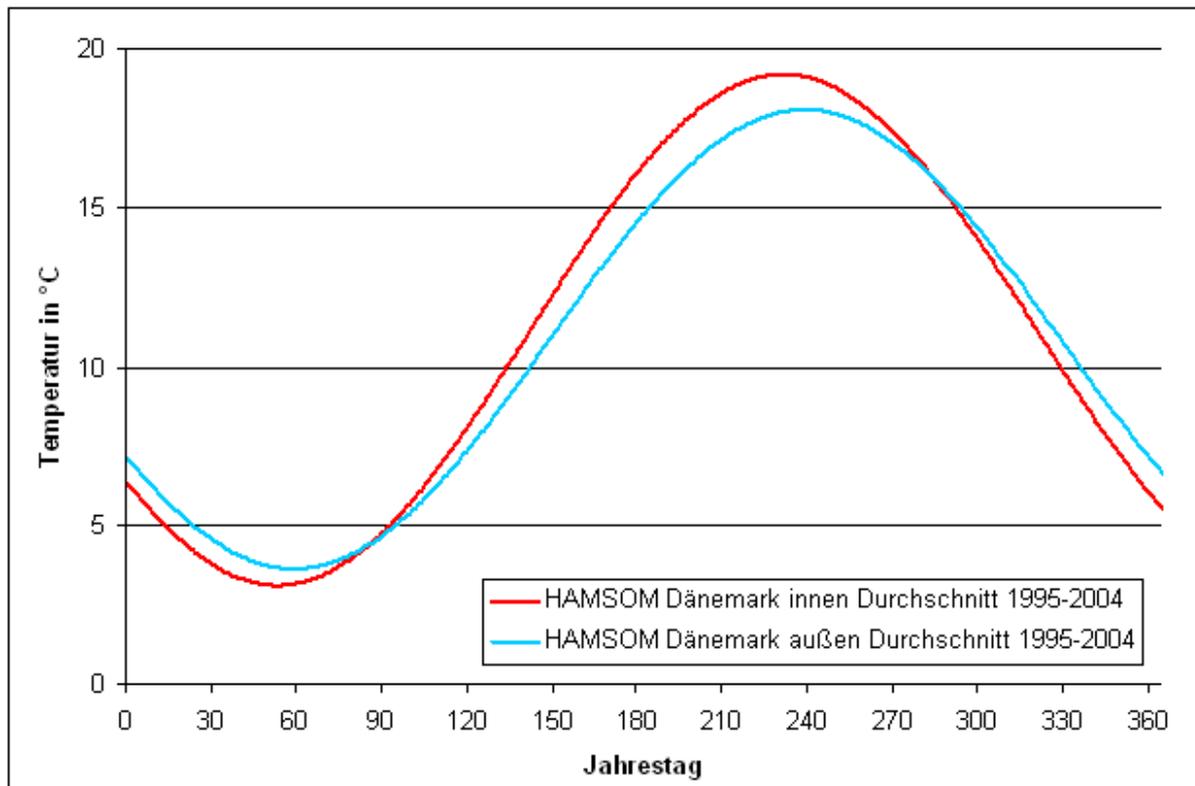


Abbildung 2-19: HAMSOM Temperaturen "Dänemark"-Positionen

Betrachtet man die verschiedenen Temperaturreihen (Abbildung 2-17 bis Abbildung 2-19), sieht man, dass die küstennahen Temperaturreihen ihren küstenferneren zeitlich vorauslaufen. Die küstennahen Positionen sind flacher. Da dann relativ zum Volumen eine größere Oberfläche vorhanden ist, an der Wärme ausgetauscht werden kann, heizt sich das Wasser im Frühjahr schneller auf, kühlt aber auch im Herbst schneller ab.

2.5.2 Mortalität

In der Fischereiwissenschaft werden zunächst zwei Arten von Mortalitäten unterschieden: die fischereiliche Sterblichkeit und die natürliche Sterblichkeit. Nach ihren üblicherweise verwendeten Formelzeichen in der allgemeinen Sterblichkeitsformel (Gleichung 2-1) werden sie im Jargon auch schlicht als F (fischereiliche) und M (natürliche Sterblichkeit) bezeichnet. In der Summe machen sie Z, die Gesamtsterblichkeit, aus.

Bei der fischereilichen Sterblichkeit handelt es sich um *die* Mortalität, die durch alle Fischereien auf eine Population einwirkt.

Die natürliche Mortalität umfasst alle anderen letal wirkenden Einflüsse. Die wichtigsten sind Fraßdruck und altersbedingte Sterblichkeit. Des weiteren können Parasiten, physikalische Parameter (extreme Temperaturen, Salzgehalte und ähnliches) und chemische Substanzen Mortalität erzeugen. Diese Einflüsse sind nicht immer scharf voneinander getrennt, sondern können auch in komplexer Weise zusammenwirken, zum Beispiel werden durch Discard oder Krankheiten/Parasiten gestresste Tiere bevorzugt erbeutet. Hohe Populationsdichten verstärken oft möglichen Kannibalismus (also Fraßdruck) ermöglichen aber auch Parasiten, sich schneller zu verbreiten. Sub-

optimale physikalische und chemische Bedingungen wirken auch nicht immer ausschließlich letal, aber schon die Verminderung der Fluchteffizienz, Behinderung bei der Nahrungssuche oder –aufnahme, die Beeinflussung einer notwendigen Migration oder die Verlängerung der Ei- oder Larvalphase können höhere Gesamtsterblichkeit bedeuten.

Die fischereiliche und natürliche Sterblichkeit, F und M , werden als exponentielle Faktoren ausgedrückt, in der Dimension Zeit^{-1} . Es muss explizit angegeben werden, ob es sich um jährliche, monatliche oder gar tägliche Mortalitäten handelt. In dieser Arbeit sind Mortalitäten *immer* als jährliche Angaben gemeint. Dies gilt insbesondere auch dann, wenn von monatspezifischen Mortalitäten die Rede ist.

Auf die zahlenmäßige Bestimmung der verschiedenen Sterblichkeiten wird noch in den folgenden Kapiteln eingegangen, doch sei hier schon erwähnt, dass selbst die geringsten monatspezifischen Gesamtsterblichkeiten im Bereich von etwa 2 Jahr^{-1} liegen. Die geringsten über das Jahr gemittelten Sterblichkeiten gelten für die größten Garnelen und bewegen sich bei $5\text{-}6 \text{ Jahr}^{-1}$, Larven erfahren durchschnittliche jährliche Z von ca. 25 Jahr^{-1} , wobei monatspezifische Gesamtsterblichkeiten von 60 Jahr^{-1} und mehr in manchen Monaten auf die Population wirken. Abbildung 2-20 zeigt die prozentuale Abnahme einer fiktiven Population über die Zeit bei verschiedenen Gesamtsterblichkeiten. Abbildung 2-21 veranschaulicht die Anzahl der Tage, die es dauert, bis diese Population halbiert wurde. Ferner ist dort der Anteil der Überlebenden nach einem Jahr für die verschiedenen Gesamtsterblichkeiten verzeichnet. Angesichts dieser sehr hohen Mortalitäten wird klar, dass nur der geringste Teil der Nordseegarnelen ein Jahr oder älter wird.

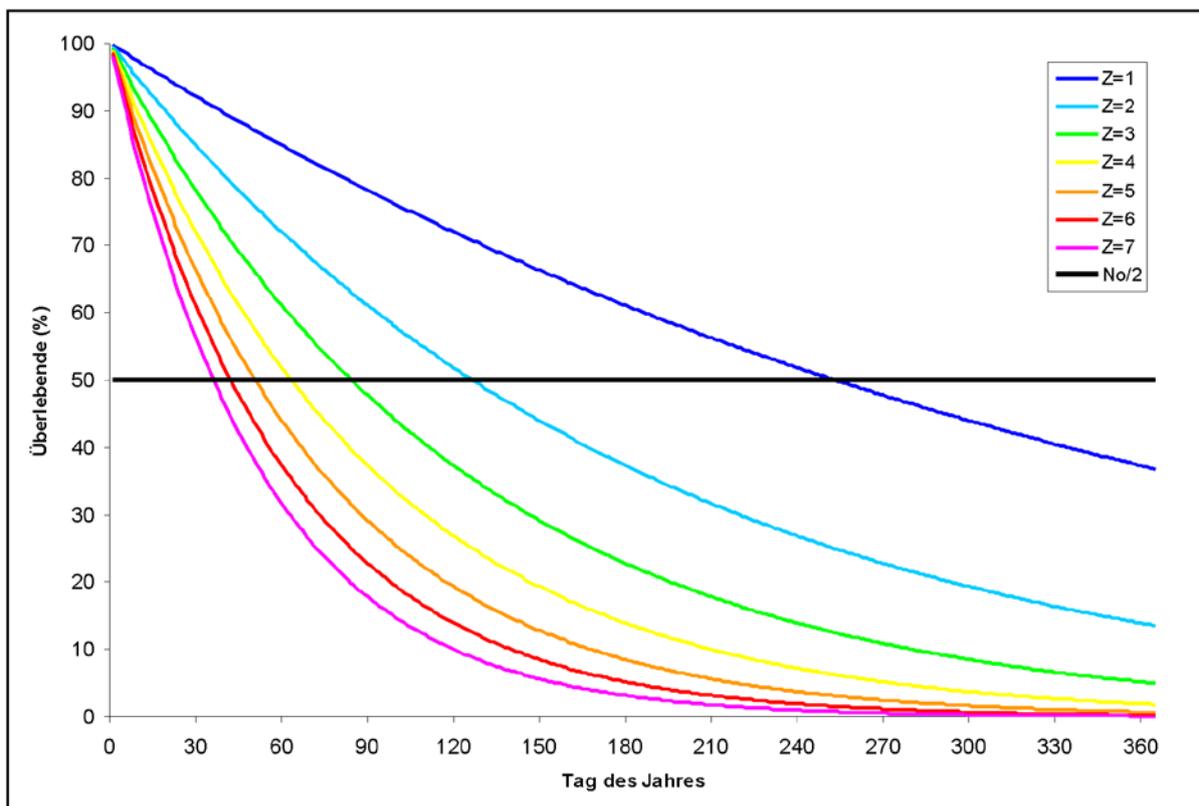


Abbildung 2-20: Überlebende in Abhängigkeit der jährlichen Sterblichkeit und vergangener Zeit in Tagen.

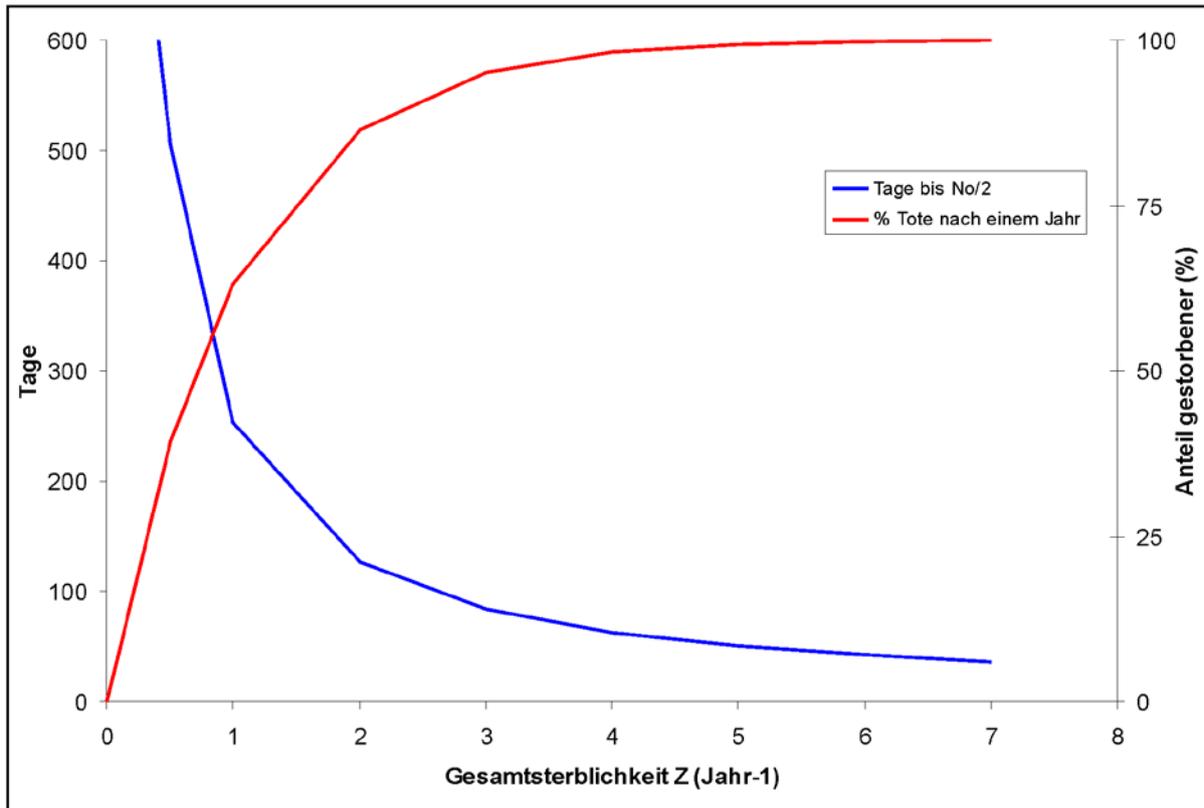


Abbildung 2-21: Dauer bis zum Erreichen von $N_0/2$ und Anteil Toter (%); jeweils in Abhängigkeit der Sterblichkeit Z (Jahr⁻¹).

2.5.2.1 Gesamtsterblichkeit Z

Berechnungen mit verschiedenen Methoden ergaben ein mittleres Z von 5.5 Jahr⁻¹ für adulte *Crangon crangon* (Hufnagl et al. 2010a). Im Zeitraum vor 1970 waren sie etwas niedriger, in Spitzenzeiten (Anfang der 1990er) konnten sie über 8 Jahr⁻¹ liegen. In den Zeiträumen aus denen die meisten der hier verwendeten Eingangsdaten stammen, wurde eine Gesamtsterblichkeit von 5-6 Jahr⁻¹ am wahrscheinlichsten ermittelt. Im Standardlauf wird daher ein Z von 5.5 Jahr⁻¹ angewandt.

2.5.2.2 M -Bestimmung: Biomassespektrum

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

Die Theorie des Biomassespektrums (Banse & Mosher, 1980 und Peterson & Wroblewski, 1984) bietet hier einen Ausweg (Kapitel 2.2.3.4.2).

In dem hier beschriebenen Simulationsmodell wird M nach Gleichung 2-2 aus Peterson und Wroblewski (1984) berechnet. Es werden auch die dort verwendeten Parameter genutzt ($c=1.22$, $k=1.5768$ und $x=-0.25$). Die in Gleichung 2-3 vorgenommene Modifikation wird ebenfalls genutzt. Da im folgenden Kapitel durch die Aufteilung der

im vorigen Kapitel besprochenen Gesamtsterblichkeit von 5.5 Jahr^{-1} eine natürliche Sterblichkeit resultieren kann, die von der hier dargestellten Parametrisierung leicht abweichen kann, wird die Differenz durch den in Gleichung 2-3 eingeführten Raise-Value vorgenommen.

2.5.2.3 Verhältnis M zu F

Jansen (2002) analysierte viele verschiedene Nordseegarnelenräuber im Sylter Wattengebiet mit dem Ergebnis, dass Wittling und Kabeljau die wichtigsten Crangon-Konsumenten sind. Kalkulationen auf Grundlage von Ergebnissen einer Mutspecies Virtual Population Analysis unter Einbeziehung von Räuber-Beute-Beziehungen mehrerer Arten (Anonymus 1996) quantifizierten die Nordseegarnelenkonsumtion durch Wittling und Kabeljau. Für Sandgarnelen von 50 mm Länge und mehr in der Roundfish-Area 6 (die im Wesentlichen den küstennahen Gebieten entspricht, in denen die Fischerei auf *Crangon crangon* stattfindet), wurde für den Kabeljau ein Konsum von durchschnittlich 10935 Tonnen errechnet (Abbildung 2-22). Die Angabe schwankt zwischen den Extremwerten 1502 Tonnen (im Jahr 1990) und 27437 Tonnen (im Jahr 1980) in den einzelnen Jahren. Wittling konsumierte im Mittel 10113 Tonnen Nordseegarnelen. Die jährlichen Werte schwanken hier zwischen 2349 und 33833 Tonnen (jeweils in den Jahren 1978 beziehungsweise 1975). Es sei in diesem Zusammenhang erwähnt, dass lediglich für die Jahre 1981 und 1991 eine Parametrisierung der Fraßbeziehungen aus Magenanalysen existiert. In den anderen Jahren werden konstante prozentuale Mageninhalte wie in diesen *Years of the stomachs* angenommen. Die in Abbildung 2-22 dargestellte zeitliche Entwicklung entstammt also im Wesentlichen den Abundanzentwicklungen der Gadiden. Während der durch den Wittling bedingte Krabbenkonsum sich neben einem zeitlich begrenzten Maximum Mitte der 1970er auf niedrigerem Niveau auf- und ab bewegt und erst mit Beginn der 1990er eine Aufwärtstendenz zeigt, ist der durch den Kabeljau ausgeübte Fraßdruck seit seinen Hochzeiten in den 1980er Jahren relativ stetig gesunken.

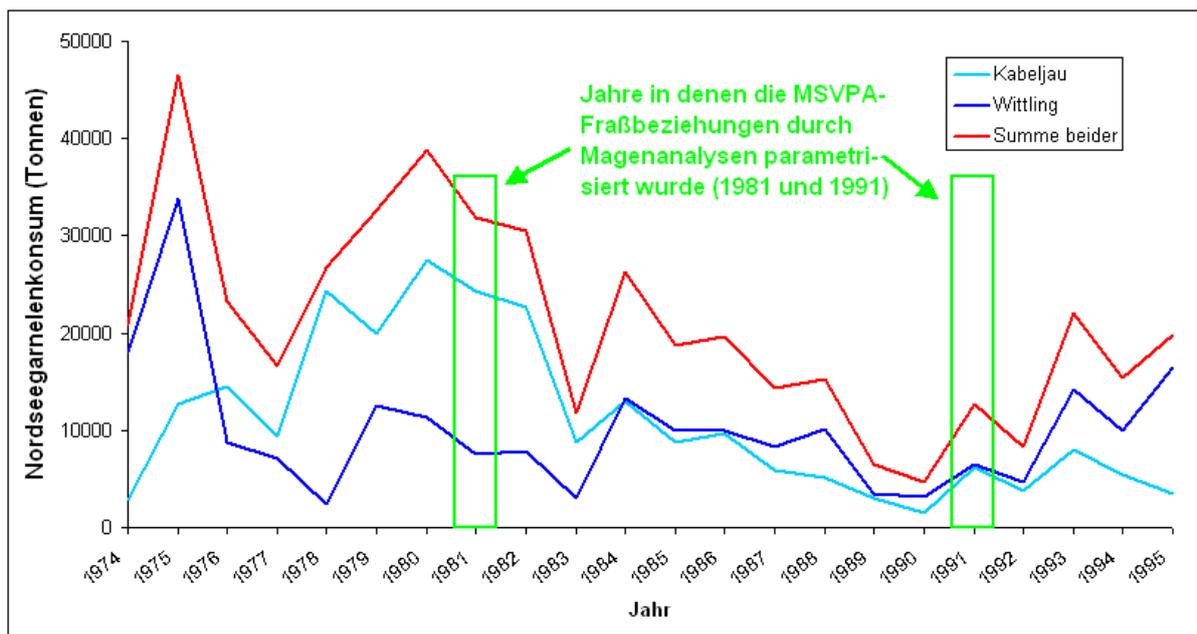


Abbildung 2-22: Berechneter Nordseegarnelen (>50mm) Wegfraß durch Kabeljau und Wittling in der küstennahen Roundfish Area 6 aus Anonymus 1996.

Da die individuelle Konsumption von Wittling und Kabeljau nicht gleichförmig verlaufen, interessiert natürlich auch die Summe beider Konsume: diese liegt zwischen 4637 (im Jahr 1990) und 46577 (im Jahr 1975) mit durchschnittlichen 21047 Tonnen.

Über die Zeit hinweg hat die Gesamtkonsumption stetig abgenommen, nimmt bedingt durch den Wittling seit den 1990er Jahren aber wieder zu.

Vergleicht man diese Konsumption der wichtigsten Räuber mit den fischereilichen Entnahmen (Abbildung 2-23), so stellt man fest, dass sich beide etwa in der gleichen Größenordnung bewegen. Ein M/F-Verhältnis von 1/1 scheint daher eine sinnvolle Annahme. Außer Wittling und Kabeljau gibt es noch weitere Räuber, wie den Grauen Knurrhahn *Eutrigla gurnardus*, der tiefer lebt, den seltenen Seeskorpion *Myoxocephalus scorpius* und Räuber wie der Steinpicker *Agonus cataphractus*, der nur kleine Crangon fressen kann. Deren Konsumption an den großen (>50mm) Garnelen kann mangels Daten nicht bestimmt werden. Berücksichtigt man sie dennoch, so stellt ein M/F-Verhältnis von 2/1 eine realistische Obergrenze dar. Auf der Suche nach dem Standardlauf werden beide Varianten und zusätzlich die 1.5/1 Möglichkeit simuliert und bei geringen Unterschieden die letztere als Kompromissmöglichkeit verwandt werden.

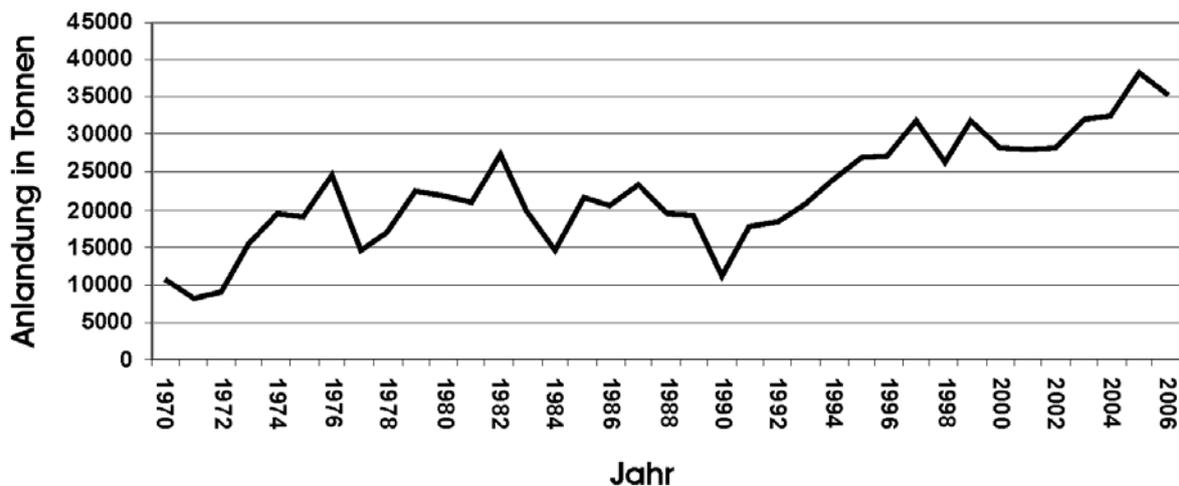


Abbildung 2-23: Nordseegarnelen-Anlandungen der EU (keine Angaben für Belgien ab 2002 und Frankreich ab 2004). Modifiziert aus ICES (2003)

2.5.2.4 Saisonalität von *M*

Die Saisonalität der natürlichen Sterblichkeiten wird in Abhängigkeit der Zugehörigkeit zu einem bestimmten Stadium parametrisiert (Abbildung 2-24):

- Eier hängen an den Weibchen und erhalten daher deren Mortalität.
- Die Mortalität der Larven und der postlarvalen, kleineren Individuen ist grob an der Temperaturentwicklung des Jahresverlaufs orientiert. Dies heißt, dass in den Monaten August und September ein Höhepunkt der Mortalität vorliegt. Zu diesem Zeitpunkt ist die Zahl der Räuber am größten und auch ihr Metabolismus erfordert bei den dann vorherrschenden höheren Temperaturen mehr Energie; der Umsatz ist also höher.
- Die großen, adulten *Crangon crangon* (>50mm) erfahren ihre maximale natürliche Sterblichkeit in den Monaten August bis Oktober, insgesamt also

ein bißchen später als die ganz kleinen Individuen. Die MSVPA-angelegten Ergebnisse zeigen die höchste Crangonkonsumtion im dritten Quartal und auch Jansen (2002) kommt zu diesem Ergebnis.

- Den mittelgroßen (20-50mm) Garnelen wird eine Saisonalität zugewiesen, die aus dem Mittelwert der Adulten und der kleinen Individuen entsteht.

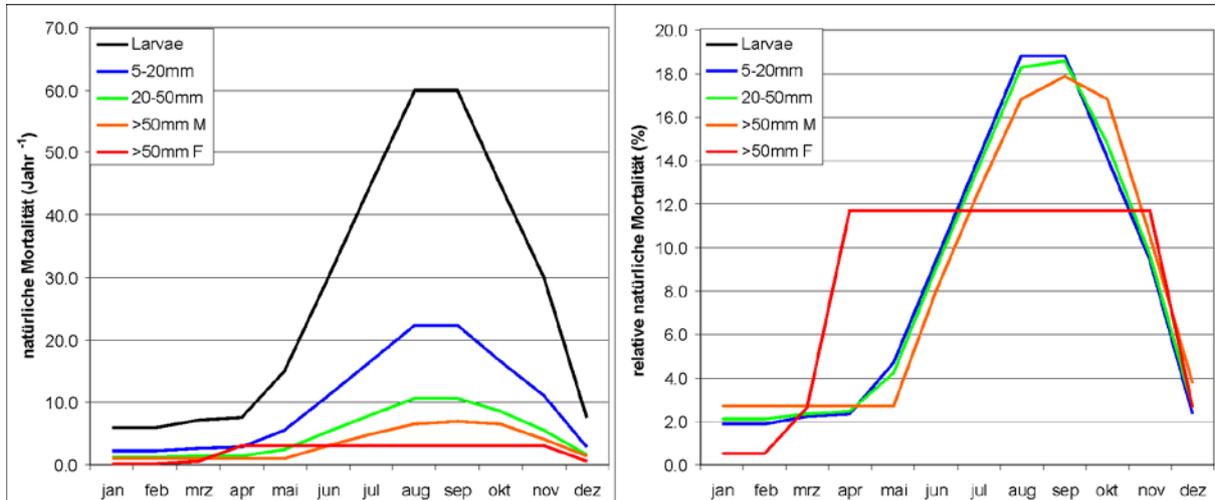


Abbildung 2-24: Saisonale Mortalität, links in absoluten Zahlen (Jahr^{-1}), rechts als monatsbezogener prozentualer Jahresanteil. Die Larven- und Postlarvenmortalität wird mit der gleichen Saisonalität versehen, so dass man sie im rechten Teil der Grafik nicht separiert wahrnehmen kann.

2.5.2.5 Saisonalität von F

2.5.2.5.1 Speisekrabbenfischerei

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

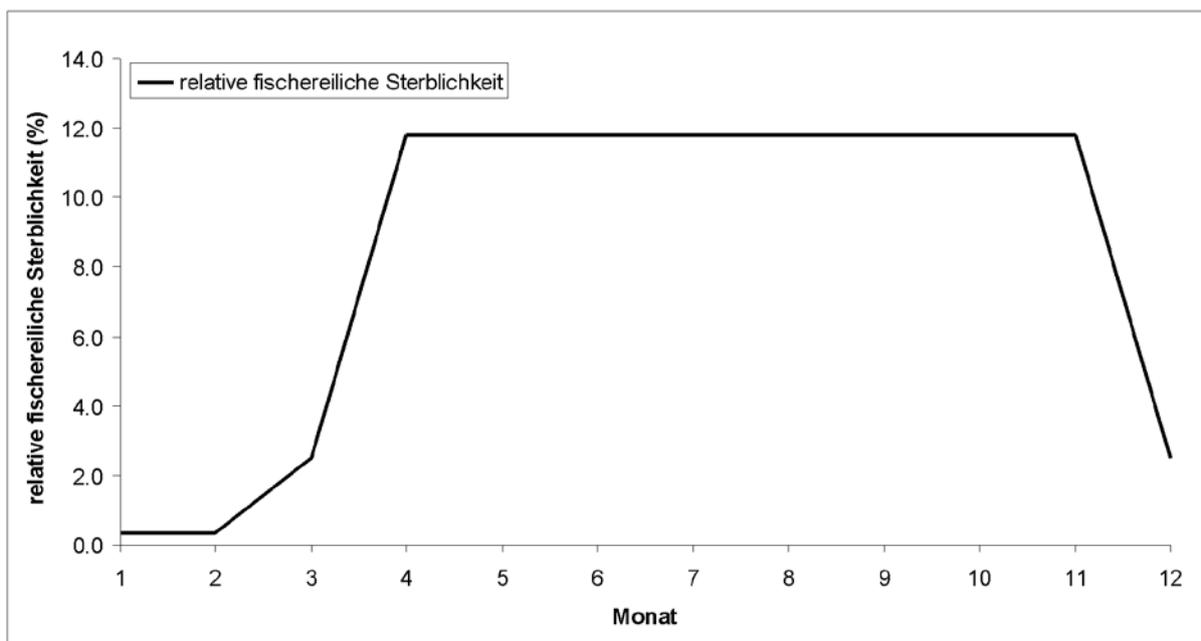


Abbildung 2-25: Monatliche, relative fischereiliche Sterblichkeit

Die in den Simulationen verwendete Saisonalität (Abbildung 2-25) folgt hierbei dem üblichen Aufwandsmuster der deutschen *Crangon*-Fischer: von April bis einschließlich November fangen betreiben diese maximalem Aufwand. Von Dezember bis einschließlich März findet quasi kein Nordseegarnelenfang statt (Meyer-Waarden & Tiews 1965, ICES 2003), wobei März und Dezember als Übergangsmonate zwischen Fangsaison und Winterpause zu sehen sind.

2.5.2.5.2 Futterkrabbenfischerei

Für die bis in die 1970er Jahre noch übliche Futterkrabbenfischerei gibt es keine verlässlichen Aufwandsdaten. Betrachtet man jedoch die Saisonalität der Speise- und Futterkrabbenanlandungen (Abbildung 2-26), fällt zunächst auf, dass die Zeiten der winterlichen Fischereipause gleich zu liegen scheinen. Zeitlich kommt es etwa einen Monat früher zum Maximum der Anlandungen der Futterkrabben, deren Menge außerdem zu einem Zeitpunkt abnimmt, zu dem die Speisekrabbenanlandungen ihren Höhepunkt erreichen.

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

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

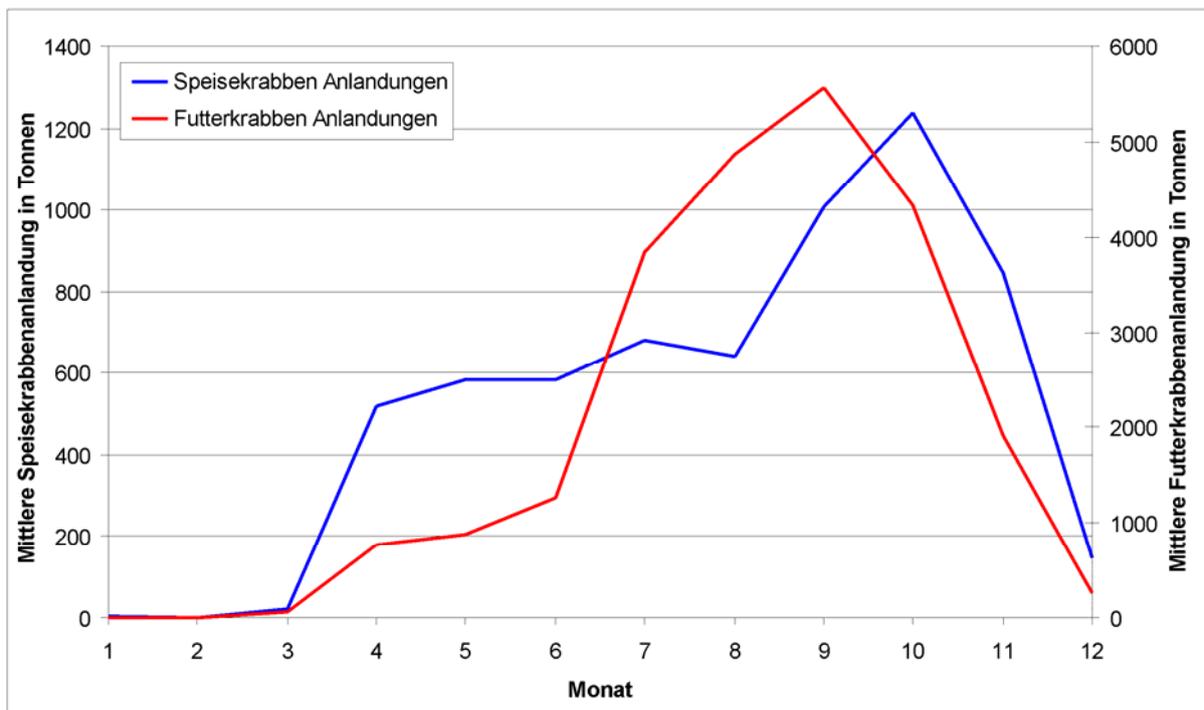


Abbildung 2-26: Mittlere monatliche Futter- und Speisekrabbenanlandungen 1958-1968.

2.5.3 Resultierende Sterblichkeiten

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

Tabelle 2-5: Sterblichkeiten Jahr⁻¹ bei M/F = 1/1

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

Tabelle 2-6: Sterblichkeiten Jahr⁻¹ bei M/F = 1.5/1

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

Tabelle 2-7: Sterblichkeiten Jahr⁻¹ bei M/F = 2/1

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

2.5.4 Eientwicklung

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

Die Parameter aus Gleichung 2-8 sind Tabelle 2-8 zu entnehmen.

Tabelle 2-8: Eientwicklungsparameter nach Redant (1978).

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

2.5.5 Larvalentwicklung

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

Die Parameter der Gleichung 2-9 sind Tabelle 2-1 zu entnehmen.

Tabelle 2-9: Larvalentwicklungsparameter nach Criales und Anger (1986).

Parameter	Wert
m	5.5
a	0.00584
b	-1.347
s = Standardabweichung (a)	0.037

2.5.6 Postlarvale Häutungen

Ebenfalls in Temming und Damm (2002) wird eine Parametrisierung einer Häutungsfunktion nach Schnute (1981) vorgestellt (siehe Kapitel 2.2.3.7). Diese wird auch in dieser Arbeit verwendet.

Die Parameter der Gleichung 2-10 sind Tabelle 2-10 zu entnehmen; sie entstammen Temming und Damm (2002).

Tabelle 2-10: Häutungsparameter nach Temming und Damm (2002).

Parameter	Wert
x1	1.5
x2	23.5
a-Faktor	1.9804
b-Faktor	-22.9473
y1-Faktor	100.3958
y2-Faktor	364.3227
a-Exponent	-0.4068
b-Exponent	-0.5652
y1-Exponent	-1.038
y2-Exponent	-0.8937

2.5.7 Reife

Für die Gleichung 2-13 wurden gemäß ICES (2003) folgende Parameter verwendet:

Tabelle 2-11: Reifeparametrisierung nach ICES (2003)

Parameter	Wert	Dimension
l_0	47.5	mm
h	0.272	ohne
$f \cdot g$	3.190644	ohne
g	0.054	ohne
$x(l)$	$0 < \text{Zufallszahl} < 100$	%

2.5.8 Wachstum

Es gab seit Jahrzehnten Bemühungen, das Wachstum der Nordseegarnele zu bestimmen. Bevor Hufnagl (2009) und Hufnagl & Temming (in sub.) ein umfassendes Review der bis dahin gemachten Studien veröffentlichte und darin umfangreiche eigene Wachstumsversuche präsentierte, galten unveröffentlichte Daten von Mark Fonds (NIOZ) als beste nutzbare Datengrundlage um das Crangonwachstum in Simulation zu parametrisieren. Kuipers und Dapper (1984) parametrisierten mit diesen Daten ein Wachstumsmodell nach der „Typ1“-Gleichung (Gleichung 2-15) aus Kapitel 2.2.3.9. ICES (2003) und Temming et al (2011) kamen in ihren Simulationen zu dem Ergebnis, dass diese Parameter (Typ I langsam in Tabelle 2-12) sowohl das durchschnittliche als auch das maximale Wachstum im Feld schlecht abbildeten, das im Feld beobachtete Herbstmaximum wurde nicht produziert.

Die Ursache hierfür wurde darin gesehen, dass die Fond'schen Daten auf einer unbekanntem Gruppenzusammensetzung beider Geschlechter basierten. Es bestehen jedoch ausgeprägte geschlechtsspezifische Unterschiede im Wachstum (Meixner, 1969, Tiews, 1954): Weibchen wachsen schneller als Männchen und werden größer. Für weibliche Crangon beschreiben diese Parameter also sicher nicht das maximale Wachstum. Da Weibchen jedoch den Großteil der kommerziellen Fänge ausmachen, musste eine Parametrisierung gefunden werden, die dieses schnellere Wachstum abbildete.

So wandte man in ICES (2003) und Temming et al (2011) einen eher technischen Kunstgriff an: Es wurden passenden Parameter für das Wachstumsmodell des Typ I berechnet, die genau das Abwachsen von 15mm im Juni auf die Verwertungsgröße im September beschrieben (Typ I schnell in Tabelle 2-12). Zusätzlich fügten sie in das Wachstumsmodell einen realistischeren, exponentiell an die Temperatur geknüpften, katabolischen Term ein (Typ II Wachstum, Gleichung 2-17 in Kapitel 2.2.3.9) und parametrisierten die Parameter nochmals unter der Vorgabe des definierten Abwachsens im genannten Zeitraum (Typ II schnell in Tabelle 2-12). Diese Parametrisierungen werden auch mit dem in dieser Arbeit entwickelten Modell verwendet. Erstens soll gezeigt werden, dass das Kuipers und Dapper Wachstum unzureichend ist, zweitens stellen Simulationsläufe mit gleicher Parametrisierung wie in ICES (2003) und Temming et al (2011) eine gute Validierungsmöglichkeit dar; die Ergebnisse sollten gleich sein.

Die in den folgenden Tabellen verzeichneten Wachstumsparameter beziehen sich auf die im Modell verwendete Funktion, die erlaubt durch Nullsetzung der Parameter a bzw. d ein Typ II oder Typ I Modell zu parametrisieren und außerdem mit dem Pa-

parameter s eine normalverteilte Streuung auf das Wachstum anzuwenden (wie in Kapitel 2.2.3.9 mit Gleichung 2-18 dargestellt).

Tabelle 2-12: Wachstumsparametrisierungen nach Kuipers und Dapper (1984) und ICES (2003)

Parameter	Typ I (langsam)	Typ I (schnell)	Typ II (schnell)	Dimension
a	0.1625	0.25	0	mm/Tag
b	0.01025	0.015	0.038	mm/Tag/°C
c	0.00403	0.0042	0.0017	1/Tag
d	0	0	0.087	1/°C
s	30%	30%	30%	dimensionslos

Innerhalb des Crangon-Projekt, in dem die hier vorliegende Dissertation entstanden ist, wurden aus der Analyse von Feldbeobachtungen, Wachstumsversuchen und Literaturangaben neue geschlechtsspezifische and die Wachstumsfunktion des Typs II angepasste Wachstumsparameter bestimmt (Tabelle 2-13 aus Hufnagl et al. 2010b). Diese finden ebenfalls Verwendung in den Simulationsläufen. Vergleicht man die Parameter der Weibchen mit den eher künstlich erstellten Parametern des Typ II (schnell) aus ICES (2003) und Temming et al (2011), fällt eine weitgehende Wertähnlichkeit auf.

Tabelle 2-13: Wachstumsparameter für Männchen und Weibchen

Parameter	Weibchen	Männchen
A	0	0
B	0.03946	0.03238
C	0.00177	0.00187
D	0.0951	0.0951
S	30%	30%

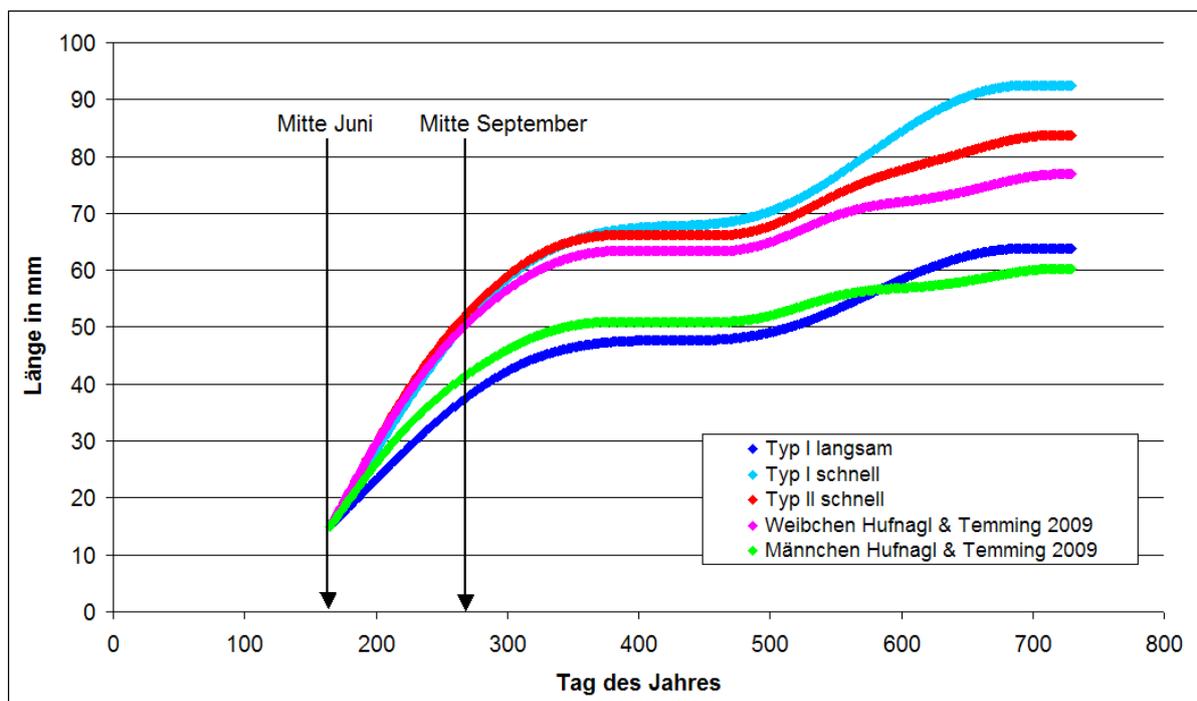


Abbildung 2-27: Das Abwachsen von 15mm langen Rekruten ab Mitte Juni basierend auf unterschiedlichen Parametrisierungen.

Stellt man das Wachstum 15mm langer Rekruten ab Mitte Juni dar und lässt sie mit den unterschiedlichen Parametrisierungen abwachsen (Abbildung 2-27), so zeigt sich, dass die Weibchen-Parameter von Hufnagl et al. (2010b) und die Typ I (schnell) und Typ II (schnell) zumindest bis zum Auftreten des Fischereipeaks Mitte September sehr ähnliche Voraussagen treffen.

Die Parametrisierung von Kuipers und Dapper hingegen sagt noch geringeres Wachstum vorher als die Männchen-Parameter von Hufnagl et al. (2010b), obwohl die Form der Kurven über weite Strecken recht ähnlich sind (dies liegt allerdings auch nicht unwesentlich an dem Modell, das parametrisiert wurde).

Die Hufnagl et al. (2010b) Parameter werden ebenfalls in Simulationsläufen verwendet um ihre Auswirkungen im Vergleich mit den anderen Parametrisierungen zu untersuchen. Ferner sind sie in allen Simulationsläufen wichtig, in denen die Geschlechterverhältnisse untersucht werden, da sie die bislang einzige Parametrisierung für geschlechtsspezifisches Crangon-Wachstum darstellen

2.5.9 Massebestimmung

Gleichung 2-19 zur Beschreibung der Längen-Nassgewichtsbeziehung wurde von Hufnagl et al. (2010c) bei Feldmessungen parametrisiert. Für a wird $4.63 \cdot 10^{-6}$ und für b 3.084 verwendet. Der Umrechnungsfaktor von Nass- zu Trockengewicht stammt ebenfalls daher und beträgt 0.2585.

2.5.10 Eiproduktion

Die individuelle Eiproduktion (Gleichung 2-20) wurde durch Anpassen einer Potenzfunktion an die Daten von Havinga (1930) mit den Werten 0.001805 für a und 3.539 für b parametrisiert.

2.5.11 Geschlechterverhältnis

Je nach Lauf wird entweder mit einem Geschlechterverhältnis Weibchen/Männchen von 1/0 oder 1/1 initialisiert. Erstere Variante wird genutzt um ausschließlich die Weibchen zu modellieren. Dies dient der Vergleichbarkeit mit Ergebnissen aus ICES (2003) und Temming et al (2011). Die 1/1 Variante modelliert beide Geschlechter und erlaubt insbesondere Analysen, die die Reduktion der Verwertungsgröße betreffen. Der Anteil männlicher Tiere nimmt bei kleineren Fanglängen aufgrund des geschlechtsspezifischen Wachstums zu. Diese Simulationsläufe werden zum einen benötigt, um die Anlandungen der Industriefischerei realistisch abzubilden. Zum anderen kann der Effekt einer abnehmenden Verwertungsgrenze von Konsumkrabben untersucht werden. Diese Untersuchungen haben ihren Ausgangspunkt in mündlichen Berichten über die Entwicklung der Schälung in Marokko und neuerdings Asien, die angeblich die Schälung zunehmend kleinerer Ware erlaubt. Dies könnte in der Populationsanalyse höhere Bestandsdichten suggerieren, die in Wahrheit aber die Folge einer verstärkten Nutzung kleinerer Tiere widerspiegelt.

2.5.12 Laichfrequenz

Wird die Individuenanzahl einer neu initialisierten Kohorte mittels externer Laichsimulation (2.2.3.12.1) bestimmt, benötigt das Simulationsmodell die Angabe eines tages-spezifischen Laichindexes.

Der von Temming und Damm (2002) eingeführte Laichindex lag vor und wurde verwendet.

Bei der Berechnung dieses Index ging man davon aus, dass die Laichfrequenz der Häutungsfrequenz proportional ist, dass diese sich mit der Temperatur und der Anzahl vorausgegangener Häutungen verändert. Zusammen mit der tagesgenauen Wassertemperatur, der Längenhäufigkeiten der Adulten, dem Anteil der eiträgenden Weibchen je Längensklasse, der ebenfalls längenabhängigen individuellen Eiproduktion je Weibchen und schließlich der Populationsgröße, konnten Temming und Damm einen tagesgenauen relativen Laichindex produzieren (Abbildung 2-28).

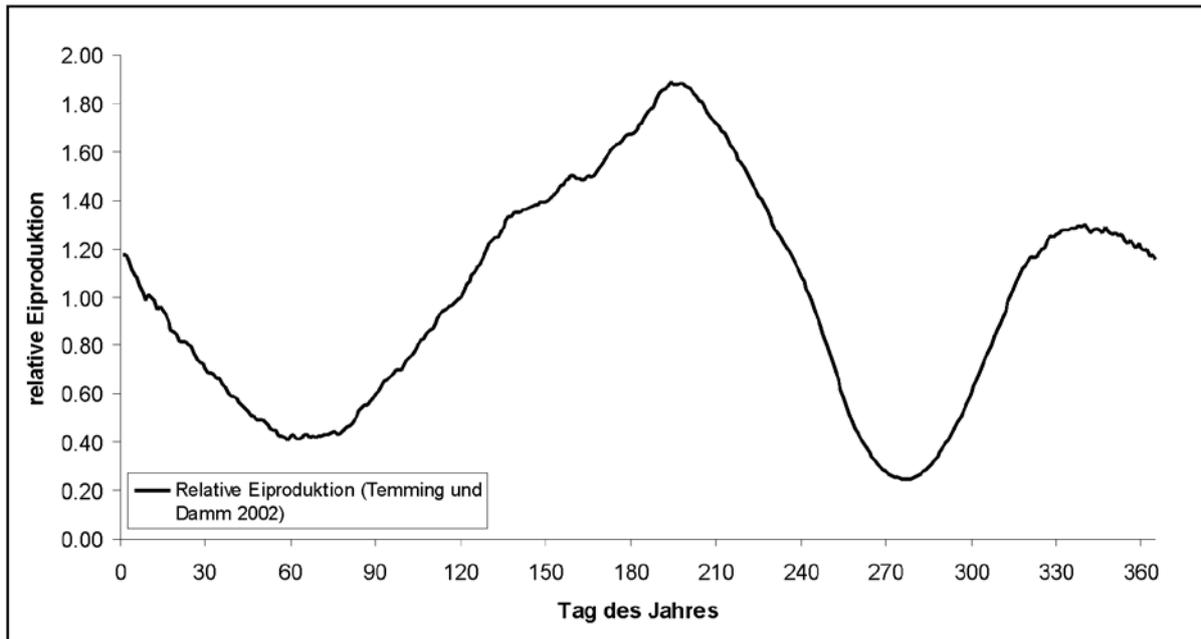


Abbildung 2-28: Index der relativen Eiproduktion nach Temming und Damm (2002)

Dieser Index wird für den Standardlauf und die verschiedenen Szenarienläufe genutzt.

Für einige Szenarienläufe die sich mit der Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten als dem deutschen Wattenmeer befassten, wurde es nötig, weitere Ei-Indizes mit den spezifischen Temperatur und Populationsdaten dieser anderen Seegebiete, die nun abweichend zum „Temming und Damm Laichindex“ als „neu berechneter Laichindex England“ und „neu berechneter Laichindex Dänemark“ bezeichnet werden.

Der Standardlauf und die meisten Szenarienläufe waren schon fertiggestellt, als sich herausstellte, dass es nicht möglich war, den Laichindex von Temming und Damm zu reproduzieren um anschließend die Laichindices der anderen Länder daraus zu produzieren. Dies lag daran, dass die genaue von Temming und Damm verwendete Datengrundlage nicht wiederhergestellt werden konnte.

Daher wurde zwar unter Nutzung der Methodologie von Temming und Damm 2002 aber mit den aktuell zur Verfügung stehenden Eingangsdaten ein neuer Laichindex berechnet („neu berechneter Laichindex Deutschland“). Da nur monatliche Angaben zur Verfügung standen wurden zunächst monatliche Eiproduktionen berechnet und

diese dann linear auf Tageswerte interpoliert und anschließend unter Bestimmung eines gleitenden Mittels (berechnet über die 10 Tage vor und nach dem in Frage stehenden Tag) geglättet.

2.5.12.1 *Neu berechneter Laichindex Deutschland*

Für den neu berechneten Laichindex Deutschland wurden die Anlandungen der Speisekrabben nach den Angaben der schleswig-holsteinischen Landwirtschaftskammer verwendet. Die Längenhäufigkeiten entstammen der Beifangserie Büsum. Der Anteil eitrager Weibchen wurde der Büsumer Beifangserie (Siegel et al. 2008) entnommen. Die Eiproduktion wurde nach Redant (1978) berechnet und die Temperatur aus den HAMSOM-Daten extrahiert. Bei der Häutungsfunktion wurde auf die Daten aus Hufnagl (2009) zurückgegriffen.

2.5.12.2 *Neu berechneter Laichindex England*

Der neu berechnete Laichindex England wurde aus den englischen LPUE-Angaben gemäß (ICES 2007), der Anzahl Eitragerer je Längenklasse und der Längenverteilung aus Surveydaten aus dem Gebiet „The Wash“ (ICES 2003) und englischen aus HAMSOM-Läufen extrahierten Temperaturen berechnet. Alle anderen Eingangsdaten wurden wie beim deutschen Laichindex verwendet.

2.5.12.3 *Neu berechneter Laichindex Dänemark*

Auch der neu berechnete Laichindex Dänemark wurde nach dem gleichen Verfahren berechnet. Hier dienten HAMSOM-Temperaturen auf dem dänischem Gebiet, dänische LPUE des ICES (2003) und dänische Surveydaten (ICES 2003) als Eingangsdaten.

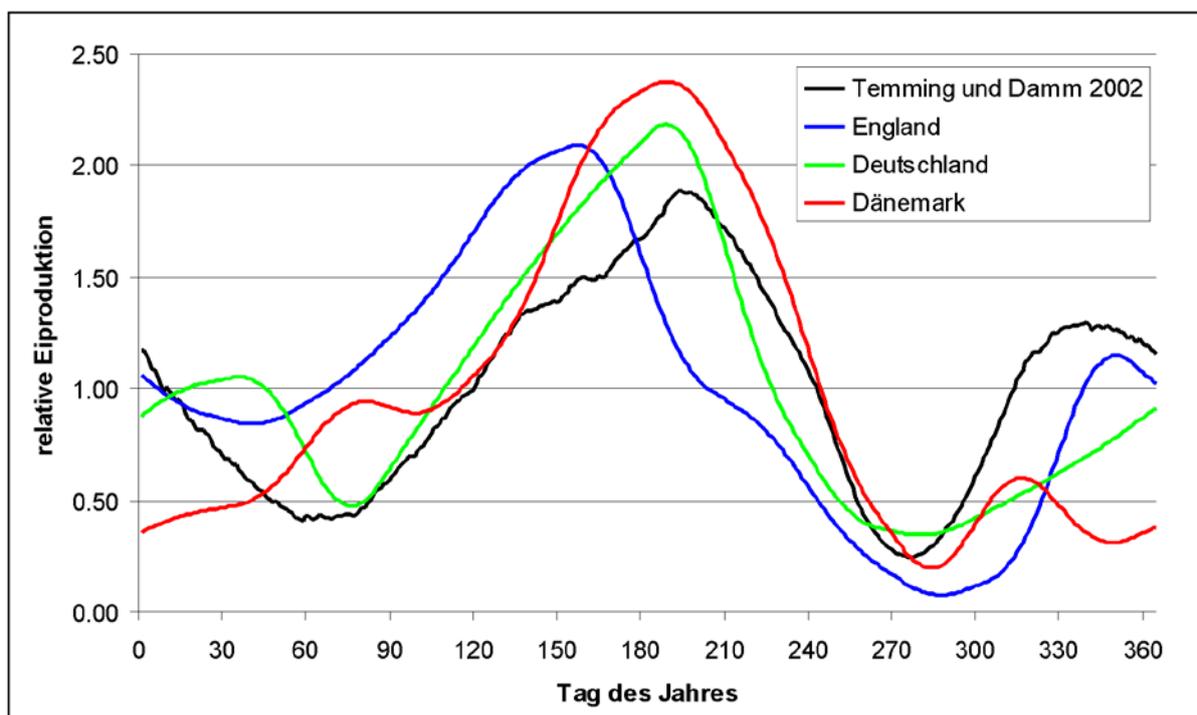


Abbildung 2-29: neu berechnete Laichindexe mit englischen, deutschen und dänischen Daten.

2.5.13 Minimales Laichalter

Obwohl es im Spätsommer und Herbst viele ausreichend große Tiere gibt, sieht man in den Survey-Daten stets ein Minimum an eitragenden Weibchen, je nach Ort und außerdem von Jahr zu Jahr variabel, für einige Wochen zwischen September und November (ICES 2003).

Die Ursache hierfür ist nicht klar, darum lässt sich schwerlich ein Submodell für diesen Umstand anpassen. Dennoch soll diese Eigenheit der Nordseegarnelenpopulation nicht unberücksichtigt bleiben: Nimmt man an, dass externe Faktoren die an den Herbst gekoppelt sind, die ausbleibende Eiproduktion bedingen, dass zum Beispiel Schlüsselreize wie die abnehmende Tageslänge die Tiere veranlasst, keine Eier zu bilden, könnte man das Simulationsmodell schlicht dazu veranlassen 90% oder mehr der Eiproduktion zu löschen. Das Ergebnis der simulierten Eiproduktion wäre wenig überraschend, da nicht unabhängig. Man könnte es außerdem genauso gut dadurch erzielen, dass man die Ergebnistabellen nachträglich bearbeitet. Stattdessen wurde eine Variable in das System eingeführt, die bestimmt, wie lange ein Tier schon der Larvalphase entwachsen sein muss, damit es erstmalig Eier anlegen darf. Mit anderen Worten wird neben der Reifelänge ein weiterer Faktor, das minimale Laichalter, etabliert, der die Reproduktion beeinflusst. Eine biologische Grundlage für ein solches Vorgehen wäre die Annahme, dass *Crangon crangon* Weibchen nicht nur eine gewisse Größe haben müssen, bevor sie Eier anlegen können, sondern die Bildung der Ovarien und die Reifung der Geschlechtsprodukte eine gewisse Zeitspanne benötigt.

Diese Zeitspanne wird in Vorläufen bestimmt werden.

2.6 Simulationsläufe

2.6.1 Validierungsläufe

Noch bevor das hier entwickelte Simulationsmodell auf konkrete Fragestellungen angewandt wurde, wurde es in Validierungsläufen mit einem Vorgängermodell (ICES 2003) verglichen. Für diesen Zweck muss die Parametrisierung der Submodelle in beiden Simulationsprogrammen gleich sein. Dafür ist im neuen Simulationsmodell jedes neue Submodell individuell abschaltbar und jedes veränderte Submodell in einer die ursprüngliche Funktionsweise imitierenden Einstellung definierbar.

Zum Verständnis der Unterscheidung der beiden Simulationsprogramme sei gesagt, dass das alte, simplere Programm nur den aktuellen Standardlauf simulieren könnte, jedoch weder zwei Geschlechter noch alternative Sterblichkeiten, Fischereien, und viele andere Möglichkeiten des neuen Programms beherrscht. Auch verfügt es nicht über eine graphische Benutzerschnittstelle oder die Ausgaberroutinen. Die Modellzustände werden im Vorgängerprogramm nicht bewahrt sondern nach dem Aktualisieren von Ergebniszählern verworfen.

Unterschieden sich die Simulationsergebnisse wesentlich, d.h. über die übliche Variabilität von unterschiedlichen Zufallszahlen, Datenstrukturen (Die Genauigkeit von Gleitkommazahlen in Pascal und Delphi.net unterscheidet sich minimal) oder ähnlichem hinaus, lag ein Programmierfehler vor, der korrigiert werden musste. Nachdem diese Phase abgeschlossen war, folgt die nächste: Die Berechnung spezifischer Szenarien.

2.6.2 Standardlauf

Alle späteren Szenariensimulationsläufe basieren auf einem Standardlauf mit dessen Ergebnissen die Szenarienergebnisse verglichen werden. Für diesen Standardlauf muss eine Parametrisierung gefunden werden, die bestehendes Wissen und widerspiegelt und Feldbeobachtungen möglichst gut abbildet.

Beim Wachstum war der Ausgangspunkt des veröffentlichten Wissens über Jahre hinweg eine Arbeit von Kuipers und Dapper (1984) in der ein Wachstumsmodell nach der „Typ1“-Gleichung (Kapitel 2.2.3.9) an unveröffentlichte Daten von M. Fonds (NIOZ) angepasst wurde. Später zeigten Temming und andere (ICES 2003, Temming et al. 2011), dass das so generierte Wachstum die Situation im Feld nicht ausreichend abbildete. Man behalf sich mit künstlich ermittelten Parametern, die so geartet waren, dass sie das Wachstumsmodell die gewünschten und in der Natur beobachteten Muster ausgeben ließen. Ferner ergänzten sie das Wachstumsmodell um einen exponentiellen Temperatureinfluss im katabolischen Term („Typ2“).

Erst Hufnagl (2009) führte neue, geschlechtsgetrennte Wachstumsversuche durch und passte die ermittelten Werte an das Typ2-Modell an. Hierbei ließ er sich von der Vorstellung leiten, dass langsam wachsende Individuen höherer Mortalität ausgesetzt sein würden als schneller wachsende. Somit bestimmen die schnell wachsenden Tiere die Populationsmuster aufgrund der Mortalitätsmuster. Folgerichtig passte Hufnagl das Modell daher an das obere Quartil seiner Daten an. Zur Findung des hier benötigten Standardlaufs wird sowohl die von Kuipers und Dapper vorgeschlagene, wie auch die in ICES 2003 modifizierten Varianten getestet um zu sehen ob die verschiedenen Parametrisierungen die beobachteten Feldmuster – hier vor allem den Herbstpeak im kommerziellen Fang – abbilden können. Die Weibchen-Wachstumsparameter nach Hufnagl (um Weibchen handelt es sich im Wesentlichen im kommerziellen Fang) werden ebenfalls simuliert und die Ergebnisse mit den früheren Parametrisierungen verglichen. Diejenige Variante, die die Feldbeobachtungen am besten nachbildet, wird in Folgenden verwendet.

Die Sterblichkeitskoeffizienten und der Ei-Index wurden saisonal angepasst, der logischen Begründung für diese Saisonalitäten könnte jedoch widersprochen werden. Daher werden einerseits Simulationsläufe mit im Jahresverlauf konstanter Sterblichkeit und andererseits solche mit über die Monate hinweg konstantem Ei-Index berechnet um die Auswirkung der Saisonalität dieser Parameter aufzuzeigen. Sollte eine nichtsaisonale Variante besser oder gleich gut die beobachteten Muster im Feld abbilden, wird in der Folge diese verwendet.

Viele der Teilprozesse des hier entwickelten Modells sind temperaturabhängig. Man weiß, dass *Crangon crangon* bei einer Länge von ca 5-15mm auf den Platen des Wattenmeeres erscheinen. Daher werden die temperaturabhängigen Prozesse der Larven programmintern stets mit den seewärtigen „Außentemperaturen“ versehen. Bei mehreren Außentemperaturen wird die wärmere der beiden verwendet. Um die Auswirkung dieser Auswahl zu dokumentieren, wird ein Simulationslauf durchgeführt, der die Larven, wie alle anderen Stadien auch, mit der jeweils wärmsten Temperatur gerechnet werden. Außerdem wird eine Variante simuliert in der neben deutschen auch niederländische Temperaturen verwendet werden. Die Logik dabei ist die Annahme, dass die Tiere, die im deutschen Wattenmeer rekrutieren, zuvor durch niederländische Wattenmeergebiete gedriftet sind. Wieder werden in der Folge

diejenigen Parametrisierungsvarianten gewählt, die die beobachteten Feldmuster bestmöglich abbilden.

Basierend auf den bislang ermittelten Parametervarianten, werden drei verschiedene Varianten simuliert. Diese betreffen die Verhältnisse von natürlicher Sterblichkeit zu fischereilicher Sterblichkeit bei festliegender Gesamtsterblichkeit. Wie in Kapitel 2.5.2.3 dargelegt, wird das Verhältnis M/F zwischen 1/1 und 2/1 vermutet. Die Analyse der Simulationsvarianten Alpha (M/F=2/1), Beta (M/F=1/1) und Gamma (M/F=1.5/1) wird ergeben, ob sich die Hauptausgaben wesentlich unterscheiden. Ist dies nicht der Fall wird das intermediäre Verhältnis von 1.5/1 in den folgenden Läufen verwandt; andernfalls das Verhältnis mit den sinnvollsten Resultaten.

Im Feld wird im Herbst (September/Oktober) ein Minimum in der Eiproduktion beobachtet. Möglicherweise ist die Reifung der Gonaden hormonell unterbunden. Ein alternativer Erklärungsversuch könnte auch in einem Generationswechsel liegen. Sollten im Herbst die vorjährigen Weibchen der Mortalität anheimgefallen sein, die nachfolgende Kohorte allerdings noch nicht alt genug um Eier produzieren zu können, ließe sich das Minimum erklären. Dieses Erklärungsmodell setzt ein minimales Reifealter voraus, das unabhängig von der erlangten Länge des Individuums erreicht sein muss, bevor Eier angelegt werden können. Während die hormonelle Inhibition kaum in ein Modell eingebaut werden muss, da ihre Wirkung offensichtlich ist, stellt die Implementierung des Minimalalters eine interessante Alternative dar, die in dem in dieser Arbeit erstellten Simulationsmodell getestet werden soll. Daher werden zehn Simulationsläufe (RC1-RC10, RC steht für Release Candidate) durchgeführt, die sich ausschließlich in der Wahl des minimalen Laichalters unterscheiden (Tabelle 2-14).

Nachdem auch das optimale minimale Laichalter bestimmt ist, wird der finale Standardlauf berechnet, wobei die initiale Kohortengröße so gewählt wird, dass der Gesamtjahresfang sich im Bereich von ungefähr 15000 Tonnen manifestiert, was der Größe eines guten deutschen Fangjahres in den 1980er Jahren entsprach.

Tabelle 2-14: Minimale Laichalter der verschiedenen RC-Vorläufe.

Lauf	Minimales Laichalter (Tage)
RC1	120
RC2	140
RC3	160
RC4	170
RC5	175
RC6	180
RC7	185
RC8	190
RC9	195
RC10	200

2.6.3 Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle

2.6.3.1 *Komplexeres Mortalitätssubmodell*

Alle bislang beschriebenen Läufe lesen eine Mortalitätsmatrix ein. Das Simulationsprogramm bietet aber auch die Möglichkeit, die Sterblichkeiten intern zu berechnen.

Werden die Mortalitäten bei Einlesen einer Matrix (deren Einträge letztlich ebenfalls so berechnet wurden) nur für mittlere Größen eingelesen und dann linear zwischen diesen Größen interpoliert, verhält sich dies beim komplexeren Mortalitätsmodell anders. Hier werden die Mortalitäten für jede beliebige Größe des Tieres direkt aus den Parametern gemäß Peterson und Wroblewski (1984) berechnet.

Die benötigten Parameter hierfür sind $c=1.22$, $k=1.5768$ und $x=-0.25$. Damit die Mortalitäten dem M/F-Verhältnis von 1.5/1 entsprechen, müssen die natürlichen Mortalitäten mittels des zuvor (Kapitel 2.2.3.4.2) besprochenen Raise Values um $0.96142 \text{ Jahr}^{-1}$ angehoben werden. Weitere Änderungen im Vergleich zu Standardlauf werden nicht vorgenommen.

Um die Auswirkungen dieses Submodells zu betrachten, werden zwei Läufe simuliert. Einer mit, einer ohne den Einsatz des Raise Values.

2.6.3.2 Beide Geschlechter modellieren

Abweichend zum Standardlauf kann das Simulationsmodell auch dazu genutzt werden, beide Geschlechter zu modellieren. Konzentriert man sich bei Untersuchungen auf die Tiere mit einer Länge von mehr als 50mm, so mag das keine große Rolle spielen, da der Anteil der Männchen in dieser Gruppe sehr gering ist. Bei Untersuchungen, die auch kleinere Tiere betreffen, wird diese Möglichkeit allerdings zur Notwendigkeit.

Anders, als in der Grundparametrisierung wird das initiale Geschlechterverhältnis auf 1/1 verändert und die Wachstumsparameter der Männchen aus Tabelle 2-13 verwendet. Nach der Simulation dieses Laufs wird ein weiterer Lauf mit veränderter initialer Kohortengröße gestartet, der das Ziel hat, den Gesamtjahresfang auf etwa 15000 Tonnen zu normieren.

2.6.3.3 Völlig geschlossener Lebenszyklus

Im Standardlauf wird die Individuenanzahl einer neu initialisierten Kohorte aus dem Produkt aus initialer Kohortengröße und relativem Laichindex des aktuellen Tages berechnet.

Dies determiniert über die komplette Simulationslaufzeit hinweg die Saisonalität in das System gelangenden Eier.

Ein größeres Maß an Realitätsnähe soll das Modell durch einen auch in diesem Sinne geschlossenen Lebenszyklus erhalten. Nutzt man das entsprechende Submodell, so wird die Individuenanzahl neu initialisierter Kohorten nur anfangs nach oben beschriebenem Muster berechnet. Sobald die ersten Kohorten zur Eiablage fähig sind, werden deren Nachkommenkohorten gemäß Kapitel 2.2.3.12.2 bestimmt.

Ein entsprechender Lauf, der sich ausschließlich in der Initialisierung neuer Kohorten vom Zweigeschlechterlauf unterscheidet wird simuliert.

2.6.3.4 Anbindung an Hydrographisches Modell

Ein Partikelverfolgungslauf wird im 3D-Hydrodynamischen HAMSOM-Modell durchgeführt und die Temperaturen entlang des Driftweges der Partikel herausgeschrieben.

en. Dieser wird dann vom Simulationsmodell eingelesen und zur Grundlage der Simulation gemacht. In allen verbleibenden Parametrisierungen und Einstellungen entspricht der Lauf dem Standardlauf.

2.6.4 Szenarien mit veränderter Temperatur

Die Temperatur spielt in vielen der Submodelle eine wesentliche Rolle. Darum zählen Szenarien mit veränderten Temperaturregimen zu den wichtigsten Anwendungen des Simulationsmodells.

2.6.4.1 Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern

Für diesen Lauf werden alle Temperaturen pauschal um 1°C angehoben.

2.6.5 Szenarien mit veränderten Mortalitäten

Neben den Temperaturen spielen Variationen der verwendeten Mortalitäten eine wichtige Rolle für die Anwendung dieses Simulationsmodells.

2.6.5.1 Winterfischerei

Im Moment wird in den Wintermonaten nur ein begrenzter Fischereiaufwand auf *Crangon crangon* betrieben. Allerdings beobachtet man seit den 1990er Jahren immer häufiger größere Fahrzeuge aus der Plattfisch-Fischerei, die in die Nordseegarnelenfischerei wechseln (Salz & De Wilde 1990). Diese können auch bei ungünstigeren Wetterbedingungen operieren als die klassischen Krabbenkutter, sodass ein Trend zur Zunahme des Fischereiaufwandes im Winter erwartet wird. Um die Auswirkung einer potentiellen Intensivierung der Winterfischerei zu untersuchen, werden zwei Läufe simuliert, die im Zeitraum von Januar bis März eine fischereiliche Sterblichkeit bei maximaler Rate bzw. bei halbmaximaler Rate parametrisieren (Tabelle 2-15), alle anderen Einstellungen des Standardlaufs bleiben unverändert. Die erste Variante bildet die Möglichkeit ab, dass die Fischer in diesen Monaten die gleiche fischereiliche Sterblichkeit auf den Bestand ausüben, wie in den Sommer- und Herbst-Monaten. Da dies jedoch nicht nur von der Anzahl der Tage auf See abhängt, sondern darüber hinaus von den Einsatzbedingungen auf See, die im Winter durchaus hinderlich für erfolgreiche Fangoperationen sein können, bildet die zweite Variante die Möglichkeit ab, dass die Fischer zwar versuchen zusätzliche Zeit zum Fang einzusetzen, der Effekt auf die Population aber submaximal bleibt.

Tabelle 2-15: Fischereiliche Sterblichkeiten der Winterfischerei-Läufe.

Monat	F, Januar bis März bei maximaler Rate	F, Januar bis März bei halbmaximaler Rate
Januar	3.1	1.55
Februar	3.1	1.55
März	3.1	1.55
April	3.1	3.1
Mai	3.1	3.1
Juni	3.1	3.1
Juli	3.1	3.1
August	3.1	3.1
September	3.1	3.1
Oktober	3.1	3.1
November	3.1	3.1
Dezember	0.7	0.7

2.6.5.2 Schließung der Fischerei im Sommer

Eine Schließung der Fischerei in den Sommermonaten gehört zu den wenigen Möglichkeiten, den Beifang an 0-Gruppen Schollen zu minimieren (Polet 1993, ICES 2003). Ein Nebeneffekt einer solchen Schließung könnte sein, die gerade verwertungsfähigen Adulten und die hohen Anteile untermaßiger Garrelen nicht bereits im Sommer wegzufangen, sondern ihnen die Möglichkeit zu geben weiter abzuwachsen und somit im Herbst den Gesamtertrag zu erhöhen.

Da nicht klar ist, welche weiteren Randbedingungen eine solche Schließung haben könnte, werden hier zwei Varianten simuliert. Die erste setzt eine Schließung der Fischerei im Juli und August voraus und dass die Fischer den Aufwand in den anderen Monaten nicht erhöhen (Variante ohne F-Kompensation). Im anderen Fall kompensieren die Fischer die Schließung derart, dass in allen verbleibenden Monaten soviel mehr Aufwand betrieben wird, dass im Jahresmittel dieselbe fischereiliche Sterblichkeit ausgeübt wird, wie zuvor. Die F-Parametrisierung kann Tabelle 2-16 entnommen werden. Alle anderen Einstellungen entsprechen dem Standardlauf.

Tabelle 2-16: Fischereiliche Sterblichkeiten, Schließung der Fischerei im Sommer

Monat	F, kein Fang in Juli und August, keine Kompensation	F, kein Fang in Juli und August, gleichmäßige Kompensation
Januar	0.1	0.2
Februar	0.1	0.2
März	0.7	0.9
April	3.1	4
Mai	3.1	4
Juni	3.1	4
Juli	0	0
August	0	0
September	3.1	4
Oktober	3.1	4
November	3.1	4
Dezember	0.7	0.9

2.6.5.3 Variation der Verwertungslänge

Tiews (1954) gibt eine Verwertungslänge von 55mm an. Mit dem Wechsel weg von der heimischen Pulung, hin zur Pulung in Marokko, scheint eine Reduktion dieser Länge erreicht worden zu sein.

Derzeit liegt die Verwertungslänge des kommerziellen Nordseegarnelenfangs bei etwa 50mm, möglicherweise teilweise auch darunter. Eine Verminderung oder Erhöhung dieser Verwertungslänge kann Auswirkungen auf die Populationsstruktur und den Gesamtjahresfang haben.

Abweichend von der Grundparametrisierung des Standardlaufs werden zwei Szenarien simuliert, bei denen die volle fischereiliche Sterblichkeit bereits auf 45mm lange Individuen, bzw. erst auf 55mm lange Individuen wirkt. Die Simulation des frühen Einsetzens der vollen Sterblichkeit bei 45 mm soll dabei den vermuteten gegenwärtigen Zustand der Fischerei nachstellen, wo aufgrund der Pulung in Niedriglohnlän-

dem auch kleinere Ware vermarktet werden kann. Die Simulation mit 55mm als F-Grenze stellt dann einen vermuteten historischen Zustand mit Heimpulung in Deutschland nach. In diesen Läufen ist jeweils die fischereiliche Sterblichkeit der Tiere unterhalb der Längengrenze gleich Null.

2.6.5.4 Futterkrabbenfischerei

Über die Saisonalität des durch die Futterkrabbenfischerei ausgeübten F wurde bereits in Kapitel 2.5.2.5.2 informiert. Die dort getroffene Aussage war, dass die Fischer keine getrennten Futter- oder Speisekrabbenfahrten unternahmen, sondern mit kleinerer Maschenweite als in späteren Jahren fischten und die nicht für den Verkauf als Speisegarnele geeigneten als Futterkrabben aussortierten. Somit zeigt sich das früher im Jahr auftretende Fangmaximum der Futtergarnele lediglich aufgrund ihres im Jahresverlauf früher auftretenden Abundanzmaximums.

Nun hält ein Netz mit einer gegebenen Maschenweite nicht alle Größen von Garnelen gleich gut zurück. Bei der Futterkrabbenfischerei stehen nun diejenigen Tiere im Fokus der Untersuchung, die nicht vollständig vom Netz selektiert werden. Dies wird im Modell berücksichtigt, indem eine Netzselektion in Anlehnung an Polet (2000) implementiert wird (Abbildung 2-30). L50 wurde von Polet mit 39.4 angegeben. Die Sterblichkeiten wurden längenspezifisch mit dem Anteil multipliziert, den die Polet-Selektion angibt.

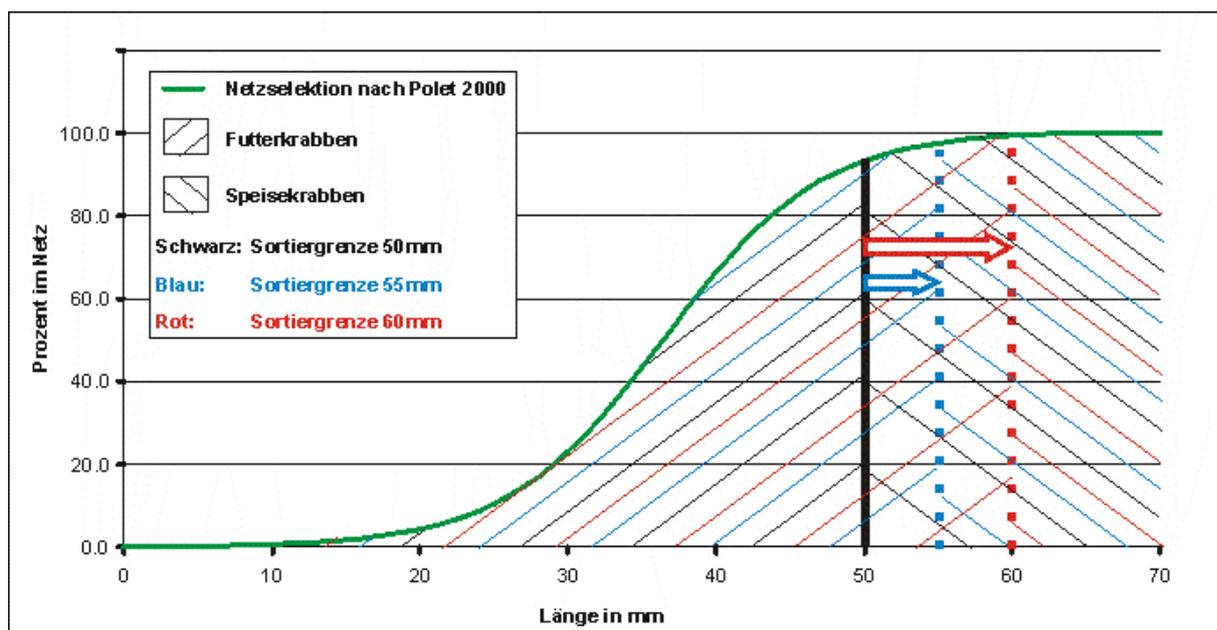


Abbildung 2-30: Netzselektion nach Polet (2000), Tiere, die größer sind als die Sortiergrenze werden als Speisekrabben, Tiere, die kleiner sind als die Sortiergrenze als Futterkrabben erfasst.

Für die Nachstellung der Futterkrabbenfischerei werden drei Läufe vorbereitet. Allen drei gemein ist, dass zur Speisekrabbenfischerei des Standardlaufs eine zweite Fischerei definiert wird, deren Fänge als Futterkrabbenfänge betrachtet werden. Hier wurden die gleichen fischereilichen Sterblichkeiten angenommen, wie bei der Fischerei des Standardlaufs. Die drei Futterkrabbenläufe unterscheiden sich zusätzlich untereinander in der Wahl der Länge unter der ein gefangenes Tier den Futterkrabben und über der es den Speisekrabben zugeordnet wird. Im Folgenden wird die Wahl dieser Länge als Sortiergrenze bezeichnet. Sie wird so realisiert, dass die F der Futterkrabbenflotte des Simulationsmodells bis genau zur Sortiergrenze angewandt

werden und darüber 0 sind. Die F der Speisekrabbenfischerei wirken ausschließlich auf die Krabben der Längen oberhalb der Sortiergrenze. Je einer der drei Läufe wurde nun mit einer Sortiergrenze von 50, 55 beziehungsweise 60mm versehen um unterschiedliche Selektionen durch die Fischereitreibenden abzubilden. Die Trennung in Futter- und Speisekrabbenfischerei bildet also nicht unterschiedliche Handlungen der Fischer, sondern deren Sortierung des Fangs ab. Damit sind die fischereilichen Sterblichkeiten in allen Futterkrabbenläufen identisch, lediglich die Anteile der beiden Fangkategorien verschieben sich. In allen Futterkrabbenläufen unterliegen Tiere unter 50mm einer längenabhängigen fischereilichen Sterblichkeit, die im Standardlauf auf Null gesetzt ist. Damit wird im Standardlauf dem Umstand Rechnung getragen, dass in zwei unabhängigen Untersuchungen die Sterblichkeit der lebend zurückgegebenen Tiere sehr gering ist (Lancaster & Frid 2002).

2.6.5.5 Variation der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeiten

2.6.5.5.1 Auswirkung von zunehmender fischereilicher und abnehmender natürlicher Sterblichkeit

In den letzten vier Jahrzehnten war die Nordseegarnelenpopulation zwei gegenläufigen Entwicklungen ausgesetzt. Einerseits wurden die Räuber gerade der großen Garnelen (0- und I-Gruppen des Wittling und Kabeljau) weniger, wodurch die natürliche Sterblichkeit auf die Adulten *Crangon* kleiner wurde. Andererseits intensivierten viele Krabbenfischer in leistungsfähigere, größere Fahrzeuge (weil andere Zielarten unrentabel wurden, und es in diesem Fischereisegment keine Regulation gibt). Ob es dadurch zu einer Erhöhung der fischereilichen Sterblichkeit gekommen ist, bleibt unklar, da sich gleichzeitig die Zahl der Fahrzeuge verringert hat. Analysen verschiedener Aufwandsmaße der europäischen Garnelenfischerei deuten jedoch auf eine Zunahme des Gesamtaufwandes hin (ICES 2003).

Um die oben dargestellten Effekte zu analysieren, wird ein Set von Läufen definiert. Basierend auf der Grundparametrisierung des Standardlaufs wird das F in fünf Läufen um 20 – 100% erhöht, womit fischereiliche Sterblichkeitsniveaus von 120, 140, 160, 180 und 200% des Standardlaufs entstehen. Fünf weitere Läufe werden definiert, bei denen die natürliche Sterblichkeit um 10 bis 50% reduziert ist, womit natürliche Sterblichkeitsniveaus von 90, 80, 70, 60 und 50% des Standardlaufs entstehen. Schließlich werden fünf Läufe definiert, die alle ein um 50% reduziertes M, aber ein um 20, 40, 60, 80 und 100% erhöhtes F beinhalten, was eine Kombination der beschriebenen Entwicklungen abbildet.

2.6.5.5.2 Variation durch veränderten Fischereiaufwand bei unterschiedlichen Annahmen des Verhältnisses von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit.

Es werden drei Gruppen von Szenarien in unterschiedlichen Varianten simuliert: für die Verhältnisse von natürlicher Sterblichkeit zu fischereilicher Sterblichkeit (M/F) von 1/1, 1.5/1 und 2/1 werden je 7 Läufe mit fischereilichen Sterblichkeiten von 25, 50, 75, 100, 125, 150 und 200% des bei dem M/F-Verhältnis vorliegenden F gerechnet. Das untersuchte M/F-Verhältnis variiert mit der Änderung des F, es ist also nur bei den 100%-F-Läufen genau 1/1, 1.5/1 oder 2/1. Somit variiert also auch die Gesamtsterblichkeit. Die simulierten jährlichen Fangmengen in Abhängigkeit veränderlichen fischereilichen Aufwands, aber auch in Bezug auf die Annahme des Verhältnisses von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit, werden hier nochmals untersucht.

Temming et al. (1993) zeigten, dass seit den 1970er Jahren die Gesamtsterblichkeit der Konsumkrabbe stetig zugenommen hat. Gleichzeitig zeigen sie die Abnahme der relativen Bedeutung der Frühjahrsfänge im Vergleich zu den Fangmengen aus dem Herbst. Die zugrundeliegende Annahme ist hier, dass eine höhere Sterblichkeit in der zweiten Jahreshälfte den Anteil der Population aus dem System entfernt, der bei geringerer Sterblichkeit im Frühjahr hätte gefangen werden können. Das Simulationssystem bietet die Möglichkeit, bei bekannten fischereilichen und natürlichen Sterblichkeiten, die saisonale Verteilung der Fänge als Funktion der Gesamtsterblichkeit zu untersuchen.

2.6.6 Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten

Der Standardlauf ist auf die Deutsche Bucht und ihre Gegebenheiten hin parametrisiert.

In weiteren Läufen soll gezeigt werden, dass das Simulationsmodell auch in anderen Seegebieten angewandt werden kann und wo dabei die Grenzen liegen. Hier soll vor allem geprüft werden, ob die Erklärung des saisonalen Minimums der eiträgenden Weibchen durch den Kohortenwechsel in Verbindung mit einem postulierten Reifungsalter (185 Tage bestimmt aus den Daten für deutsche Küstengewässer), die abweichenden saisonalen Muster in anderen Regionen erklären kann.

Es wird wieder ein ganzes Set an Läufen vorbereitet und simuliert, die den um die Simulation beider Geschlechter erweiterten Standardlauf (Kapitel 2.6.3.2) modifizieren:

Für England und Dänemark wurden an bestimmten küstennahen und küstenferneren Positionen Temperaturreihen erstellt (Abbildung 2-16). Für jedes dieser Länder werden Läufe definiert, die mit Temperaturen aus den HAMSOM-Simulationen und dem im Standardlauf verwendeten Laichindex versehen werden.

Zusätzlich werden für diese Länder, bei denen es möglich war, einen eigenen Laichindex zu berechnen (Kapitel 2.5.12), Läufe erstellt, die eben diesen Laichindex verwenden.

2.7 Vergleichsdaten

2.7.1 Allgemeines

Die Simulationsergebnisse sollen mit Beobachtungen aus dem Feld oder aus diesen Beobachtungen abgeleiteten Indizes verglichen werden. Obwohl die Nordseegarnele ganzjährig im Untersuchungsgebiet vorkommt, sind im Feld verschiedene Ereignisse zu beobachten, deren saisonales Muster auch das hier vorgestellte Modell abbilden können soll.

2.7.2 Einwanderung

Ein im Lebenszyklus der Nordseegarnelen wichtiges saisonales Ereignis, ist die Einwanderung der etwa 15mm langen Rekruten auf den Platen. Temming und Damm (2002) kompilierten einen saisonalen Index aus Beobachtungsdaten zum saisonalen Auftreten der Einwanderungswelle von Herrmann et al.(1998), Nehrlich (1988) (Nehrlich 1987) und del Norte Campos & Temming (1998) in Form mittlerer monatlicher Abundanzen, der auch in dieser Arbeit verwendet wird (Abbildung 2-31). Die

Simulationsergebnisse werden daran beurteilt, wie bei ihnen der Zeitpunkt des Rekrutierungsmaximums im Vergleich zu den Feldbeobachtungen berechnet wird.

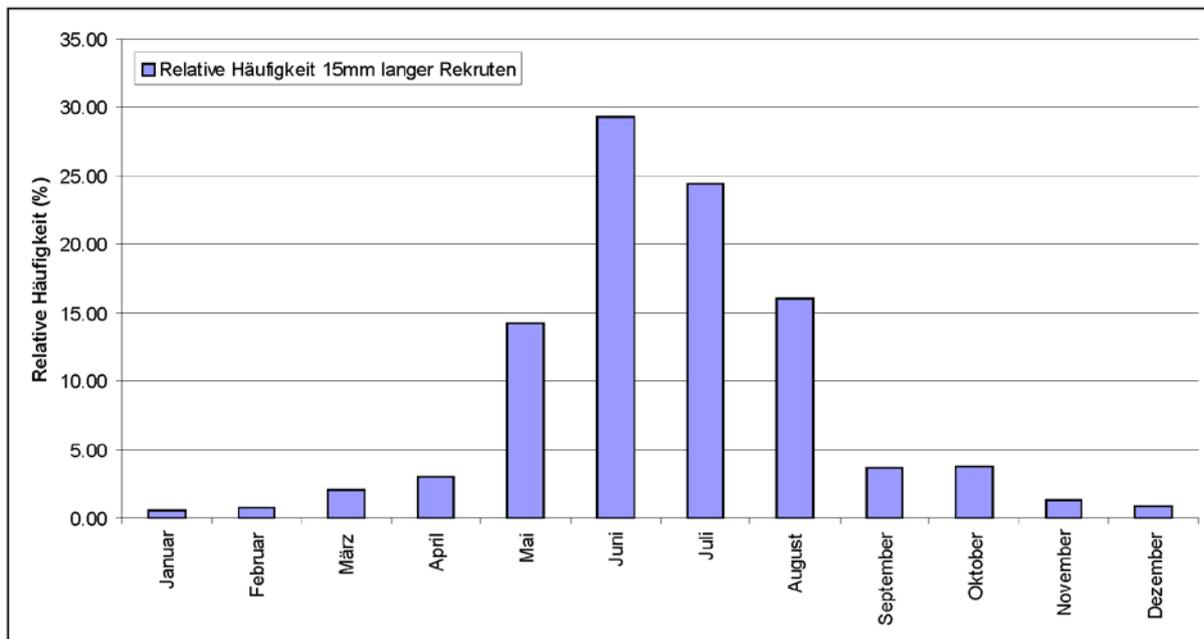


Abbildung 2-31: Relative Häufigkeit 15mm langer Garnelen

2.7.3 Erreichen kommerzieller Länge und Fanggewichte

Die Rekrutierungswelle der verwertungsfähigen Adulten (>50mm) bildet sich im Jahresverlauf der Fänge ab. Die zeitliche Lage des Fischereipeaks im Herbst ist somit eine gute Vergleichsgrundlage für das zeitliche Muster des Auftretens von 50mm Garnelen in der Simulation.

Der saisonale Verlauf der kommerziellen Fänge wurde jeweils aus den berichteten deutschen Fängen (ICES 2000) berechnet (Abbildung 2-32).

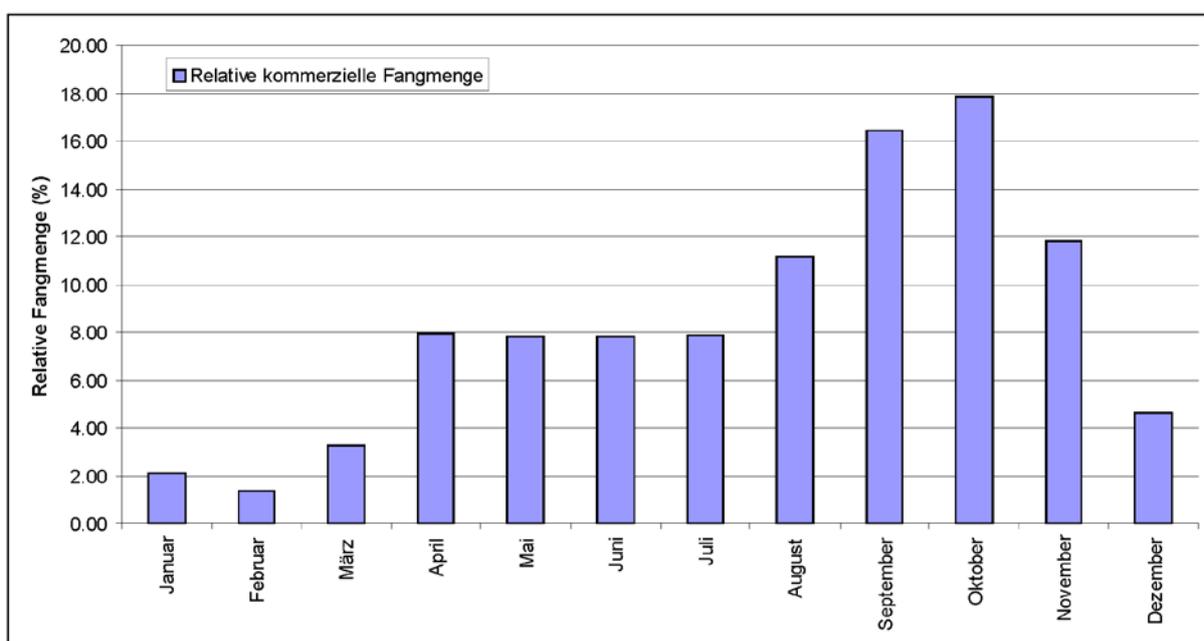


Abbildung 2-32: Relative Fangmenge der deutschen Nordseegarnelenfischerei.

2.7.4 Eiproduktion

Der relative Laichindex von Temming und Damm (2002) wurde schon in Kapitel 2.5.12 vorgestellt.

Zur Ergebnisbeurteilungen wird der neuberechnete deutsche, bei einigen Szenarien auch der englische oder dänische, Laichindex herangezogen (Kapitel 2.5.12).

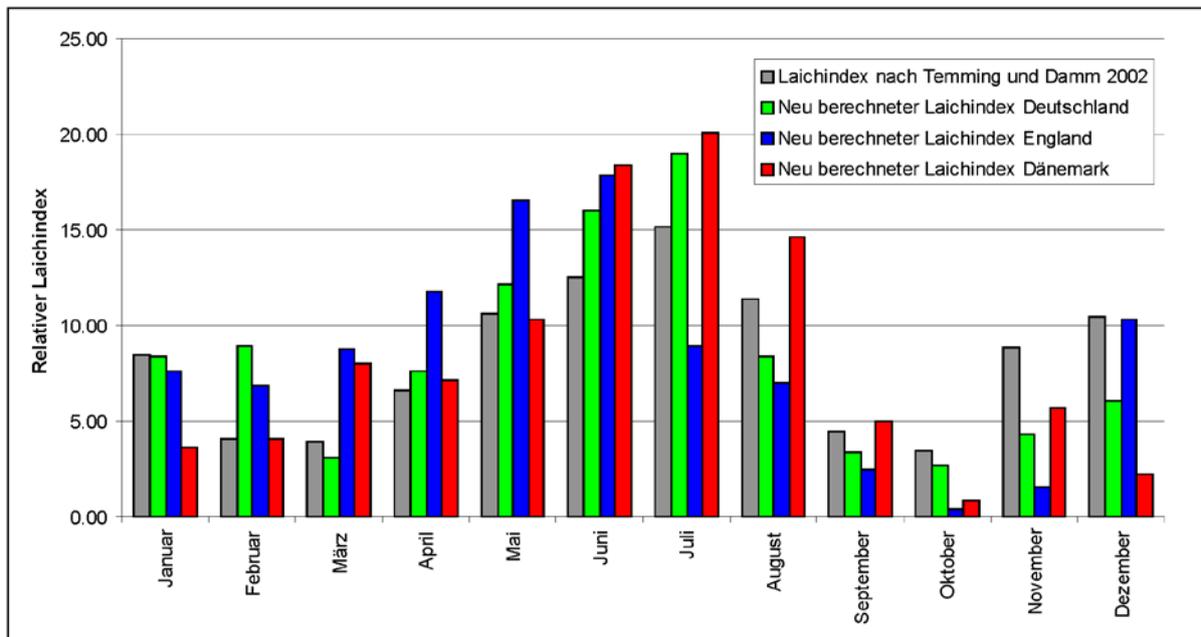


Abbildung 2-33: Laichindizes nach Temming und Damm (2002), sowie die neuberechneten Varianten.

2.7.5 Geschlechterverhältnis

Für deutsche Gewässer lagen zwei Quellen für geschlechtsbestimmte Probenahmen vor (Abbildung 2-1):

- Der Demersal Young Fish Survey (DYFS), der im Wesentlichen im September und Oktober stattfindet, hier 1997-2006.
- Die Probenahmen, die von 2005-2008 im Rahmen eines BMELV-Projekts von Hufnagl in Wilhelmshaven, Büsum und Meldorf erhoben wurden. Diese enthalten zwar weniger Beobachtungen, decken dafür aber alle Monate ab, in den Graphiken „Hufnagl Beobachtungen“ genannt.

Neben den unterschiedlichen raumzeitlichen Abdeckungen unterscheiden die Probenahmen sich zusätzlich darin, dass die DYFS-Daten mit einer 3m Baumkurre (ohne Scheuchkette, Maschenweite 20mm gestreckt) vom Schiff aus erhoben werden, für oben genanntes Projekt jedoch entweder vom Strand aus mit dem Schiebeharnen (Maschenweite 1.8mm) gefangen wurde (Büsum, Meldorf) oder der Einlass eines Kraftwerkes beprobt wurde (Wilhelmshaven). Da sich *Crangon crangon* einerseits größenspezifisch räumlich verteilt (große Tiere wandern ins Tiefe) andererseits Weibchen schneller und zu größeren Längen wachsen als Männchen, geben die verschiedenen Probenahmen unterschiedliche Geschlechterverhältnisse, nämlich

diejenige an den Probenahmeorten zur Zeit der Probenahme und der beeinflusst durch die jeweiligen Größenselektion des verwendeten Geräts, wieder.

Die einzelnen Quellen für sich zeigen ebenfalls große Variabilität in der Geschlechterzusammensetzung, wobei beiden (also DYFS und den von Hufnagl genommenen Datensätzen) gemein ist, dass es oberhalb 60mm Länge fast keine Männchen mehr gibt.

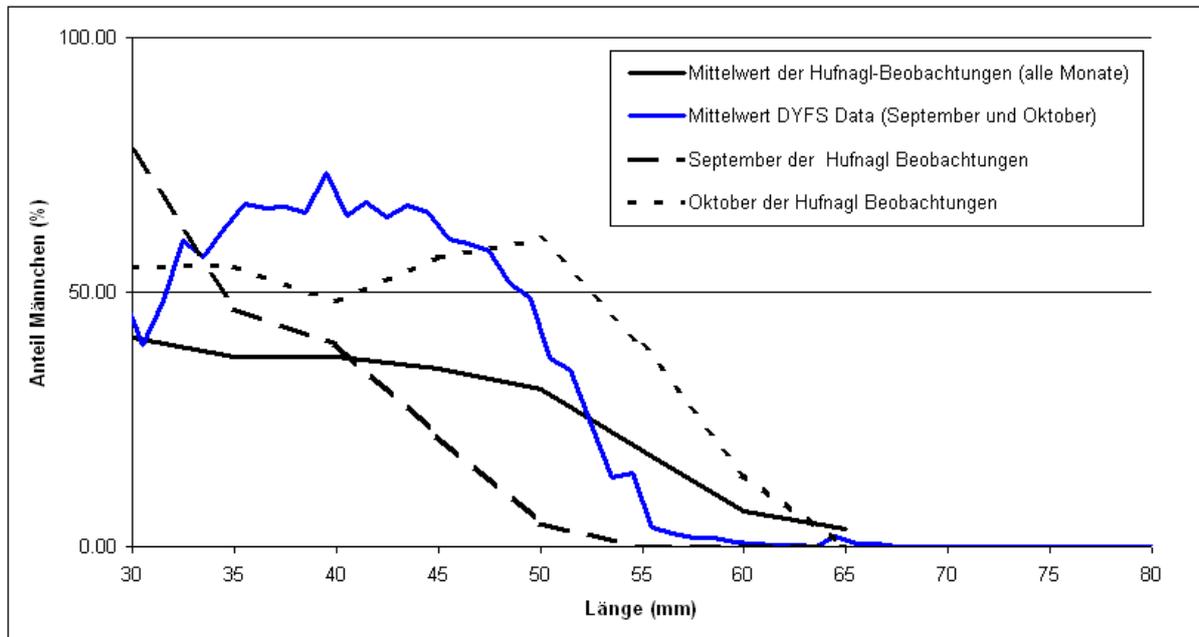


Abbildung 2-34: Geschlechterverhältnisse aus dem DYFS und nach Hufnagl.

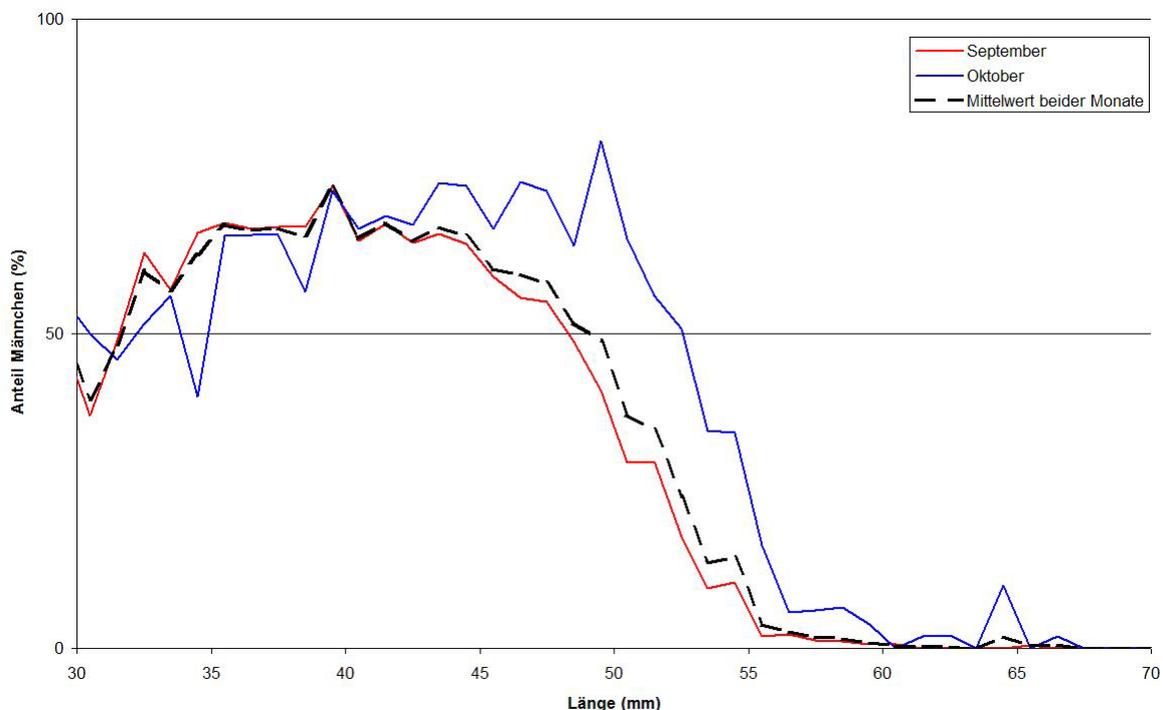


Abbildung 2-35: Geschlechterverhältnis DYFS

2.8 Simulationsumgebung

Obwohl die einzelnen Submodelle des hier beschriebenen Simulationsprogramms recht simpel sind, erfordern sie in ihrem Zusammenspiel eine moderne Hardwareumgebung. Vor allem die Tatsache, dass zu Projektbeginn entschieden wurde, jeden einzelnen Modellzustand zu archivieren um spätere, abweichende Analysen der Simulationsergebnisse möglich zu machen, erfordert durch die häufigen Festplattenzugriffe und die Vielzahl der „weggeschriebenen“ Daten sowohl ein wesentliches Mehr an Laufzeit als auch große Massenspeicher.

2.8.1 Hardware

Für die Simulationen standen ein Hochleistungsrechner und vier Arbeitsplatzrechner zur Verfügung. Die Simulationsergebnisse wurden zunächst auf einem Fileserver, später auf einem SAN-Gerät gespeichert. Der Fileserver konnte auch zu Simulationszwecken eingesetzt werden.

2.8.1.1 Hochleistungsrechner (HLR)

Hier handelt es sich um einen Fujitsu Siemens Computer mit zwei Xeon E5335 Prozessoren mit 2 GHz Taktung und je vier Prozessorkernen (somit konnten bis zu acht Simulationen parallel gerechnet werden). Der Rechner ist mit 8 Gigabyte RAM und einem RAID-5 Festplattenspeicher von ca.1.5 Terrabyte ausgestattet.

2.8.1.2 Arbeitsplatzrechner (AP)

Bei den vier Rechnern handelt es sich um Dell Optiplex GX620 Rechner die mit einem Intel Pentium D Prozessor mit 3GHz Taktung und 2 Gigabyte RAM ausgestattet sind. Ferner verfügen sie über zwei Festplatten mit je 160 Gigabyte.

2.8.1.3 Fileserver (FS)

Das ICO-Gerät ist mit zwei älteren Xeon Prozessoren mit 2.8 GHz Taktung versehen und verfügt über 2 Gigabyte RAM. Die Daten können hier auf einem RAID-5 Festplattenspeicher in Größe von 3.8 Terrabyte gespeichert werden.

2.8.1.4 SAN-Gerät

Auf dem SAN-Gerät, das über Kupferleitung mit dem Institutsnetz verbunden ist, wurde für die hier angestellten Simulationen ein RAID-5 Speicherkontingent von 4 Terrabyte zur Verfügung gestellt.

2.8.2 Software

Während sich die Rechner in Bezug auf das installierte Betriebssystem unterscheiden (der HLR und der FS laufen unter Windows 2003 Enterprise Edition R2, die APs unter Windows XP Professional), ist auf beiden .net in der Version 2.0 installiert. Dies wird vom Modellier-, Simulations- und Analyseprogramm benötigt.

2.8.3 Installation

Die Installation der Modellier- und Simulationsumgebung ist denkbar einfach.

2.8.3.1 Installationsanforderungen

Als Voraussetzung gelten nur drei Dinge:

1. Ein Microsoft Windows Betriebssystem
2. Eine installierte Version des .net Frameworks (mindestens V2.0, Standard ab Windows XP)
3. Ausreichend Platz auf der Festplatte (die Dateien selbst benötigen lediglich ca. 230 Megabyte, ein einzelner simulierter Lauf hingegen macht leicht 30 Gigabyte und mehr aus).

2.8.3.2 Durchführung der Installation

Alle mitgelieferten Dateien werden schlicht in einen beliebigen Ordner auf dem Zielrechner kopiert. Die ausführbaren Dateien müssen unbedingt im gleichen Verzeichnis verbleiben wie der (einzige) Ordner, in dem sich die benötigten Datenbankdateien befinden.

Anschließend kann man Verknüpfungen auf die ausführbaren Dateien anfertigen und an einem beliebigen Ort (Startmenü, Schnellstartleiste, Desktop) ablegen, um die Programme von dort zu starten.

3 Ergebnisse

Die Simulationsergebnisse der verschiedenen Läufe entstammen, wenn nichts anderes angegeben ist, ausschließlich dem letzten von vier simulierten Jahren.

3.1 Das Programm

Das Programm läuft auf allen in Kapitel 2.8.1 benannten Maschinen ohne Abbruch. Es wurde versucht, möglichst viele Einstellungsvariationen auszuprobieren und auch dies machte keine Probleme.

3.1.1 Laufzeitperformanz

Auf den einfachen Arbeitsplatzrechnern (AP, Kapitel 2.8.1.2) benötigte ein Durchlauf in der Standardlaufkonfiguration (oder ähnliche) etwas mehr als 20 Stunden. Auch zwei Simulationen parallel (Prozessor beherrscht Hyperthreading) benötigten nicht länger. Der HLR (Kapitel 2.8.1.1) arbeitete das gleiche Setting (unabhängig ob ein oder acht Läufe parallel simuliert wurden) in etwa 12 Stunden ab. Der Fileserver (FS, Kapitel 2.8.1.3) war bei vier parallelen Läufen (die beiden Prozessoren beherrschen Hyperthreading) mehr als 35 Stunden beschäftigt und wurde nach diesem einen Versuch nicht mehr für Simulationen verwendet.

3.1.2 Speicherbedarf

Ein normaler Lauf, also der Standardlauf oder ein von ihm abgeleiteter Szenariolauf, generiert etwa 30 Gigabyte an Simulationsergebnisdateien. Validations-, Standardlaufsuch- und Szenarienläufe zusammen benötigen ein Speichervolumen von ca. 3.5 Terrabyte, das derzeit auf dem SAN zur Verfügung gestellt wird (Kapitel 2.8.1.4). Bei diesem Speichervolumen sind nicht die technischen Versuchsläufe während der Programmentwicklung berücksichtigt, die meist eher der Frage dienen, unter welchen Bedingungen das System abbricht. Auch die Validationsläufe vor dem Ausbessern von Programmierfehlern, die das Simulationsprogramm zum derzeitigen Versionsstand brachten sind nicht berücksichtigt, da sie gelöscht wurden.

3.2 Validationsläufe

Die in Kapitel 2.6.1 beschriebenen Validierungsläufe wurden solange wiederholt, bis sich schließlich keine Unterschiede der Ausgaben zum Vorgängermodell (Kapitel 2.2.3.1) mehr zeigten. Was hier in einem Satz subsumiert ist, benötigte in Wirklichkeit mehrere Monate! Während die beiden Modelle in den meisten Ausgaben gleiche Ergebnisse lieferten, war dies in Bezug auf die Eiproduktion nicht so. Nun zeigte sich die Eiproduktion-Ausgabe als die empfindlichste was Parameteränderungen angeht. Die Überprüfung des neuen Simulationsmodells, speziell angepasste Läufe um die verschiedensten Fehlermöglichkeiten (darunter auch die Genauigkeitsunterschiede von einfach- zu doppeltgenauen Gleitkommazahlen und die verschiedenen Pseudozufallszahlengeneratoren der unterschiedlichen verwendeten Programmiersprachen) führte zu keiner Lösung des Problems. Erst als sowohl die relevanten Submodellquelltexte des neuen, als auch des alten Modells Zeile für Zeile untersucht und letztlich funktionell verglichen wurden, fiel ein minimaler Programmierfehler im Vorgängermodell auf. Ein Ausgabearray wurde nicht mit Nullen besetzt, wenn eine

neue Kohorte initialisiert wurde. Nachdem dies im alten Modell angepasst war, lieferte es dieselben Ausgaben, wie das neue Simulationsprogramm.

3.3 Standardlauf

3.3.1 Bestimmung des Wachstumstyps

In Bezug auf die relative Häufigkeit 15mm langer Tiere zeigen die vier Läufe mit unterschiedlichen Wachstumsparametrisierungen recht ähnliche Ergebnisse (Abbildung 3-1). In allen Fällen findet sich das Maximum im Juli, also etwa einen Monat später als im Feld beobachtet. Die Werte im Juni jedoch zeigen einen leichten Unterschied zwischen den Simulationen: während die Simulation mit dem Wachstumstyp I und der „langsamen“ Parametrisierung noch recht niedrige relative Rekrutenanzahlen errechnen, sind diese bei der schnelleren Typ I-Parametrisierung schon deutlich höher, was bei der Typ II-Parametrisierung und auch der Wachstumsparametrisierung, die Hufnagl et al. (2010b) für Weibchen vorgeschlagen hat, noch deutlicher wird. Die Einwanderungswelle der 15mm Rekruten wird mit dem schnellen Typ II-Wachstum also früher errechnet als bei den beiden Typ I-Parametrisierungen, allerdings nicht so früh, wie im Feld beobachtet.

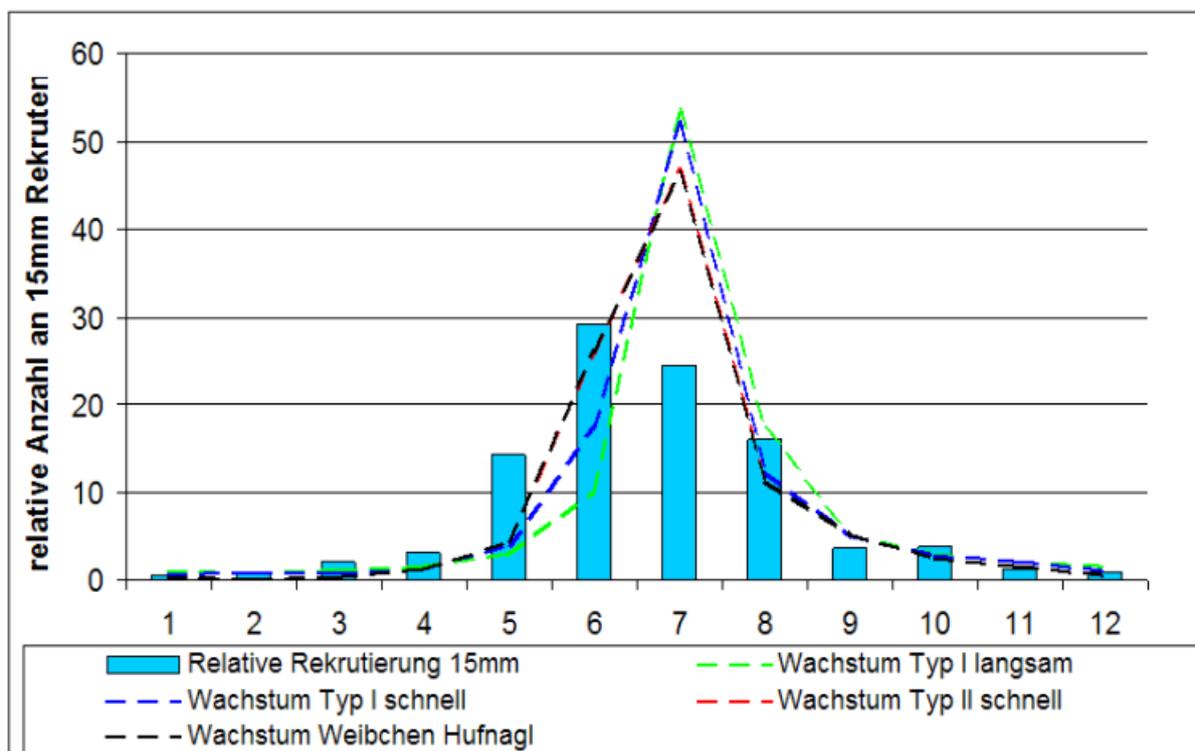


Abbildung 3-1: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen in den Vorläufen zur Bestimmung des Wachstumstyps.

Die relative Anzahl der 50mm langen *Crangon* wird mit dem Zeitpunkt des Höhepunktes der kommerziellen Fänge im September und Oktober verglichen (Abbildung 3-2). Die Simulation mit der schnellen Typ I Wachstumsparametrisierung trifft diesen recht gut. Allerdings wird hier noch ein Nebenmaximum im Mai angezeigt. Auch der schnelle Typ II-Lauf bildet im Herbst ein Maximum, allerdings etwas früher als der Typ I-Lauf und die Beobachtungen. Der Lauf mit dem Hufnagl-Weibchenwachstum ähnelt den Ergebnissen des schnellen Typ II-Laufs sehr, bildet durch sein nicht ganz

so distinktes Maximum die Beobachtungen jedoch besser ab. Der langsame Typ I-Lauf kann das beobachtete Maximum nicht vorhersagen.

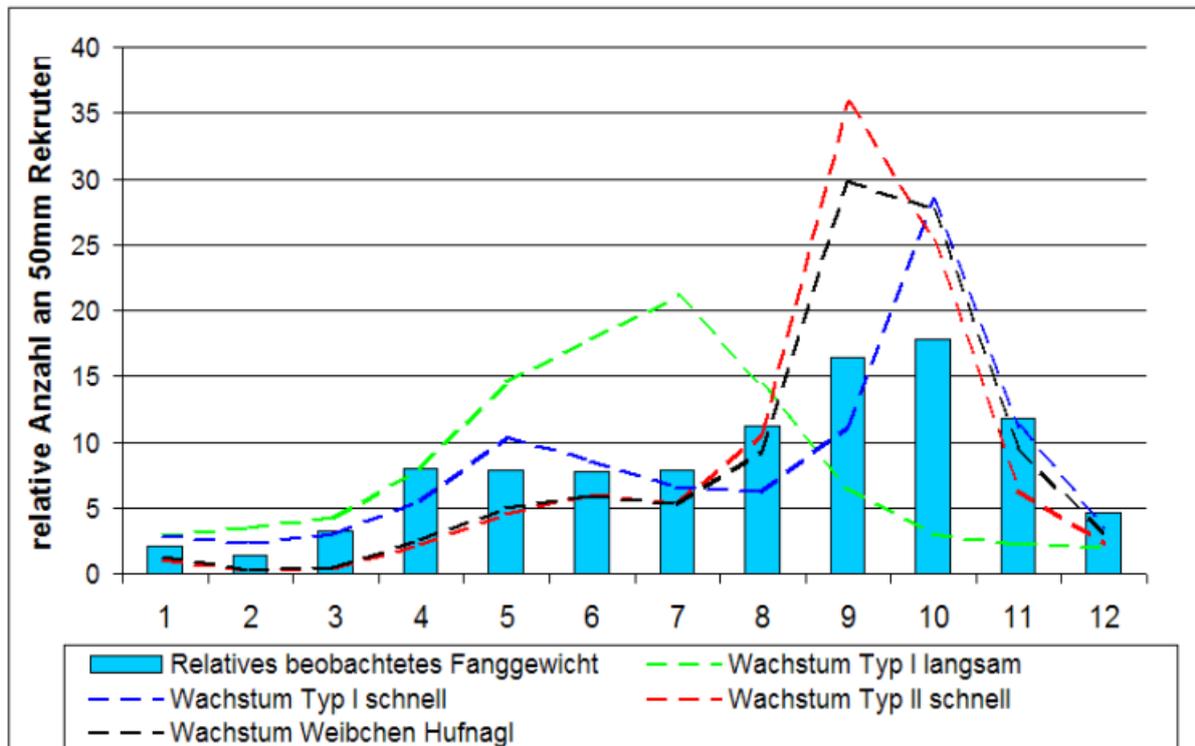


Abbildung 3-2: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen in den Vorläufen zur Bestimmung des Wachstumstyps.

Bei den Fanggewichten bildet lediglich die Läufe mit der schnellen Typ II-Parametrisierung (also Wachstum Typ II schnell und Wachstum Weibchen Hufnagl), die beobachteten Fangmuster lediglich nach (Abbildung 3-3). Hier ist das Herbstmaximum

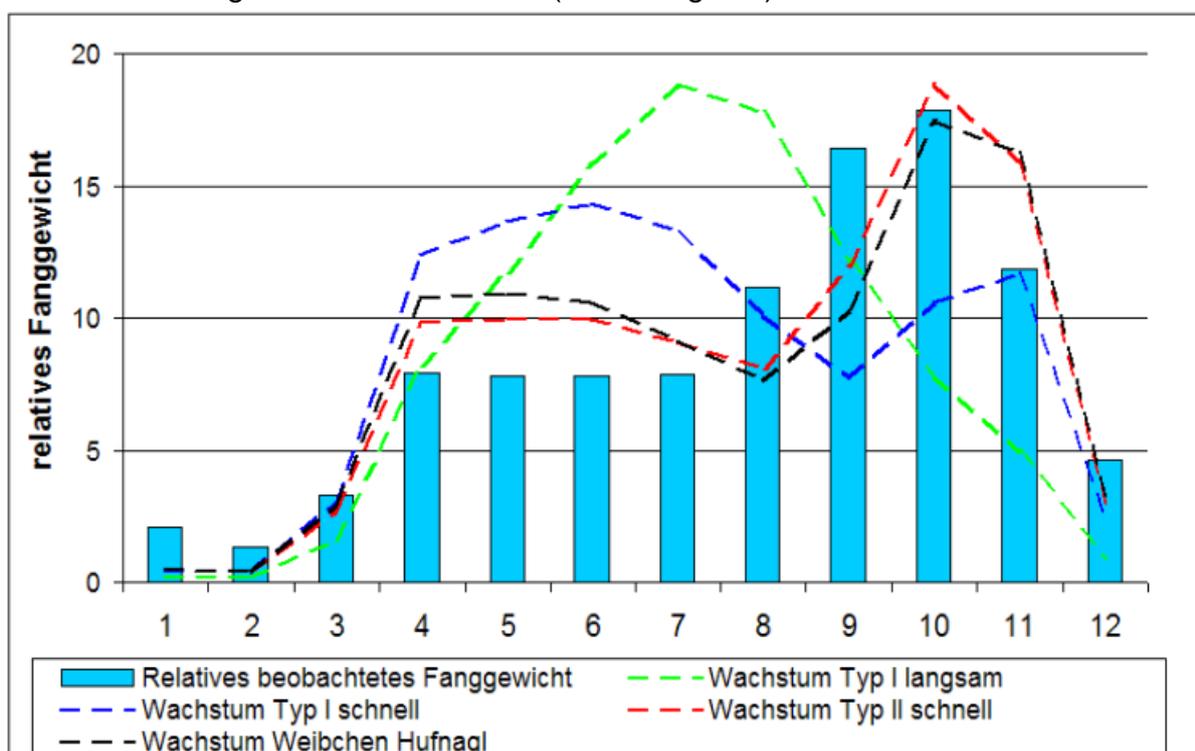


Abbildung 3-3: Relatives Fanggewicht in den Vorläufen zur Bestimmung des Wachstumstyps.

leicht nach hinten verschoben. Die schnelle Typ I-Wachstumsvariante produziert einen zu kleinen Herbsthöhepunkt. Völlig dem beobachteten Muster widersprechend sind die Ergebnisse der langsamen Typ I-Variante.

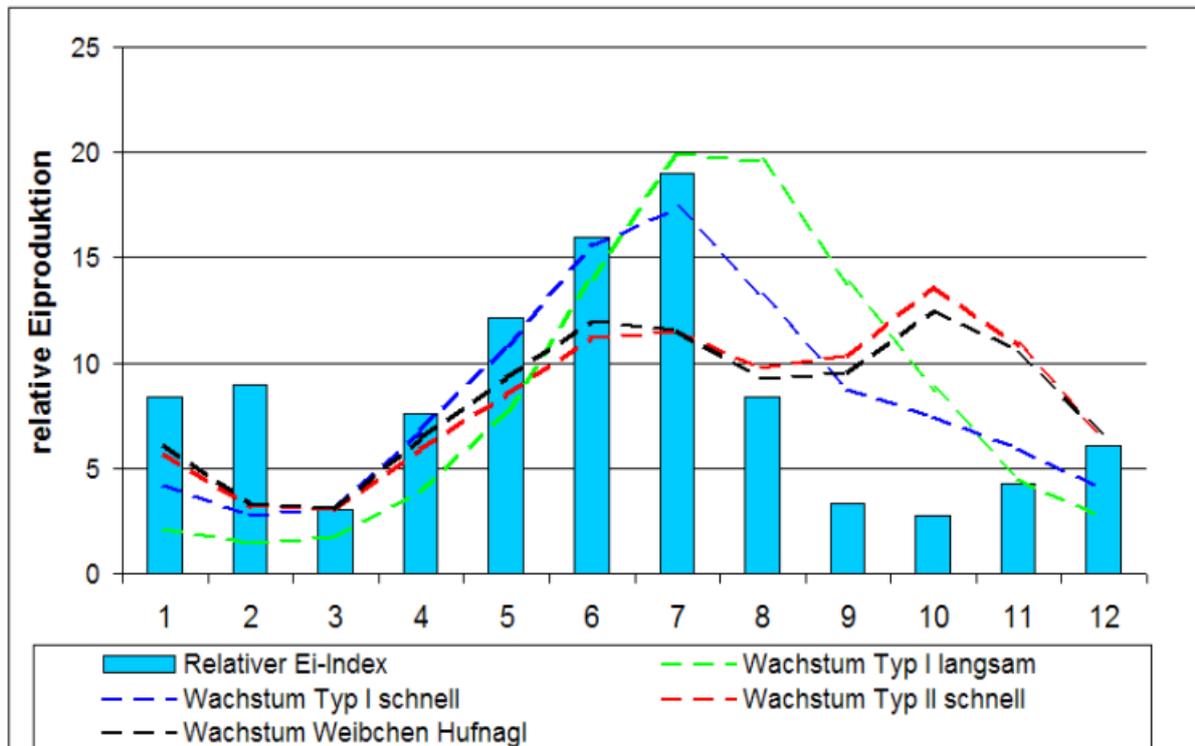


Abbildung 3-4: Relative Eiproduktion in den Vorläufen zur Bestimmung des Wachstumstyps.

Die vier simulierten Wachstumsparametrisierungen können alle den Anstieg der relativen Eiproduktion in der ersten Jahreshälfte gut abbilden (Abbildung 3-4). In der zweiten Jahreshälfte versagen alle drei Varianten, wenn es um die Ausbildung eines Minimums im Herbst und einen anschließenden Anstieg geht.

3.3.2 Grundlegende Modellierungsentscheidungen

Wird die natürliche Sterblichkeit (M) ohne saisonale Veränderung (also im Jahresverlauf konstant) modelliert, bildet die Simulation weder das Muster der relativen Häufigkeit der 15mm Rekruten (Abbildung 3-5), noch das der adulten 50mm Tiere ab (Abbildung 3-6), die Simulationsergebnisse des Laufes mit nichtsaisonalen Sterblichkeit unterscheiden sich dabei stark von denen mit saisonaler M -Matrix. In der Folge wird die natürliche Sterblichkeit konsequenterweise saisonal unterschiedlich parametrisiert.

Initialisiert man die Kohorten mit den immer gleichen Individuenanzahlen, anstatt sie proportional zu einem saisonal variierenden Ei-Index zu wählen, führt dies zur Ausbildung eines nicht ausreichend hohen Herbsthöhepunkts der 50mm Tiere (Abbildung 3-6) und darauf folgend, einer Musterverschiebung der Fanggewichte (Abbildung 3-7). Von hier an wird ein saisonal variierender Ei-Index verwendet.

Sowohl der Lauf, der, zusätzlich zu den deutschen, die niederländischen Temperaturen nutzt, als auch die Simulation, die die Larven stets dem wärmeren Wasserkörper

aussetzt, bilden das Auftreten der 15mm Rekruten, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen, im Juni ab (Abbildung 3-5).

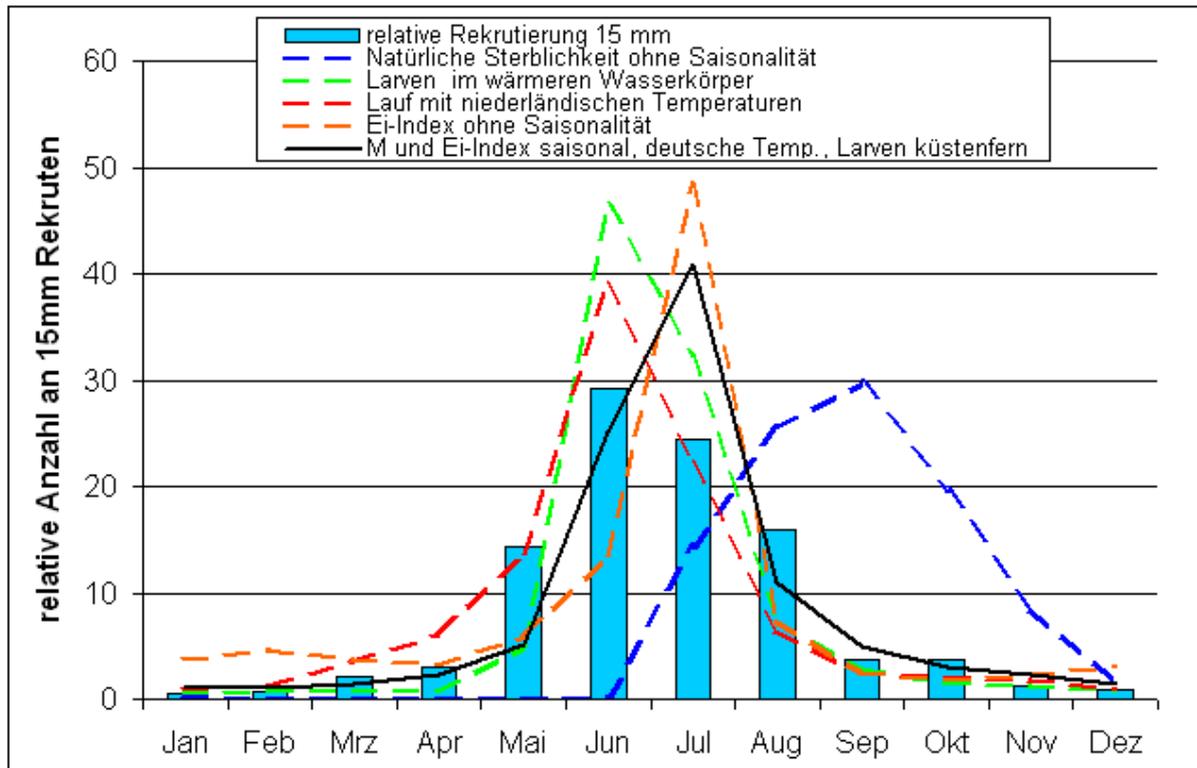


Abbildung 3-5: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen in den Vorläufen zur Bestimmung grundlegender Modellierungsvarianten.

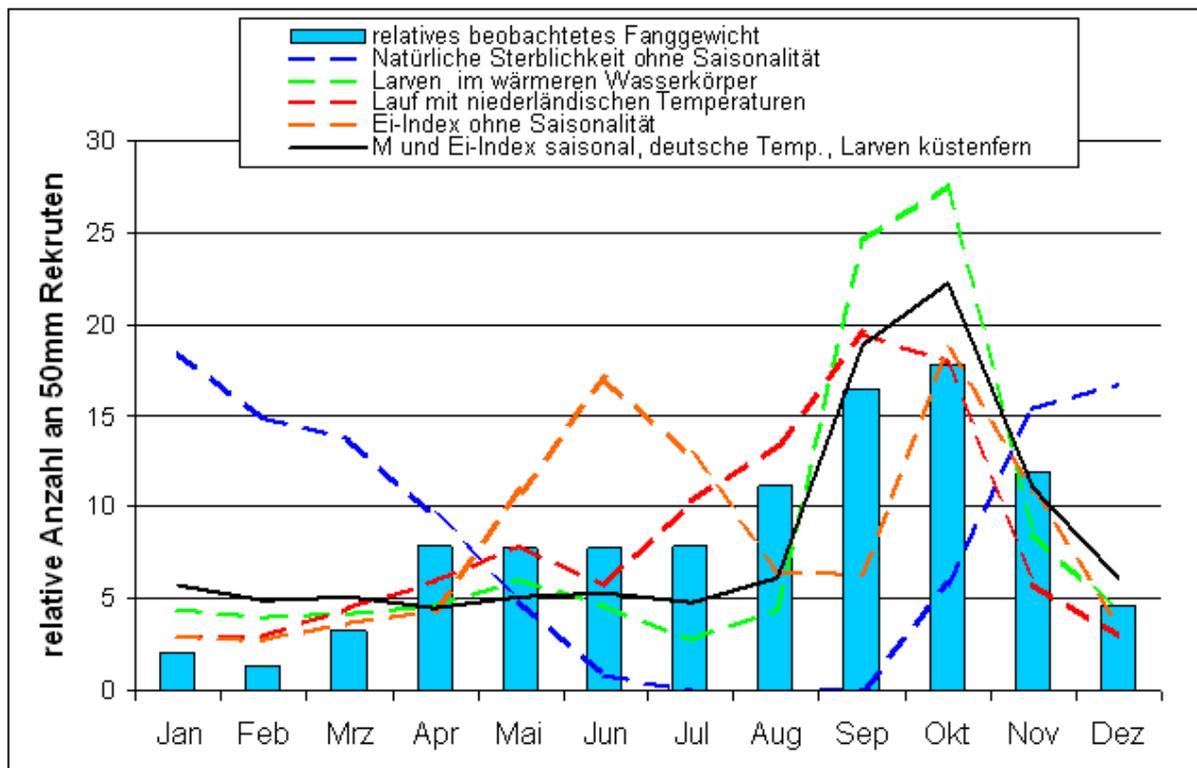


Abbildung 3-6: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen in den Vorläufen zur Bestimmung grundlegender Modellierungsvarianten.

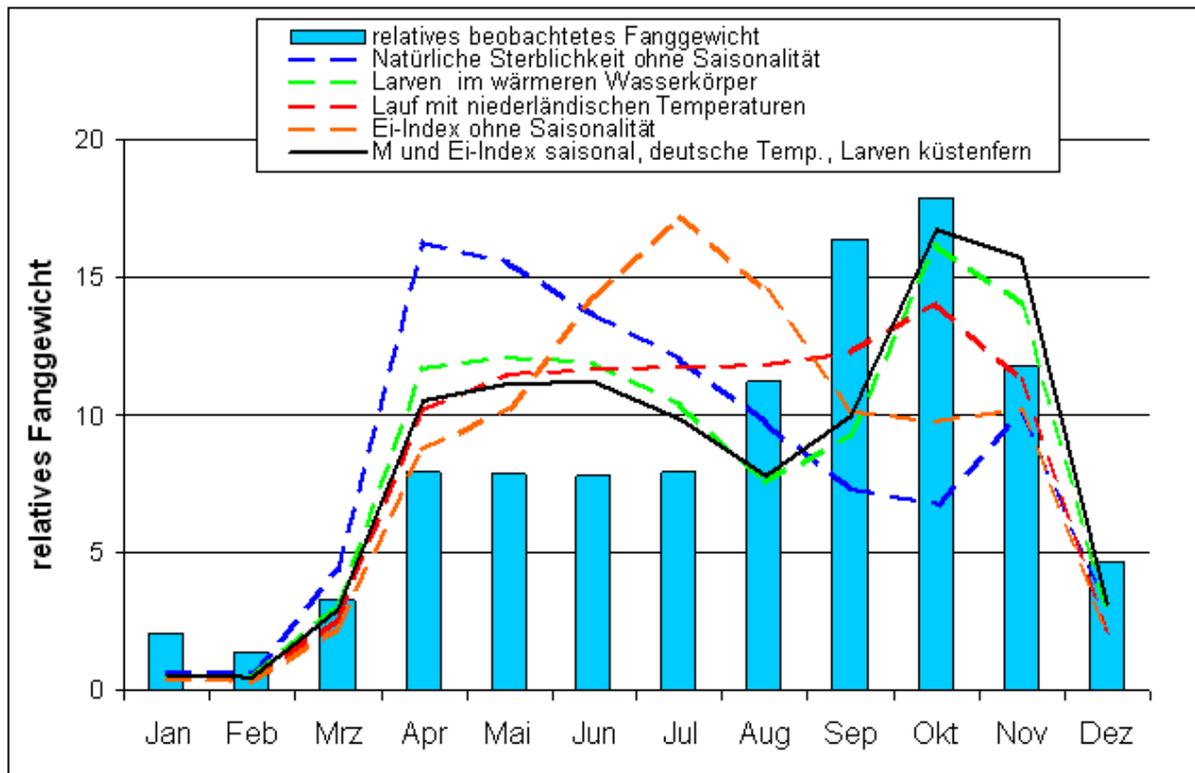


Abbildung 3-7: Relative Fanggewichte in den Vorläufen zur Bestimmung grundlegender Modellierungsvarianten.

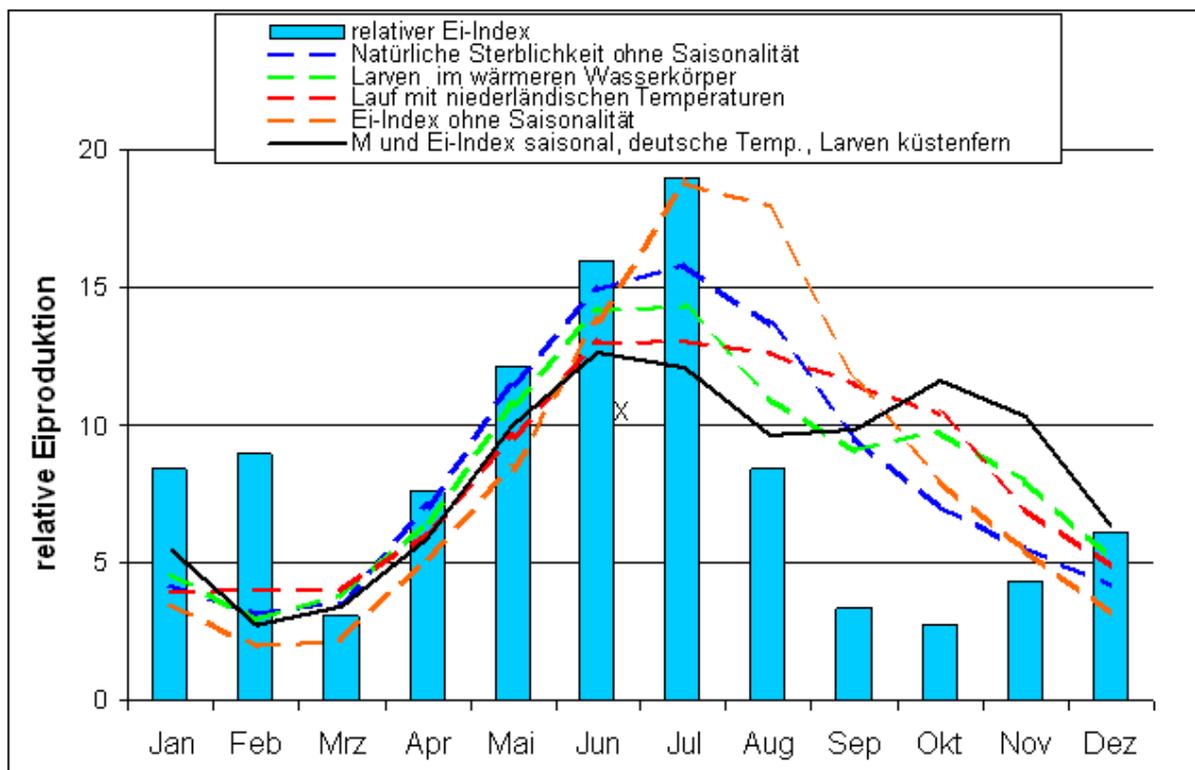


Abbildung 3-8: Relative Eiproduktion in den Vorläufen zur Bestimmung grundlegender Modellierungsvarianten.

In den folgenden Vorläufen wurden folglich neben den deutschen auch die niederländischen Temperaturen genutzt, die Larven jedoch im küstenfernen Bereich gela-

ssen. Teilweise bedingt dieses Vorgehen jedoch ebenfalls wärmere Temperaturen für die Larven, da die Wintertemperaturen der küstenferneren niederländischen Messstation höher sind als die der deutschen und im Frühjahr etwas früher zu steigen beginnen. Im restlichen Verlauf des Jahres ähneln die Kurven sich stark (Abbildung 2-15 und Abbildung 2-18).

3.3.3 Bestimmung des zu verwendenden M/F Verhältnisses

Die Vorläufe Alpha bis Gamma unterscheiden sich lediglich in der Wahl des Verhältnisses von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit (Kapitel 2.6.2).

Wie sich Abbildung 3-9 bis Abbildung 3-12 entnehmen lässt, verhalten sich die Ergebnisse der drei Vorläufe Alpha bis Gamma minimal unterschiedlich, wobei die Ergebnisse des Laufs Gamma, der das mittlere angenommene M/F-Verhältnis von 1.5/1 implementiert, zwischen denen der anderen Läufe liegt. Aufgrund des geringen Unterschieds der Ergebnisse wird in der Folge stets mit einem M/F von 1.5/1 gearbeitet.

Das Simulationsmodell trifft in diesen Parametrisierungen den Zeitpunkt der Rekrutierungswelle der 15mm Garnelen recht genau (Abbildung 3-9). In den folgenden zwei Monaten fallen dem Modell zufolge die relativen Anteile dieser Garnelen allerdings schneller, als es bei den Feldbeobachtungen der Fall ist.

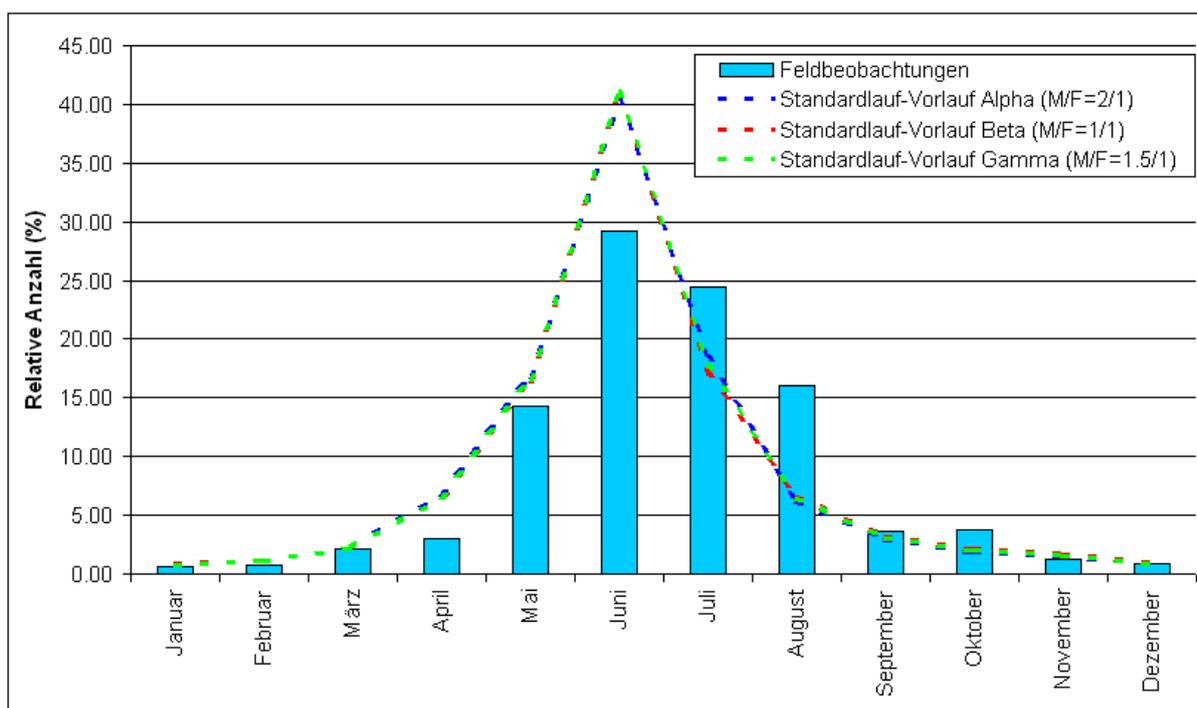


Abbildung 3-9: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und die Feldbeobachtungen

Der Höhepunkt der Anzahl der Tiere, die die Länge von 50mm erstmals erreichen, wird vom Modell einen Monat früher errechnet, als der Fischereipeak beobachtet wird (Abbildung 3-10). Es sei daran erinnert, dass hier die Anzahlen der 50mm Garnelen mit den Fanggewichten der gesamten Speisekrabbenfischerei (also auch größerer Tiere) verglichen werden. Wichtig ist hier also lediglich, dass der zeitliche Verlauf der Ergebnisse des Modells durchaus logisch ist.

In den Ergebnissen des jährlichen Verlaufs des relativen Fanggewichts liegt das Simulationsmodell sehr nah an den beobachteten Daten (Abbildung 3-11). Lediglich in den Monaten April, Mai und September wird der Fang vom Modell ein wenig höher berechnet, als er von der Fischerei realisiert wird.

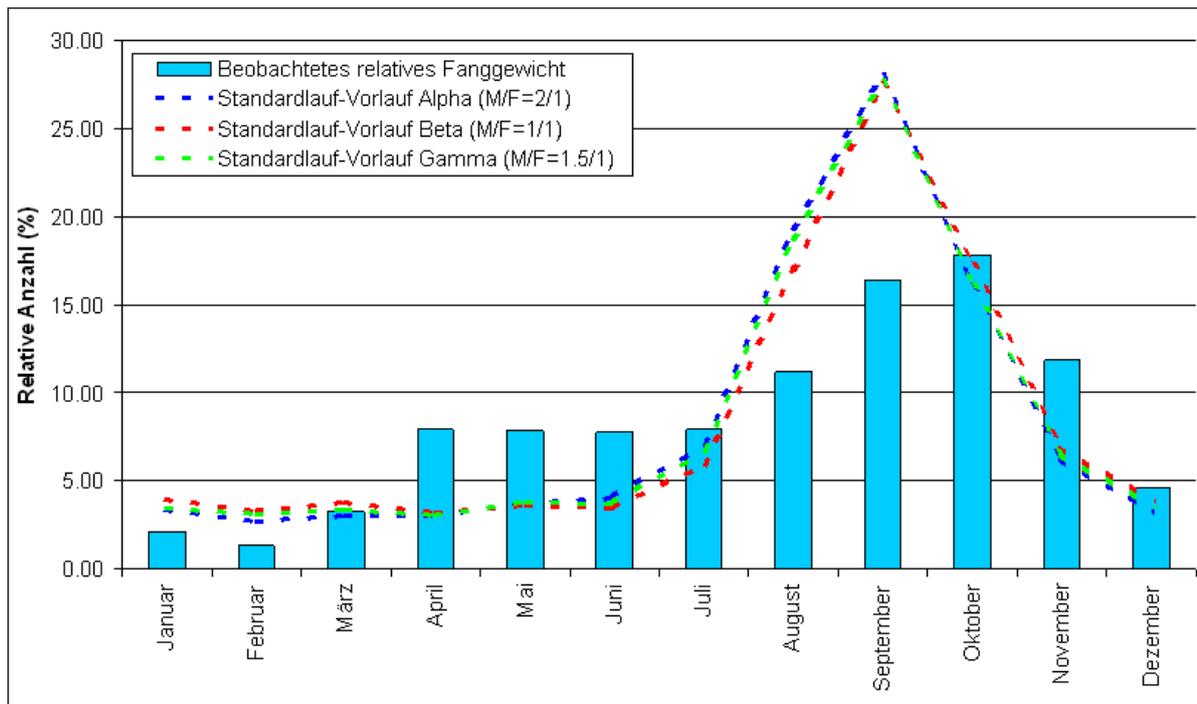


Abbildung 3-10:Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und beobachtete relative Fangmengen von Speisekrabben

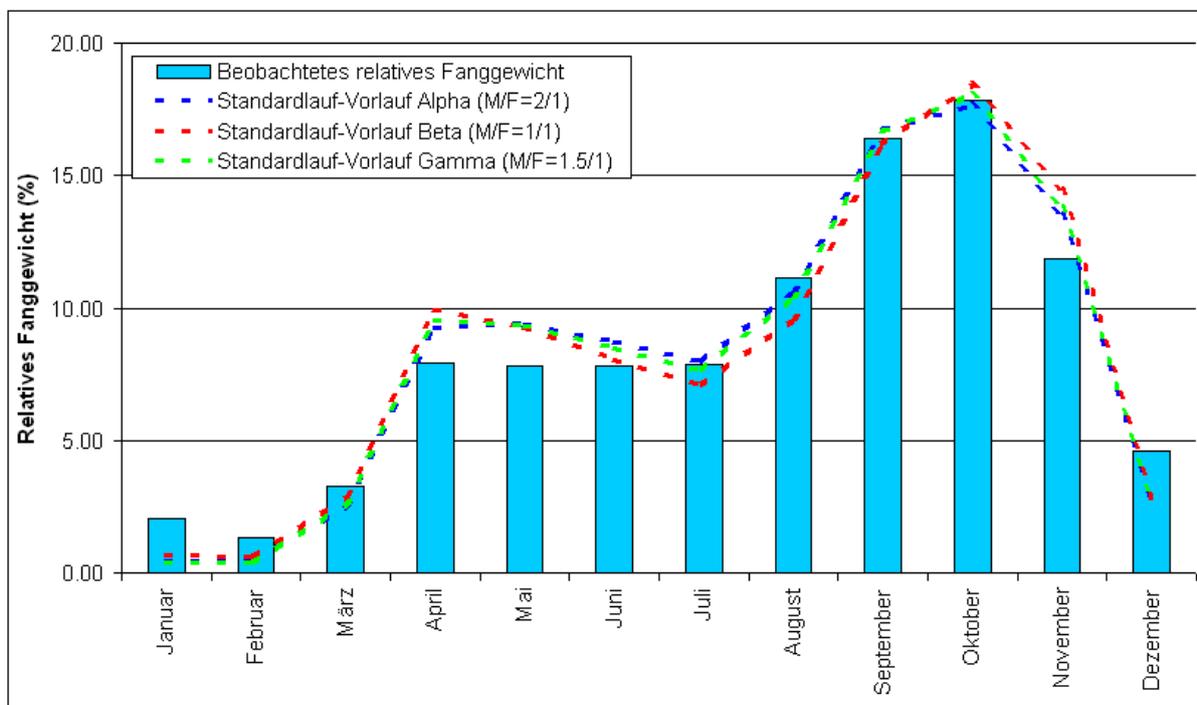


Abbildung 3-11:Relative Fangmengen in den Vorläufen Alpha bis Gamma und beobachtete relative Fangmengen

Die Ergebnisse der relativen Eiproduktion der drei Vorläufe sind stark abweichend von dem für Deutschland berechneten Laichindex. Dies trifft im Besonderen auf das

erwartete Minimum im Herbst zu, für den das Modell ein Maximum ausgibt (Abbildung 3-12).

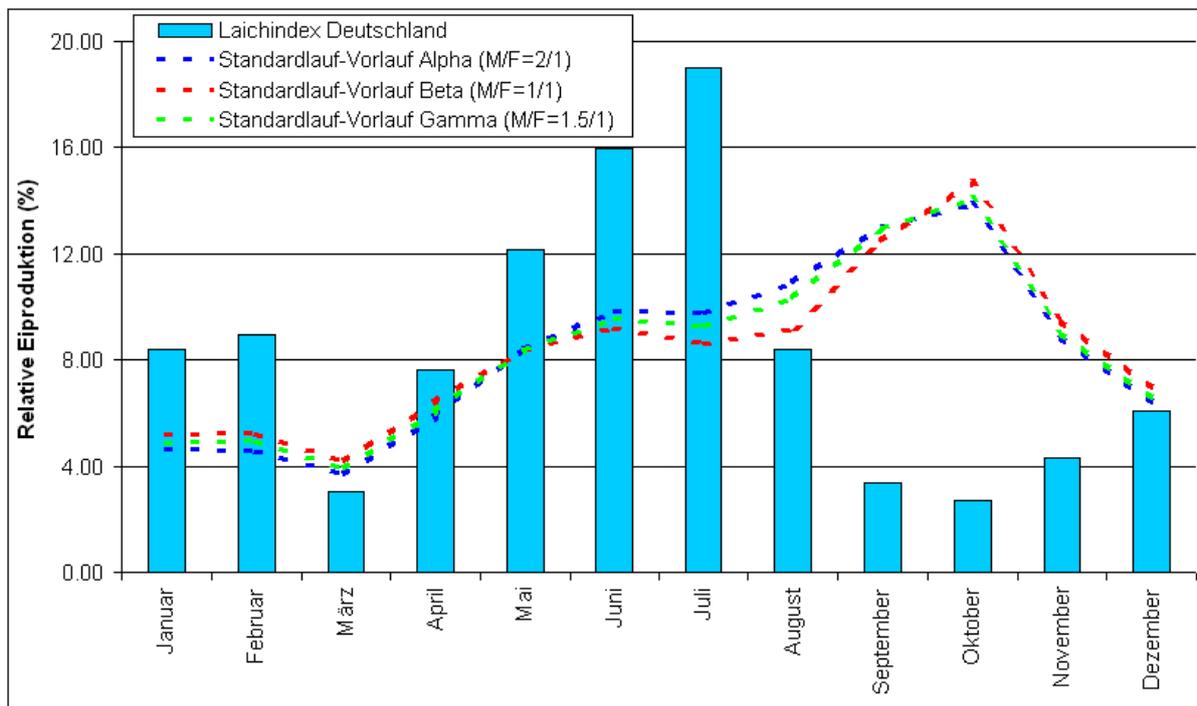


Abbildung 3-12: Relative Eiproduktion aus den Vorläufen Alpha bis Gamma und Laichindex Deutschland

3.3.4 Bestimmung des zu verwendenden minimalen Laichalters

Wie im vorigen Kapitel bereits erwähnt wurde, kann das Modell trotz saisonal variierender Sterblichkeit, saisonalem Ei-Index und Temperatureingangsdaten, die die Erlebenshistorie der Nordseegarnele sinnvoll nachbilden, das in den Monaten September und Oktober im Feld beobachtete Eiproduktionsminimum nicht abbilden (Abbildung 3-12).

Dies ist kein ganz unerwartetes Verhalten des Programms, da in den fraglichen Monaten durchaus ausreichend große und somit laichfähige Tiere in großen Mengen zur Verfügung stehen, die in der Simulation erwartungstreu auch Eier produzieren.

Um die Idee eines Generationswechsels als Ursache für das Herbstminimum der Eiproduktion zu testen, wurden die simulierten Kohorten mit einem minimalen Laichalter versehen (Kapitel 2.5.13). Die Logik hierfür ist die Annahme, dass die älteren Adulten bereits tot, die jüngeren aber noch nicht laichfähig sind. Obwohl das minimale Laichalter immer angewandt wird, führt es, das sei hier vorweggeschickt, in den Simulationen nur im Herbst zu Musterabweichungen.

Um die wahrscheinliche Größe des minimalen Laichalters zu bestimmen, wurden die Läufe RC1-RC10 simuliert, die sich in eben diesem Parameter unterscheiden (Kapitel 2.6.2).

In Abbildung 3-13 sind die relativen Eiproduktionen der RC-Läufe und des Gamma-Laufs aufgetragen. Ihnen gegenübergestellt findet sich der neu berechnete Laichin-

dex Deutschland, der die relative Eiproduktion auf der Basis von Beobachtungsdaten beschreibt. Während die RC-Läufe in allen anderen Standardausgaben keine wesentlichen Unterschiede zeigen, variieren die ausgegebenen relativen Eiproduktionen in erwartungstreuer Weise.

Ein minimales Laichalter von 185 Tagen erzeugt im Simulationsmodell die bestmögliche der versuchten Annäherungen an den Laichindex Deutschland. Diese Parametrisierung wird daher im Standardlauf übernommen.

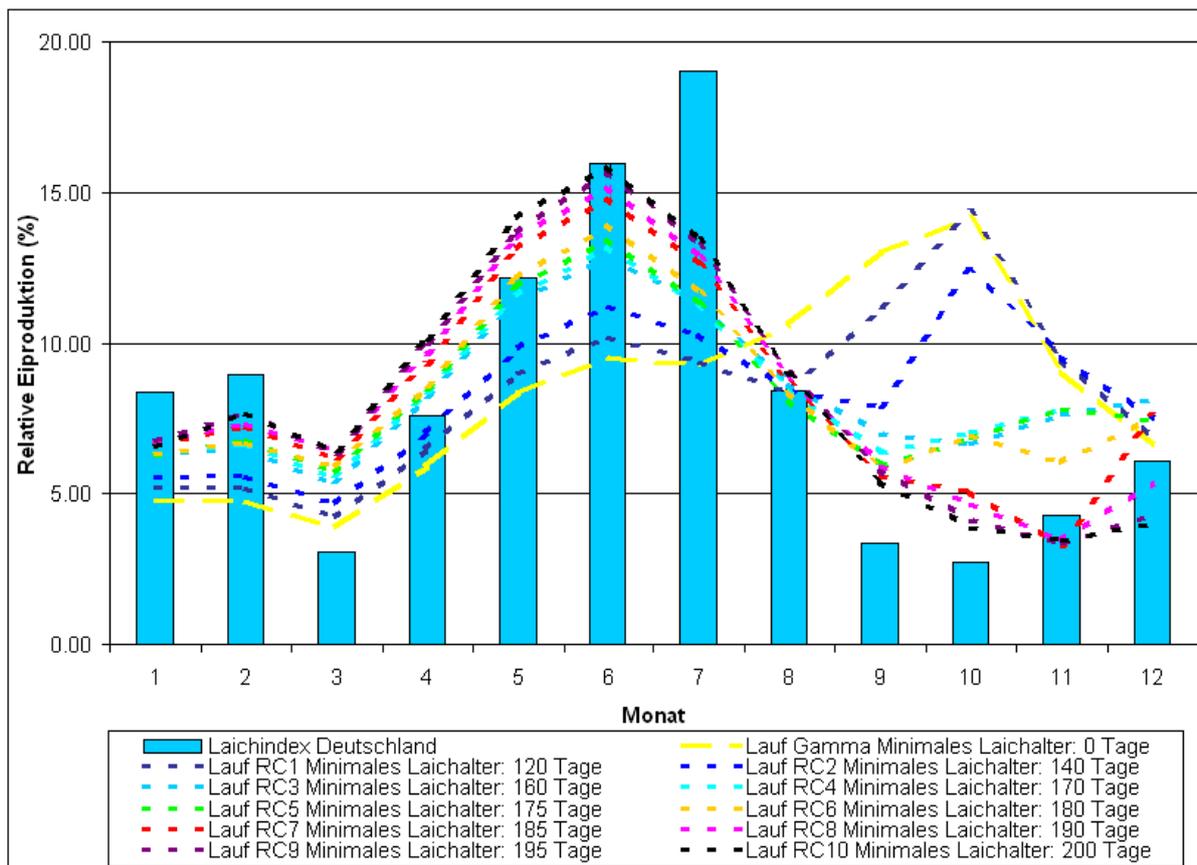


Abbildung 3-13: Relative Eiproduktion der Läufe Gamma, RC1-RC10 und Laichindex Deutschland

3.3.5 Anmerkungen zum finalen Standardlauf

Der Standardlauf wird mit einer initialen Kohortengröße von 605852 auf einen Gesamtjahresfang von 15526 Tonnen eingestellt um ihn auf den deutschen Gesamtjahresfang eines guten Jahres der 1980er Jahre einzuregulieren. Als M/F-Verhältnis wurde 1.5/1 und als minimales Laichalter 185 Tage gewählt, das Wachstum wurde gemäß TypII-Wachstum und den Parametern von Hufnagl et al. (2010b) implementiert. Alle Mortalitäten wurden mit saisonalen Unterschieden versehen, deutsche und niederländische Temperaturen wurden verwendet, die Larven blieben stets im küstenfernen Wasserkörper

Eine grundlegende Frage an das Simulationsmodell war diejenige, ob das Fischereimaximum aus dem Frühjahrspeak der Rekruten auf den Platen herrührt und wann die Eier abgelegt wurden, die zu diesen Maxima führten.

Abbildung 3-14 zeigt, dass sowohl das Maximum der Rekruten auf den Platen als auch das Herbstmaximum der 50mm langen Tiere, die die Fischerei ermöglichen, im Wesentlichen von den im Winter abgelaichten Eiern herrühren. Die Eier, die im Zeitraum März bis August (also innerhalb eines halben Jahres) abgelegt werden, erzeugen nur 27.6% der Tiere, die 15mm lang werden und 34.4% der Tiere, die 50mm lang werden.

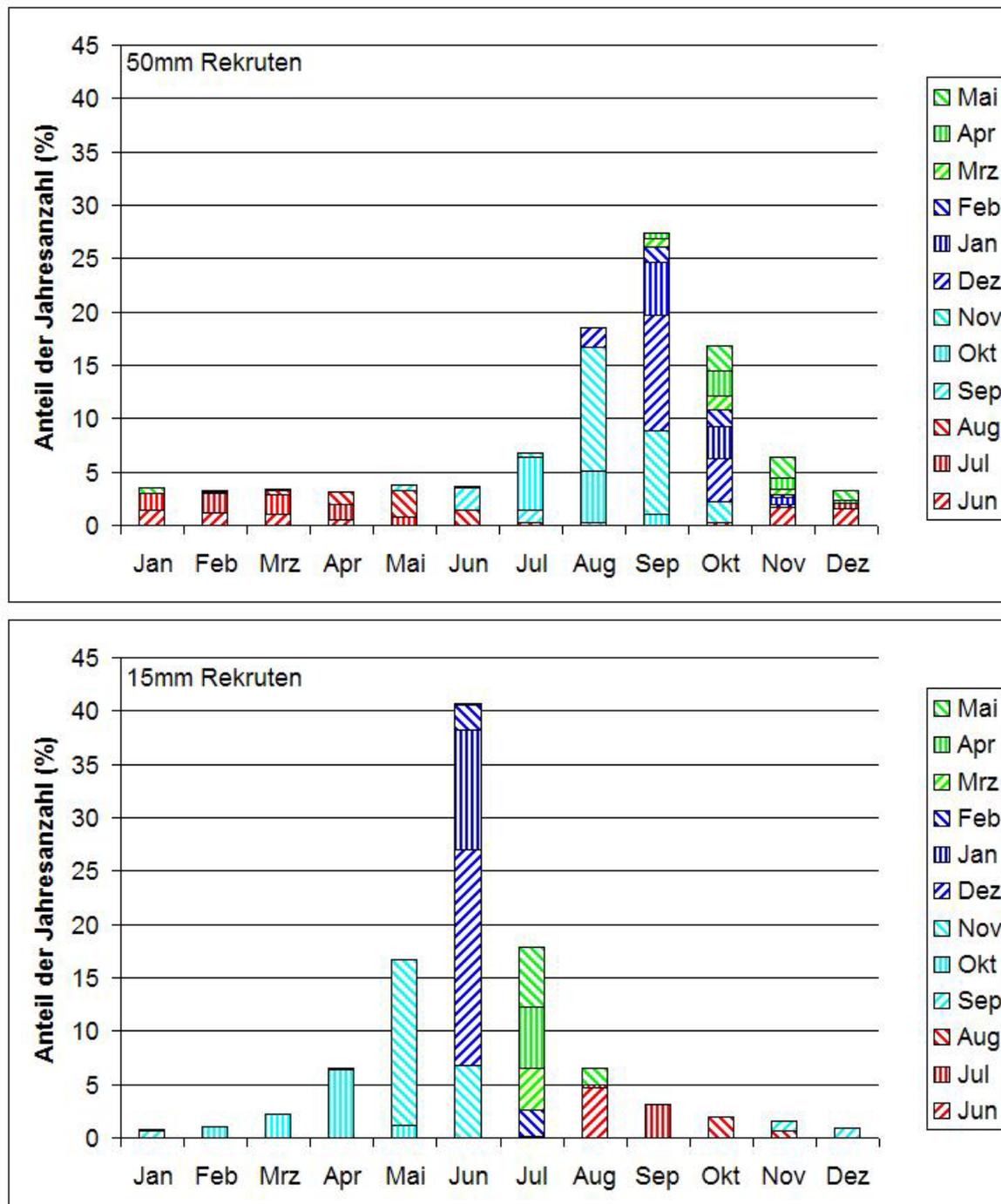


Abbildung 3-14: Relativer Anteil der 15mm Rekruten (unten) und der 50mm Rekruten (oben) mit Angabe (Füllmuster und Farbe), in welchem Monat sie als Ei abgelegt wurden.

3.4 Szenarienläufe

3.4.1 Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle

3.4.1.1 Komplexeres Mortalitätssubmodell

Abbildung 3-15 zeigt die Ausgabe der natürlichen Sterblichkeiten ohne Saisonalität; es handelt sich also um den über das Jahr gemittelten Wert der natürlichen Sterblichkeit, die die Kohorten bei der jeweiligen Länge erfahren haben. Es sei daran erinnert, dass die Kohorten erst nach der Beendigung der Larvalphase die Eigenschaft „Länge“ besitzen und dann mit 5mm beginnen zu wachsen. Daher bezieht sich diese Abbildung auch ausschließlich auf Juvenile und Adulte.

Betrachtet man sich den stufenhaften Verlauf der Mortalität im Standardlauf, versteht man intuitiv die Bemühungen, eine realistischere Abbildung der natürlichen Sterblichkeit zu finden; es erscheint unwahrscheinlich, dass sich die Mortalität mit zunehmender Länge derart plötzlich verändert. Gleichzeitig zeigt die Abbildung, dass das komplexere Mortalitätssubmodell mit Anpassungswert die einzelnen M-Stufen des Standardlauf nahezu mittig durchläuft, im Mittel also etwa die gleiche natürliche Mortalität über die Lebensdauer der Kohorten generiert wie das Mortalitätssubmodell des Standardlaufs. Im Lauf mit komplexerem Mortalitätssubmodell ohne Anpassungswert (also ausschließlich auf die Peterson und Wroblewski (1984) Parametrisierung bauend) werden deutlich kleinere M generiert.

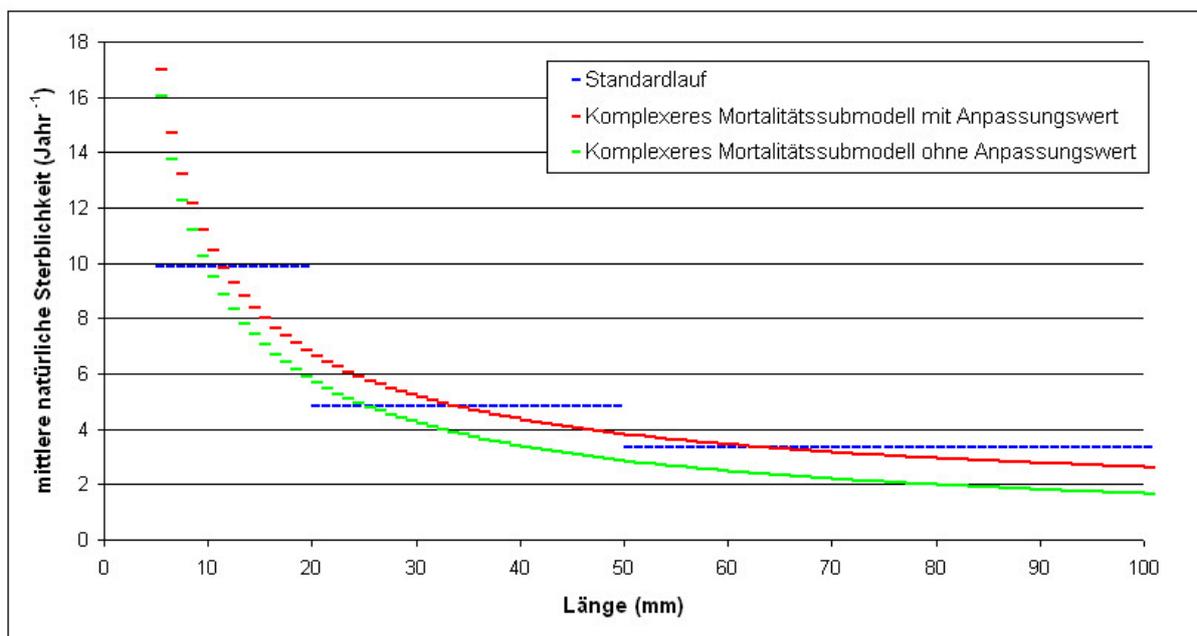


Abbildung 3-15: Mittlere natürliche Sterblichkeit im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell.

Betrachtet man die Standardausgaben (Abbildung 3-16 bis Abbildung 3-19) so erkennt man nur geringe Unterschiede zwischen dem Standardlauf und den Läufen mit dem komplexeren Mortalitätssubmodell.

Die markantesten Abweichungen finden sich in der Ausgabe des relativen Fanggewichts: Der Lauf mit Anpassungswert resultiert in einer etwas zögerlicheren Abnahme des Herbstpeaks, der ohne Anpassungswert zeigt einen verminderten Herbsthöhepunkt, dafür aber erhöhte Frühjahrswerte.

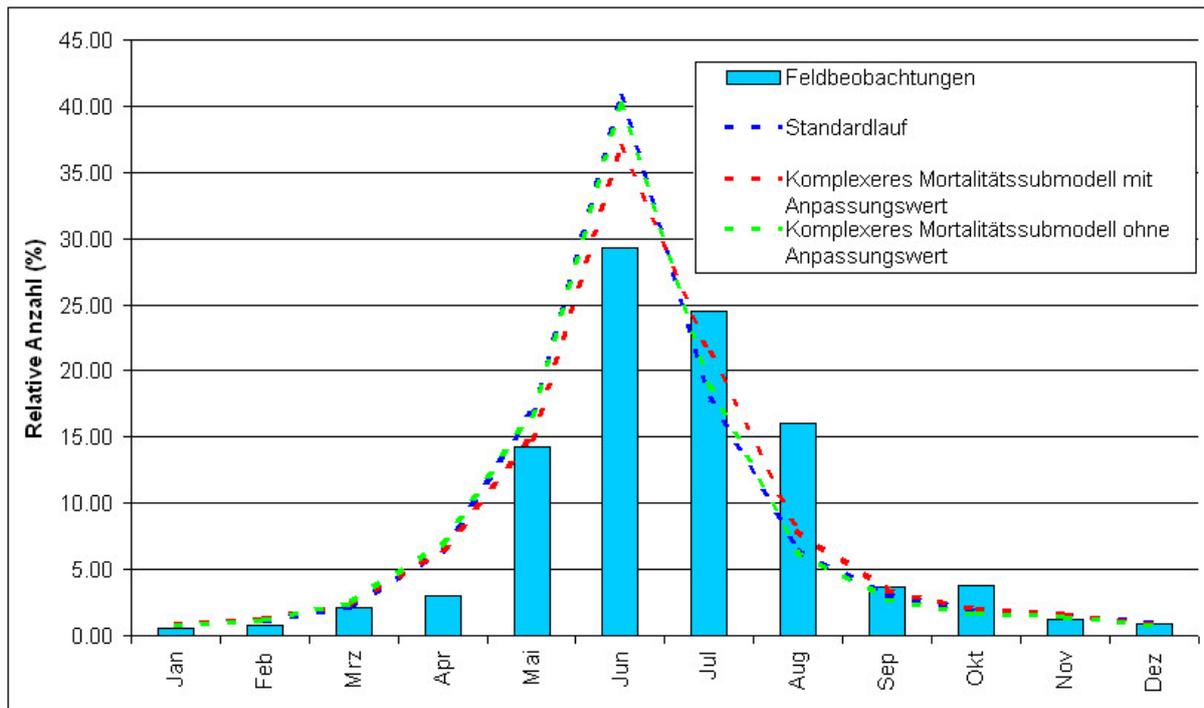


Abbildung 3-16: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

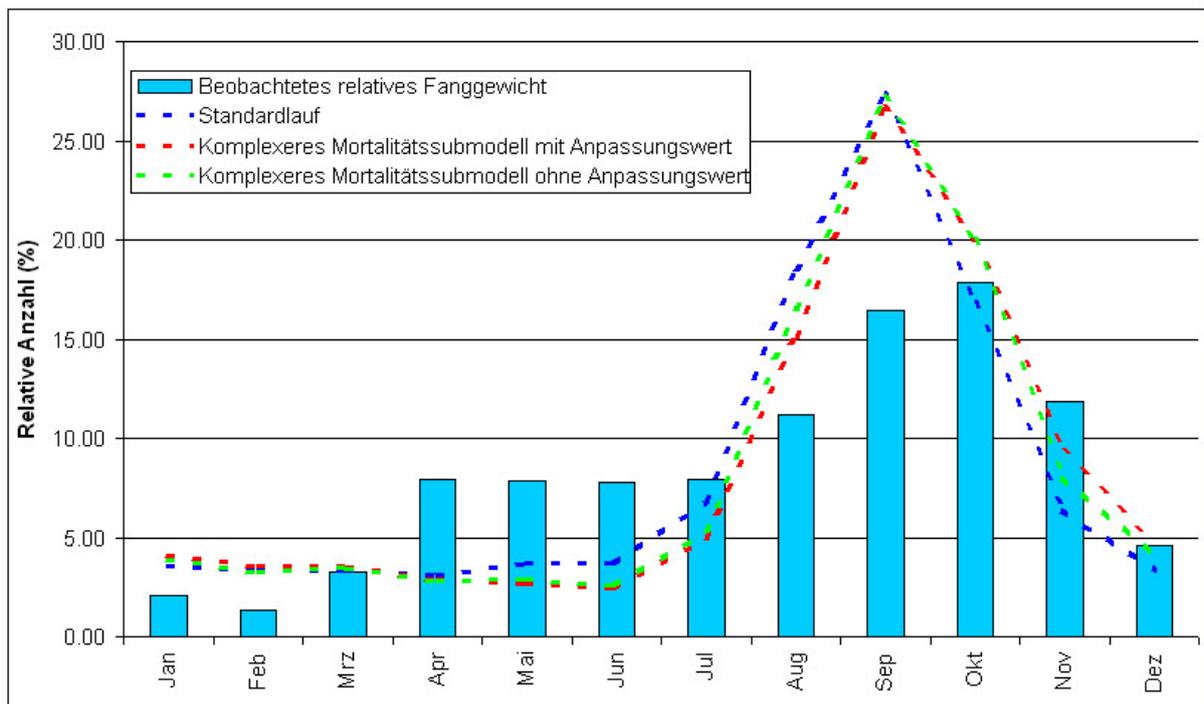


Abbildung 3-17: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

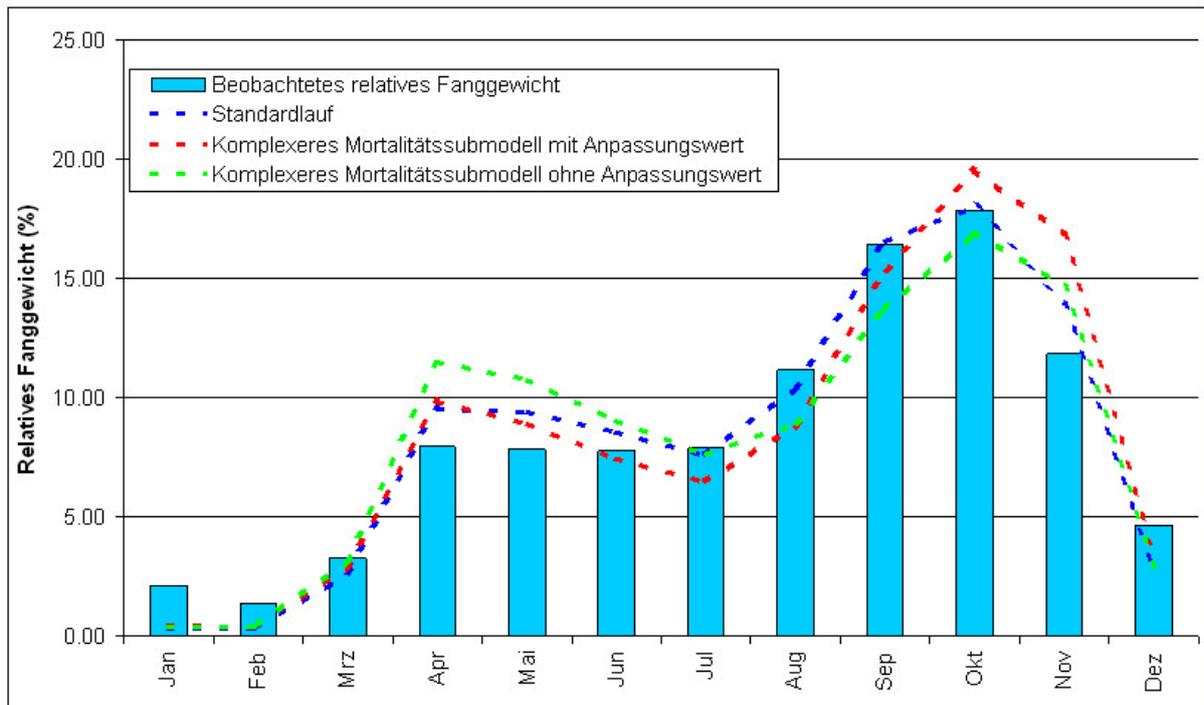


Abbildung 3-18: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

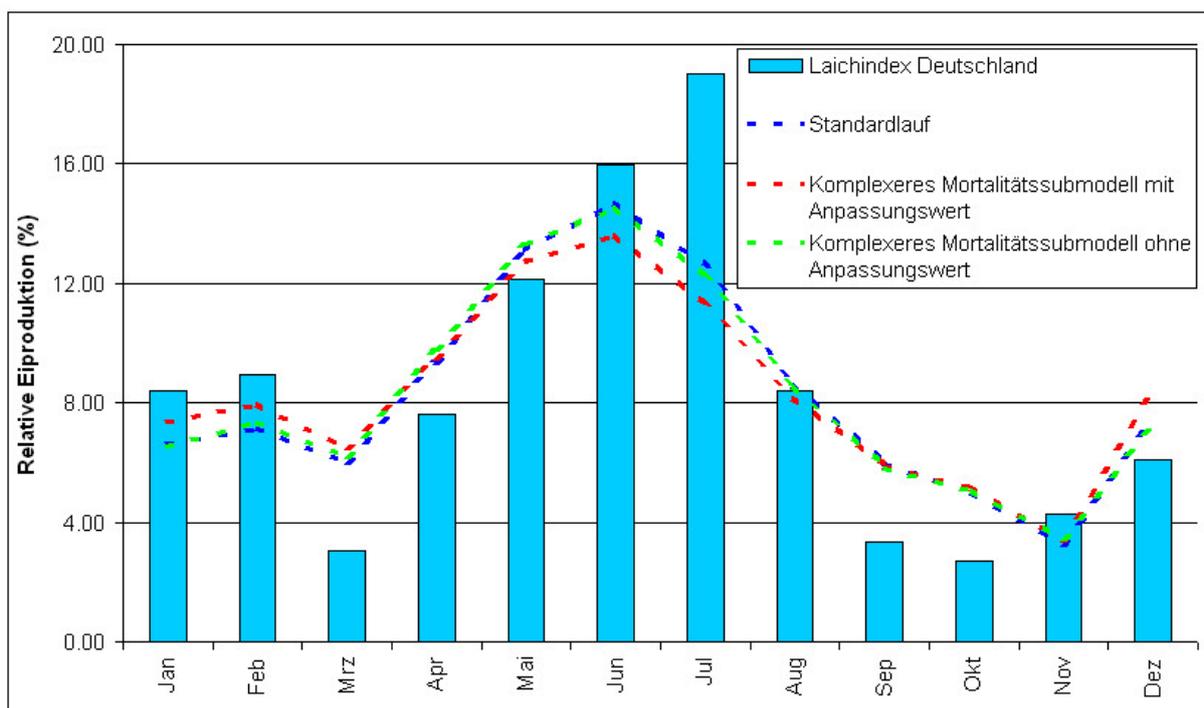


Abbildung 3-19: Relative Eiproduktion im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

Betrachtet man sich die dazugehörigen Absolutwerte (Abbildung 3-20), die deswegen aussagekräftig sind, weil die Läufe mit gleicher initialer Kohortengröße initialisiert wurden, so sieht man, dass der fehlende Anpassungswert tatsächlich nicht nur im Muster der Fänge, sondern auch wesentlich in ihrer Höhe zu Unterschieden führt. Die Gesamtfänge dieses Laufs sind mehr als doppelt so groß.

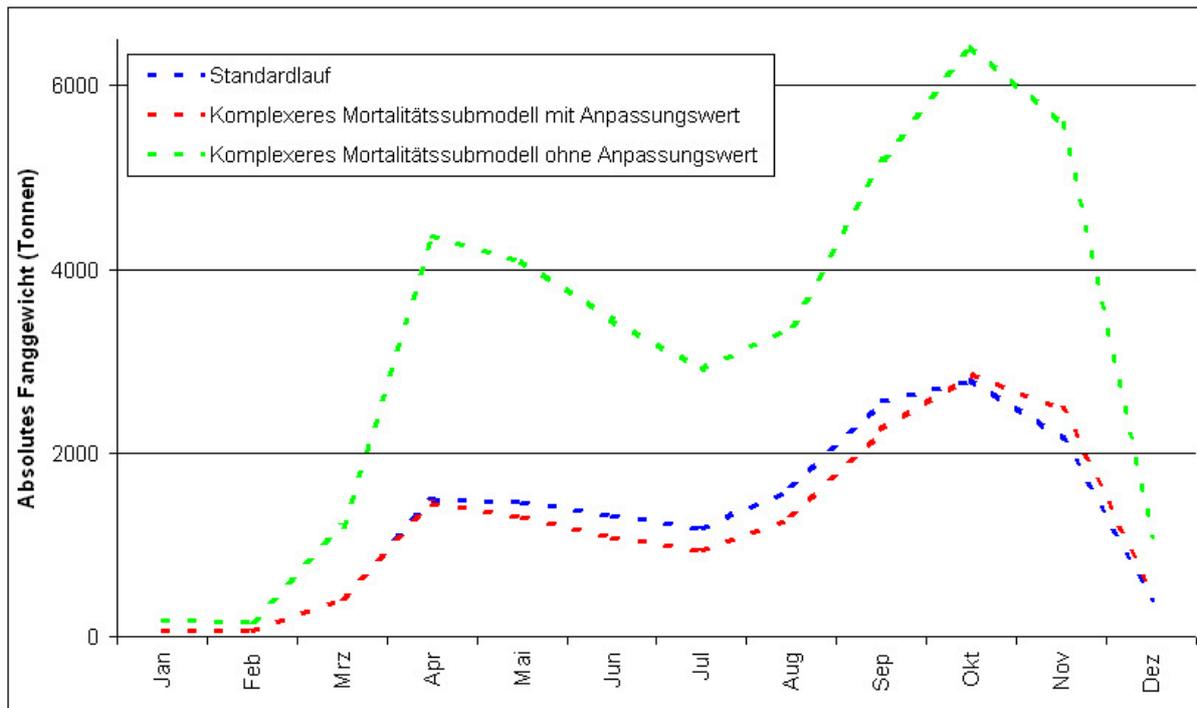


Abbildung 3-20: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und den Läufen mit komplexerem Mortalitätssubmodell

3.4.1.2 Beide Geschlechter modellieren

Mit einer initialen Kohortengröße von 1011305 wurde der Gesamtjahresfang auf 15283 Tonnen eingeregelt.

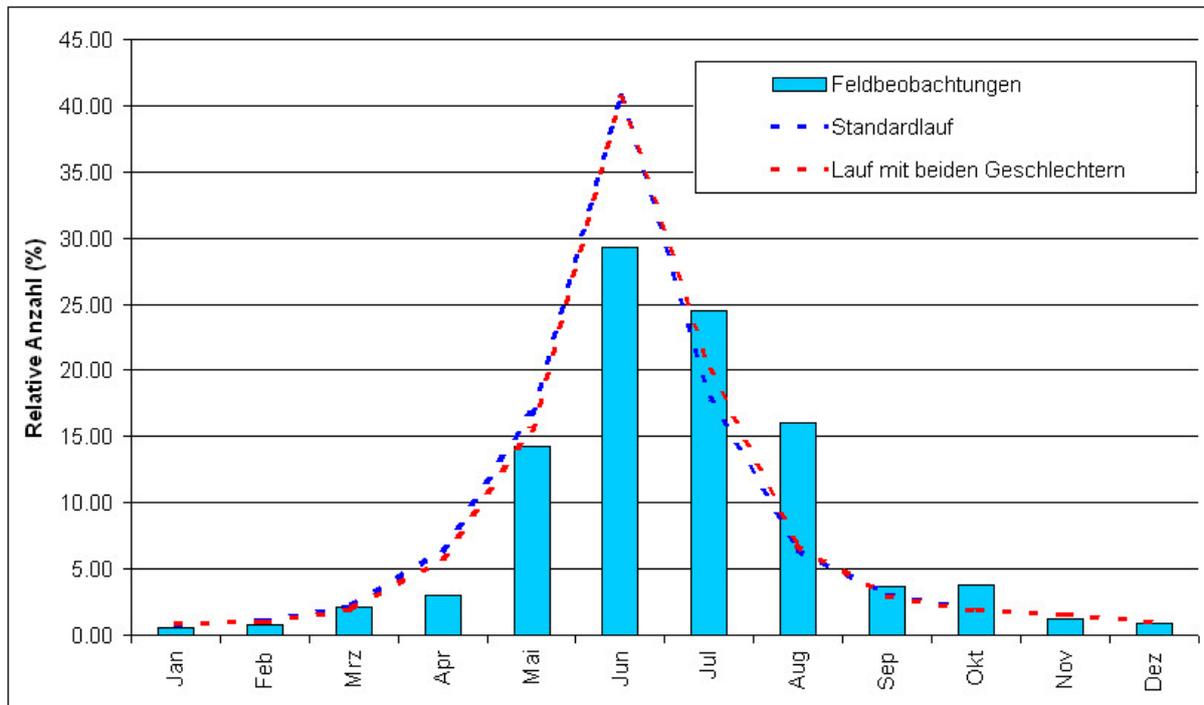


Abbildung 3-21: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

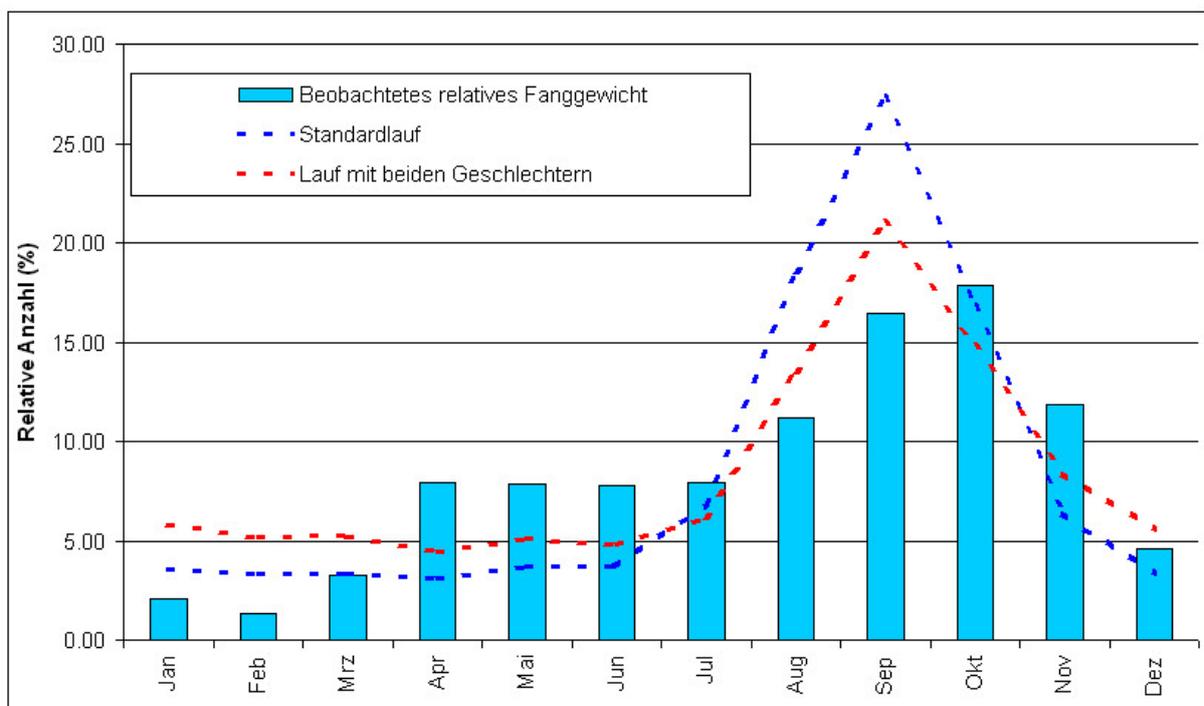


Abbildung 3-22: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

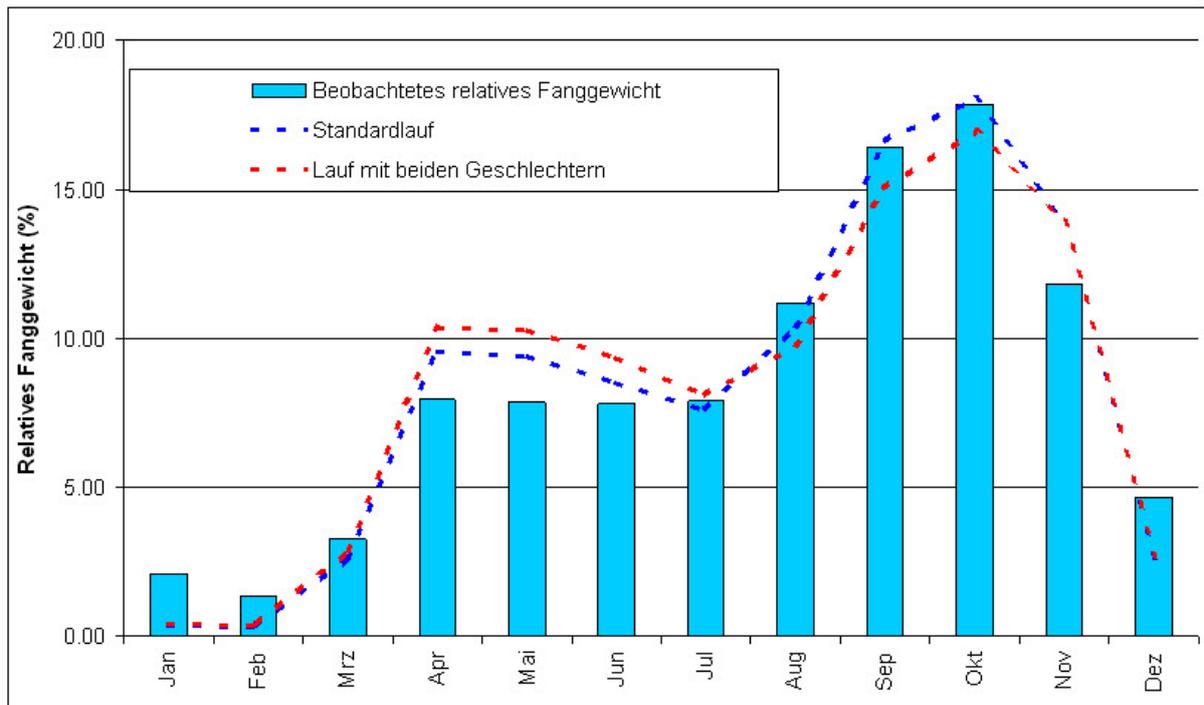


Abbildung 3-23: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

Die Standardausgaben des Zweigeschlechterlaufs weichen fast nicht von denen des Standardlaufs ab. Lediglich das saisonale Vorkommen der 50mm *Crangon* ist im Lauf beider Geschlechter weniger distinkt, die Herbstfänge etwas niedriger und die im Frühjahr etwas höher.

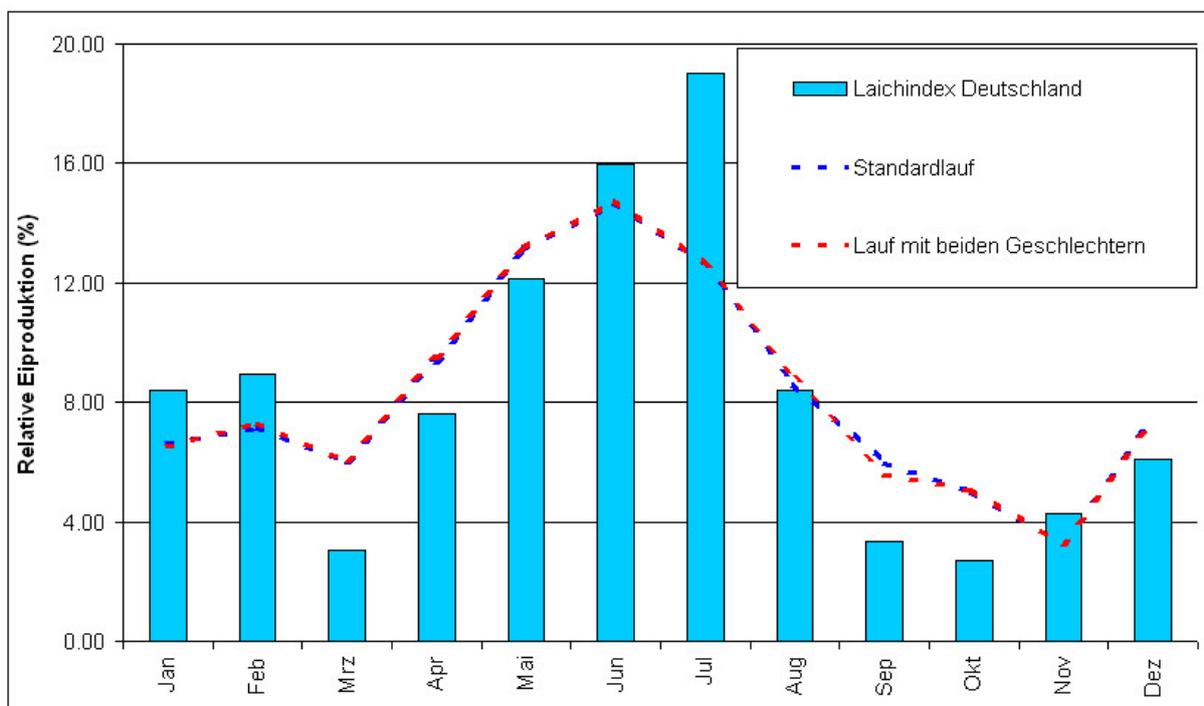


Abbildung 3-24: Relative Eiproduktion im Standardlauf und dem Zweigeschlechterlauf

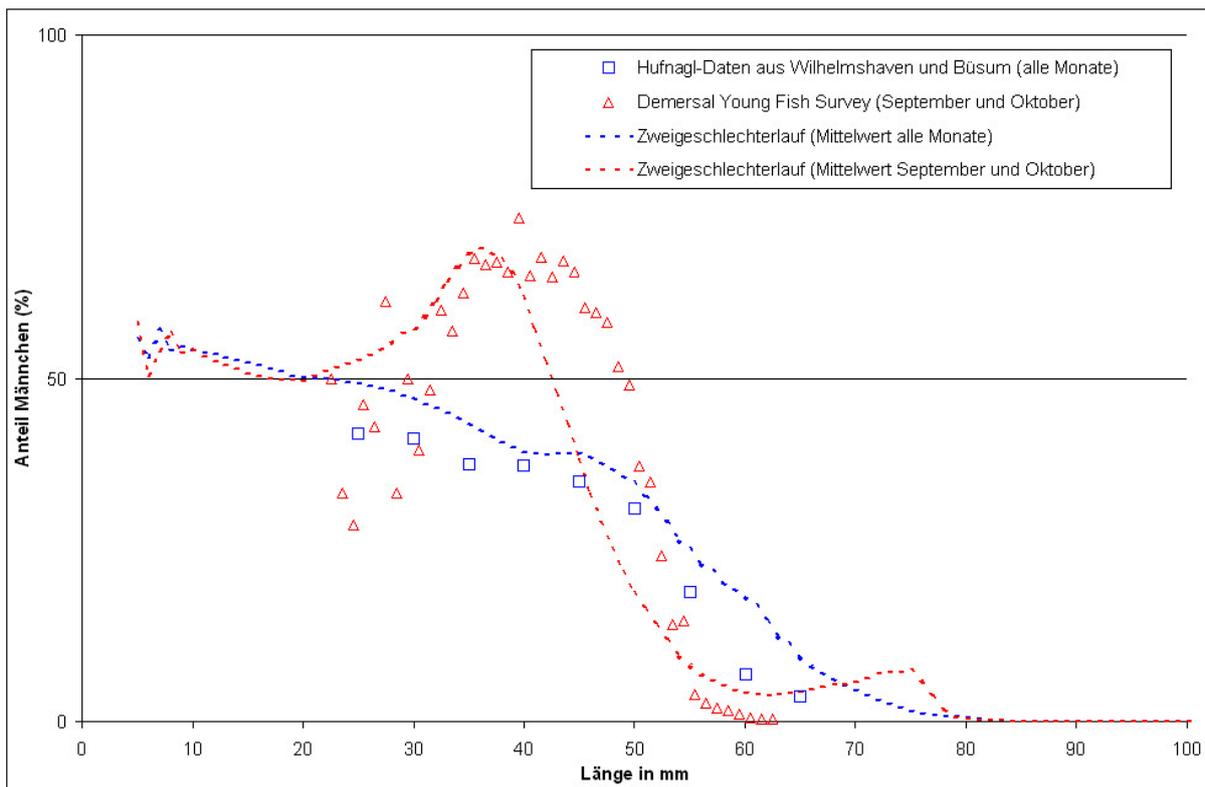


Abbildung 3-25: Geschlechterverhältnis im Zweigeschlechterlauf und Feldbeobachtungen

Stellt man die Geschlechterverhältnisse der Feldbeobachtungen denen des Laufs gegenüber, so zeigt sich auch hier gute Übereinstimmung des allgemeinen Musters.

Beim September/Oktobermittel des Zweigeschlechterlaufs erfolgt die Veränderung von einem Überhang an Männchen zum Überhang der Weibchen bei etwas kleineren Größen als in den DYFS-Daten. Der Jahresmittelwert beschreibt in etwa die gleiche Form wie die Geschlechterverhältnisse aus Büsum und Wilhelmshaven (Jahresmittel). Detailliertere Darstellungen und weitere Ergebnisse zu diesem Thema wird es noch in den Kapiteln zur Anwendung des Modells in anderen Seegebieten geben (ab Kapitel 3.4.4).

3.4.1.3 Völlig geschlossener Lebenszyklus

Die Simulation konnte zunächst nicht zu Ende gebracht werden, da das Programm mit der Meldung abbrach, es stehe nicht ausreichend Arbeitsspeicher zur Verfügung. Daraufhin wurde der Quelltext des Programms hinsichtlich der Datenverwaltung noch einmal überarbeitet. Das .net-Framework kümmert sich selbständig um die so genannte „Garbage Collection“. Darunter versteht man die Freigabe von Arbeitsspeicherressourcen durch Löschen nicht mehr genutzter (referenzierter) Objekte.

Das Simulationsprogramm wurde nun dahingehend geändert, dass die in Dateien geschriebenen Kohortenobjekte anschließend manuell (also am .net-Framework vorbei) dereferenziert und gelöscht wurden. Dies brachte eine gewisse Verbesserung; ein deutlich längerer Zeitraum konnte ohne Programmabbruch simuliert werden.

Schließlich wurde die Anzahl der täglich parallel startenden Kohorten halbiert und dafür deren initiale Kohortengröße verdoppelt. Nun konnte der Lauf ohne Abbruch fehlerfrei zuende gebracht werden.

Die Zeit zum Abschluss der Simulation lag im Bereich des doppelten bis dreifachen eines normalen Laufs (ca 33 Stunden), der Speicherbedarf lag bei ca. 75 Gigabyte, also dem 2.5-fachen des Standardlaufs.

Simulationsläufe mit auf diese Weise geschlossenem Lebenszyklus erreichen hinsichtlich Rechenzeit und –speicher offenbar die Grenze des mit diesem Simulationsansatz Machbaren.

Ein routinemäßiger Einsatz dieser Funktion in weiteren Szenarien wurde schon vor der Analyse der Ergebnisse verworfen.

Die Ursache für den enormen Anstieg der Speichernutzung wurde in der Initialisierung benötigter Kohorten festgemacht. Während in allen anderen Läufen 50 Kohorten pro Tag starten, wird beim Lebenszykluslauf bei jedem Laichereignis neue Kohorten angelegt und zwischengespeichert, bis ihre eigener Starttag erreicht ist. In diesem Lauf führte das dazu, dass bis zu 1661 Kohorten starteten (Abbildung 3-26).

Da die Kohortenanzahlen auch innerhalb der simulierten Jahre stetig zunehmen, gibt es – vereinfacht gesagt – mit jedem Monat „mehr von allem“. Das führt zu einer Verschiebung der Maxima zeitlich nach hinten, da die Maxima später während ihres Auftretens verstärkt werden. Die zeitlichen Muster der Standardausgaben (Abbildung 3-27 bis Abbildung 3-30) weichen zwar von denen des Standardlaufs ab, jedoch nicht besonders stark. Im Wesentlichen lässt sich die Abweichung aller Standardausgaben mit einer Verschiebung um einen Monat später im Jahresverlauf beschreiben.

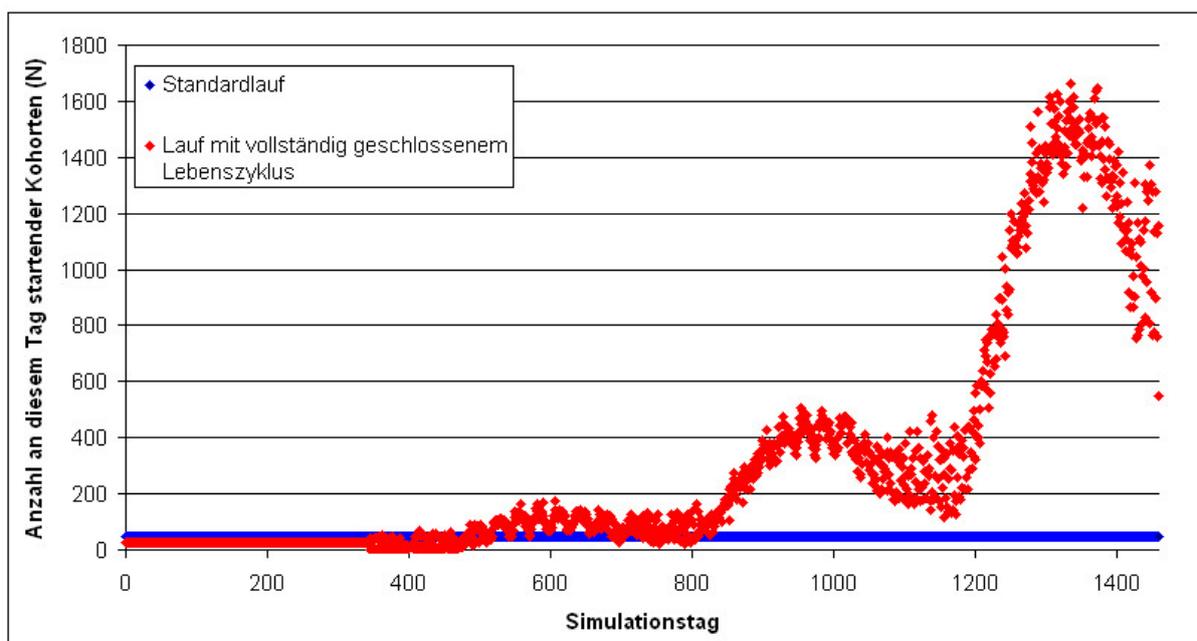


Abbildung 3-26: Anzahl der startenden Kohorten je Simulationstag im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

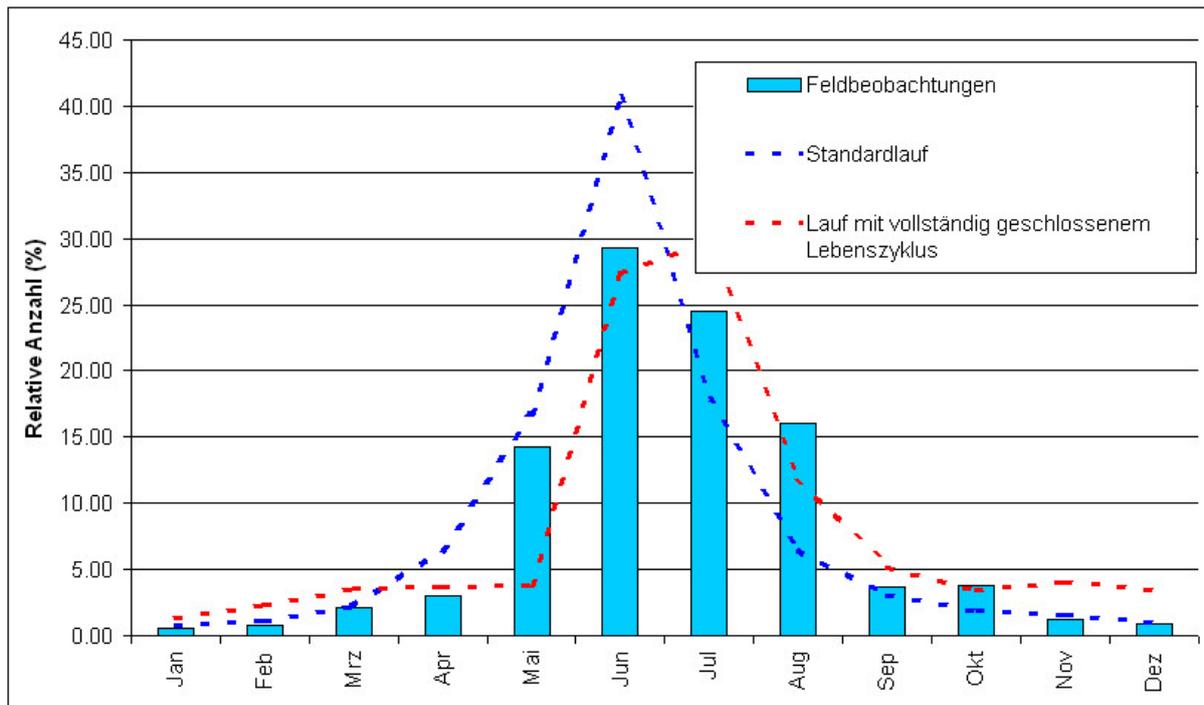


Abbildung 3-27: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

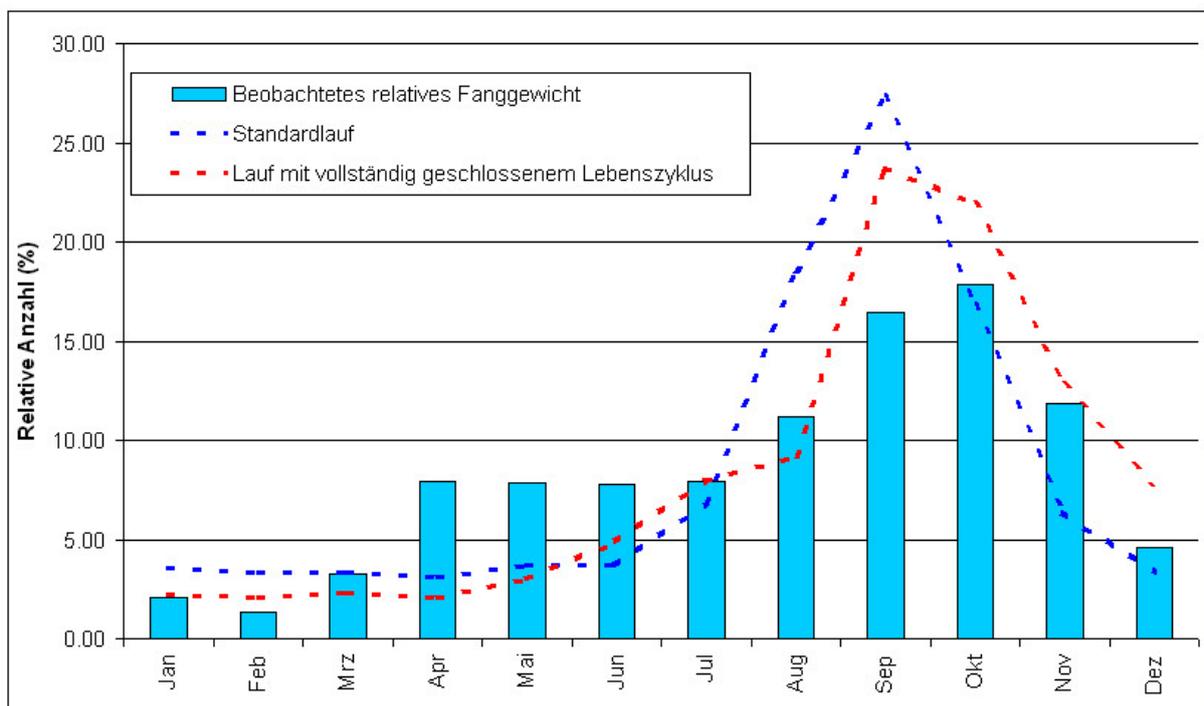


Abbildung 3-28: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

Betrachtet man jedoch die Absolutwerte (Abbildung 3-31 zeigt das absolute Fanggewicht des Laufs im Vergleich zu dem des Standardlaufs), was in diesem Fall durchaus geht, da die Läufe mit etwa der gleichen Anzahl startender Individuen pro Tag initialisiert wurden, werden die Größenordnungen des Ergebnisunterschieds offen-

bar: Der hier besprochene Lauf resultiert in etwa zehnmal größeren Fangmengen als der Standardlauf.

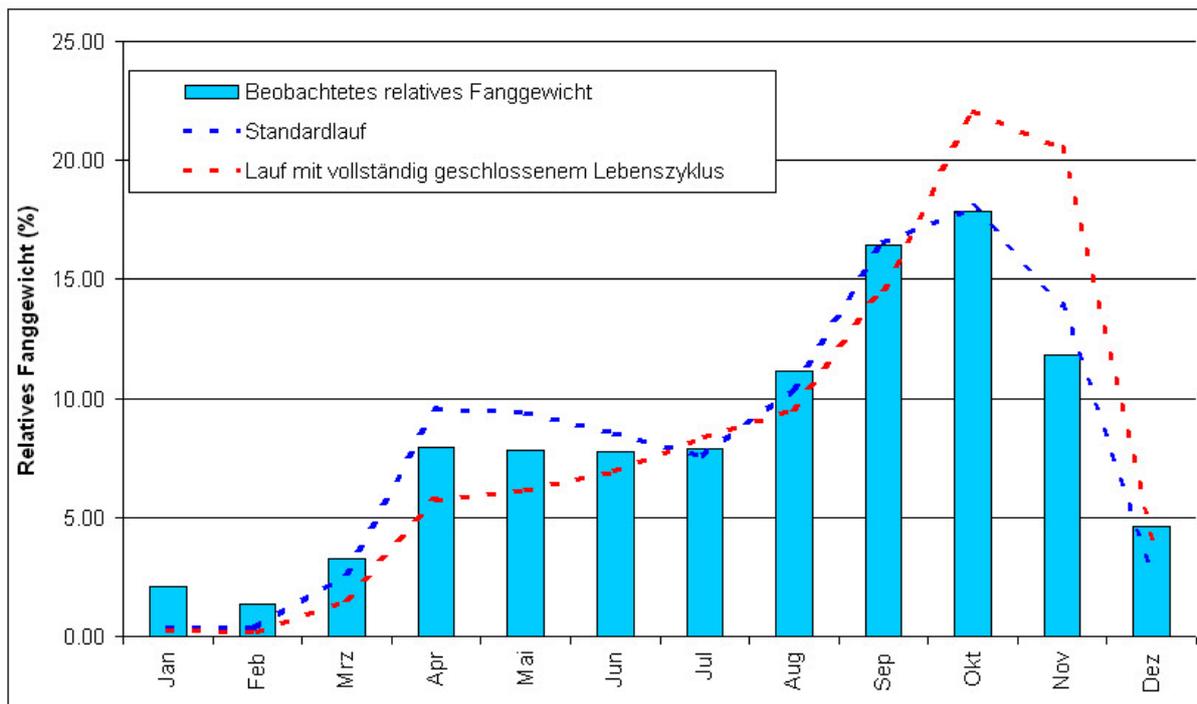


Abbildung 3-29: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

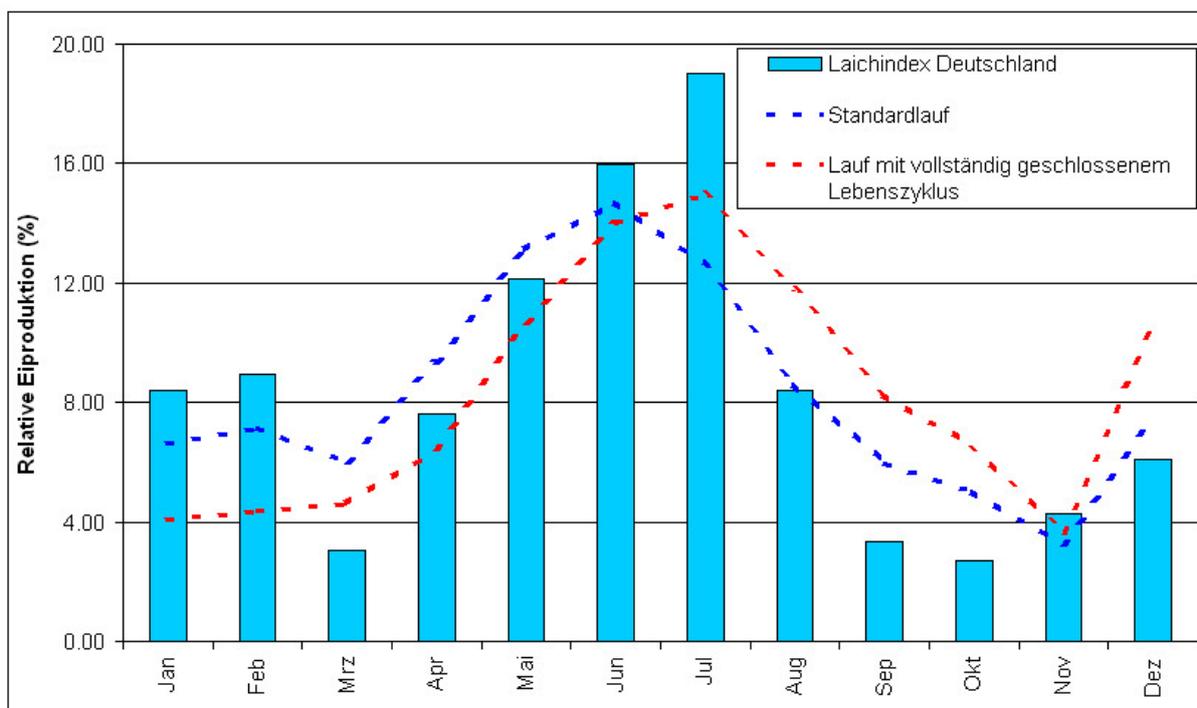


Abbildung 3-30: Relative Eiproduktion im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus

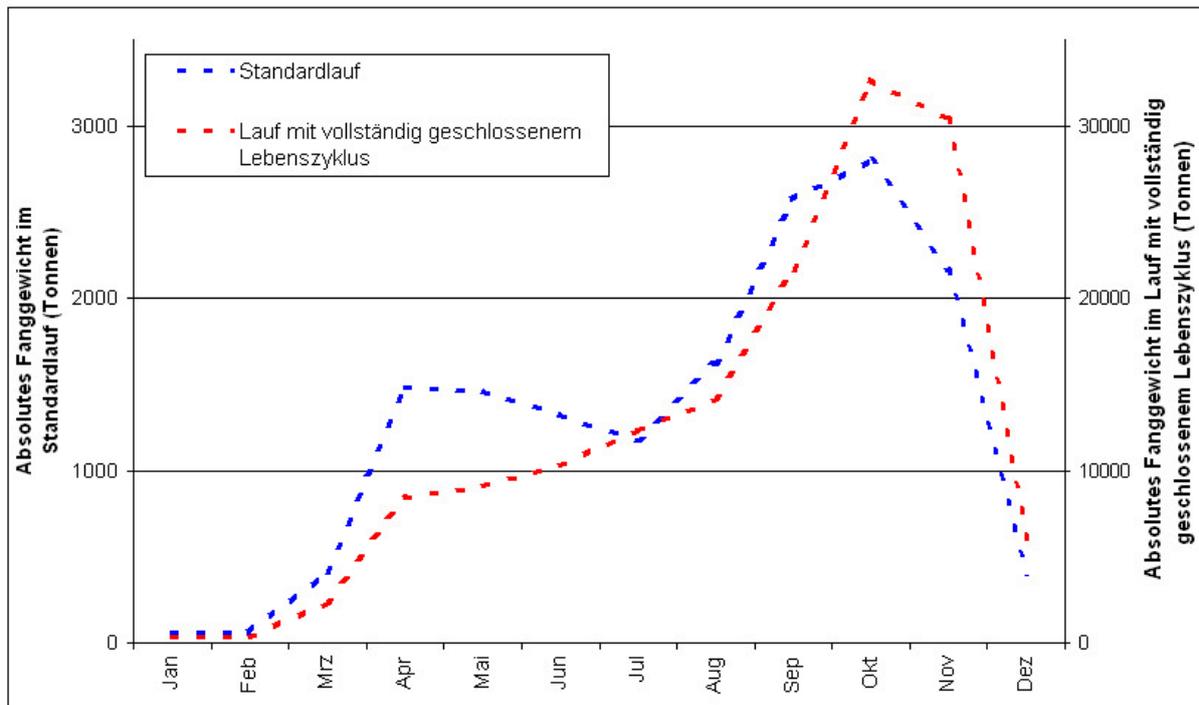


Abbildung 3-31: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit vollständig geschlossenem Lebenszyklus. Die Angaben des Standardlaufs entsprechen den Werten auf der linken Y-Achse, die des anderen Laufs denen auf der rechten Y-Achse

3.4.1.4 Anbindung an Hydrographisches Modell

Dieser Lauf ließ sich nicht ohne Abbrüche zuende simulieren. Das Programm scheint fehlerfrei zu sein, doch ist auch hier der ausgegebene Terminierungsgrund ein nicht ausreichender Arbeitsspeicher.

3.4.2 Szenarien mit veränderter Temperatur

3.4.2.1 Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern

Die relativen Ergebnisdarstellungen unterscheiden sich recht deutlich von denen des Standardlaufs. Die Rekrutierung der 15mm Individuen ist weniger distinkt und früher sichtbar (Abbildung 3-32), die 50mm *Crangon* erscheinen etwa einen Monat früher (Abbildung 3-33) und auch der Herbstfang findet etwa einen Monat früher seinen Höhepunkt (Abbildung 3-34), als dies im Standardlauf der Fall ist. Bei der Eiproduktion (Abbildung 3-35) vermag der Lauf trotz des minimalen Laichalters von 185 Tagen nicht das Herbstminimum abzubilden und die absoluten Fänge sind bei gleichen Startgrößen wesentlich (Faktor 2) höher, als die des Standardlaufs (Abbildung 3-36).

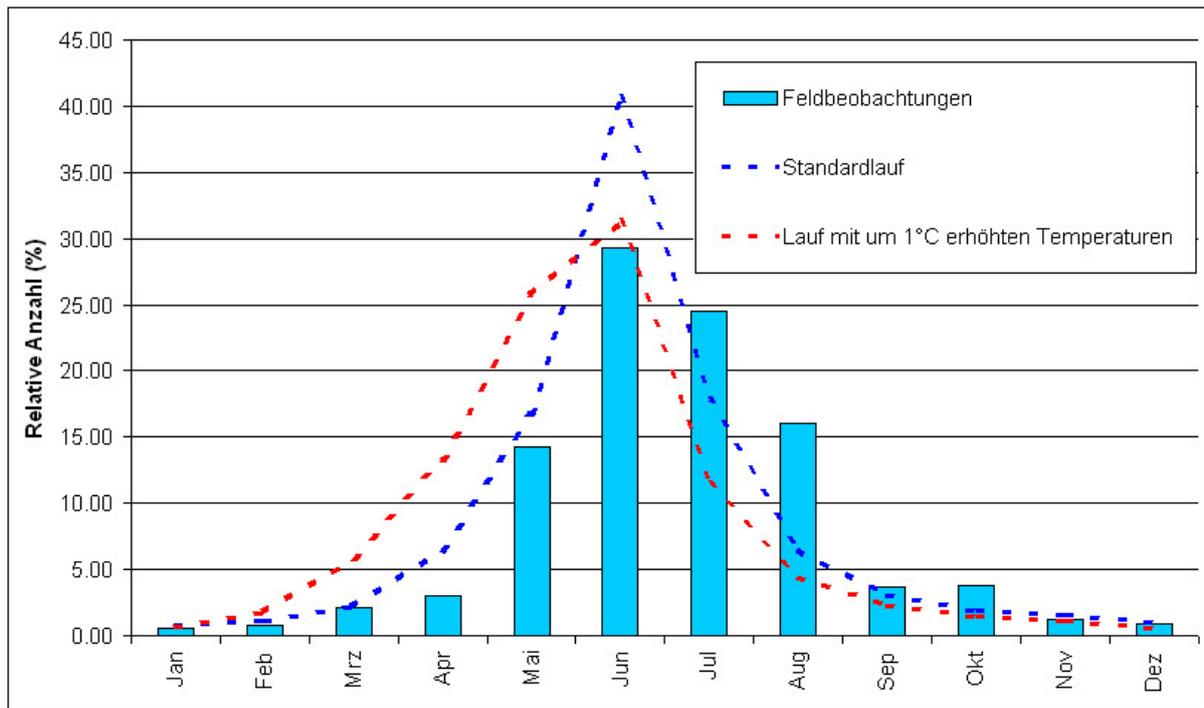


Abbildung 3-32: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

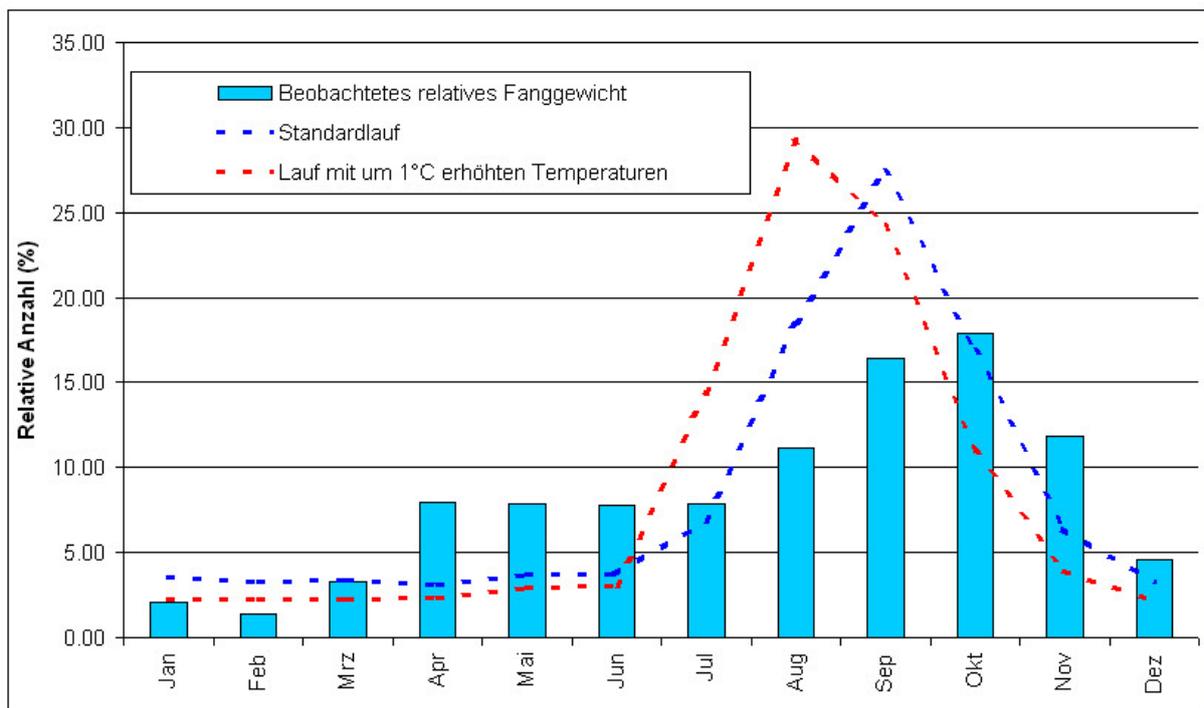


Abbildung 3-33: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

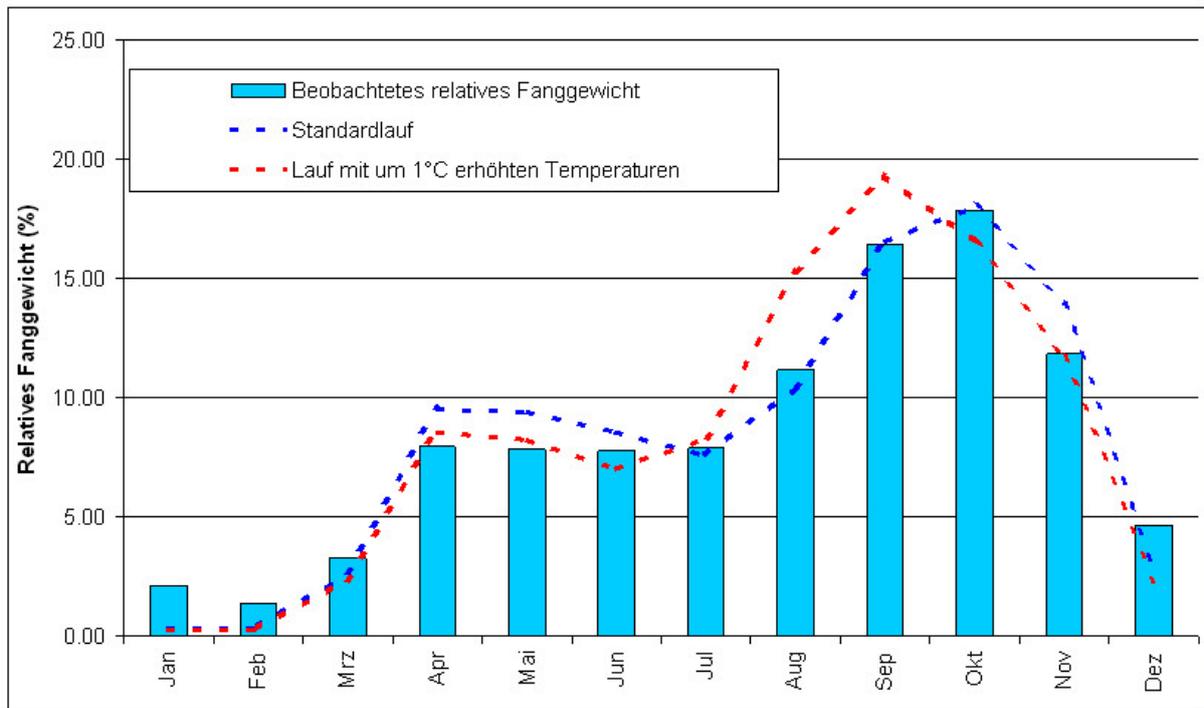


Abbildung 3-34: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

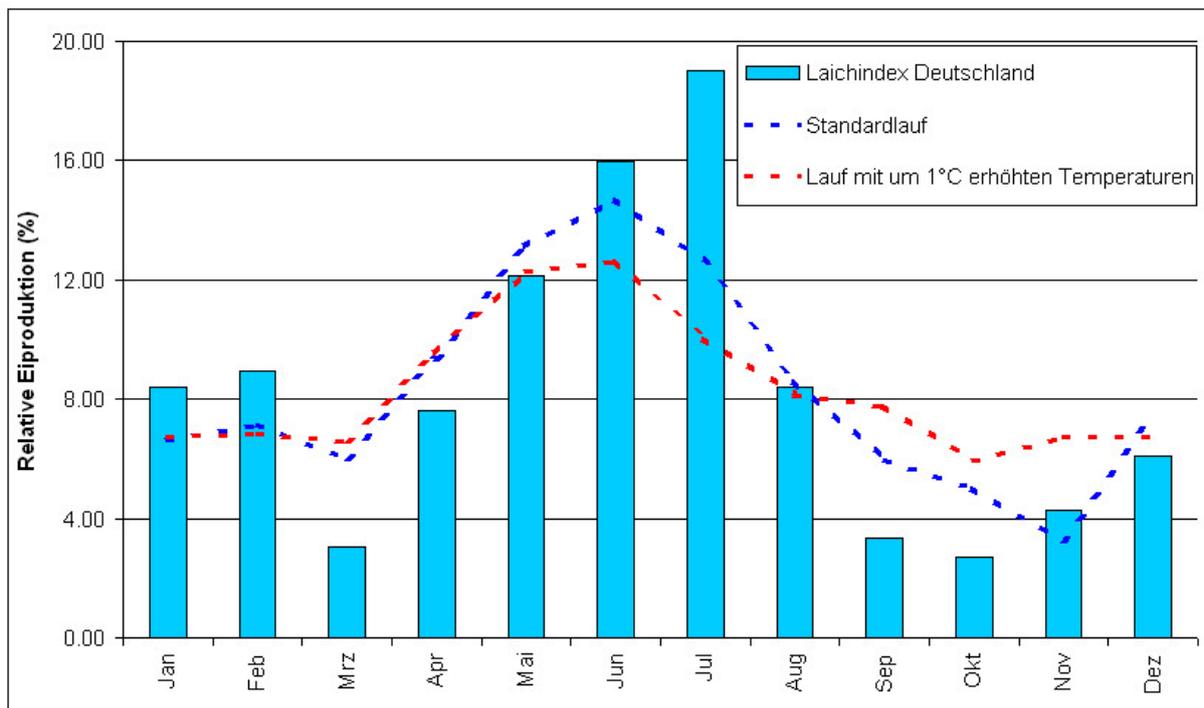


Abbildung 3-35: Relative Eiproduktion im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

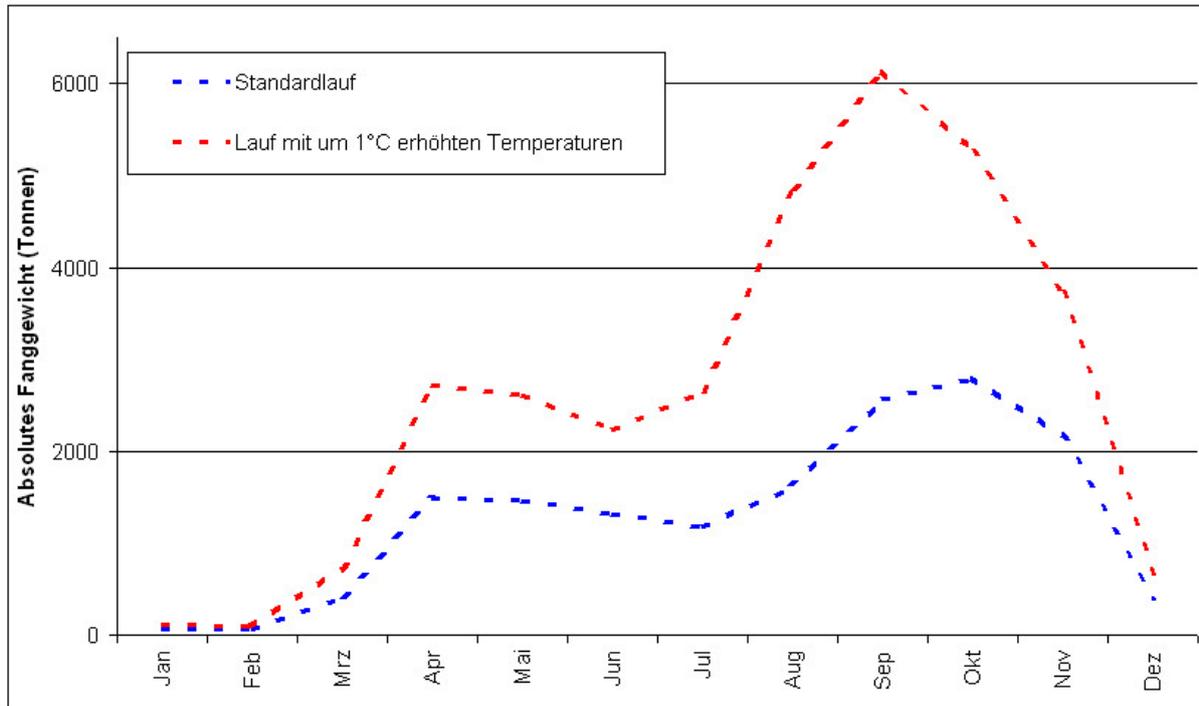


Abbildung 3-36: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und im Lauf mit um 1°C erhöhten Temperaturen

3.4.3 Szenarien mit veränderten Mortalitäten

3.4.3.1 Winterfischerei

Wird Winterfischerei bei maximalem F betrieben, sind sowohl die ausgegebenen 15mm Rekrutierungshöhepunkte, als auch die der 50mm langen Tiere weniger distinct. Bei halbmaximaler fischereilicher Sterblichkeit von Januar bis März liegt das Ergebnis zwischen den zuvor genannten (Abbildung 3-37 und Abbildung 3-38).

Sowohl relative (Abbildung 3-39) als auch absolute Fanggewichte (Abbildung 3-41) sind natürlich in den ersten drei Monaten höher als die des Standardlaufs. Im Verlauf des weiteren Jahres folgen sie zwar dem Muster der Standardlauf-Fanggewichte, erreichen deren Höhe aber nicht mehr. Der Gesamtjahresfang sinkt auf 13466 (Winterfischerei bei maximalem F) beziehungsweise 14497 Tonnen (Winterfischerei bei halbmaximalem F) im Vergleich zu den 15526 Tonnen des Standardlaufs.

Die relative Eiproduktion wird mit zunehmender Winterfischerei in der ersten Jahreshälfte kleiner, in der zweiten größer (Abbildung 3-40), was sich beim Blick auf die absoluten Zahlen (Abbildung 3-42) als Effekt einer mit größer werdendem F zunehmend verringerten Gesamteiproduktion erweist.

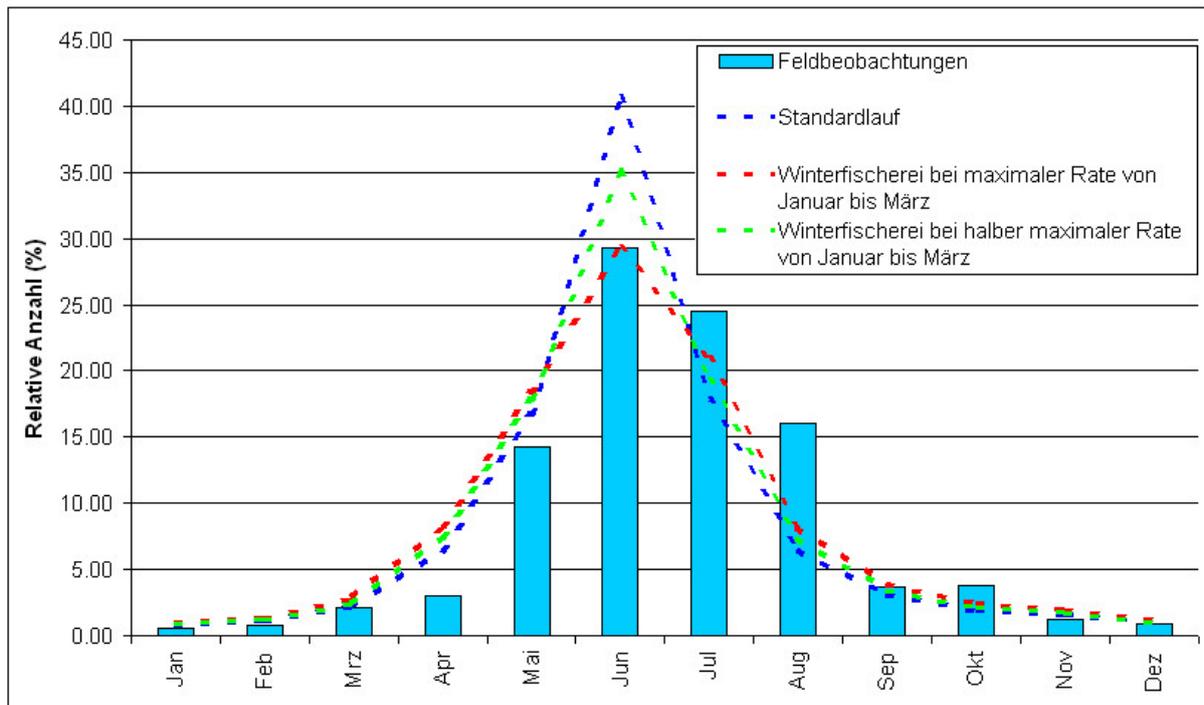


Abbildung 3-37: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

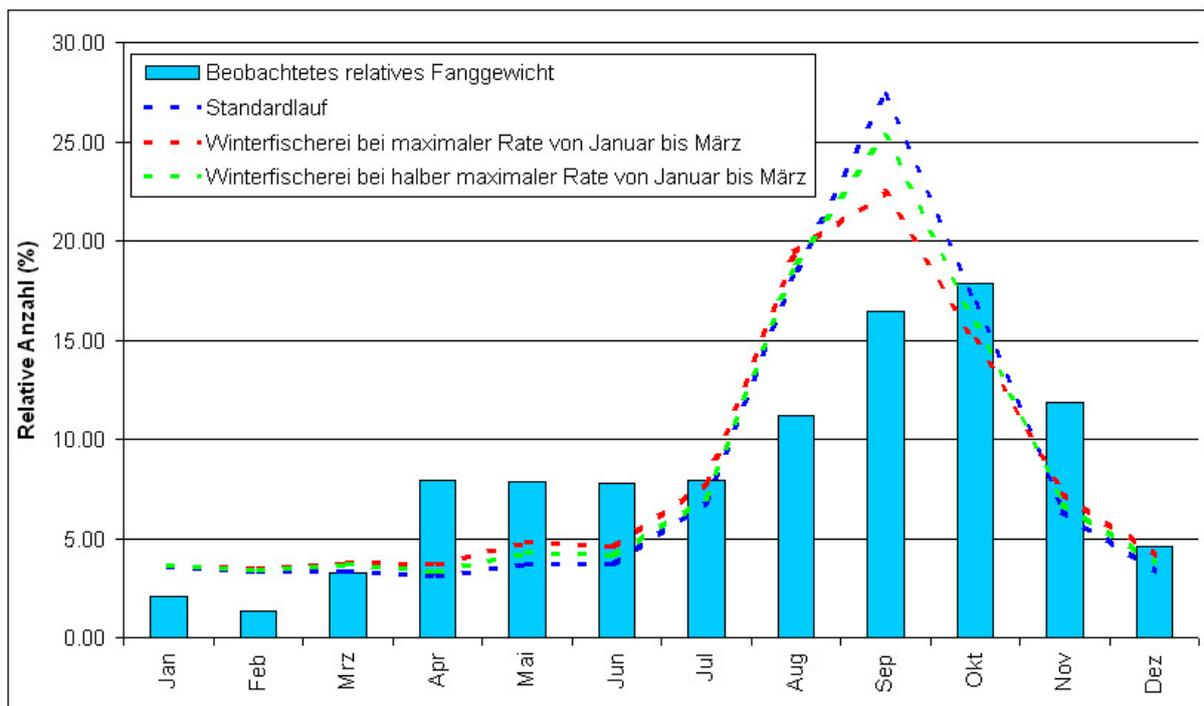


Abbildung 3-38: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

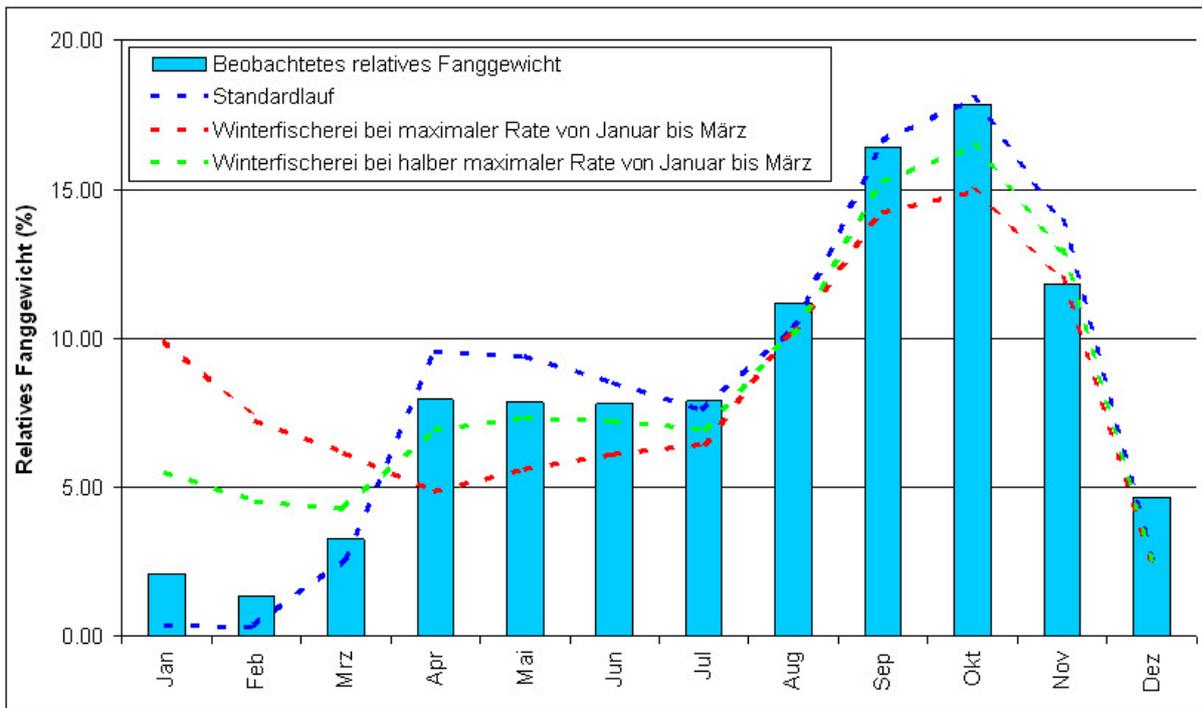


Abbildung 3-39: Relatives Fanggewicht im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

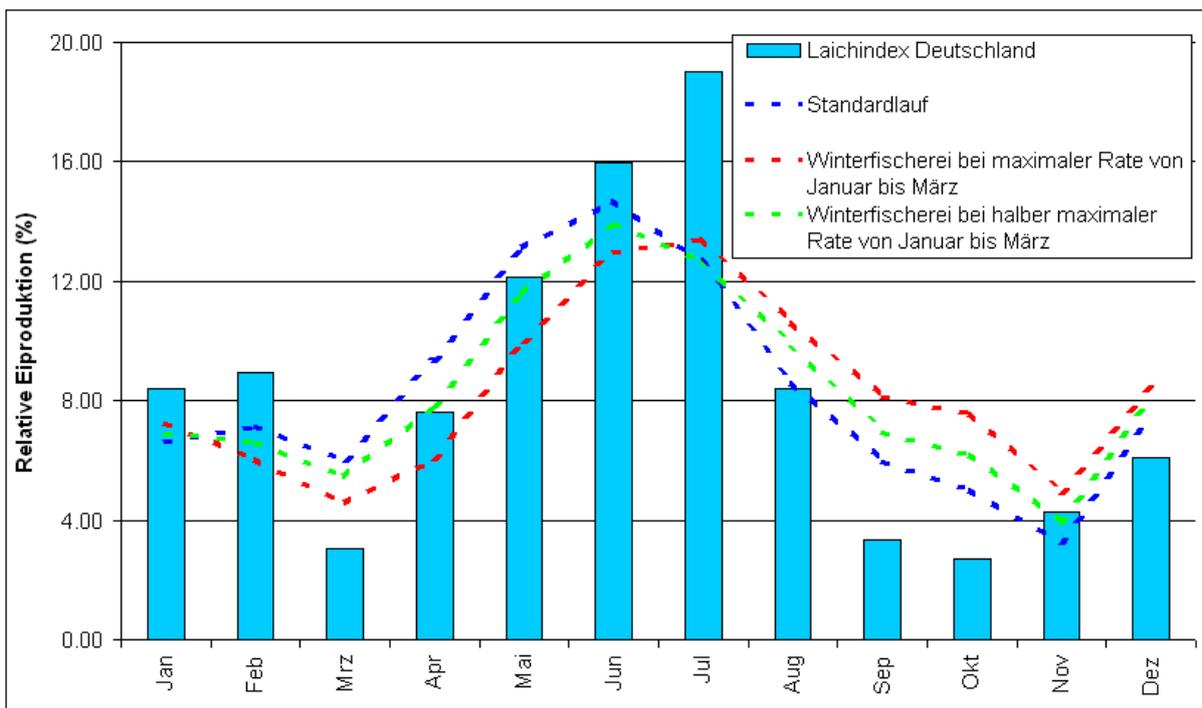


Abbildung 3-40: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

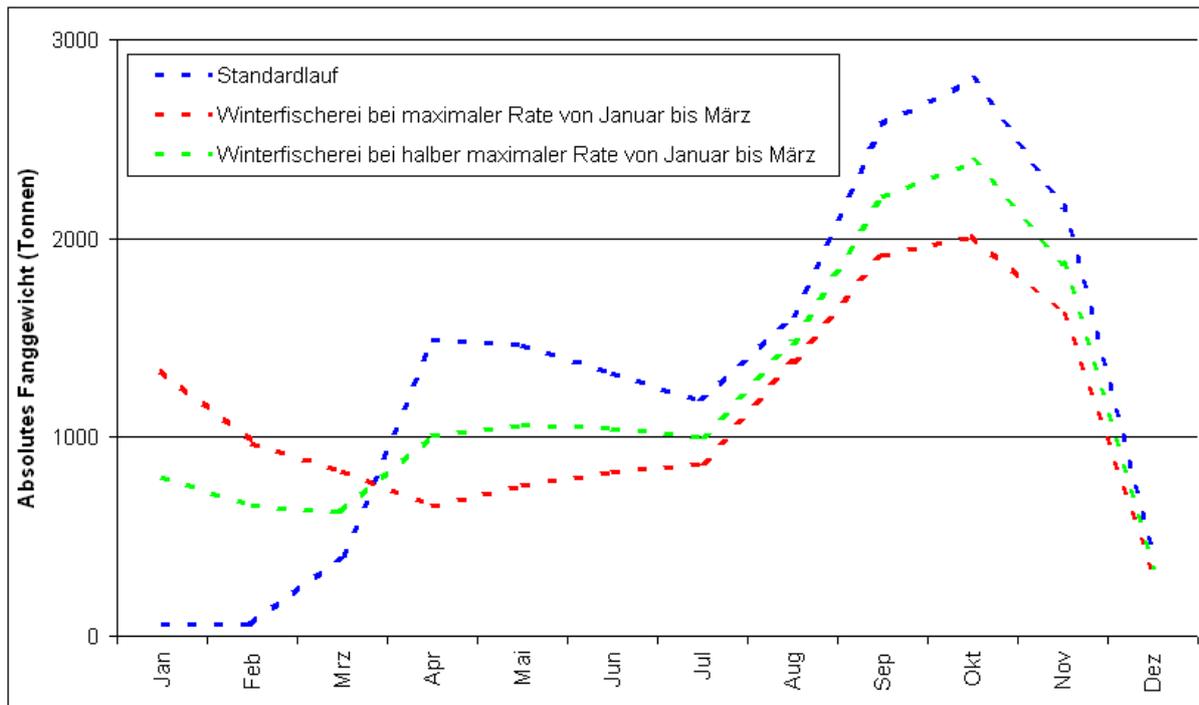


Abbildung 3-41: Absolutes Fanggewicht im Standardlauf und in den Winterfischereiläufen

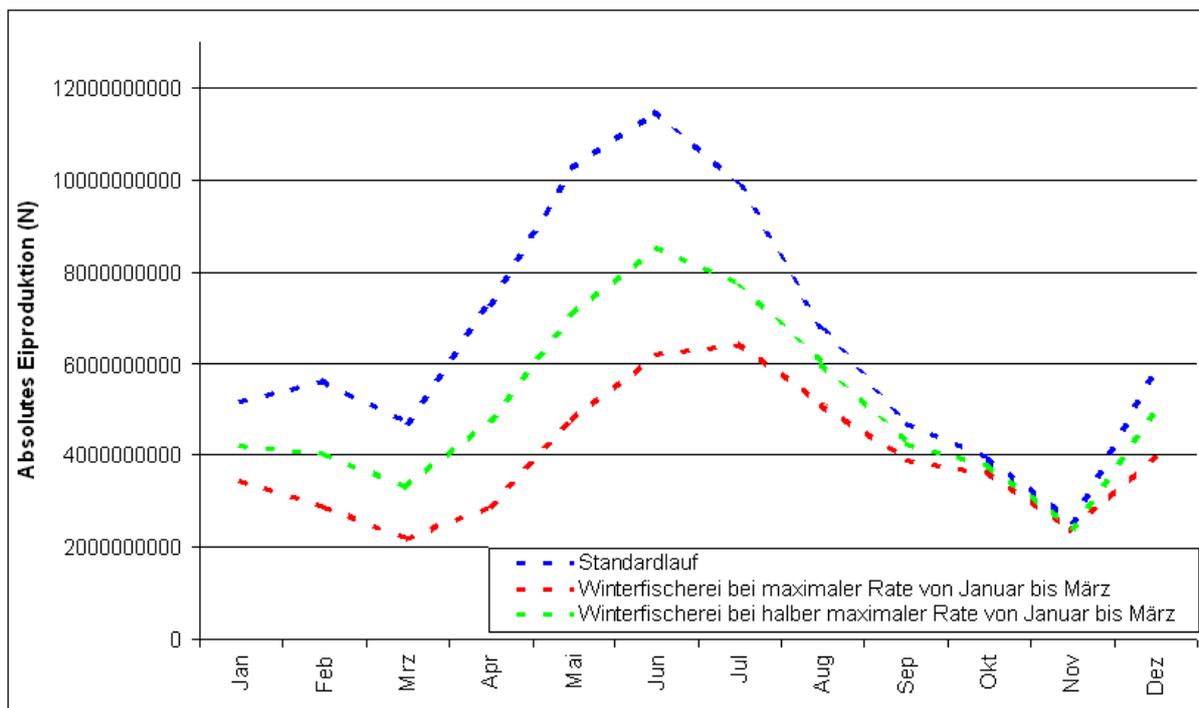


Abbildung 3-42: Absolute Eiproduktionen des Standardlaufs und der Winterfischereiszenarien

3.4.3.2 Schließung der Fischerei im Sommer

Die Ergebnisse der 15 und 50mm Rekrutierung entsprechen denen des Standardlaufs weitgehend (Abbildung 3-43 und Abbildung 3-44).

Die Fanggewichte sind natürlich in den Monaten der Fischereischließung, also im Juli und August gleich Null, dafür aber in den anderen Monaten höher als die des Standardlaufs.

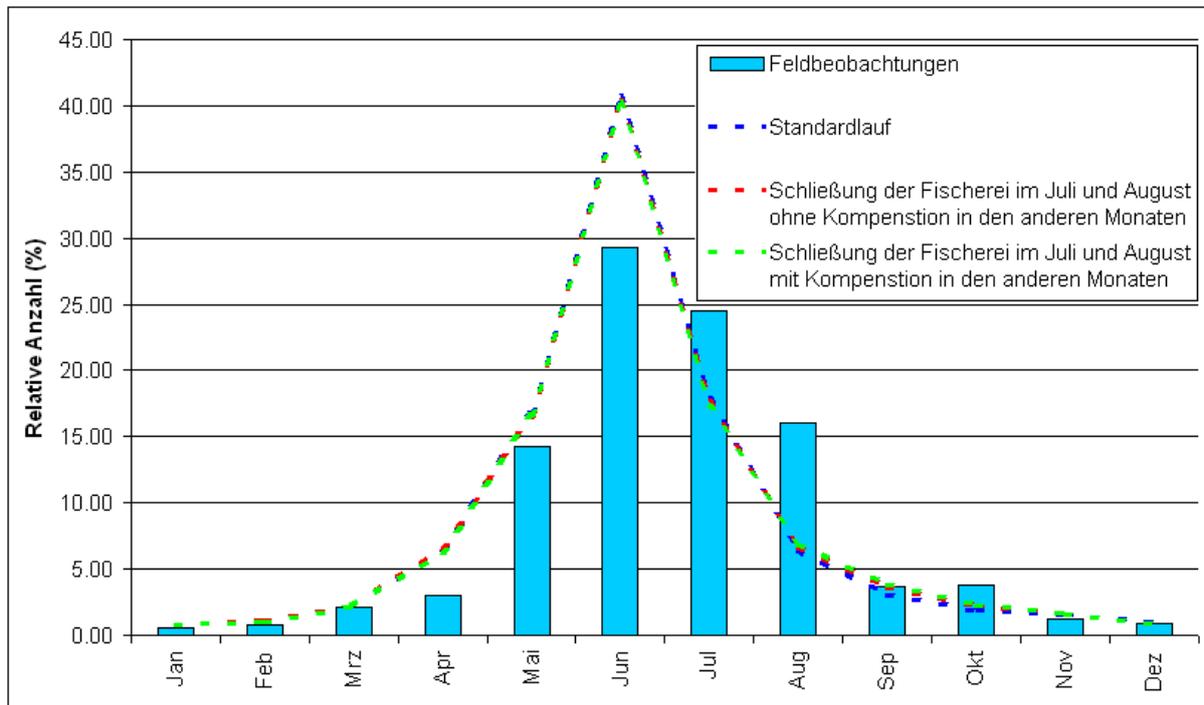


Abbildung 3-43: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

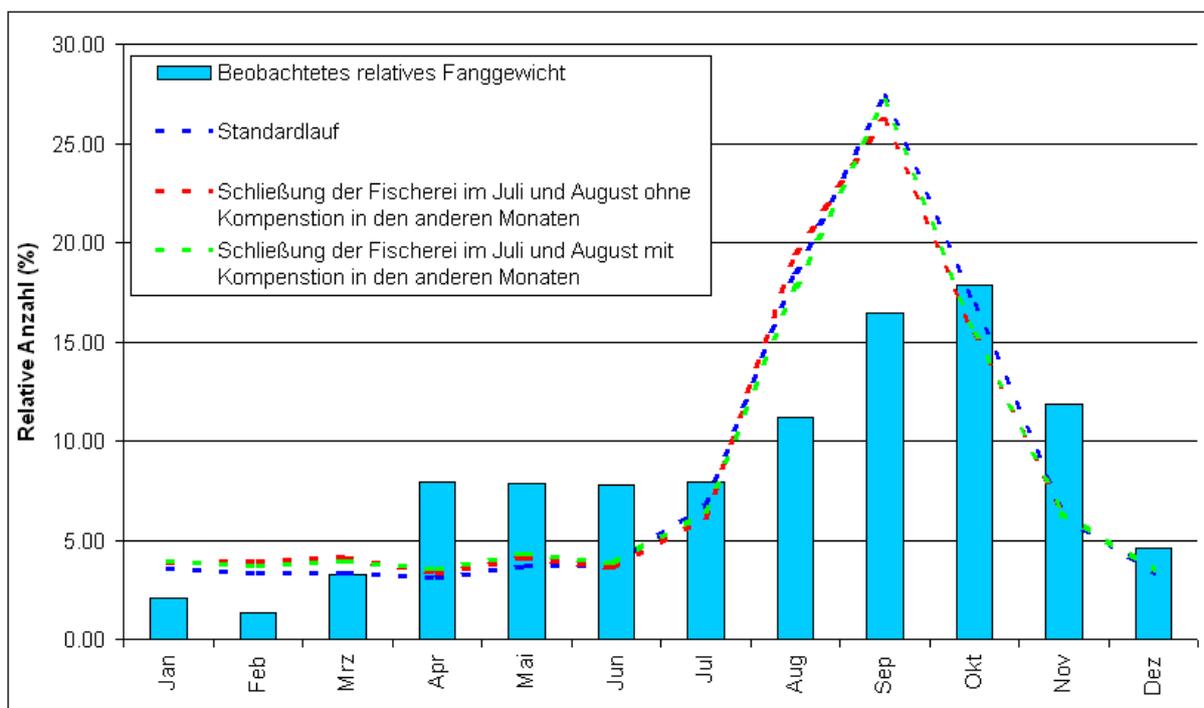


Abbildung 3-44: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

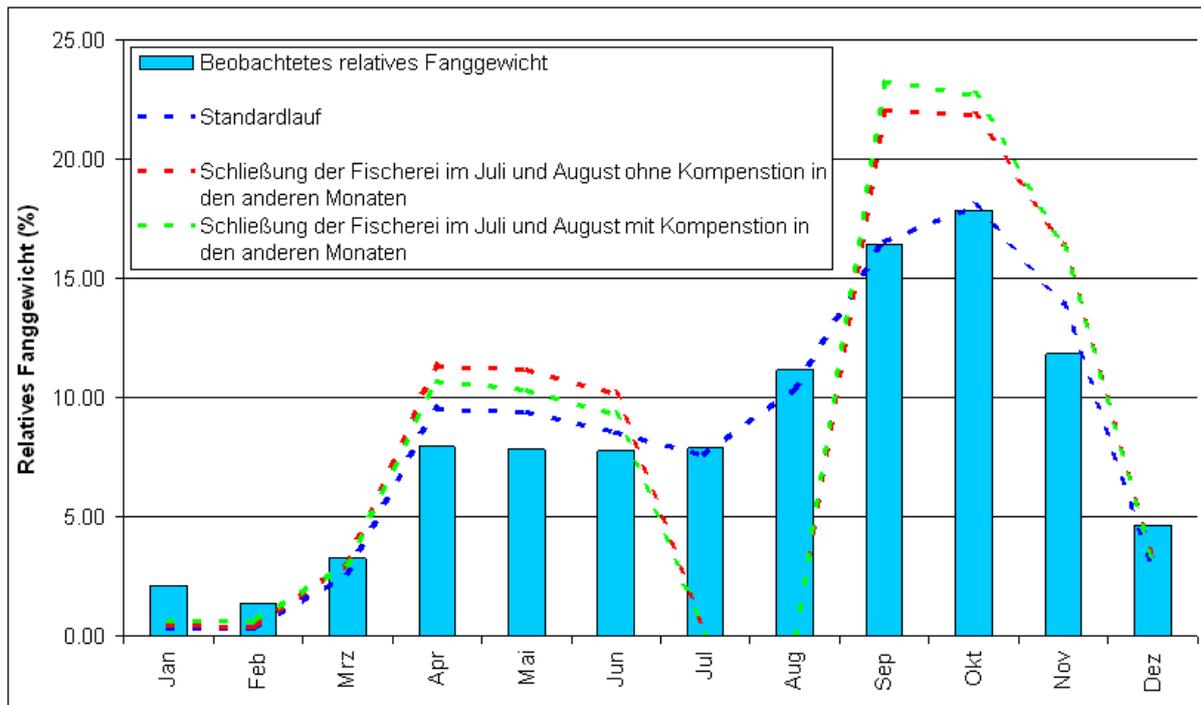


Abbildung 3-45: Relative Fanggewichte im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

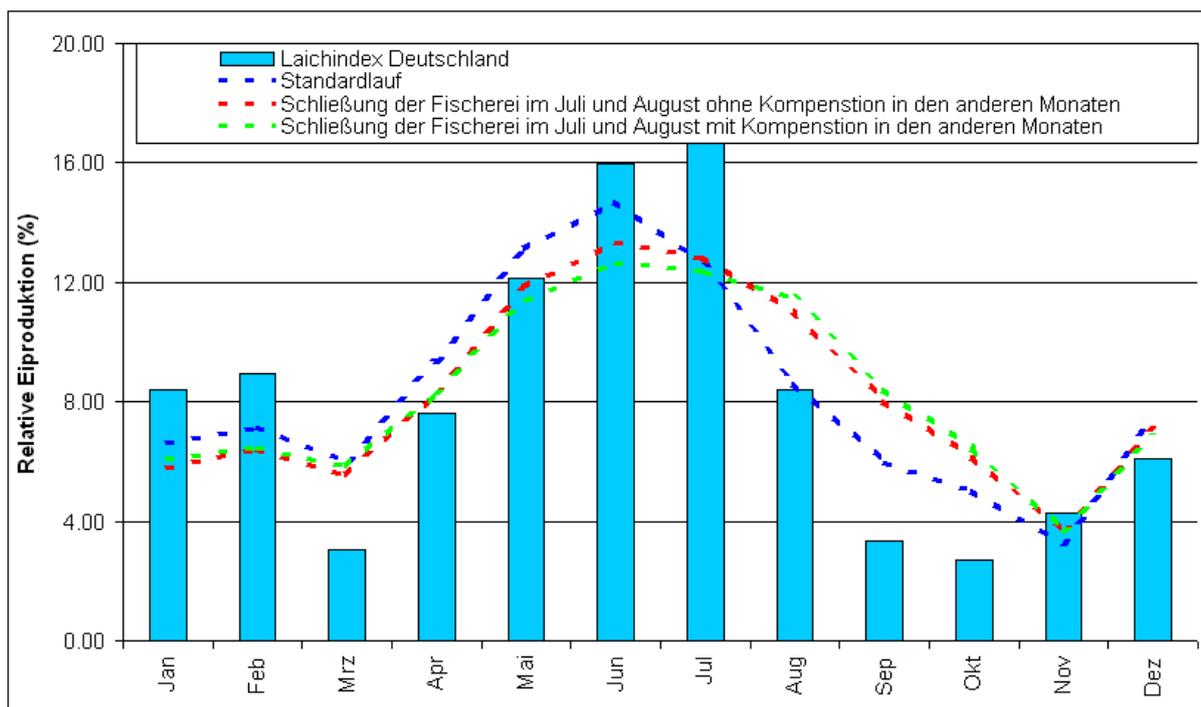


Abbildung 3-46: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

Die beiden Sommerfischereischließungsszenarien unterscheiden sich darin, ob die fischereiliche Sterblichkeit im Gesamtjahresmittel gleich bleibt (F-Kompensation) oder sinkt (ohne F-Kompensation). Im Falle der F-Kompensation wird angenommen, dass die Fischerei in den verbleibenden, nicht geschlossenen, Monaten stärker betrieben wird als zuvor, um den Verlust der Schließung wieder einzufahren. Das Szenario

ohne Kompensation steht für die Annahme, dass die Fischer in den verbleibenden Monaten fischen, wie bisher, also im Gesamtjahresverlauf mit niedrigerem F.

Während in den Monaten vor der Fischereischließung die Fanggewichte des Szenarios ohne F-Kompensation die höchsten sind, sind es in den Monaten nach dieser Schließung die des Szenarios mit F-Kompensation in den verbleibenden Monaten.

Die relativen Eiproduktionsgraphen (Abbildung 3-46) sehen im Jahresverlauf einander sehr ähnlich, sind im Juni geringer und fallen nach dem Maximum weniger steil ab als die des Standardlaufs. Die Darstellung der absoluten Zahlen der Eiproduktion (Abbildung 3-47) zeigt, dass die Sommerfischerei-Schließung ohne Kompensation durchgehend höhere Eier-Anzahlen bedingt, wohingegen das Szenario mit F-Kompensation in insgesamt niedrigeren Eiproduktionsergebnissen resultiert. Die Gesamtjahresproduktion liegt beim Standardlauf bei ca. $7.8 \cdot 10^{10}$, die des Szenarios ohne F-Kompensation bei ca. $9.3 \cdot 10^{10}$ und die desjenigen mit der Kompensation bei nur $6.9 \cdot 10^{10}$ Eiern.

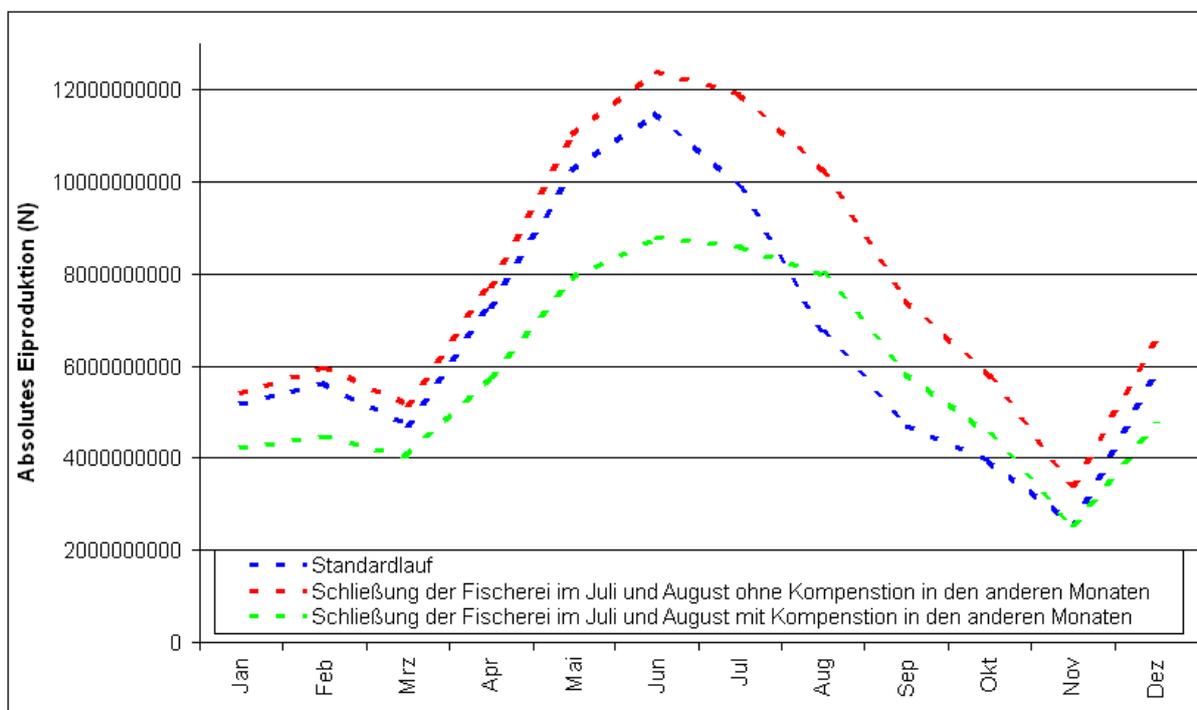


Abbildung 3-47: Absolute Eiproduktion im Standardlauf und in den Sommerfischereiläufen

3.4.3.3 Variation der Verwertungslänge

Die relativen Darstellungen der 15 und 50mm Rekrutierung liegen sehr eng zusammen (Abbildung 3-48 und Abbildung 3-49). Auch die relative Eiproduktion ist bei allen betrachteten Läufen gleich (Abbildung 3-51).

Die relativen Fanggewichte unterscheiden sich hingegen. Der Herbstfischereipeak verschiebt sich mit zunehmender Verwertungslänge nach hinten (Abbildung 3-50). So liegt der Höhepunkt des Krabbenfangs beim Standardlauf (mit 50mm Verwertungslänge) im Oktober und fällt danach steiler ab als er zuvor ansteigt. Bei 55mm Verwertungslänge steigt der Graph zum Oktober hin stärker an als er danach abfällt.

Dies weist darauf hin, dass der 55mm-Peak später liegt. Das Maximum der Fänge des 45mm Verwertungsgrenzen-Lauf liegt im September.

Beim Vergleich dieser drei Läufe sind Graphiken der absoluten Populationswerte informativer als die relativen Darstellungen.

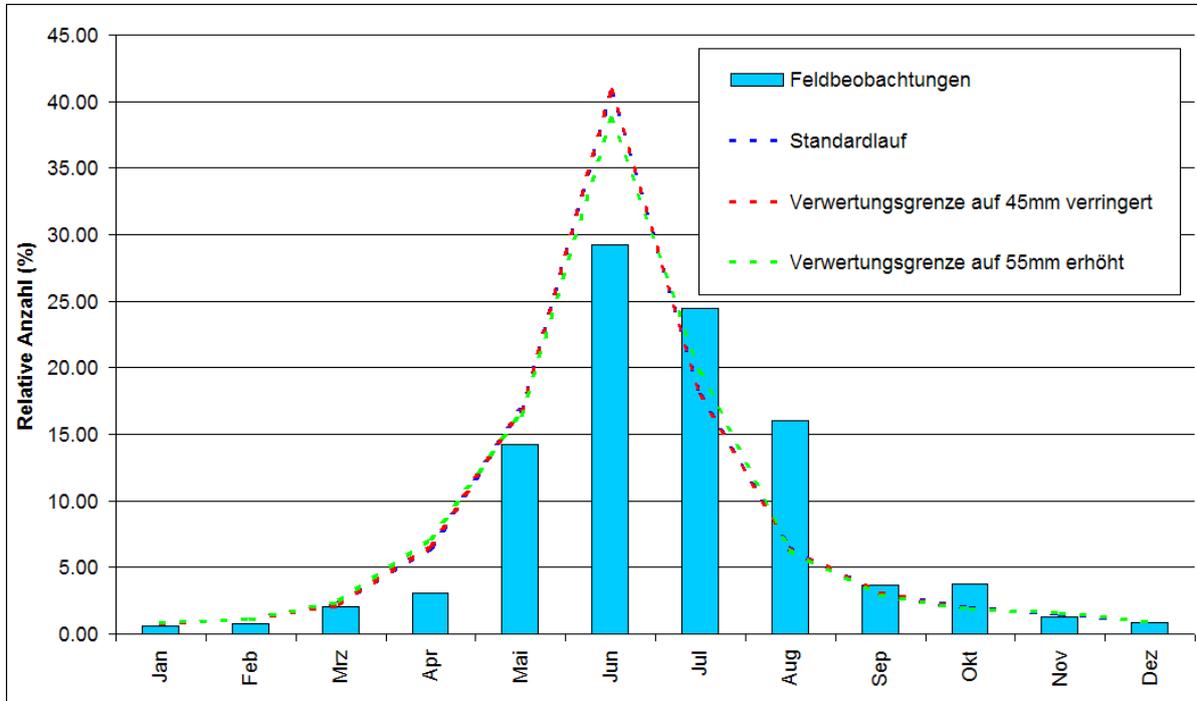


Abbildung 3-48: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

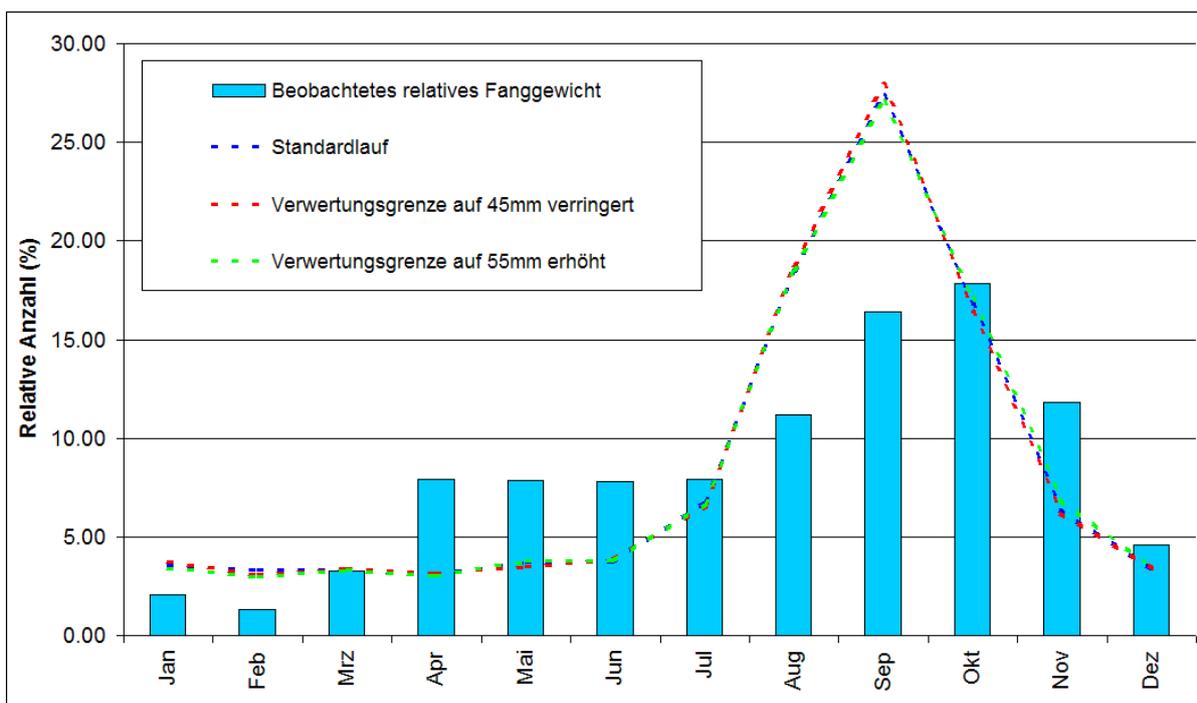


Abbildung 3-49: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

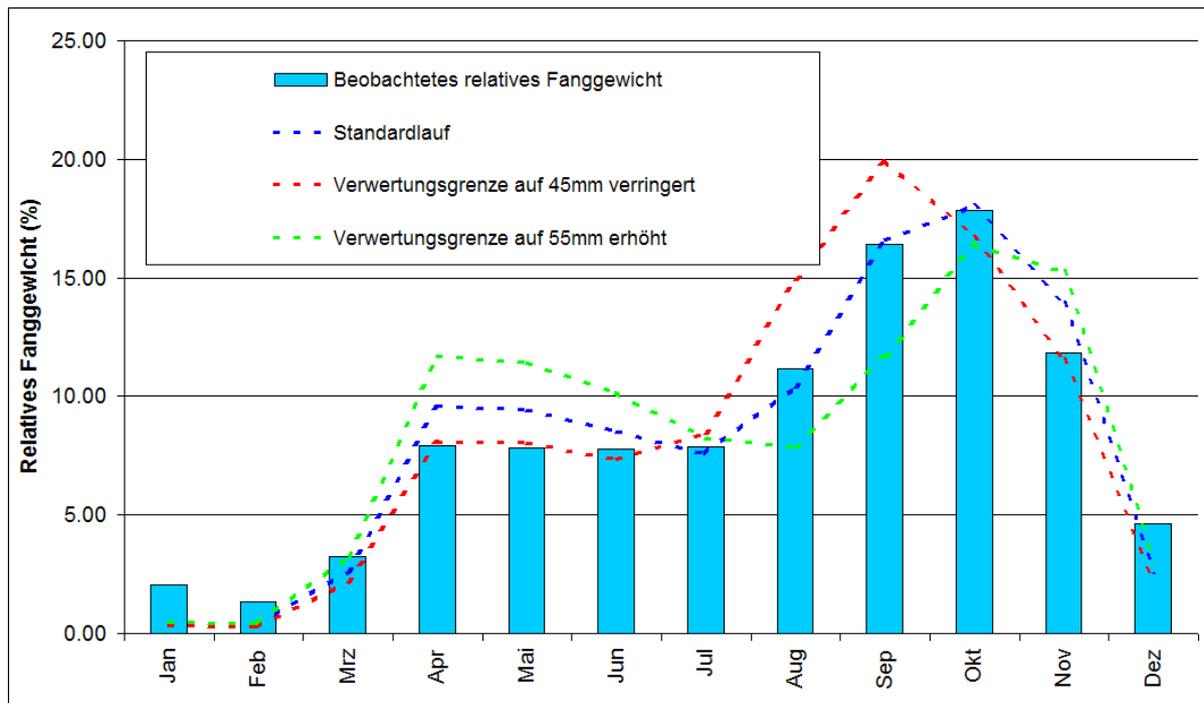


Abbildung 3-50: Relative Fanggewichte im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

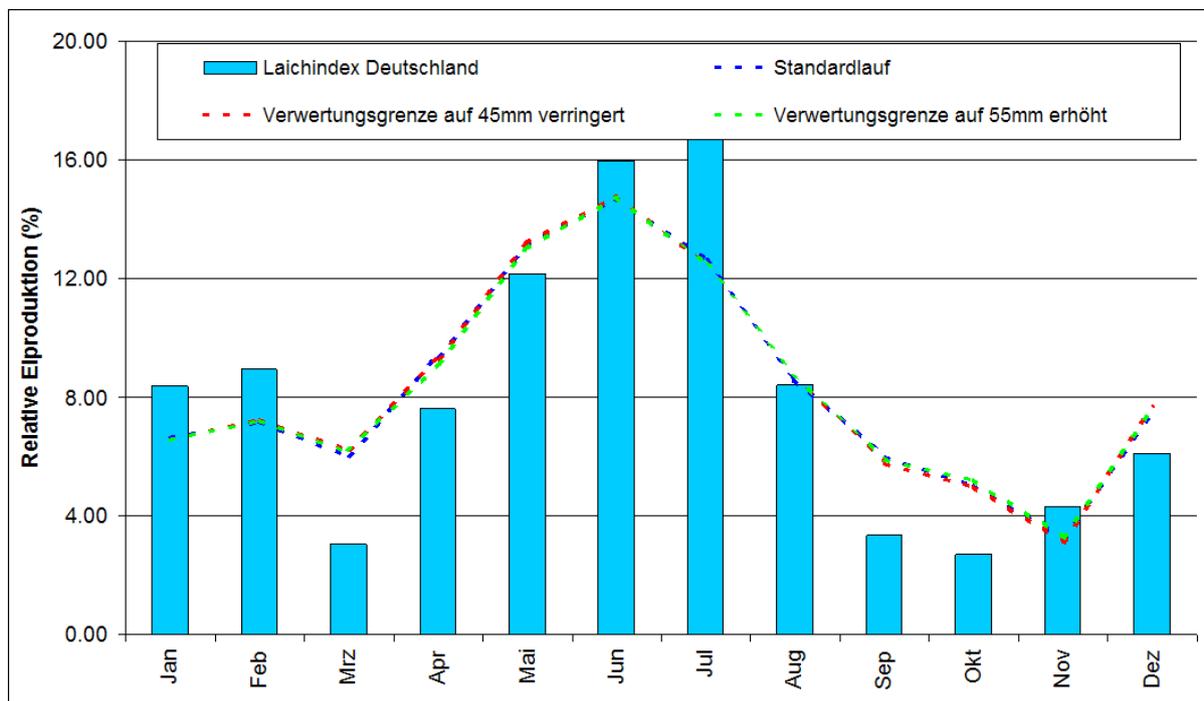


Abbildung 3-51: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

Die absoluten Häufigkeiten sind einander ähnlich und nicht nochmals abgebildet.

Bei den absoluten Anzahlen der 50mm langen Tiere kann man sehen, dass in jedem einzelnen Monat mehr dieser Tiere vorhanden sind, je höher die Verwertungsgrenze liegt.

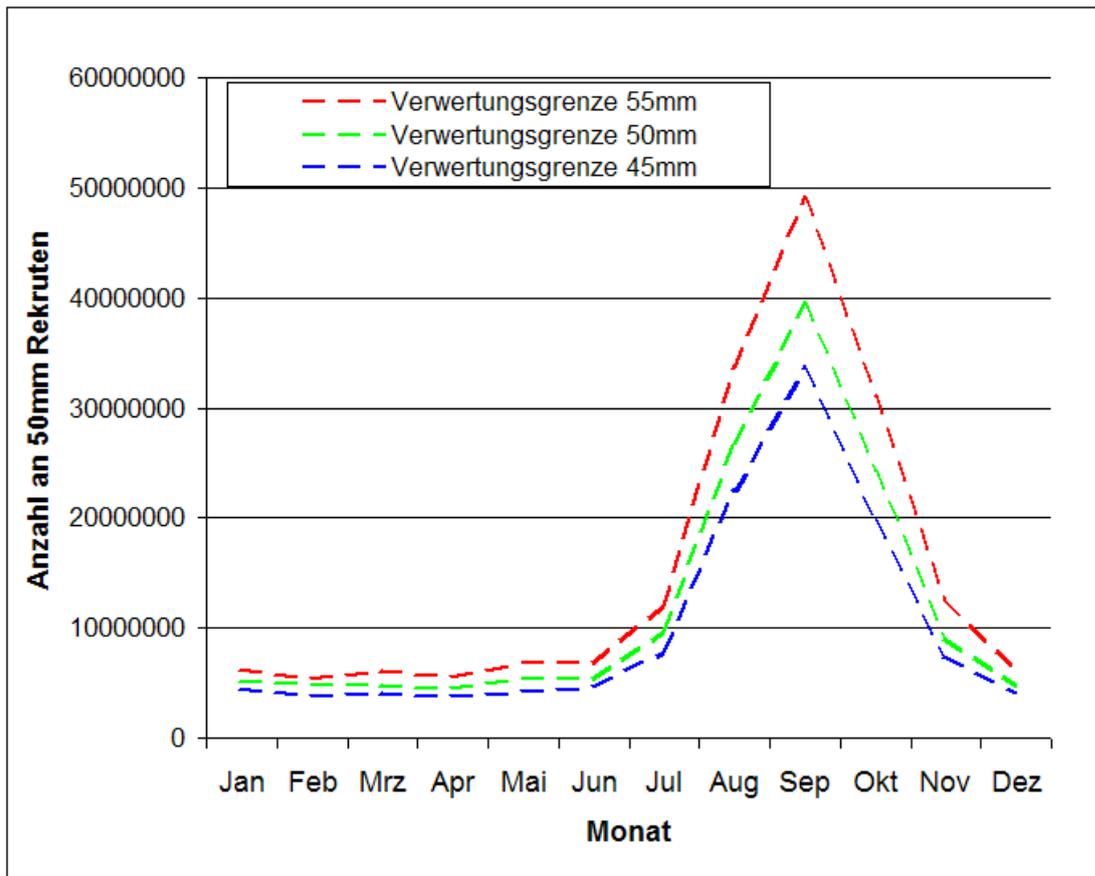


Abbildung 3-52: Absolute Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

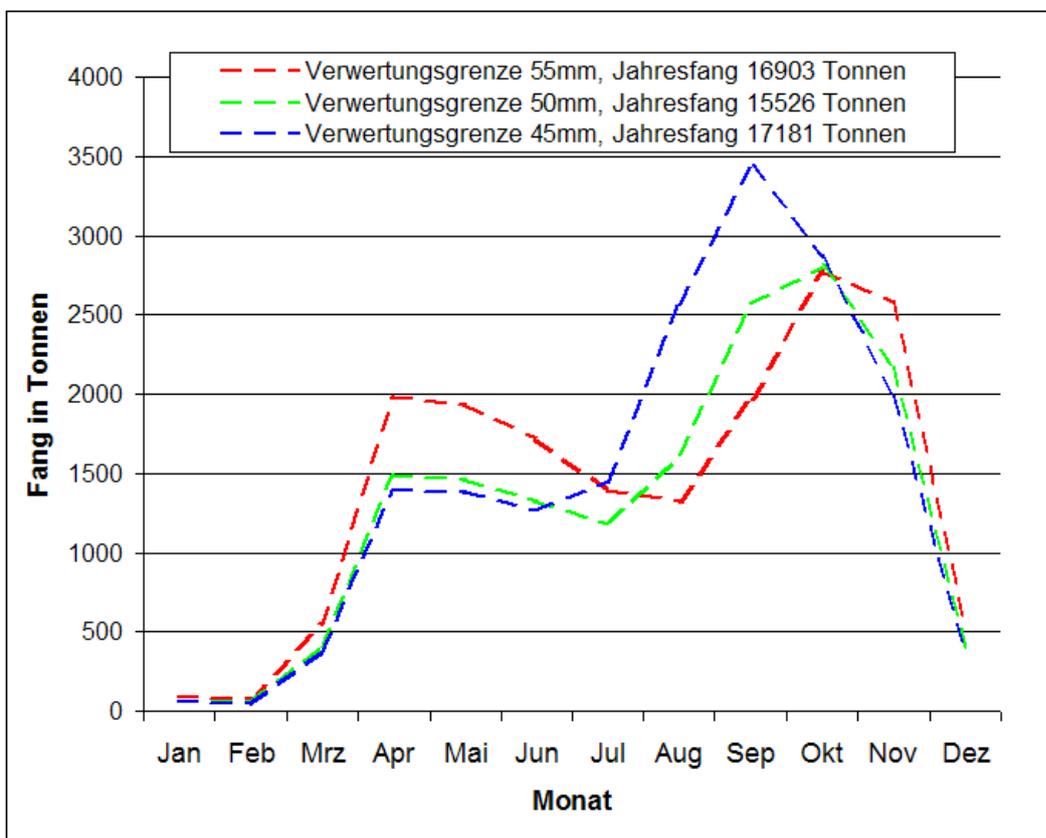


Abbildung 3-53: Absolute Fanggewichte im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

Im Frühjahr/Frühsummer liegen die relativen Fanggewichte der Simulationen umso höher, je größer die Verwertungsgrenze ist. Die Gesamtjahresfangmengen liegen sowohl bei abgesenkter als auch bei angehobener Verwertungslänge höher als die des Standardlaufs: bei 45mm sind es 17181 Tonnen, bei 55mm hingegen 16903 Tonnen und 15526 Tonnen beim Standardlauf. Der Herbstpeak des Fangs bei 45mm Verwertungsgrenze ist einen Monat vorgezogen, der des Fangs bei 55mm Verwertungsgrenze zeitlich etwas nach hinten verlagert.

Während die relative Eiproduktion der drei betrachteten Läufe sich nicht unterscheidet (Abbildung 3-51), zeigen die absoluten Zahlen (Abbildung 3-52), dass bei 55mm deutlich mehr Eier produziert werden ($1.2 \cdot 10^{11}$) als bei kleineren Verwertungslängen ($6.6 \cdot 10^{10}$ bei 45mm und $7.8 \cdot 10^{10}$ bei den 50mm des Standardlaufs).

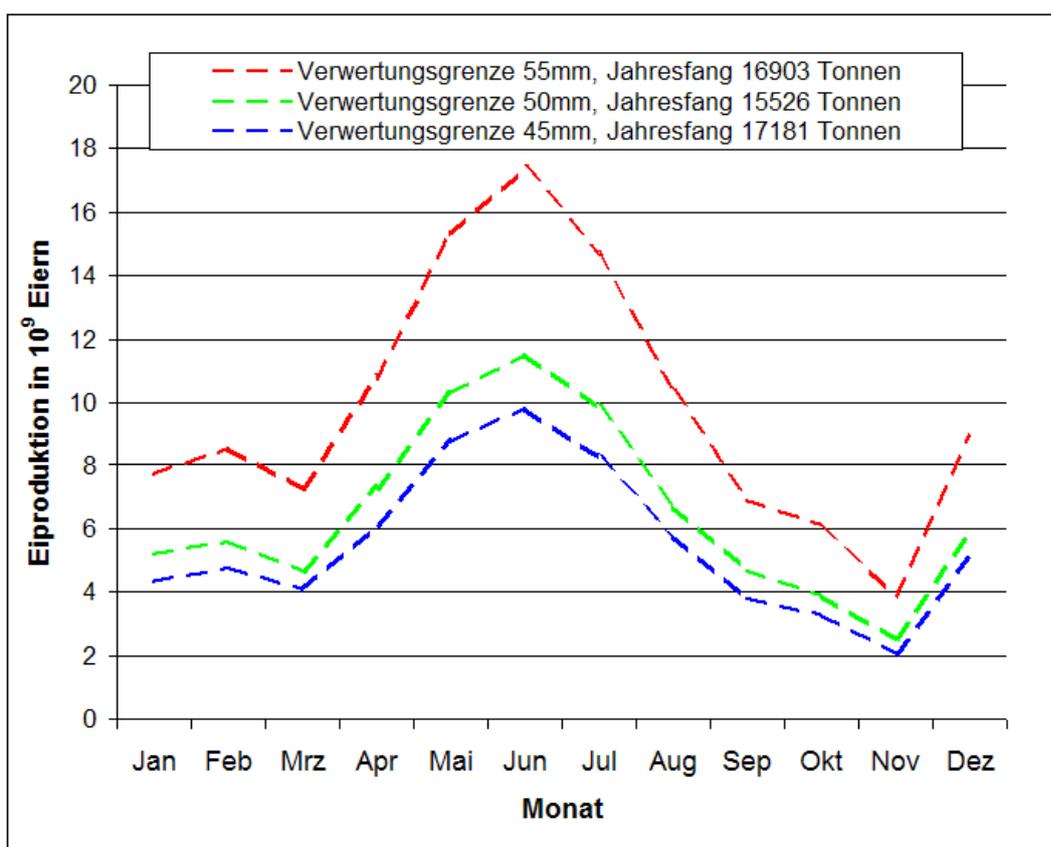


Abbildung 3-54: Absolute Eiproduktion im Standardlauf und in den Verwertungslängeläufen

3.4.3.4 Futterkrabbenfischerei

Die relativen Darstellungen der 15 und 50mm Rekrutierung liegen sehr eng zusammen (Abbildung 3-55 und Abbildung 3-56), wobei der 50mm Rekrutierungspeak weniger distinkt ist als der des Standardlaufs. Auch die relative Eiproduktion ist bei allen betrachteten Läufen gleich (Abbildung 3-59).

Die relativen monatlichen Gesamtfangmengendarstellungen der Futterkrabbenfischereiläufe sind untereinander gleich, unterscheiden sich jedoch vom Standardlauf. Das Maximum der Fänge liegt im August, da die von der Futterkrabbenfischerei verwerteten kleineren Tiere schon früher zur Verfügung stehen als die für die Speise-

krabbenfischerei. Abbildung 3-58 zeigt, wie sich die Futter- und Speisekrabbenfangmengen bei gleichem Gesamtfang aufteilen. Die absoluten monatlichen Fangmengen an Speisekrabben folgen in ihrer Jahresverteilung dem Muster der reinen Speisekrabbenfischerei, ohne deren Umfang zu erreichen.

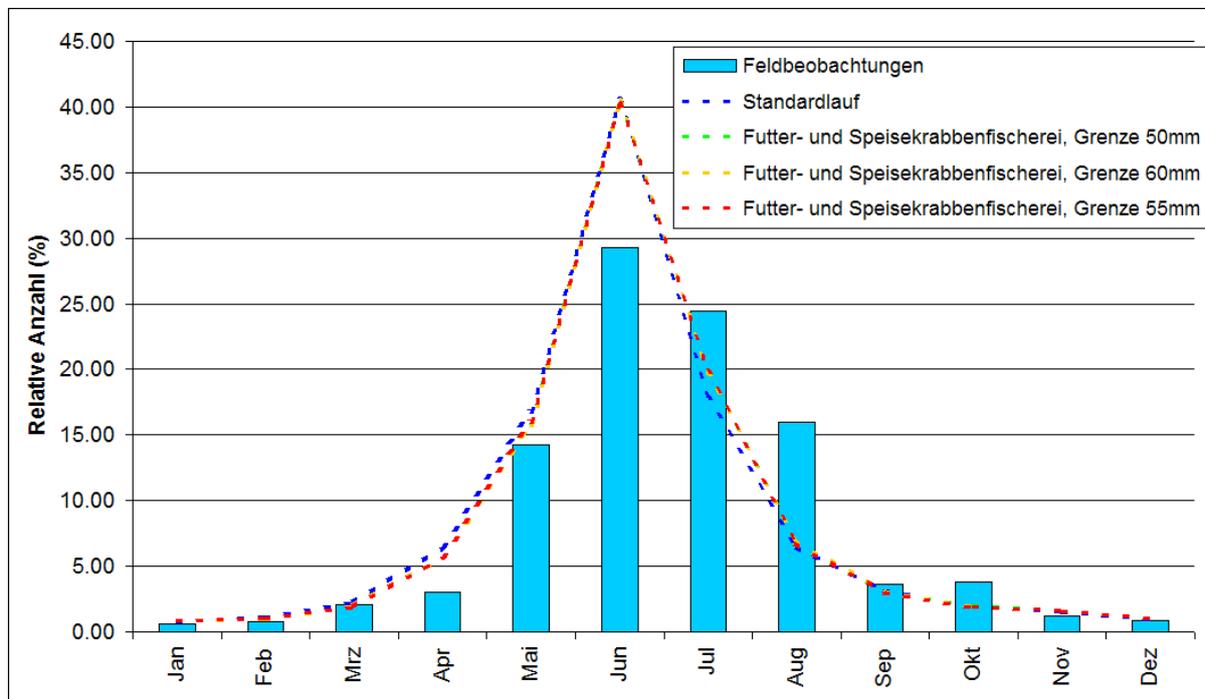


Abbildung 3-55: Relative Häufigkeit 15mm langer Individuen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

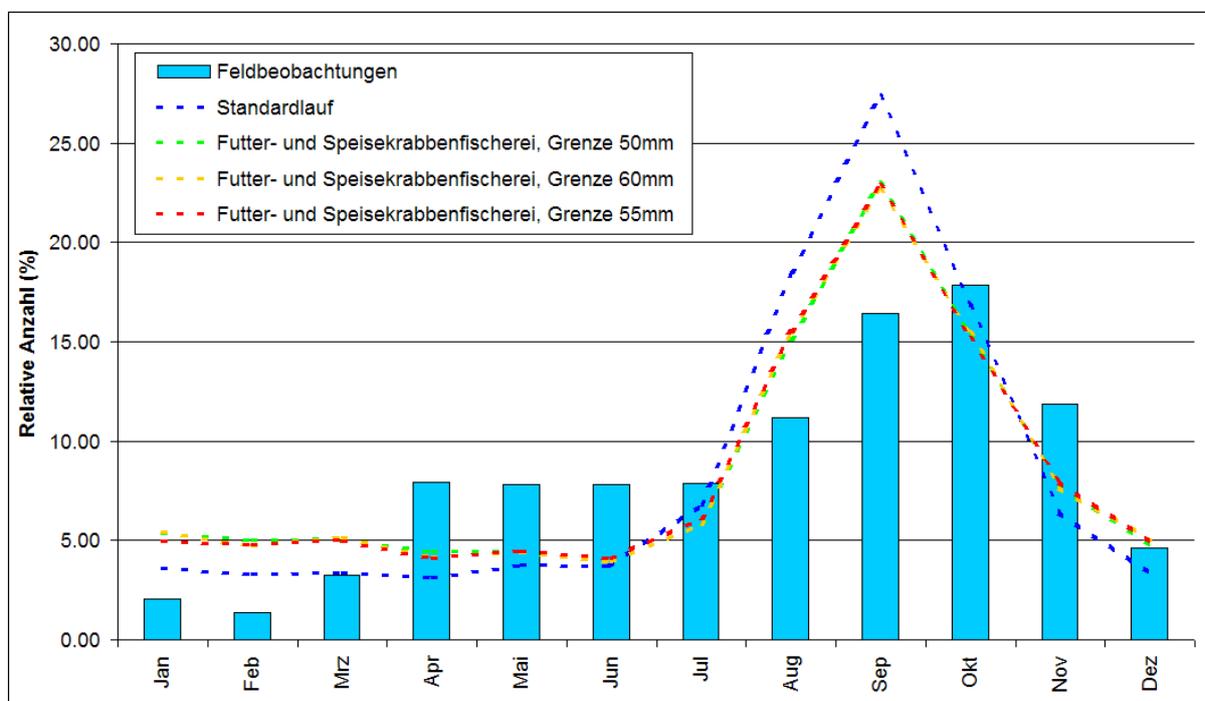


Abbildung 3-56: Relative Häufigkeit 50mm langer Individuen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

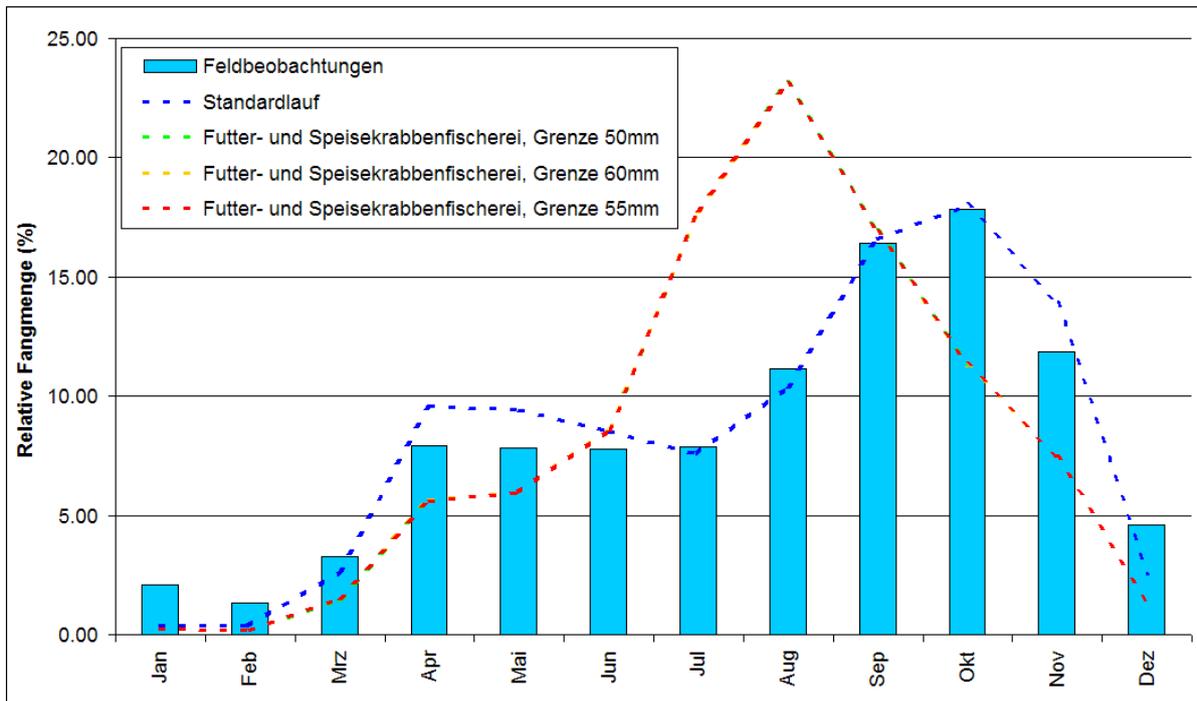


Abbildung 3-57: Relative Fangmengen im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

Die Futterkrabbenfanghöchstmengen stellen sich stets im August, also vor denen der Speisekrabbenfänge ein. Nicht ganz unerwartet ist das Ergebnis, dass bei zunehmender Sortiergröße zunehmend Futterkrabben und abnehmend Speisekrabben zum Gesamtfang gehören.

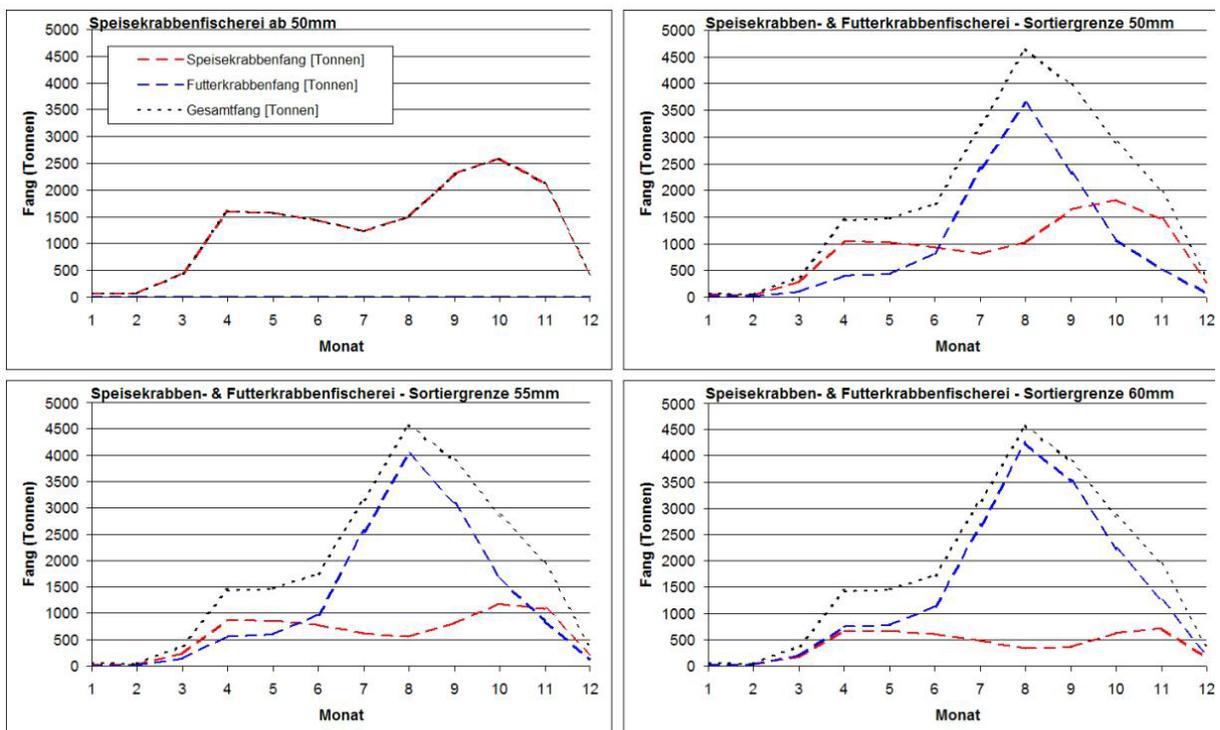


Abbildung 3-58: Absolute monatliche Speise- und Futterkrabbenfänge in den Simulationen ohne Futterkrabbenfischerei, sowie mit Futterkrabbenfischerei bei verschiedenen Sortiergrenzen.

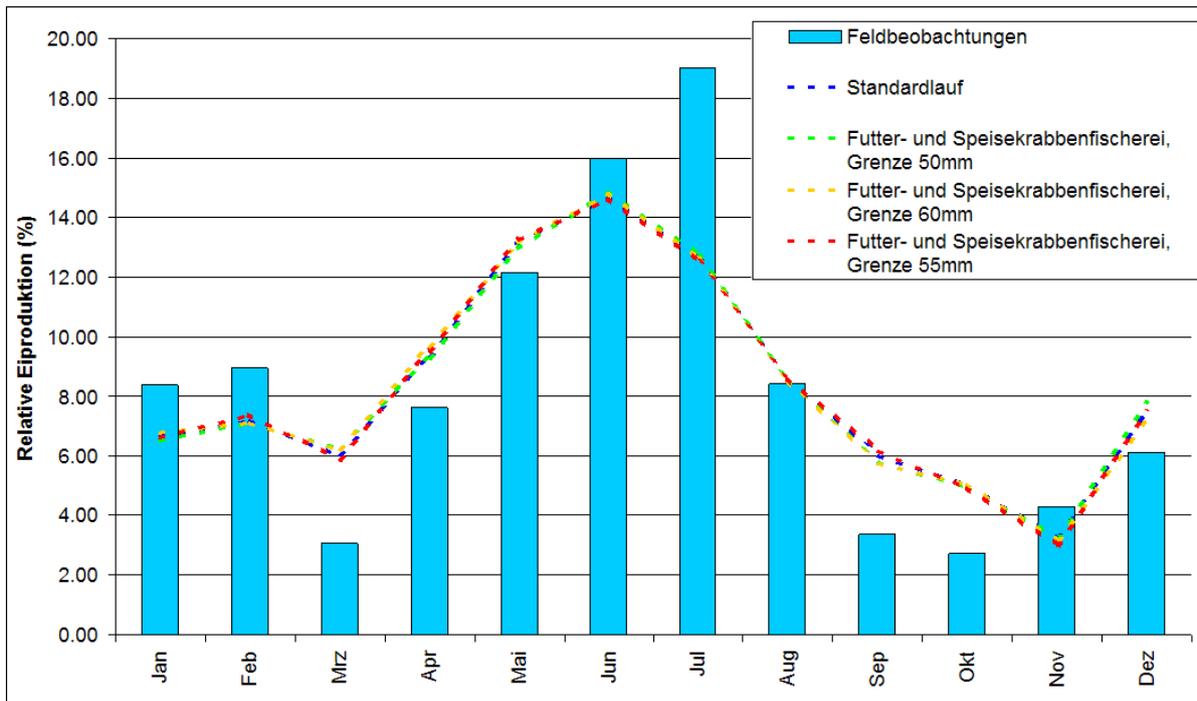


Abbildung 3-59: Relative Eiproduktion im Standardlauf und in den Futterkrabbenläufen

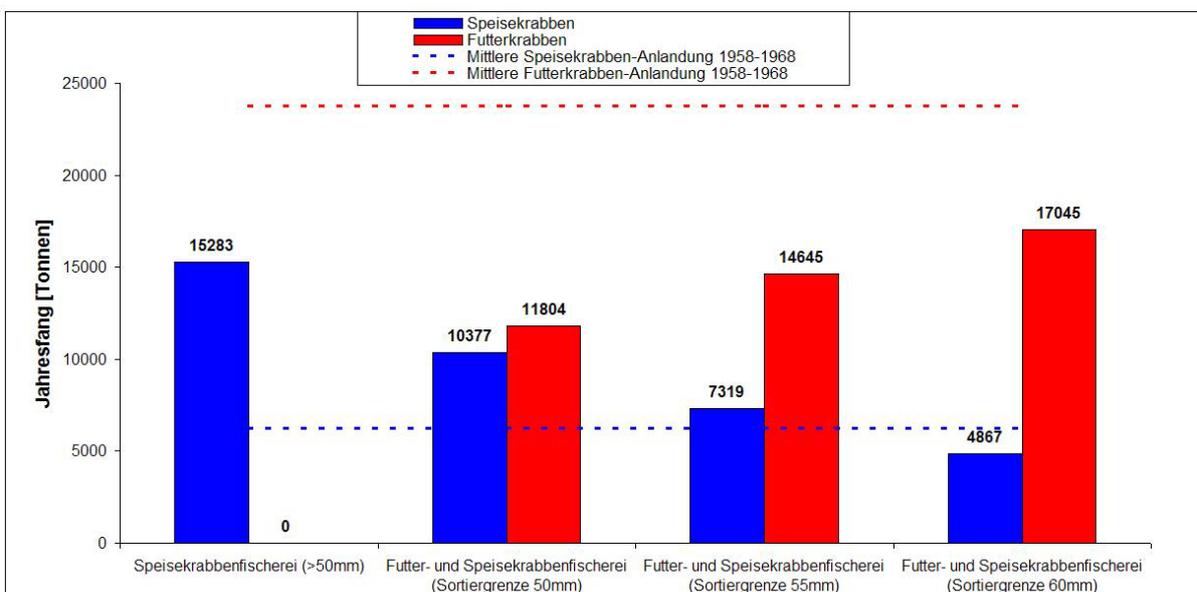


Abbildung 3-60: Simulierte Fänge einer Simulation ohne Futterkrabbenfischerei (alle gefangenen Speisekrabben > 50mm) und Speise- und Futterkrabben-Jahresfangmengen dreier Simulationen, die sich in der Sortiergrenze unterscheiden. Gefangene Tiere unterhalb der Sortiergrenze werden den Futterkrabben, solche oberhalb der Sortiergrenze den Speisekrabben zugeordnet. Bei gleicher Länge unterliegen die Tiere in allen Läufen der gleichen natürlichen Mortalität. F unterscheidet sich oberhalb 50mm Individuenlänge nicht. Unter 50mm Länge wirkt nur in den Futterkrabben-Simulationen F.

In welcher Weise sich die Futterkrabbenfischerei (also die frühzeitige Entnahme von Tieren, die für die Speisekrabbenverwertung noch zu klein sind) auf die Konsumkrabbenfangmenge auswirkt, sieht man in Abbildung 3-60. Der Vergleichslauf (nur Speisekrabbenfischerei, eingestellt auf 15283 Tonnen) erreichte die höchste Fang-

menge, da es hier keine Futterkrabbenfischerei gibt. Implementiert man in der Simulation zusätzlich die Futterkrabbenfischerei bei sonst gleichen Einstellungen, erhöht sich die effektive fischereiliche Sterblichkeit, der eine Kohorte unterliegt und die Sortiergrenze entscheidet darüber, wie stark die Gesamtfangmenge sich in Konsum- und Futterkrabben aufspreizt.

Bei einer Sortiergrenze von 50 mm erhält man annähernd gleichviele Speise- und Futterkrabben. Verschiebt man diese Grenze nur um 5mm, verbleiben etwa $\frac{1}{3}$ des Fangs an Speise- und $\frac{2}{3}$ als Industriekrabbe. Bei 60mm schließlich fallen nur noch etwa $\frac{1}{5}$ des Fangs unter die Bezeichnung Speisekrabbe, 78% der Tiere werden dann als Futterkrabbe verwertet.

3.4.3.5 Variation der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeiten

3.4.3.5.1 Auswirkung von zunehmender fischereilicher und abnehmender natürlicher Sterblichkeit

In den letzten Jahrzehnten haben die Bestände von Kabeljau und Wittling abgenommen, die Prädation auf Garnelen (und damit die natürliche Sterblichkeit, die sie erfahren) ist damit kleiner geworden. Gleichzeitig hat die fischereiliche Sterblichkeit zugenommen.

Da alle Läufe mit der gleichen Kohortengröße initialisiert wurden, lassen sich am besten die absoluten Werte für den Fang (Abbildung 3-61) und die Eiproduktion (Abbildung 3-62) miteinander vergleichen.

Erhöht man die fischereiliche Sterblichkeit, ohne dass die natürliche Sterblichkeit sich vermindert, führt dies zu höheren Fängen in der zweiten Jahrehälfte, jedoch geringeren in der ersten. Verringert sich die natürliche Sterblichkeit, ohne dass die Fischerei sich ändert, ändert sich das Muster nicht, die Fänge werden jedoch mit abnehmendem M größer.

Kombiniert sich der Effekt einer niedrigeren natürlichen Sterblichkeit (hier halbiert) mit zunehmendem F, so unterscheiden sich die Fangmengen dahingehend, dass im Frühjahr bei kleineren F größere Fänge realisiert werden können, die Herbstmenge annähernd unabhängig von einer mäßigen Veränderung der fischereilichen Sterblichkeit ist und somit der Gesamtjahresfang bei geringerem Aufwand höher ist (Abbildung 3-63).

Bezogen auf die Eiproduktion haben weder eine Änderung der natürlichen noch der fischereilichen Sterblichkeit Auswirkungen auf das zeitliche Muster, wohl aber auf die Menge der produzierten Eier (Abbildung 3-62). Erhöhungen des F senken die Anzahl der produzierten Eier, Verminderungen des M erhöht deren Anzahl. In Kombination vermögen sie sich auszugleichen.

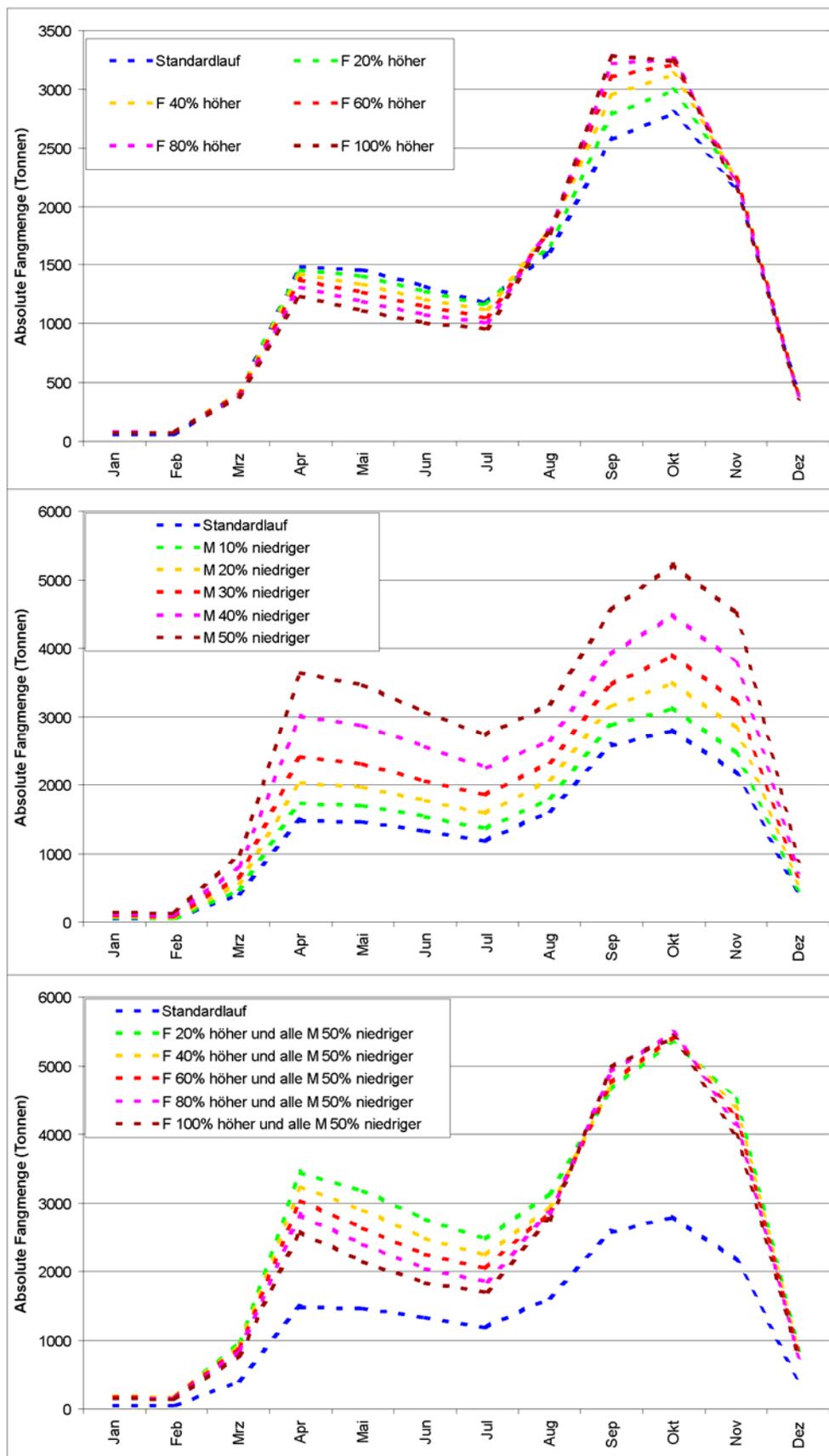


Abbildung 3-61: Absolute Fangmengen bei verschiedenen Mortalitätsregimes. Oben: Effekte erhöhter fischereilicher Sterblichkeit (höherer Fischereiaufwand) im Vergleich zum Standardlauf. Mitte: Effekte verminderter natürlicher Sterblichkeit (Niedergang der Prädatoren) im Vergleich zum Standardlauf. Unten: Effekte erhöhter fischereilicher Sterblichkeit bei um 50% verminderter natürlicher Sterblichkeit.

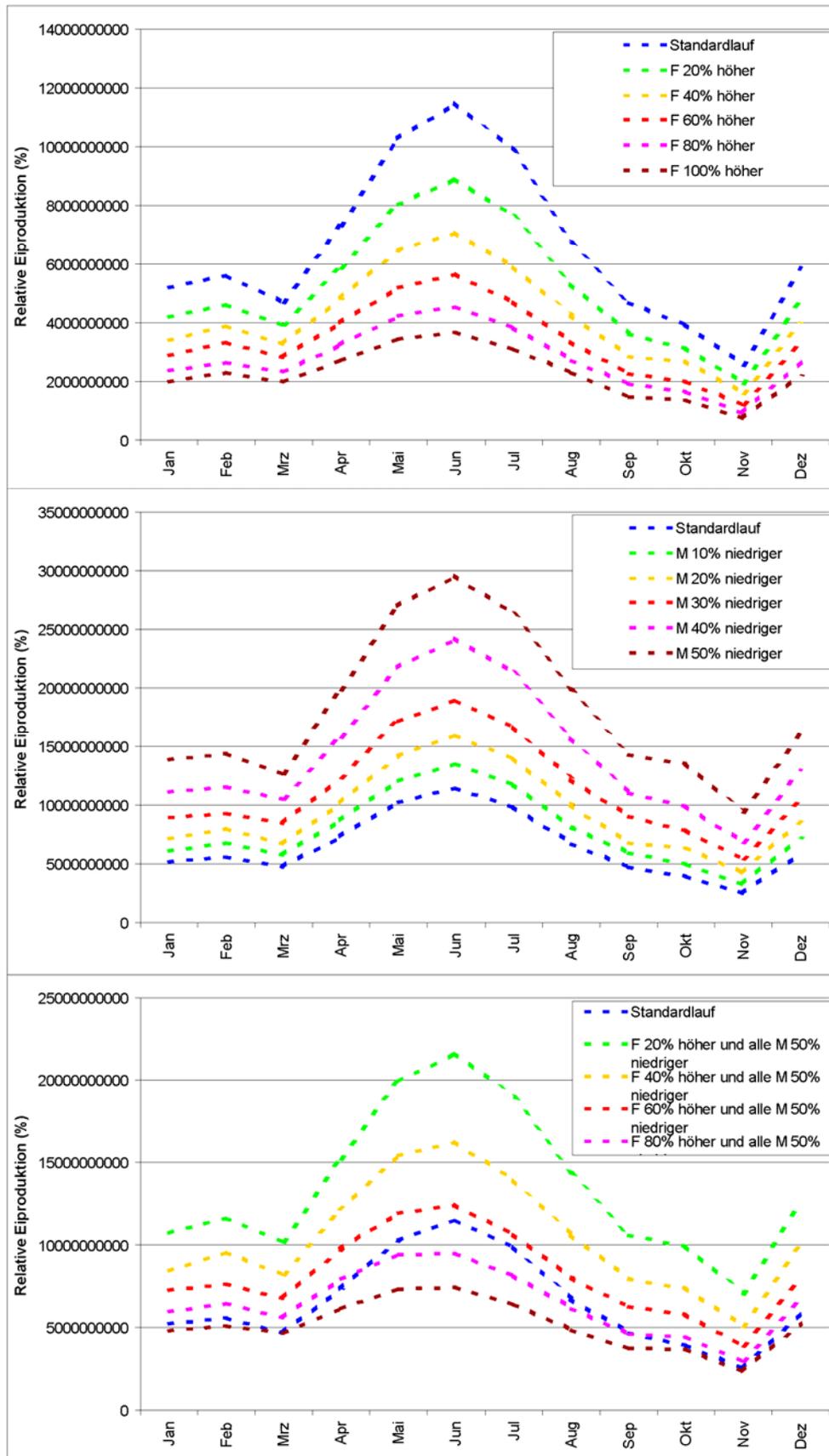


Abbildung 3-62: Absolute Eiproduktion bei verschiedenen Mortalitätsregimes. Oben: Effekte erhöhter fischereilicher Sterblichkeit (höherer Fischereiaufwand) im Vergleich zum Standardlauf. Mitte: Effekte verminderter natürlicher Sterblichkeit (Niedergang der Prädatoren) im Vergleich zum Standardlauf. Unten: Effekte erhöhter fischereilicher Sterblichkeit bei um 50% verminderter natürlicher Sterblichkeit.

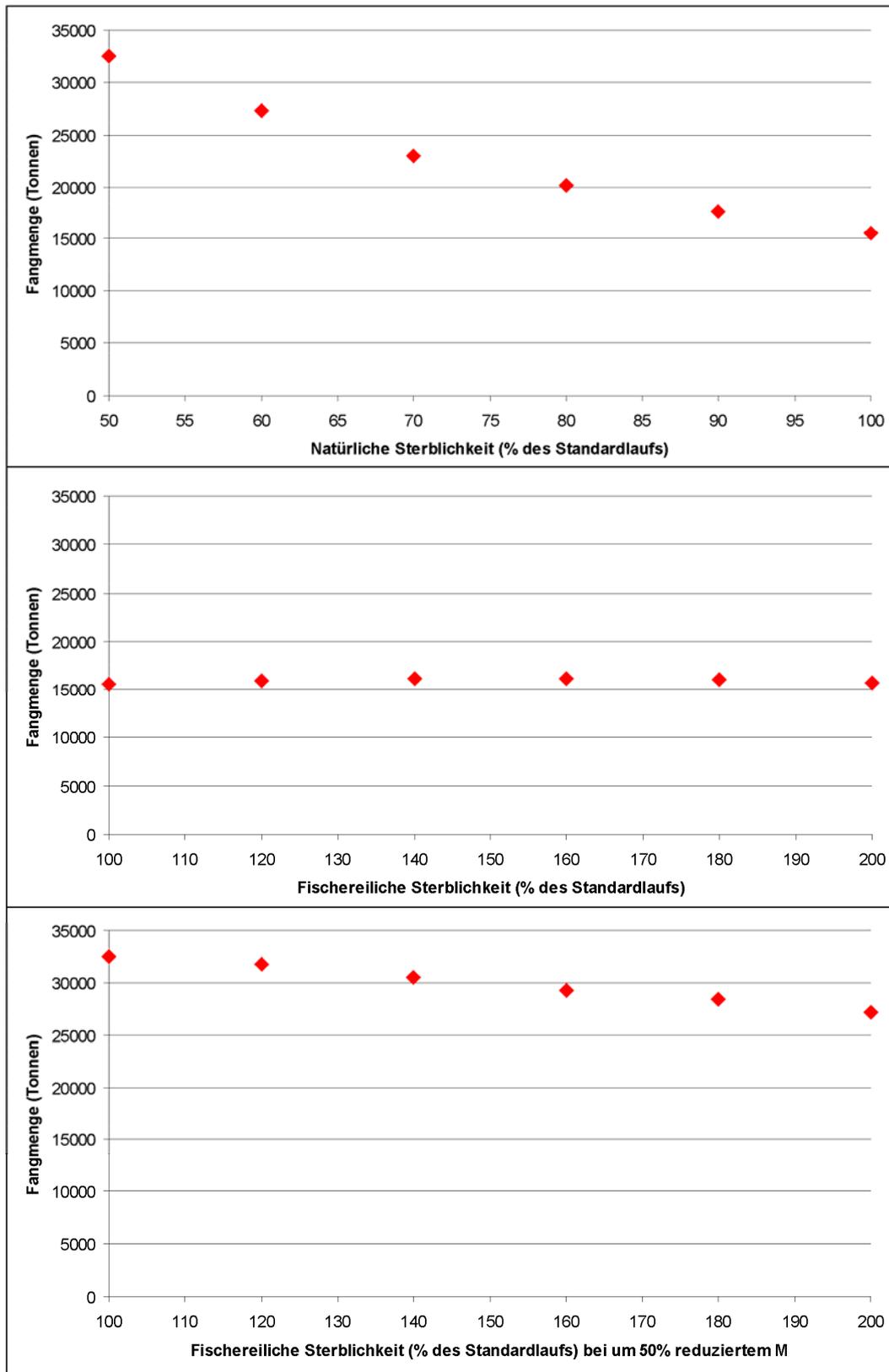


Abbildung 3-63: Entwicklung des Gesamtjahresfangs bei verschiedenen Mortalitätsregimes. Oben: Effekte verminderter natürlicher Sterblichkeit (Niedergang der Prädatoren) im Vergleich zum Standardlauf (100%). Mitte: Effekte erhöhter fischereilicher Sterblichkeit (höherer Fischereiaufwand) im Vergleich zum Standardlauf (100%). Unten: Effekte erhöhter fischereilicher Sterblichkeit im Vergleich zum Standardlauf (100%) bei um 50% verminderter natürlicher Sterblichkeit.

3.4.3.5.2 Auswirkung durch veränderten Fischereiaufwand bei unterschiedlichen Annahmen des Verhältnisses von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit.

Die Gesamtjahresfangergebnisse aller hier untersuchten Variationsläufe sind in Abbildung 3-64 dargestellt. Bei unveränderten fischereilichen Sterblichkeiten (in der Abbildung mit 100% und durch die durchbrochene grüne Linie gekennzeichnet) gelten die in der Legende angegebenen Verhältnisse von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit. In allen drei Fällen ergibt die Summe der natürlichen und fischereilichen Sterblichkeit (und somit Z, die Gesamtsterblichkeit) bei unverändertem F einen Wert von 5,5, wie er für den Standardlauf, basierend auf der Arbeit von Hufnagl et al. (2010a) erarbeitet wurde.

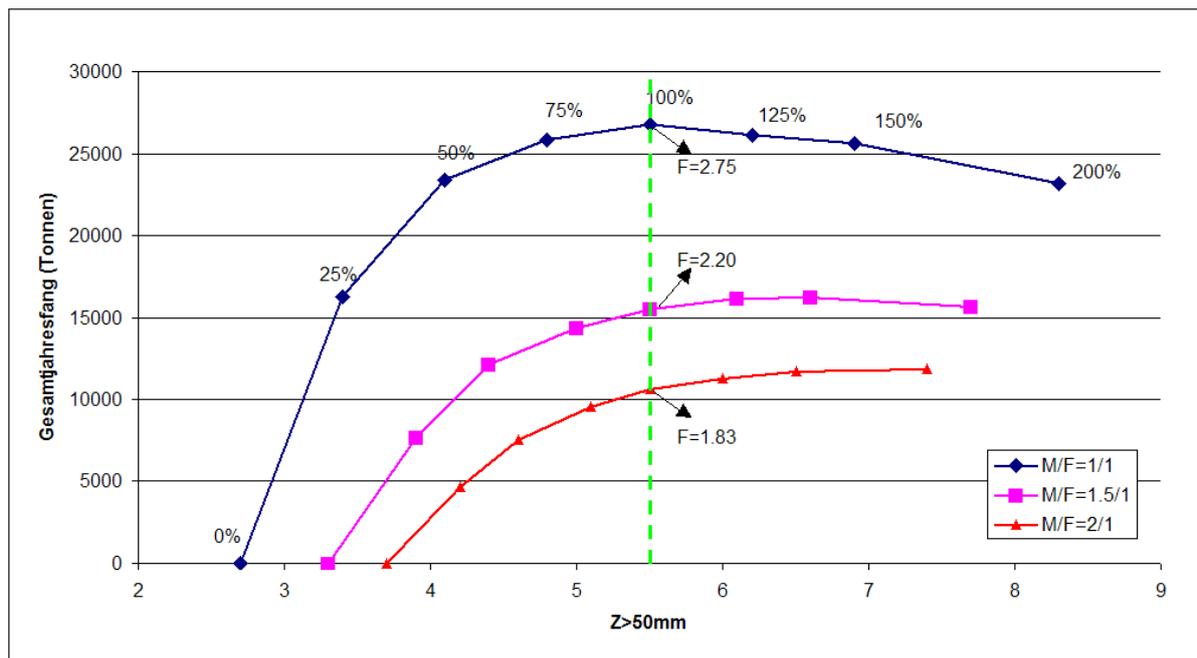


Abbildung 3-64: Gesamtjahresfang in Abhängigkeit der Sterblichkeiten und in der Simulation angenommener M/F-Verhältnisse. X-Achse: Gesamtsterblichkeit Z. Y-Achse: Gesamtjahresfang, Graphen: die verschiedenen Farben indizieren unterschiedliche M/F-Ratios bei unverändertem F (100%). Die Punkte markieren den Gesamtjahresfang bei modifiziertem F (Prozentwert des unveränderten Wertes, F-Level). Die grüne durchbrochene Linie markiert die Läufe mit unveränderter fischereilicher Sterblichkeit; hier gelten die angegebenen M/F-Ratios und ein Z für Individuen > 50mm von 5,5.

Tabelle 3-1: Prozentuale Veränderung des Gesamtjahresfang gegenüber dem Jahresfang bei unverändertem F bei gegebenem M/F-Verhältnis und variiertem F-Level (Prozentwert in Bezug auf das unveränderte F (100%).

F-Level	M/F-Verhältnis		
	1	1.5	2
0	-100.0	-100.0	-100.0
25	-39.1	-50.3	-56.0
50	-12.6	-21.4	-28.7
75	-3.3	-7.0	-10.1
100	±0.0	±0.0	±0.0
125	-2.4	+4.3	+6.2
150	-4.4	+5.0	+9.9
200	-13.4	+1.3	+11.6

Die prozentualen Veränderungen der Gesamtjahresfänge bei variiertem F (Tabelle 3-1) zeigen, dass deutliche Aufwandssenkungen, die eine Reduktion der fischereilichen Sterblichkeit um beispielsweise ein Viertel erzielen würden, vergleichsweise geringe Ertragseinbußen zur Folge hätten (bei den hier verwendeten M/F-Ratios zwischen etwa 3 und 10%), wohingegen zunehmender Aufwand nicht oder nicht wesentlich in höheren Fängen resultiert. Bei den Läufen mit $M/F=1$ und erhöhten fischereilichen Sterblichkeiten kam es sogar zu Fangeinbußen.

Die Aussage, dass signifikante Aufwandsreduktionen in geringeren Fangeinbußen resultieren, führt zu der Frage, wie sicher man sich dessen angesichts der Modellannahmen sein kann. Man kann aus den oben behandelten Ergebnissen und unveränderten Sterblichkeiten extrapolieren, bei welchem M/F-Verhältnis 25% oder 50% geringere fischereiliche Sterblichkeit zu einer Fangeinbuße von ebenfalls 25% oder 50% führen (Abbildung 3-65). Dies dient der Plausibilitätsprüfung der Modellannahmen und gibt einen Eindruck über die Aussagekraft der oben gezeigten Ergebnisse.

Der Standardlauf verwendet ein M/F-Verhältnis von 1/1.5 (Kapitel 2.5.2.3). Erst wenn man mehr als doppelt so viele Räuber annimmt, wie in diesem Kapitel plausibel erläutert, bei einem M/F-Verhältnis von 3.3, führt eine 50%-Verringerung der fischereilichen Sterblichkeit auch zu einer Reduktion des Fangs von mehr als 50%. Bei der 25%-Verringerung von F muss man sogar etwa dreimal so hohen Fraßdruck (Ratio von 4.3 /1) annehmen um anteilsgleiche Fangeinbußen zu verzeichnen.

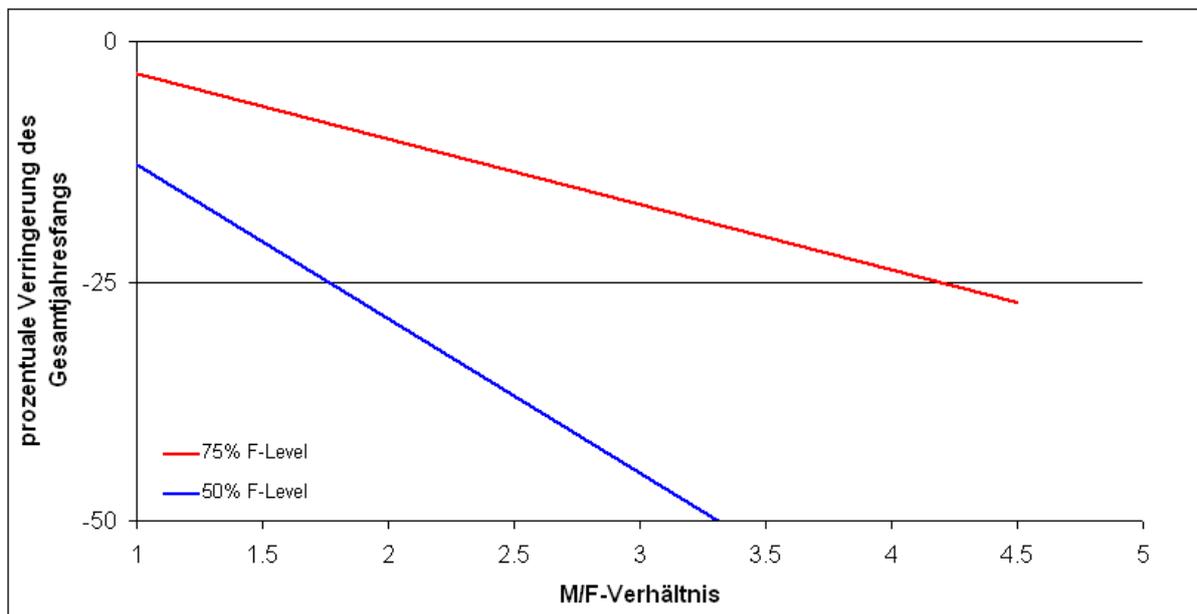


Abbildung 3-65: Linear extrapolierte, prozentuale Verringerung des Gesamtjahresfangs in Abhängigkeit des M/F-Verhältnisses. X-Achse: Verhältnis von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit. Y-Achse: prozentuale Fangeinbußen bei reduzierter fischereilicher Sterblichkeit. Graphen: Reduktion der fischereilichen Sterblichkeit um 25% (rot, 75% F-Level) und um 50% (blau, 50% F-Level).

3.4.3.5.3 Auswirkungen des Verhältnisses der Frühjahrsfänge zu den Herbstfängen des Vorjahres

Obwohl die Nordseegarnele das ganze Jahr über laicht, sorgen saisonal variierende Sterblichkeiten, Wachstum, und Entwicklungszeiten dafür, dass faktisch von Spätsommer bis in das späte Frühjahr dieselbe Kohorte befishet wird.

Summiert man die Fänge der Monate Januar bis Juni und trägt ihr Verhältnis zu den Fangsummen der zweiten Jahreshälfte des Vorjahres auf (Abbildung 3-66), so wird deutlich, dass mit zunehmender Sterblichkeit die Fänge der Monate Januar bis Juni relativ zum Herbstfangmaximum kleiner werden. Anders ausgedrückt, sterben mit zunehmendem Z die Garnelen bereits im Herbst und können somit im darauffolgenden Frühjahr keinen Fang mehr generieren.

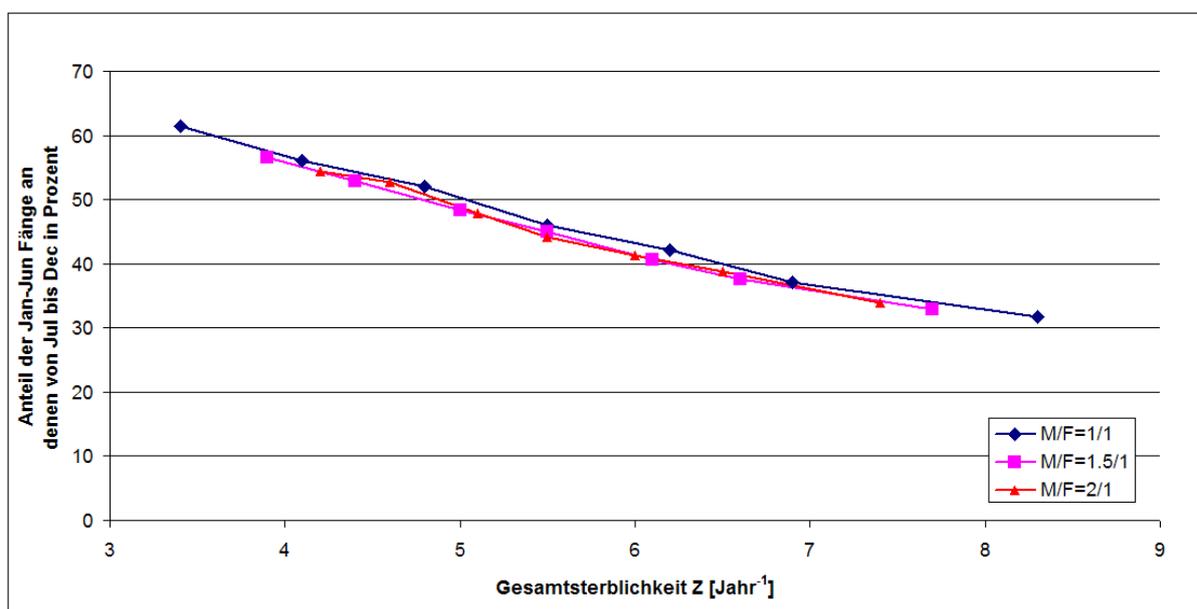


Abbildung 3-66: Prozentualer Anteil der Frühjahrsfänge an denen der zweiten Jahreshälfte in Abhängigkeit der Gesamtsterblichkeit und dem M/F-Verhältnis.

Im Umkehrschluss kann dies genutzt werden um aus monatlich aufgelösten Fangstatistiken die Sterblichkeit Z zu bestimmen.

Hierzu wurde eine exponentielle Funktion an die Daten in Abbildung 3-66 mit den Anteilen der Frühjahrsfänge an den Herbstfängen des Vorjahres als x -Werte und den Sterblichkeiten als y -Werten gefittet. Das Ergebnis, mit $R^2 = 0.998$ war

$$y = 19.197 * e^{-0.028 * x}$$

Gleichung 3-1: Modell zur Berechnung der Gesamtsterblichkeit Z aus den Anteilen (x) der Fänge von Januar bis Juni an den Fängen von Juli bis Dezember des Vorjahres.

Berechnet man nun aus den Anteilen der Fänge von Januar bis Juni an den Fängen von Juli bis Dezember des Vorjahres aus den deutschen und niederländischen Angaben (die bei weitem die Mehrheit der Fänge ausmachen) aus ICES 2007 die Gesamtsterblichkeit von *Crangon crangon* der letzten Jahre aus, ergibt sich das in Abbildung 3-67 und Abbildung 3-68 dargestellte Bild.

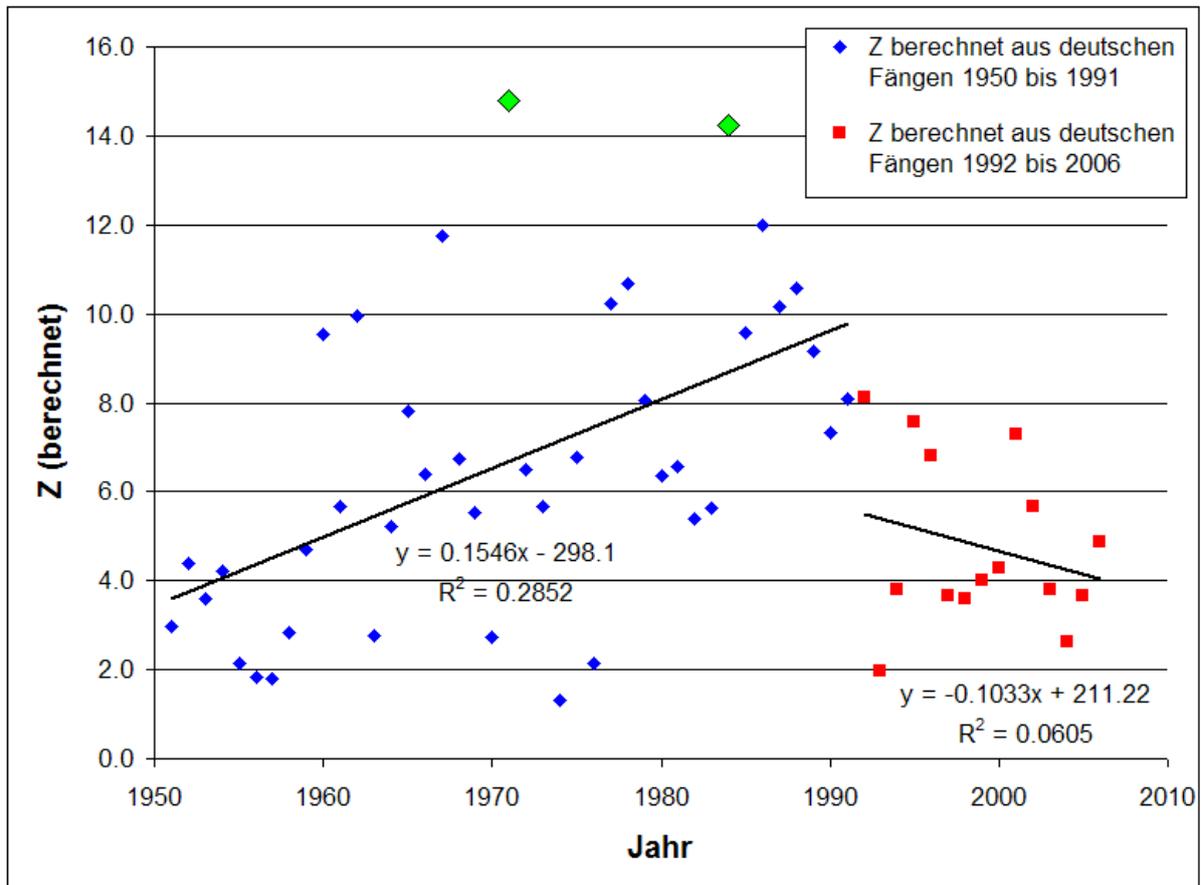


Abbildung 3-67: Gesamtsterblichkeit Z berechnet aus deutschen, monatlichen Fängen (ICES 2007) mit der Gleichung 3-1. Die Daten für die Periode 1950 bis 1991 wurden in blau, die der Periode 1992 bis 2006 in rot markiert und jeder Periode eine eigene lineare Trendlinie angepasst. Die grünen Datenpunkte markieren Jahre die auf Jahre mit besonders starken Kabeljaubeständen folgten.

Die Sterblichkeiten schwanken von etwa 1.5 bis etwa 12 Jahr^{-1} und verfügen über einen zeitlichen Trend. Sowohl in den deutschen, wie auch in den niederländischen Daten ist ein Anstieg der Sterblichkeit bis zum Beginn der 1990er Jahre zu sehen, danach nimmt Z ab.

Für beide Datensätze gilt, dass die höchsten errechneten Z in Jahren auftreten (1971, 1984), die auf Jahre mit besonders hohen Kabeljaubestandszahlen folgen (1970, 1983, Tiews 1990). Im deutschen Datensatz berechnen sich die Z dieser Jahre auf sogar 14.8 Jahr^{-1} (1971) bzw. 14.2 Jahr^{-1} (1984).

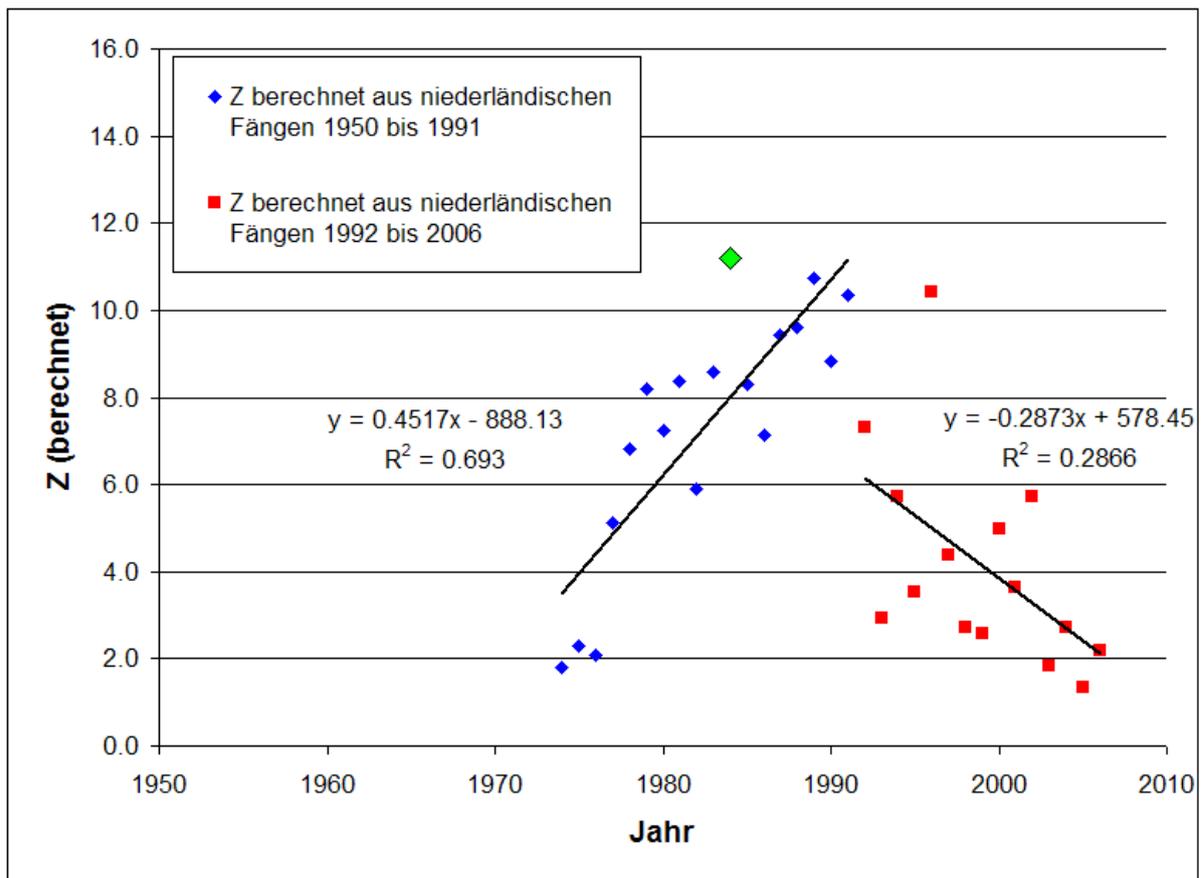


Abbildung 3-68: Gesamtsterblichkeit Z berechnet aus niederländischen, monatlichen Fängen (ICES 2007) mit der Gleichung 3-1. Die Daten für die Periode 1974 bis 1991 wurden in blau, die der Periode 1992 bis 2006 in rot markiert und jeder Periode eine eigene lineare Trendlinie angepasst. Der grüne Datenpunkte markiert ein Jahr das auf ein Jahr mit besonders starkem Kabeljaubeständen folgte.

3.4.4 Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten

Mit der Anwendung des Modells in anderen Seegebieten sollte der Frage nachgegangen werden, ob die Abbildung des Eiproduktionsminimums im Herbst auch in diesen Läufen und unter Beibehaltung des minimalen Laichalters von 185 Tagen bestand haben würde.

Betrachtet man die Ergebnisse der relativen Eiproduktion (Abbildung 3-69 und Abbildung 3-70), so fällt auf, dass die Läufe mit den länderspezifischen Temperaturen aber ohne ihren eigenen, neu berechneten Laichindex den länderspezifischen Laichindex schlechter abbilden als die Läufe, die auch den für diese Seegebiete errechneten Laichindex verwenden. Beim England-Lauf werden Sommermaximum und Einsetzen des Herbstminimums zwei bis drei Monate später errechnet als im Laichindex-Muster. und Im Dänemark-Lauf wird zwar das Sommermaximum gebildet, das Winterminimum setzt aber zu spät ein.

Wenn ein länderspezifischer Laichindex verwendet wird, wird das Eiproduktionsmuster näherungsweise getroffen.

Am minimalen Laichalter wurde in diesen Fällen nichts geändert, es scheint auch unter den Bedingungen der alternativen Seegebiete zutreffend zu sein, das Herbstminimum auf einen Kohortenwechsel und das postulierte minimale Reifungsalter zurückzuführen.

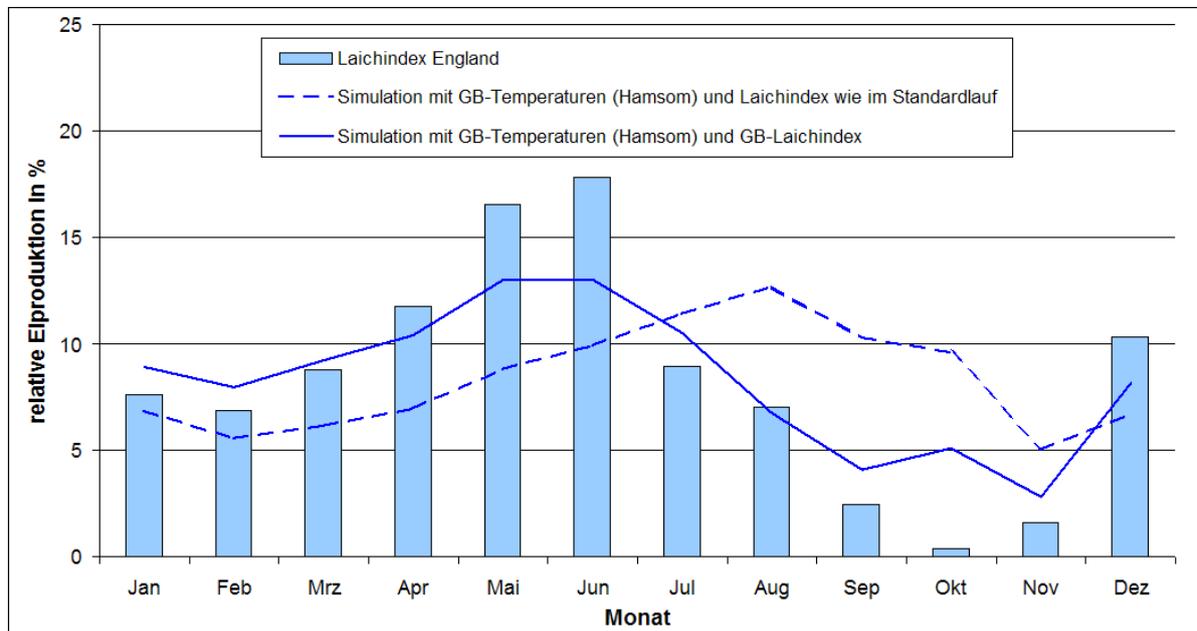


Abbildung 3-69: Relative Eiproduktion in den England-Simulationen

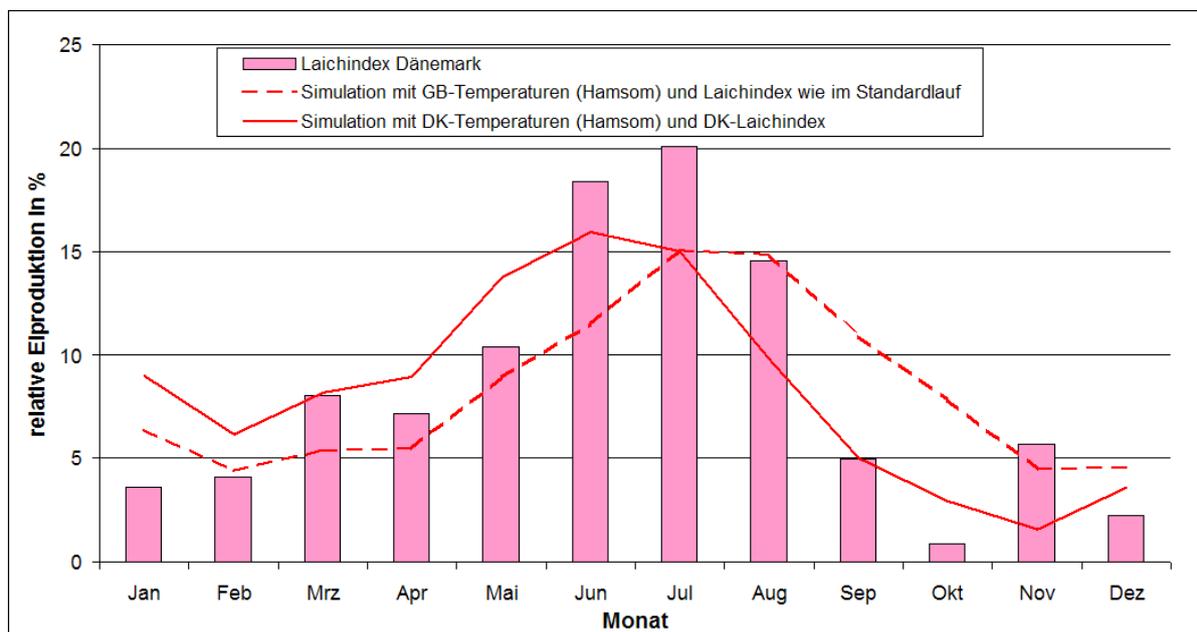


Abbildung 3-70: Relative Eiproduktion in den Dänemark-Simulationen

3.5 Generelle Populationsmuster aus Standardlauf und Zweigeschlechterlauf

Da in den Simulationen, die in dieser Arbeit vorgestellt wurden, alle Modellzustände aufgehoben wurden, konnten eine Reihe Populationsmuster aufgezeigt werden, die im Feld aufgrund von Migration, Beschränkungen der Fanggeräte und dem Umstand, dass man nie die gesamte Population befischen kann, schwer zu messen sind.

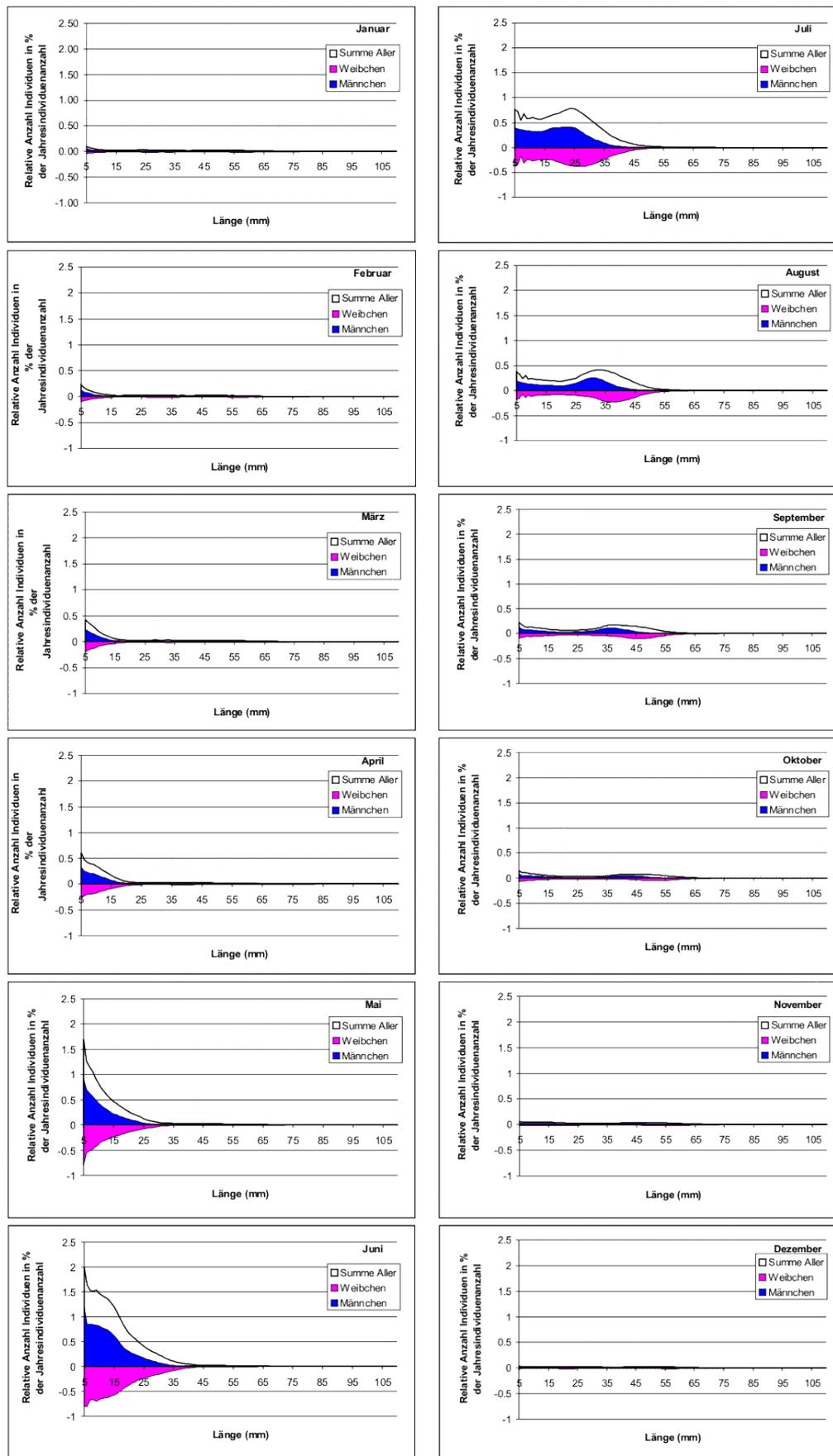


Abbildung 3-71: relative, geschlechtsspezifische Längenhäufigkeit nach Monaten getrennt. Y-Achsenkalierung fixiert.

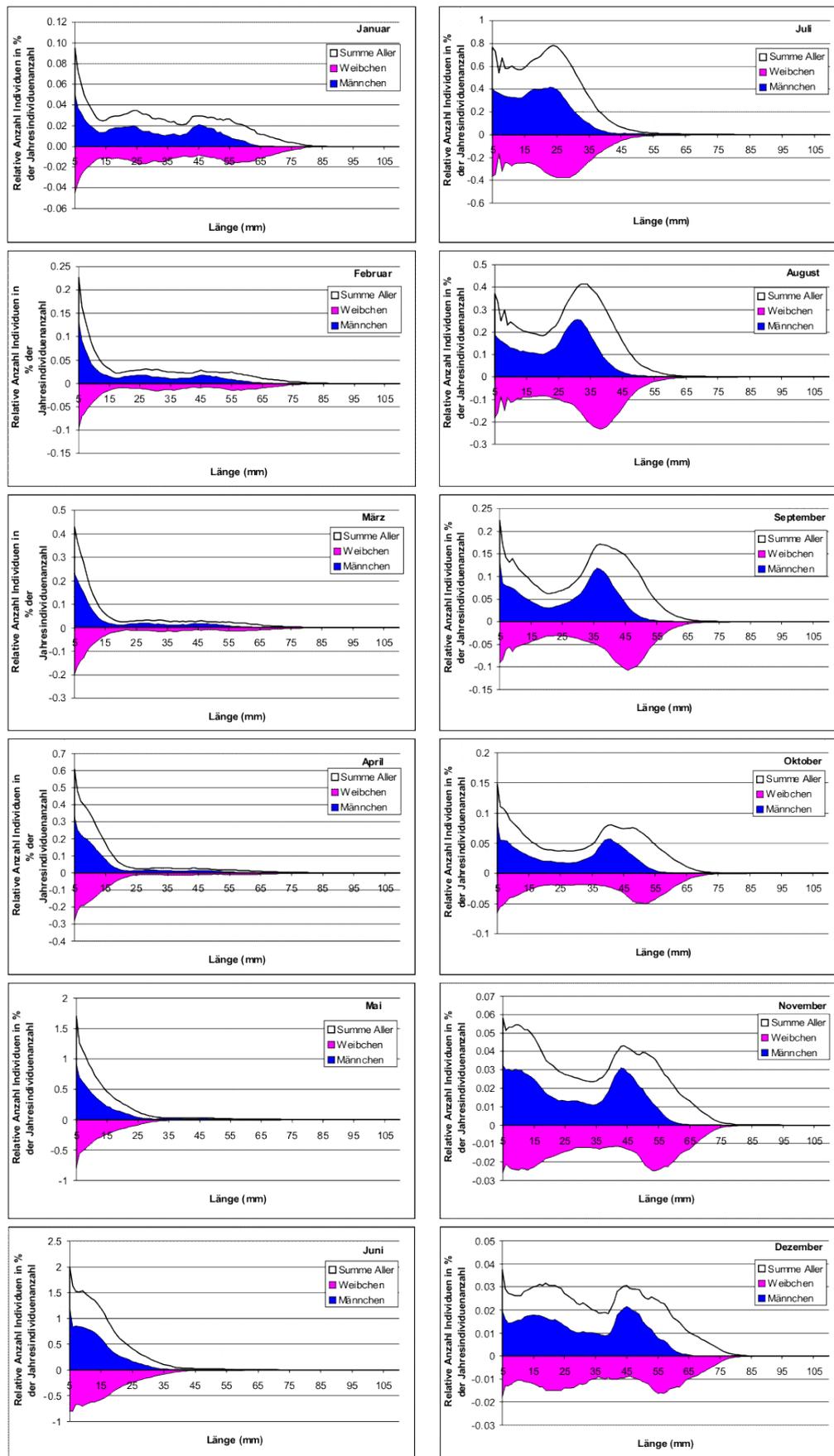


Abbildung 3-72: relative, geschlechtsspezifische Längenhäufigkeit nach Monaten getrennt. Y-Achsenkalierung monatsweise an die Werte angepasst.

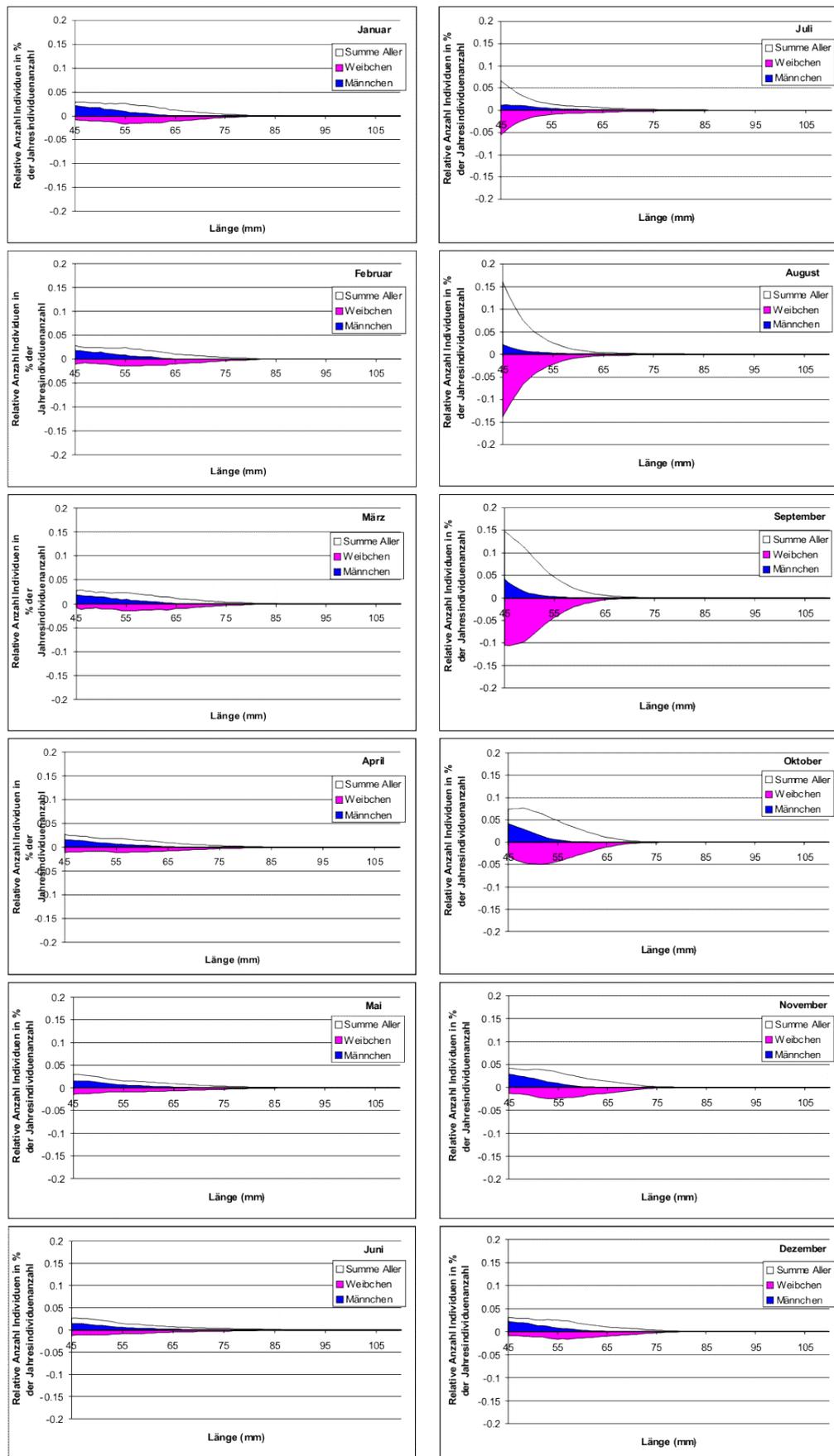


Abbildung 3-73: relative, geschlechtsspezifische Längenhäufigkeit nach Monaten getrennt. Y-Achsenskalierung fixiert. Darstellung auf Längen größer 45mm beschränkt.

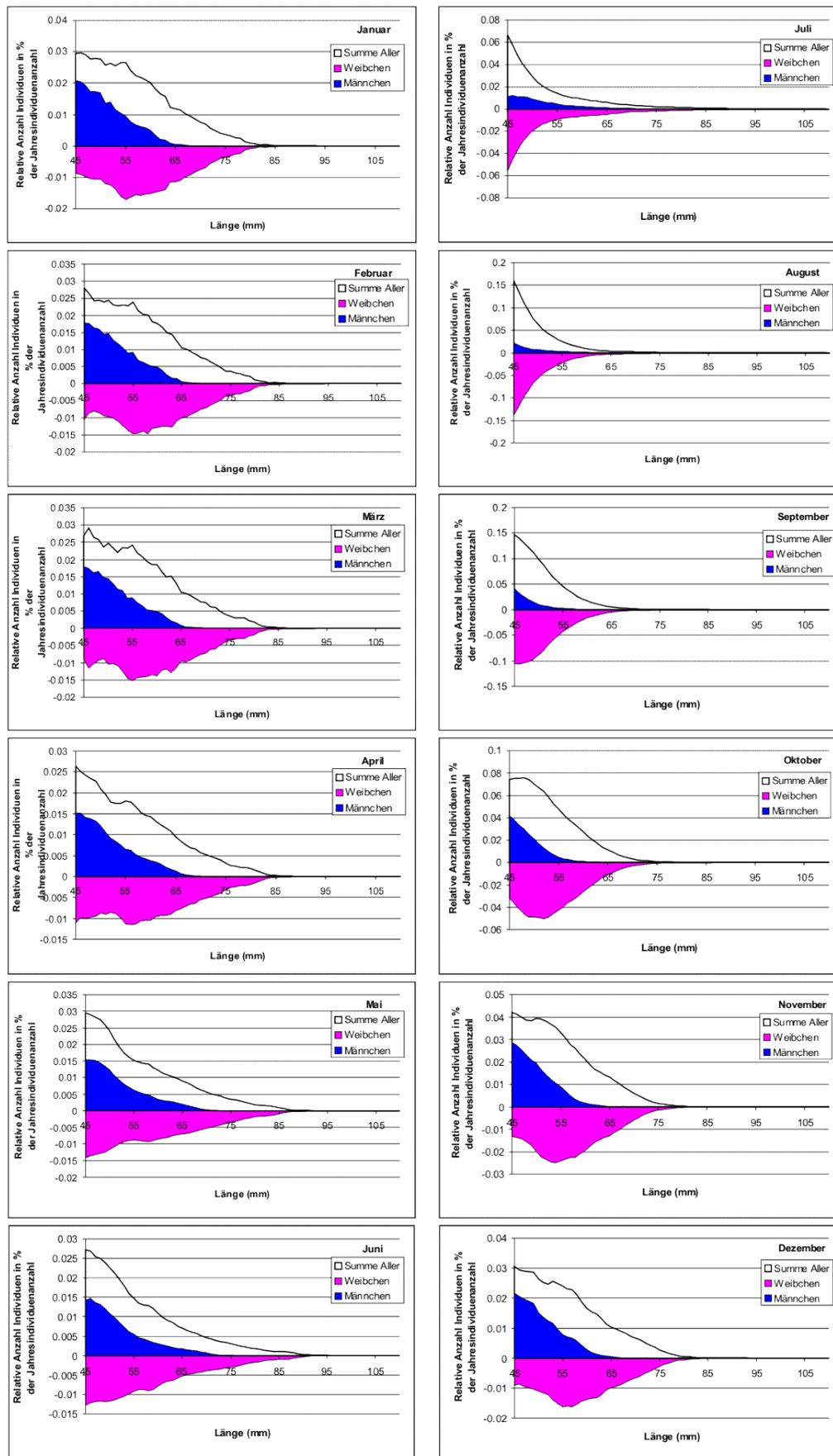


Abbildung 3-74: relative, geschlechtsspezifische Längenhäufigkeit nach Monaten getrennt. Y-Achsenkalibrierung monatsweise an die Werte angepasst. Darstellung auf Längen größer 45mm beschränkt.

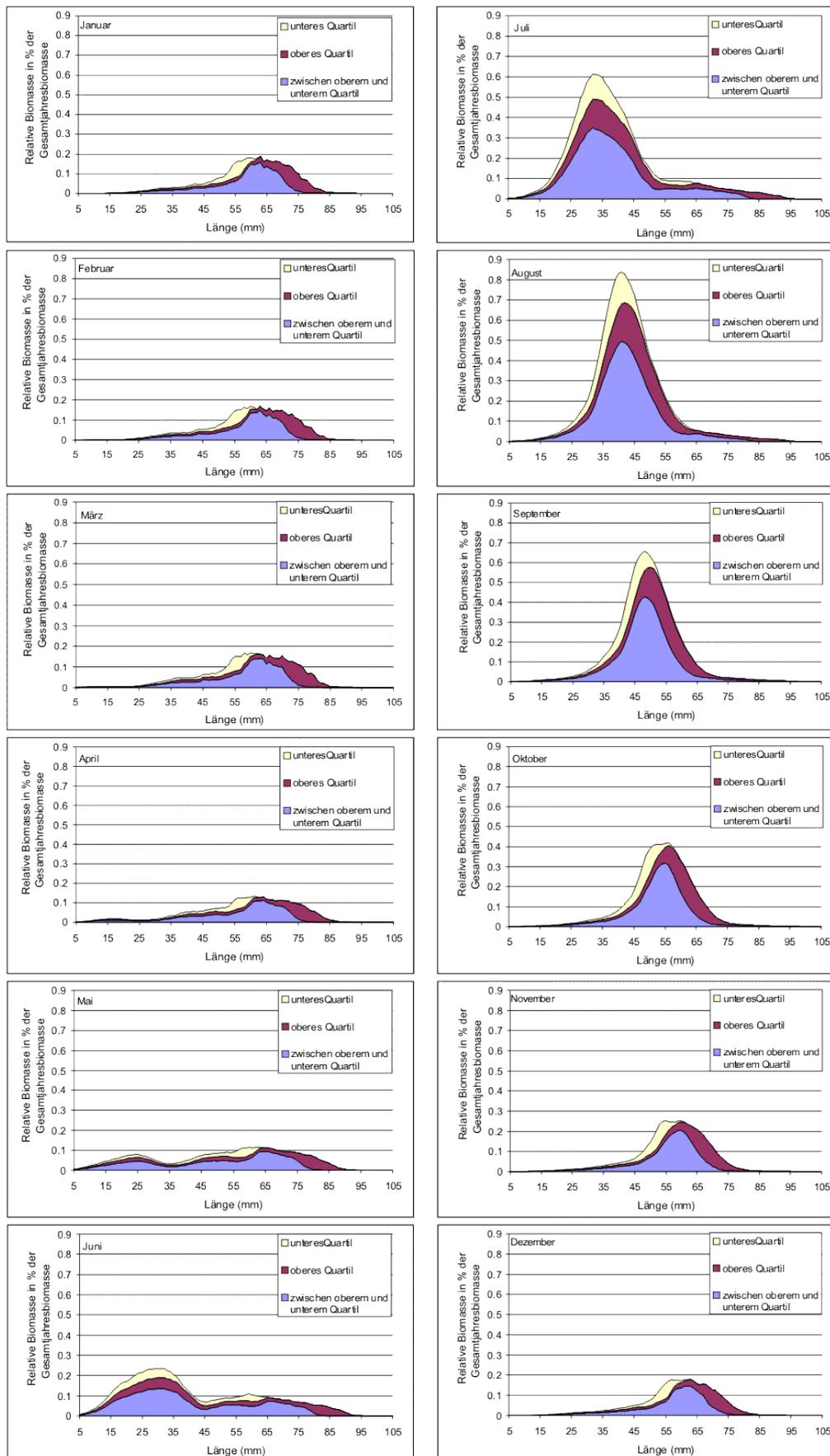


Abbildung 3-75: Monatlich getrennt angegebene, längenspezifische Beiträge zur Biomasseproduktion der 25% schnellst-wachsenden (oberes Quartil), 50% durchschnittlich wachsenden (zwischen den Quartilen) und 25% langsamstwachsenden Tiere (unteres Quartil).

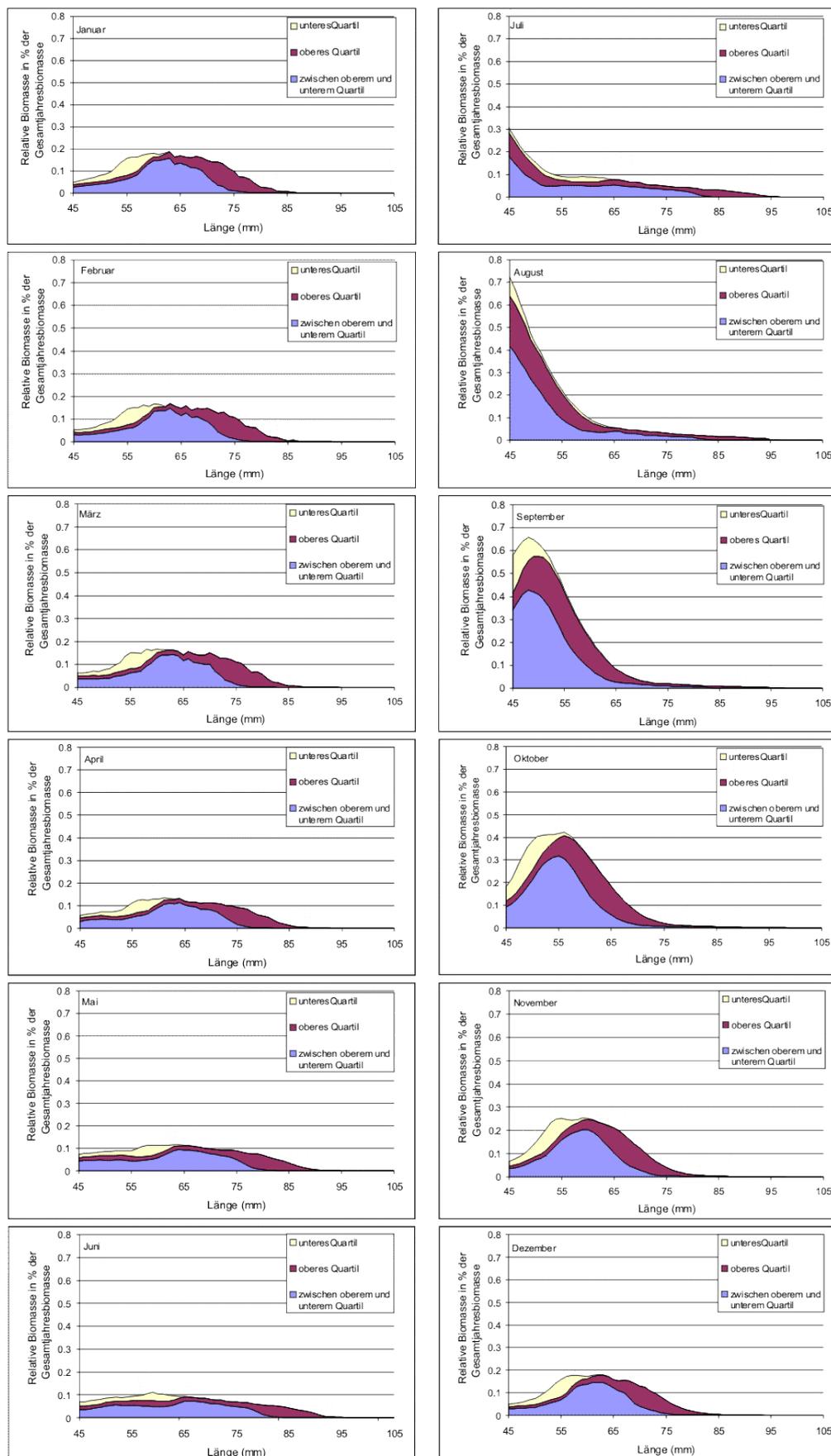


Abbildung 3-76: Monatlich getrennt angegebene, längenspezifische (ab 45mm) Beiträge zur Biomasseproduktion der 25% schnellst-wachsenden (oberes Quartil), 50% durchschnittlich wachsenden (zwischen den Quartilen) und 25% langsamstwachsenden Tiere (unteres Quartil).

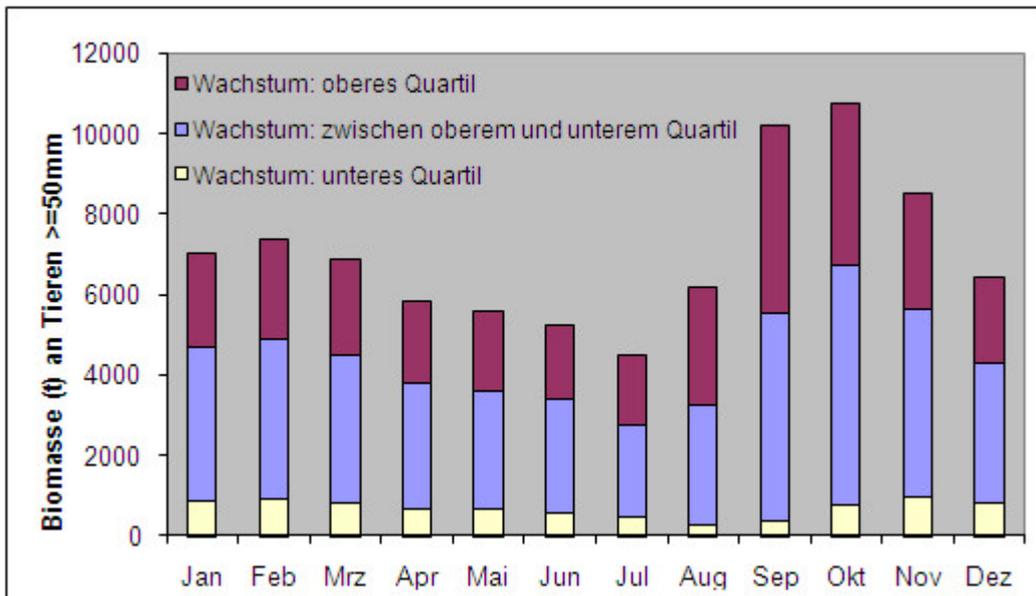


Abbildung 3-77: Monatlich getrennt angegebene, Beiträge zur Biomasseproduktion der 25% schnellst-wachsenden (oberes Quartil), 50% durchschnittlich wachsenden (zwischen den Quartilen) und 25% langsamstwachsenden (unteres Quartil) Tiere ab 50mm.

Diese Muster sollen hier gezeigt werden, da die Parametrisierungen des Modells, denen sie entstammen, durchaus auf Feldbeobachtungen basieren und sie helfen können, unser Verständnis der Lebensweise der Nordseegarnele zu verbessern.

Abbildung 3-71 bis Abbildung 3-74 zeigen monatlich aufgetrennte, geschlechtsspezifische relative Längenhäufigkeiten. Obwohl *Crangon crangon* das ganze Jahr hindurch laicht, sorgen die Saisonalität temperaturabhängiger Prozesse wie Wachstum, Entwicklungszeiten und Mortalität und scheinbar auch ein notwendiges minimales Laichalter dafür, dass die zu unterschiedlichen Zeiten abgelaichten Garnelen zu einer einzigen Jahres-Kohorte zusammenwachsen, die im Verlauf der Monate durch das System wächst.

Gleichzeitig sorgen die unterschiedlichen Wachstümer von Männchen und Weibchen dafür, dass diese Kohorte nicht in einem einzigen distinkten Maximum auf den Graphiken erscheint, sondern die Weibchen den Männchen zeitlich „vorauswachsen“. Noch während die aktuelle Jahreskohorte im System ihrem Ende entgegenlebt, entsteht bei den kleinen Größen bereits die nächste Jahreskohorte. Die vorherrschenden immensen Sterblichkeiten sorgen dafür, dass das Auftreten der Rekruten den Jahreszyklus der Tieranzahlen klar dominiert. Allerdings sterben bei weitem die meisten Tiere, bevor sie ihre Reifelänge erreichen oder zum befischbaren Bestand rekrutieren.

Bei einem Blick auf den Verlauf, den die Biomasse der Population in der Abfolge der Monate nimmt, fällt auf, dass hier eher die größeren Tiere das Muster dominieren. Auch hier kann gut das „Durchwachsen“ einer Jahreskohorte durch das System beobachtet werden (Abbildung 3-76). Dabei fällt deutlich auf, dass vor allem schnell wachsende Individuen das Geschehen dominieren. Die am schnellsten wachsenden 25% der Tiere sind je nach Monat für 33.3 bis 47.1% der Biomasseproduktion verantwortlich. Die am langsamsten wachsenden 25% der Tiere produzieren je nach Monat zwischen 3.7 und 12.8% der Biomasse. Die Biomasseproduktion der dazwischen Liegenden schwankt zwischen 47.9 und 54.3% in den einzelnen Monaten (Abbildung 3-77).

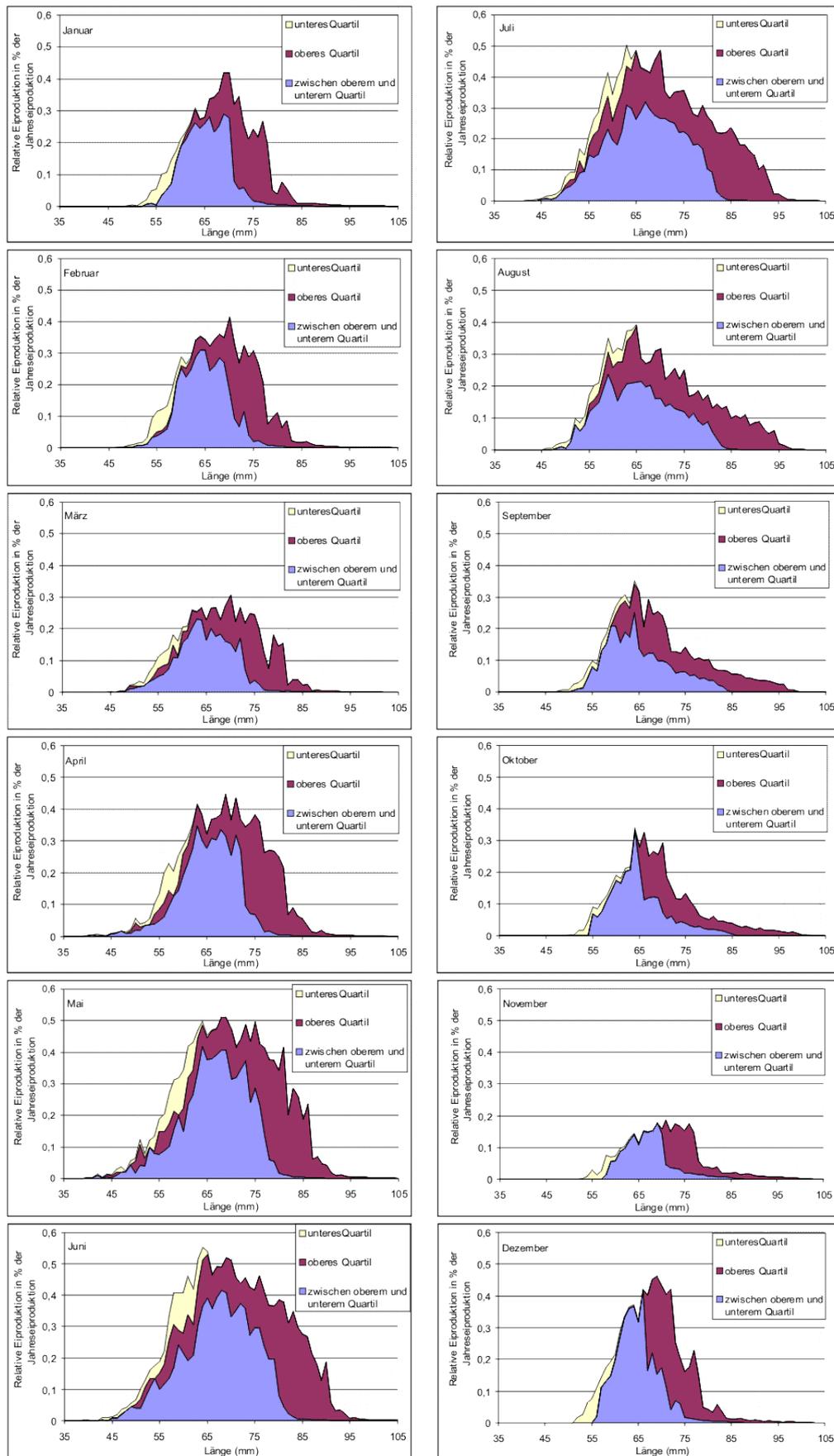


Abbildung 3-78: Monatlich getrennt angegebene, längenspezifische (ab 35mm) Beiträge zur Eiproduktion der 25% schnellst-wachsenden (oberes Quartil), 50% durchschnittlich wachsenden (zwischen den Quartilen) und 25% langsamstwachsenden Tiere (unteres Quartil).

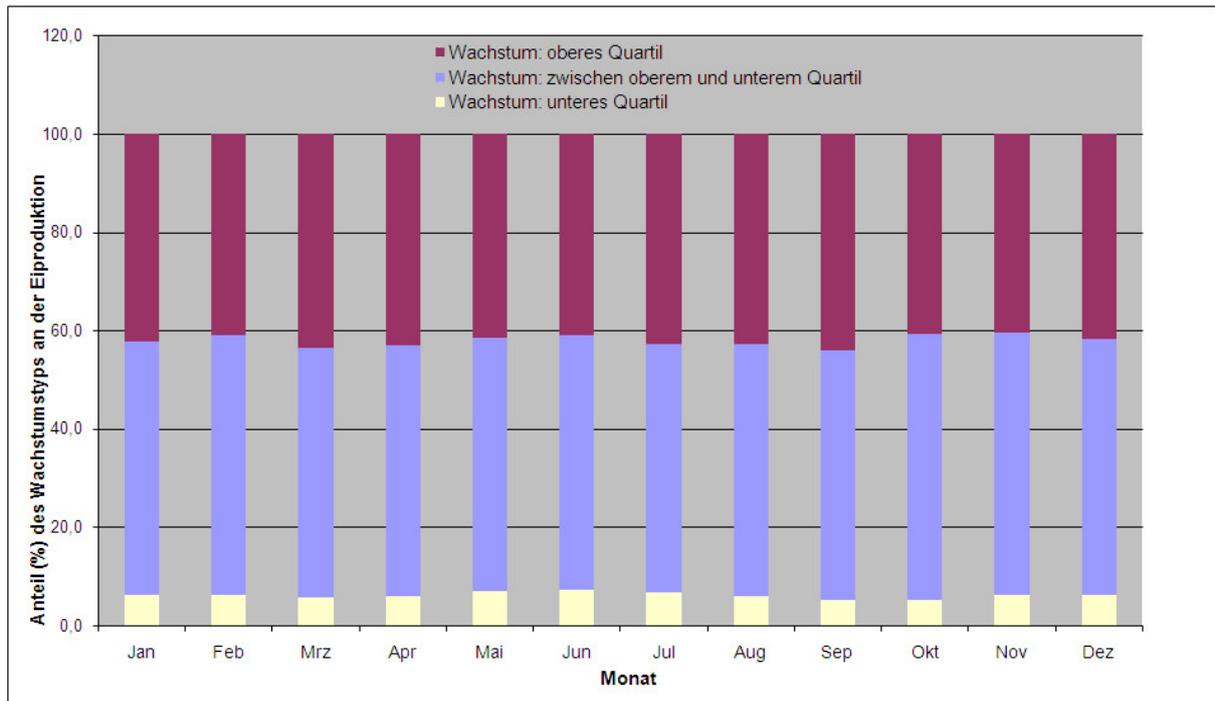


Abbildung 3-79: Monatlich getrennt angegebene, Beiträge zur Eiproduktion der 25% schnellstwachsenden (oberes Quartil), 50% durchschnittlich wachsenden (zwischen den Quartilen) und 25% langsamstwachsenden (unteres Quartil) Tiere.

Noch deutlicher wird die Eiproduktion von den schnellwachsenden Tieren bestimmt (Abbildung 3-78). Das obere Quartil der am schnellsten wachsenden Garnelen ist je nach Monat für 40.3 bis 44% der Eiproduktion verantwortlich, auf das langsam wachsende untere Quartil entfallen gerade einmal 5.2 bis 7.4% der Eiproduktion (Abbildung 3-79).

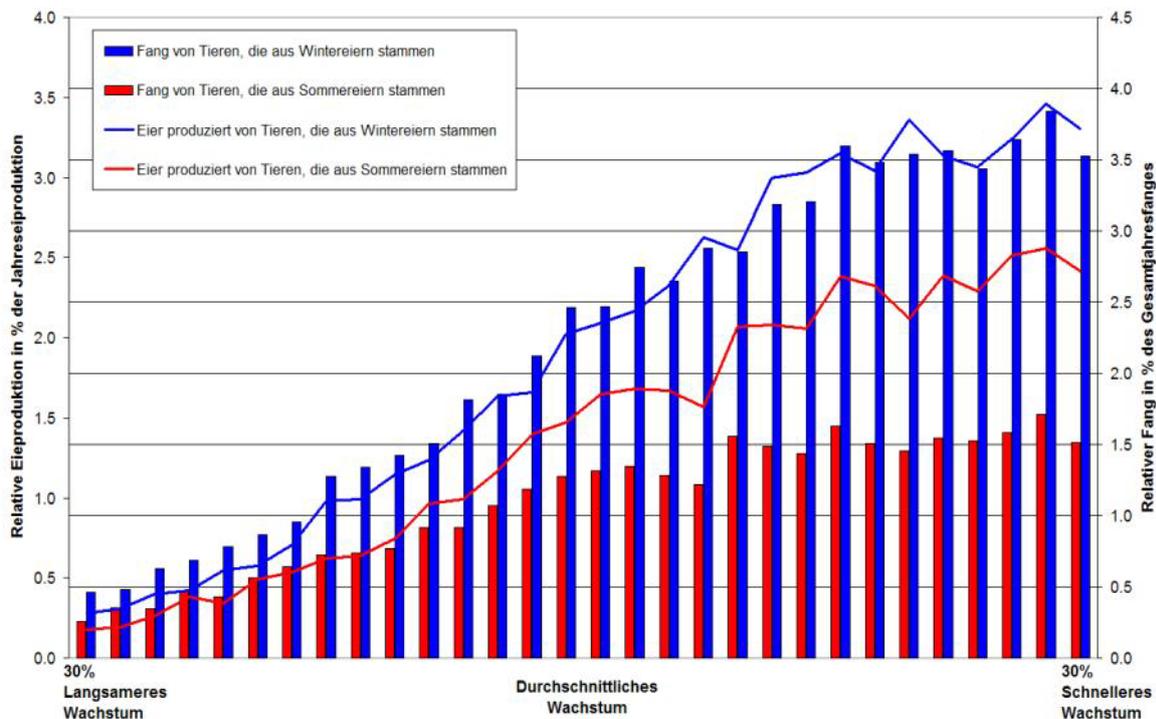


Abbildung 3-80: Anteil der Fanggewichte und Eiproduktion, die durch unterschiedlich schnell wachsende Nordseegarnelen, die aus Sommer- bzw. Winteriern stammen, realisiert werden.

Neben dem individuenspezifischen Wachstum ist auch der Zeitpunkt der Eiablage entscheidend für den Beitrag zu Populationsmustern. Tiere aus Sommereiern erzeugen weit weniger Fanggewicht als solche aus Wintereiern. Auch die Eiproduktion der Tiere aus Wintereiern übersteigt die der Tiere aus Sommereiern. Hier ist der Unterschied aber nicht so deutlich, wie beim Fanggewicht.

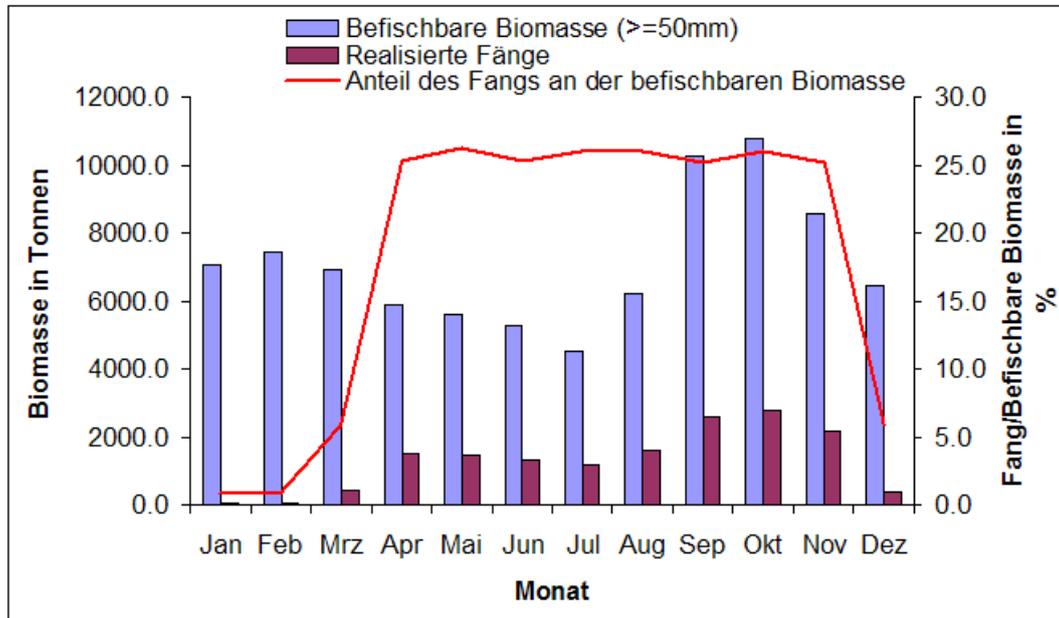


Abbildung 3-81: monatlich angegebene befischbare Biomasse, realisierte Fänge und Anteil der Fanggewichte an der Biomasse.

Anders als im Feld, kann man aus den Simulationsergebnissen die Populationsbiomasse, sowohl monatlich als auch in ihrer Größenstruktur, vollständig angeben. Das Simulationsmodell ist lediglich dadurch beschränkt, dass die Tiere erst mit Eintritt in die Lebensphase der Juvenilen über die Eigenschaften „Länge“ und „Gewicht“ verfügen.

In Abbildung 3-81 sind monatlich aufgetrennt die für die derzeitige Fischerei verfügbare Biomasse (≥ 50 mm Länge) aufgetragen. Ferner finden sich hier die in der deutschen Fischerei durchschnittlich erzielten Fänge und eine Angabe darüber, welcher Anteil der Biomasse damit abgefischt wurde. In den Wintermonaten wird nur ein sehr geringer Teil der verfügbaren Biomasse gefischt (weniger als 5%), im Sommer liegt die Ausbeute bei ca 26%.

Betrachtet man die Größenverteilung der Bestandsbiomasse (Abbildung 3-82) fällt auf, dass lediglich in den Sommermonaten die Population von kleinen, nicht für die Konsumfischerei nutzbaren Tieren dominiert wird. Die größten Tiere mit Längen von mehr als 75mm nehmen nur einen sehr geringen Teil der Gesamtbiomasse ein. Der Längenbereich von 45 bis 49mm der häufig in der Diskussion ist, wenn es um die Absenkung der Verwertungsgrenzen geht, fällt lediglich in den Monaten Juli bis Oktober durch größere Mengen an Biomasse auf. Die kleinsten Tiere von 5-19mm, die als Rekruten auf den Platen des Wattenmeeres ankommen, haben im Jahresverlauf ihren Biomassehöhepunkt erwartungsgemäß im Frühsommer und obwohl sie dann aufgrund ihrer Anzahl die Population dominieren (Abbildung 3-71), macht ihre Biomasse nur einen kleinen Teil der Populationsbiomasse aus.

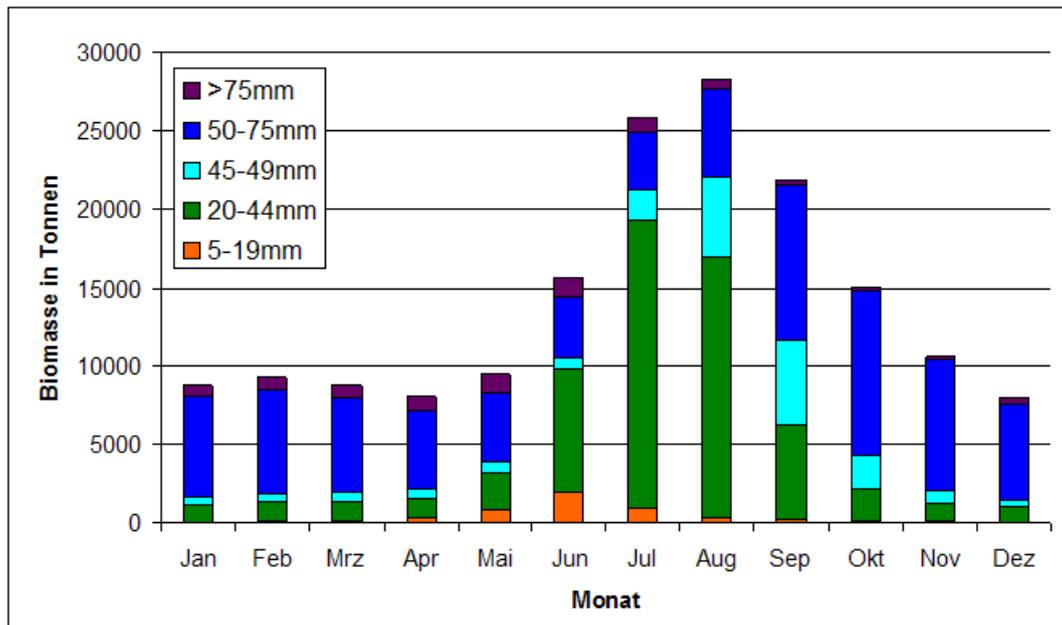


Abbildung 3-82: Biomasse aller Tiere ab 5mm je Monat, die Farben codieren die Längengruppen, wie in der Legende angegeben.

4 Diskussion

4.1 Ermittlung des Standardlaufs

4.1.1 Wachstum

Im Zentrum des hier vorgestellten Simulationsmodells stehen zwei Prozesse. Wachstum und Mortalität. Darüber hinaus hängt die Mortalität vom Wachstum ab, da mit zunehmendem Wachstum weniger Arten und Individuen an Prädatoren zur Verfügung stehen. Auch die Fischerei auf die Nordseegarnele erfasst nur einen Teil des Größenspektrums und ist somit wachstumsabhängig.

Wachstumsraten von *Crangon crangon*, unterscheiden sich in den verschiedenen Studien stark. Es wurden Werte zwischen 0 und 0.1 mm pro Tag (Oh & Hartnoll 2000, Henderson & Holmes 1987), 0.2 – 0.54 mm pro Tag (Beukema 1992) und 0.07 - 0.4 mm pro Tag (Tetard 1985) veröffentlicht und selbst innerhalb einer Größenklasse und bei gleicher Temperatur kann es zu Wachstumsraten von 0 oder auch 0.54 mm pro Tag kommen.

Somit war bislang kein Nachweis darüber zu erbringen, ob das Herbstmaximum in der kommerziellen Fischerei durch die abgewachsenen Tiere erzeugt wird, die als Einwanderungswelle im Mai/Juni beobachtet werden können. Ein recht schnelles Wachstum von durchschnittlich etwa 0.3 mm pro Tag würde hierfür benötigt (Hufnagl 2009). Bei geringeren realen Wachstumsraten, müsste man von einem Lebenszyklus von deutlich mehr als einem, möglicherweise zwei Jahren, ausgehen.

Da die gemessenen Wachstumsraten in der Mehrzahl der Wachstumsstudien geringer vorhergesagt wurden als die benötigten 0.3 mm pro Tag (Beukema 1992, Temming & Damm 2002) wurde in einer Weiterentwicklung (ICES 2003) des Temming und Damm (2002) Modells auf künstlich erzeugte Wachstumsparameter zurückgegriffen, um eben dieses schnelle Abwachsen abzubilden. Die Ergebnisse dieser Simulationen können lediglich dazu dienen, zu bestimmen, welche Muster die Nordseegarnele in Bezug auf das Auftreten von Frühjahrsrekruten, Herbstmaximum und Eiproduktion erzeugt, wenn das Wachstum mit diesen Parametern versehen wird, sind aber nur ein Hinweis auf das Geschehen im Feld, der unter dem Vorbehalt der korrekten Parameterwahl steht

Die Möglichkeit, beobachtete Wachstumsleistungen mit der während des Wachstums verstrichenen Zeit in Beziehung zu setzen, um somit die Wachstumsrate zu bestimmen, wird außerhalb des Labors durch eine wichtige Eigenheit der Krustazeen behindert: Die Tiere verlieren nach der Ekdysis alle Hartteile (Hartnoll 2001). Das Alter der eher schnellwachsenden und sich somit häufig häutenden Nordseegarnele anhand kontinuierlicher Veränderungen an diesen Hartteilen zu bestimmen, wie es beispielsweise bei Fischen anhand der Feinstrukturen der Otolithen üblich ist, ist nicht möglich. Es gibt nur sehr wenige Methoden, um das Alter von Krustazeen zu bestimmen. Einerseits die Messung eines „Alterspigments“ (Lipofuscin), das sich im zentralen Nervensystem mit der Zeit akkumulieren soll (Bluhm & Brey 2001) und mittels Fluoreszenzmikroskop quantifiziert werden kann (Kodama et al. 2005, Bluhm et al. 2002, Vila et al. 2000, Sheehy et al. 1996, Sheehy et al. 1994). Bislang gibt es keine Untersuchung der Nordseegarnele auf dieses Pigment hin. Bei anderen Arten scheint es jedoch, als ob erst nach zwei Jahren eine ausreichende Akkumulation vorlag, um

verlässliche Messungen vornehmen zu können. *Crangon crangon* unterliegt jedoch einer Mortalität, die die überwältigende Mehrheit aller Nordseegarnelen im Feld nicht einmal ein Jahr alt werden lässt. Hartnoll (2001) nennt zwei weitere Methoden zur Altersbestimmung von Krustaceen: Die eine nutzt verschiedene Radionuklide und ist sehr teuer, kann aber nur zur Bestimmung der vergangenen Zeit seit der letzten Häutung genutzt werden. Diese Zwischenhäutungsintervalle sind jedoch bei *Crangon* sehr kurz (Meixner 1969). Die andere Methode zielt auf die Untersuchung einer Kalkstruktur des Infracerebralorgans. Diese Struktur konnte bislang allerdings nur bei Hummerartigen (Nephropidae) nachgewiesen werden.

Bei *Crangon* sind aber auch längenbasierte Methoden, wie Kohortenverfolgungen aufgrund längenabhängigem und saisonalem Migrationsverhalten (Boddeke 1976, van der Baan 1975, Hartsuyker 1966, Taylor & Collie 2003, Berghahn 1983, Pihl & Rosenberg 1982, van der Baan 1975) schwierig. Es kann nicht sichergestellt werden, dass dieselbe Kohorte bei einem Fang zu einem späteren Zeitpunkt erneut befishet wird. Die Nordseegarnele laicht annähernd das ganze Jahr hindurch (Siegel et al. 2008, Kuipers & Dapper 1984). Im Feld ergeben sich dann Längenbereiche, in denen sich, durch unterschiedliche individuelle Wachstumsleistungen, langsamer gewachsene und früher gelaichte sowie schneller gewachsene und später gelaichte Individuen mischen. Es gibt viele Gründe für individuell variierende Wachstumsleistungen. Neben individuellen Temperatur- und Salinitätshistorien, der erhältlichen Nahrung können auch genetische Faktoren und unterschiedlichste Stressoren das Wachstum beeinflussen (Weetmann et al. 2007, Beaumont & Croucher 2006, Gitterle et al. 2005).

In einer kontrollierten Laborumgebung sollten die oben beschriebenen Probleme längenbasierter Methoden nicht auftreten. Zur Bestimmung des Wachstums stellen Laborversuche also theoretisch eine sinnvolle Alternative dar. Hier ergibt sich allerdings ein konzeptionelles Problem: um die Situation im Feld zu erklären, wird die mittlere Wachstumsrate im Feld gesucht. Im Labor erhält man jedoch Wachstumsraten als Funktion der Futtermenge und -qualität. Kennt man die Futtermengen und -qualitäten im Feld nicht, sind die Ergebnisse von beschränktem Nutzen. In der praktischen Durchführung solcher Versuche (review in Hufnagl 2009) zeigte sich zudem eine sehr große Variabilität der Ergebnisse, die zum Teil auf die Futterqualität zurückgeführt wurden.

Neue, systematische Wachstumsversuche wurden von Hufnagl & Temming (2011) durchgeführt. Kontrollierte Fütterung mit submaximaler Rationsgröße sind im Labor kaum machbar. Da darüber hinaus eine Aussage über die Rationen im Feld nicht getroffen werden konnte, entschied man sich für einen Maximalansatz. Die Frage, ob es überhaupt ausreichend große Wachstumsraten bei *Crangon* gibt, die eine Verbindung zwischen der Länge der Frühjahrsrekruten und der Länge der im Herbst das Fangmaximum bildenden Tiere nahelegen würden, war der Ausgangspunkt für diese Studie. Mit möglichst natürlichem Futter (Lebendplankton aus der Nordsee und Polychaeten) wurden die Garnelen *ad libitum* gefüttert. Ferner kalkulierte er Wachstumsraten auf Basis von Literaturdaten. Die Ergebnisse zeigten höhere Wachstumsraten bei gleicher Länge und Temperatur für Tiere, die noch nicht überwintern mussten. Statt durchschnittlichen Wachstumsraten zu berechnen, wurde das Wachstumsmodell über eine Quantilregression an das 75. Perzentil angepasst. Die Annahme, dass aufgrund der hohen Mortalität nur schnellwachsende Individuen zu den Adulten rekrutieren, bildete die Basis dafür. Erst mit den Ergebnissen dieser Methode konnten

die Rekruten des Spätfrühjahrs mit den kommerziellen Fangmaxima im Herbst in Verbindung gebracht werden. Die durchschnittlichen Wachstumsraten wurden außerdem geschlechtsspezifisch berechnet. Die Wachstumsraten der Weibchen lagen in etwa im Bereich der an das 75. Perzentil angepassten Wachstumsraten beider Geschlechter. Die der Männchen lagen noch unterhalb der mittleren, beidgeschlechtlichen Raten lagen.

Neben den Hufnagl'schen Wachstumsparametern existieren noch jene aus Kuipers & Dapper (1984) die auf unveröffentlichten Daten von Mark Fonds (NIOZ) basieren und keine Geschlechtsspezifität besitzen sowie die künstlich von ICES (2003), en detail beschrieben in Lüthje (2002), angepassten Parameter (die so gewählt sind, dass sie das Abwachsen der 15mm langen Tiere im Juni bis in den Herbst hinein auf 50mm erzeugen). In dieser Arbeit wurden vier verschiedene Läufe durchgeführt, um die Variante zu bestimmen, die am besten mit den unabhängigen Feldbeobachtungen übereinstimmt. Die Parametrisierungen waren:

- Kuipers & Dapper-Parametrisierung, in dieser Arbeit auch „Wachstum Typ I langsam“ genannt, zwei Varianten der
- ICES (2003)-Parametrisierung (Wachstum Typ I schnell und Wachstum Typ II schnell; Typ II unterscheidet sich durch einen exponentiellen Temperaturterm von Typ I) und
- die Wachstumsparametrisierung der Weibchen nach Hufnagl

Die Parameter der Temming und Damm Typ II Parametrisierung und die Weibchen-Wachstumsparameter nach Hufnagl haben fast gleiche Werte und die Läufe mit diesen Parametrisierungen ergaben folglich sehr ähnliche Ergebnisse. Sie bildeten die im Feld beobachteten Muster besser ab als die anderen beiden Varianten, die zeitliche Übereinstimmung mit dem Auftreten der im Feld beobachteten Frühjahrs- und Herbstmaxima ist verbesserungswürdig. Die Ei-Produktion wird noch nicht zufriedenstellend abgebildet. Da die Hufnagl-Parameter auf Daten basieren, die Temming und Damm Parameter jedoch technisch erzeugt wurden um ein gewisses Ergebnis zu erzeugen, fällt die Wahl für folgende Simulationen auf die Parameter nach Hufnagl.

4.1.2 Grundlegende Modellierungsentscheidungen

4.1.2.1 Saisonalität der natürlichen Mortalität

Neben verschiedenen Wachstumsvarianten wurden auch weitere Modell-Varianten auf ihre Auswirkungen getestet.

Ein wichtiger Bestandteil der Modellparametrisierung ist die Annahme und Implementierung saisonaler natürlicher Mortalität. Greve & Reiners (1995) zeigten eine Graphik (Abbildung 4-1), die illustriert, warum es in Seegebieten, die Jahreszeiten unterliegen überhaupt saisonale M gibt. Im Jahresverlauf sind im Frühjahr Licht und Nährstoffe limitierend für die Phytoplanktonbiomasseproduktion, die zeitverzögert der limitierende Faktor für das herbivore Zooplankton wird, welches wiederum das carnivore Plankton und auch Larven und Juvenile der Nordseegarnele limitiert, der Fraßdruck für *Crangon crangon* ist eher klein. Bis zu diesem Zeitpunkt ist das Geschehen primär Bottom-Up kontrolliert. Erst im Verlauf des Sommers bietet die Nah-

Angangssituation ausreichend Energie für größere Mengen Crangon-fressender Quallen und planktivorer Jungfische, die Situation wechselt zum Top-Down kontrollierten Zustand mit zunehmenden Prädationsmortalitäten auch für die Nordseegarnele. Erst mit dem Winter stellt sich die anfänglich erläuterte Situation wieder ein, wenn die Nahrungsgrundlage für die Quallen nicht mehr ausreicht und diese sterben. Ein Teil der Fische wechselt mit zunehmender Größe auf andere Beuten. Damit reduziert sich die natürliche Sterblichkeit der Garnelen wieder.

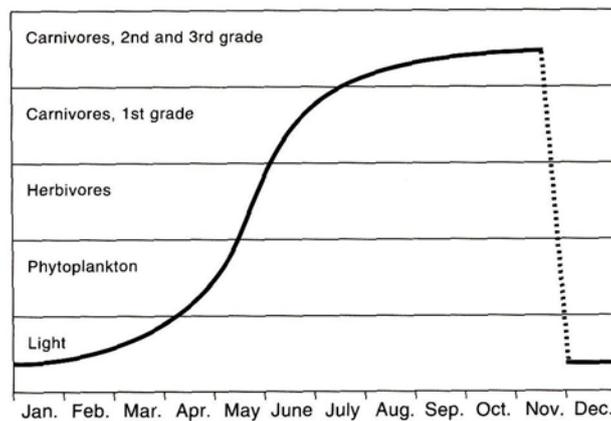


Abbildung 4-1: aus Greve & Reiners (1995) Jährlicher Wechsel der Kontrollparameter im pelagischen Ökosystem der Deutschen Bucht.

Eine über den Jahresverlauf konstante natürliche Sterblichkeit (M), kann in den Simulationen weder das Muster der relativen Häufigkeit der 15mm Rekruten (Abbildung 3-5), noch das der adulten 50mm Tiere abbilden (Abbildung 3-6), um die im Feld beobachteten Muster abzubilden bedarf es einer stark saisonal variablen natürlichen Sterblichkeitsparametrisierung. Die Parametrisierung der in Kapitel 2.5.2.4 erläuterten Annahmen zur Saisonalität der natürlichen Sterblichkeit führen in den Simulationen im Zusammenspiel mit der gewählten Wachstumsparametrisierung zu einer guten Übereinstimmung mit den im Feld beobachteten Herbst- und Frühjahrsmaxima.

Die natürliche Mortalität der Larven und der postlarvalen, kleineren Individuen orientiert sich im Modell grob an der Temperaturentwicklung des Jahresverlaufs. In den Monaten August und September liegt der Höhepunkt der Mortalität vor. Dann ist auch im Feld die Zahl der Crangonräuber am größten und ihr energetischer Umsatz ist höher als zur kalten Jahreszeit. Die großen, adulten *Crangon crangon* (>50mm) erfahren im Simulationsmodell ihre maximale natürliche Sterblichkeit in den Monaten August bis Oktober, da die Angaben von Anonymus (1996) sowie Ergebnisse von Jansen (2002) zeigen, dass die höchste Crangonkonsumtion, vor allem durch Wittling und Kabeljau, im dritten Quartal stattfindet. Dies zeigt auch, dass die Koppelung der Mortalität an die saisonale Wittlings- und Kabeljauanwesenheit im Wattenmeer ein guter Proxy für die Gesamtheit der Räuber der adulten Nordseegarnele darstellt und die Abstraktion und Zusammenfassung der Fraßwirkung aller in Betracht kommenden Räuber der kleineren *Crangon crangon* durch die näherungsweise Koppelung der Mortalität an den temperaturbedingt variierenden Metabolismus der Prädatoren berechtigt ist.

4.1.2.2 Saisonalität der initialisierten Kohortengröße

Werden in den Simulationen die Kohorten mit immer gleichen, also konstanten, Individuenanzahlen initialisiert, anstatt sie proportional zu einem saisonal variierenden Ei-Index zu wählen, wird im Ergebnis des Auftretens der 50mm Tiere (Abbildung 3-6) ein Jahresmuster mit zwei Maxima ausgegeben, eines im Oktober, eines im Juni. Auch die simulierten Fanggewichte (Abbildung 3-7) entsprechen damit nicht den Beobachtungen. Trotzdem ist es interessant zu sehen, dass die Rekrutierung der 15mm (Abbildung 3-5) langen Tiere ein (wenn auch um einen Monat nach hinten verschobenes) Maximum aufweist.

Bemerkenswert ist, dass die Eiproduktion in dem Lauf mit saisonaler Mortalität fast völlig denen der anderen Läufe entspricht. Neben dem vorgegebenem Laichindex zeigt sich hier die steuernde Wirkung, die der saisonale Temperaturverlauf über temperaturabhängige Prozesse wie die Häutung, das Wachstum, die Eientwicklungszeiten und letztlich auch die Mortalität auf das System und somit die Populationsmuster hat.

4.1.2.3 Wahl der Temperatureingangsdaten

Sowohl der Simulationslauf, der, zusätzlich zu den deutschen, die niederländischen Temperaturen nutzt, als auch die Simulation, die die Larven stets dem wärmeren Wasserkörper aussetzt, bilden das Auftreten der 15mm Rekruten, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen, im Juni, also einen Monat früher als der Simulationslauf mit den rein deutschen Temperaturen, ab (Abbildung 3-5).

In den folgenden Vorläufen wurden folglich neben den deutschen auch die niederländischen Temperaturen genutzt, die Larven jedoch im küstenfernen Bereich gelassen. Teilweise bedingt dieses Vorgehen jedoch ebenfalls wärmere Temperaturen für die Larven, da die Wintertemperaturen der küstenferneren niederländischen Messstation höher sind als die der deutschen und im Frühjahr etwas früher zu steigen beginnen. Im restlichen Verlauf des Jahres ähneln die Kurven sich stark (Abbildung 2-15). Diese Parametrisierung bildet eine küstenparallele Verdriftung der Nordseegarnele entlang der niederländischen zur deutschen Küste ab. Auch Temming und Damm (2002) hatten ihre Modellergebnisse mit dem zeitlichen Auftreten des Frühsommer-Höhepunkts der 15mm langen Tiere auf den Platen nur mit der Einbeziehung niederländischer Temperaturen in Einklang bringen können. Ferner ermittelte Hochbaum (2004) unter Anwendung eines 3D-Hydrodynamikmodells, dass das Auftreten juveniler *Crangon crangon* im Frühjahr vor allem durch die Verdriftung dominiert wird und dass diese Verdriftung bedingt durch die zyklonale Zirkulation in der Deutschen Bucht von Westen nach Osten entlang der Wattenmeerküste stattfindet.

4.1.2.4 Natürliche und fischereiliche Sterblichkeit

Wie bei der Bestimmung des Wachstums, verhindert auch bei der Mortalität die fehlende Möglichkeit der Altersbestimmung eine einfache Bestimmung der Sterblichkeit. Die Gesamtmortalität (Z), der Nordseegarnelen unterliegen, ist somit weitestgehend ungewiss. Abschätzungen für adulte *Crangon* schwanken zwischen $Z = 2$ (Henderson et al. 2006), $Z = 3 - Z=7$ (Temming et al. 1993, Knijn & Boddecke 1991) und $Z = 11$ (Viegas et al 2007) bis hin zu $Z = 22$ (del Norte-Campos & Temming 1998). Hierbei sei allerdings angemerkt, dass ein Teil dieser großen Bandbreite an bestimmten Gesamtsterblichkeiten auf die Auswahl der Beprobungsmethodik zurückgeht. Während Temming et al. (1993) ihre eher niedrigen Sterblichkeiten auf Tiere beziehen, die

im Rahmen des kommerziellen Fischfangs beprobt wurden und damit im verwertungsfähigen Längenbereich lagen, bearbeiteten del Norte-Campus & Temming (1998) Proben aus Schiebehemenfängen auf den Platen. Hier dominierten deutlich kleinere Tiere die Fänge. Kleinere *Crangon* werden aber von weitaus mehr Räuberarten gefressen, die auch in höherer Abundanz anzutreffen sind als die Räuber auf größere Garnelen. Die Bandbreite der oben erwähnten Z-Werte ist also teilweise durch die unterschiedlichen untersuchten Größenklassen zu erklären.

Die Ungewissheit der Crangonsterblichkeit führt auch zu unterschiedlichen Ansichten, wie alt die Tiere im Mittel werden. Annahmen variieren von zwei bis vier Jahren aus (Oh et al. 1999, Tiews 1954, Lloyd & Yonge 1947, Havinga 1930, Havinga 1929).

Hufnagl (2009) testete sieben verschiedene längenbasierte Methoden zur Sterblichkeitsberechnung auf ihre Eigenschaften. Er erzeugte künstliche „Datengrundlagen“ mit bekannten Sterblichkeiten und Wachstumsparametern und verglich die durch die Berechnungsmethoden vorhergesagten Ergebnisse für Z mit den bekannten Werten. Er testete die Auswirkung von nicht konstanter, sondern saisonal variierender Rekrutierung, Mortalität und Wachstum, deren Saisonalitätskonstanz die Methoden voraussetzen. Die geeignetsten Methoden wurden dann (Hufnagl 2009) auf die Daten drei verschiedener Surveys angewandt. Die Mortalitäten, die so bestimmt wurden, ein mittleres Z von 5.5 für adulte *Crangon crangon* (Hufnagl et al. 2010a), sind in dieser Arbeit als gegenwärtig fundierteste Angaben übernommen worden. Im Zeitraum vor 1970 war die berechnete Gesamtsterblichkeit etwas niedriger ($\sim 4 < Z < \sim 6$), Anfang der 1990er konnten sie über 8 liegen. In den Zeiträumen aus denen die meisten der hier verwendeten Eingangsdaten stammen, wurde eine Gesamtsterblichkeit von 5-6 am wahrscheinlichsten ermittelt. Im Standardlauf wurde daher ein Z von 5.5 angewandt. Hierbei ist das Z der Nordseegarnelen von 50mm und mehr Länge gemeint.

Doch wie teilt sich diese Gesamtsterblichkeit auf die fischereiliche und die natürliche Sterblichkeit auf? Aus mathematischer Sicht stellt die Gesamtsterblichkeit die Summe aus F und M dar. Redant (1978) listet (basierend auf Tiews 1965 und Tiews 1975) *Agonus cataphractus*, *Pomatoschistus spec.* (Grundeln), *Liparis spec.* (Scheibenbauch), *Odontogadus merlangus* (heute *Merlangius merlangus*, Wittling), *Gadus morhua* (Kabeljau), *Osmerus eperlanus* (Stint), *Myxocephalus scorpius*, *Ciliata mustela* (Seequappe), *Zoarces viviparus* (Aalmutter) und *Pholis gunnellus* (Butterfisch) in dieser Reihenfolge als wichtigste Räuber in Bezug auf die Anzahlen und kommt zum Schluss, dass diese hauptsächlich juvenile, untermaßige Nordseegarnelen fressen können.

Auch Temming et al. (1993) weisen darauf hin, dass die von Tiews (1978) und Redant (1980) als wichtigste Crangonräuber bezeichneten Fische sehr klein sind und vornehmlich Garnelen im Größenbereich 10-20mm fressen dürften. Sie betonen ferner, dass die von Redant und Tiews angenommene wichtige Bedeutung von Grundeln als Nordseegarnelenräuber auf einer Untersuchung von Kühl (1961) basiert, in der gerade einmal 119 Grundeln untersucht wurden, die darüberhinaus ausschließlich aus dem Elbeästuar stammten. Zusammengefasst messen sie der Bedeutung von Extrapolationen dieser Untersuchungsergebnisse auf die natürliche Sterblichkeit adulter Garnelen wenig Bedeutung bei.

Redant (1978) zeigt weiter auf, dass selbst größere Prädatoren, die generell in der Lage wären, adulte *Crangon* mit Längen oberhalb der Verwertungsgrenze zu konsumieren, wie der Wittling, mehrheitlich Nordseekrabben von weniger als 45mm Länge fressen. Dies deutet daraufhin, dass selbst die größeren Räuber wie Kabeljau und Wittling nicht ausschließlich eine Gefahr für große *Crangon crangon* bedeuten, sondern fressen, was in ihre Nähe gelangt.

Für die großen Nordseegarnelen bleiben jedoch im Wesentlichen Wittling, Kabeljau und Seeskorpion übrig. Während es für den seltenen Seeskorpion keine nutzbaren Abundanz- und Konsumtionsangaben gibt (Herrmann et al. 1998), kann man für Wittling- und Kabeljaubestandszahlen auf die Ergebnisse der MSVPA-Modellierung zurückgreifen und ihre geographische Verteilung aus den International Bottom Trawl Surveys ableiten. Welleman und Daan (2001) berechneten daraus mit Mageninhaltsdaten der internationalen Magensammelprogramme 1981 und 1991 und Magenleerungsfunktionen von Mergardt & Temming 1997 und Temming & Herrmann 2003 den Crangon-Wegfraß durch Kabeljau und Wittling in Roundfish Area 6, also dem für das Wattenmeer interessanten Nordseegebietes, auf durchschnittlich etwa 80000 Tonnen pro Jahr, wobei sie Kabeljau einen Anteil von 40% an Nordseegarnelen von mehr als 50mm Länge zuweisen und Wittling etwa 20%. Das Maximum der Konsumtion findet im dritten Quartal statt. Dies wird auch durch Ergebnisse von Jansen (2002) gestützt. Errechnet man anhand der Anteile der großen *Crangon* an der gesamten Wittling und Kabeljau-Konsumtion deren spezifischen Wegfraß, kommt man für die Jahre nach ca. 1975 in etwa auf dieselbe Größe, die die Fischerei entnimmt (M/F-Verhältnis = 1/1)

Auf der Suche nach dem Standardlauf wurden beide Varianten (also M/F = 1/1 und 2/1) und zusätzlich die 1.5/1-Möglichkeit simuliert und nur geringe Unterschieden in den saisonalen Mustern der Simulationen detektiert (Abbildung 3-9 bis Abbildung 3-11). Im folgenden wurde ein Verhältnis der natürlichen zur fischereilichen Sterblichkeit von 1.5 zu 1 angenommen und simuliert. Damit wird dem Umstand Rechnung getragen, dass eine gewisse unbekannte Menge von adulten Crangon auch von nicht gut untersuchten Fischarten wie z.B. dem grauen Knurrhahn gefressen wird. Somit kommt es bei einem Z von 5.5 zu einem M von 3.3 und einem F von 2.2 im Jahresmittel.

Sowohl die Fischerei auf die Nordseegarnele als auch die Abundanzen ihrer Prädatoren unterliegen jedoch Saisonalitäten, das Maximum des Garnelen-Wegfraßes findet im dritten Quartal statt. Es sind also saisonal variierende Mortalitäten für die Nordseegarnele anzunehmen. Ein Simulationslauf mit konstanter natürlicher Sterblichkeit (Kapitel 4.1.2.1) zeigte, dass konstante Sterblichkeiten nicht verwendet werden können, um die beobachteten Rekrutierungsmuster abzubilden (Abbildung 3-5 und Abbildung 3-6). Die in Kapitel 2.5.2.4 erläuterten Annahmen zur Saisonalität der natürlichen Sterblichkeit führen hingegen in den Simulationen zu wesentlich besseren Übereinstimmungen mit den im Feld beobachteten Herbst- und Frühjahrsmaxima.

4.1.2.5 Bestimmung des zu verwendenden minimalen Laichalters

Trotz saisonal variierender Sterblichkeit, saisonalem Ei-Index und Temperatureingangsdaten, die die Erlebenshistorie der Nordseegarnele sinnvoll nachbilden, kann

das Simulationsmodell das in den Monaten September und Oktober im Feld beobachtete Eiproduktionsminimum nicht abbilden (Abbildung 3-12).

In den fraglichen Monaten stehen durchaus ausreichend große und somit laichfähige Tiere in großen Mengen zur Verfügung, die in der Simulation gemäß der vorgegebenen Längen/Reife-Beziehung auch Eier produzieren. Somit ist das Verfehlen des im Feld beobachteten Ei-Minimums kein ganz unerwartetes Verhalten des Programms.

Temming führte in ICES (2003) die Idee eines Generationswechsels als mögliche Ursache für das Herbstminimum der Eiproduktion ein. Um dies zu testen, wurden die simulierten Kohorten mit einem minimalen Laichalter versehen (Kapitel 2.5.13). Dem liegt die Annahme zugrunde, dass die älteren Adulten bereits tot, die jüngeren aber noch nicht laichfähig sind. Obwohl das minimale Laichalter immer angewandt wird, führt dieses Vorgehen in den Simulationen lediglich im Herbst zu Abweichungen der Eiproduktionsergebnisse.

Um den Wert des minimalen Laichalters zu bestimmen, der zu einer bestmöglichen Abbildung des Herbstminimums führt, wurden die Läufe RC1-RC10 simuliert, die sich in eben diesem Parameter unterscheiden (Kapitel 2.6.2).

In Abbildung 3-13 sind die relativen Eiproduktionen dieser Simulationsläufe und des Laufs ohne minimales Laichalter abgebildet. Während die Simulationsläufe zum Test des minimalen Laichalters in allen anderen Standardausgaben keine wesentlichen Unterschiede zeigen, variieren die ausgegebenen relativen Eiproduktionen in erwartungstreuer Weise.

Ein minimales Laichalter von 185 Tagen erzeugte im Simulationsmodell die bestmögliche der versuchten Annäherungen an den Laichindex Deutschland. Diese Parametrisierung wird daher im Standardlauf übernommen. Während bei Fischen regelmäßig minimale Laichalter angenommen werden (Muus & Dalström, 1968), konnte in der Krustazeen-Literatur kein entsprechender Hinweis gefunden werden. Hier spielt sicherlich die fehlende Möglichkeit der Altersbestimmung mangels verwertbarer harter Körperstrukturen eine Rolle.

Neben dem minimalen Laichalter besteht natürlich auch die Möglichkeit, dass die Eiproduktion hormonell unterbunden wird. Klek-Kawinska & Bomirski (1975) extrahierten Hormone aus den Augenstielen von Nordseegarnelen und injizierten sie anderen *Crangon*. Diese Tiere bildeten keine Eier aus. Der dadurch gewonnene evolutive Vorteil für die Population könnte dann darin liegen, die durch die Nahrung erlangte Energie nur dann in Eier umzusetzen, wenn die Überlebenschancen, also der Fraßdruck, die Nahrungsgrundlage und/oder die physikalischen Parameter für die aus diesen Eiern schlüpfenden Tiere vorteilhaft sind. Ist dies nicht der Fall könnten die Tiere diese Energie dem eigenen Wachstum (und somit der Verringerung der individuellen natürlichen Mortalität) zukommen lassen. Im Fall der Nordseegarnele könnte es nun so sein, dass erst im November gelaichte Eier zu Larven und Juvenilen führen können, die an der beginnenden Frühjahrsblüte fressen können, im September oder Oktober gelaichte Eier jedoch den aus ihnen entstehenden Larven keine ausreichende Nahrungsgrundlage bieten, da sie zu früh in der Saison rekrutieren. Die Zeit bis zur einsetzenden Frühjahrsproduktion hungernd abzuwarten bedeutet zwei Nachteile für die *Crangon*-Larven: zunächst einmal höhere kumulative Sterblichkeiten aufgrund der längeren Entwicklungszeiten. Darüberhinaus konnte aber

Hufnagl (2010c) nachweisen, dass Individuen, die länger hungerten, keine guten Wachstumsraten mehr erzielen, was wiederum zu höheren kumulativen Sterblichkeiten aufgrund geringer Größe führen würde.

4.1.2.6 Standardlauf

Nachdem nun die grundlegenden Modellierungsentscheidungen getroffen wurden (3.3.5), kann der Standardlauf daraufhin betrachtet werden, was er über den Lebenszyklus und die Populationsmuster der Nordseegarnele zeigt.

4.1.2.6.1 Lebenszyklus

Ob das Fischereimaximum aus dem Frühjahrspeak der Rekruten auf den Platen herührt war eine grundlegende Frage an das Simulationsmodell. Auch, wann die Eier abgelegt wurden, die zu diesen Maxima führten war bislang nicht eindeutig nachgewiesen. Temming und Damm (2002) ermittelten die Wintereier als verantwortlich für den Peak der juvenilen mit 10-20mm Länge der regelmäßig im Mai/Juni auf den Platen beobachtet wird. Lühke (2002) und ICES (2003) konnten dann nachweisen, dass dieser Peak der juvenilen nur bei Annahme sehr hoher Wachstumsraten mit den Anstieg der kommerziellen Fänge im Herbst zu verbinden ist. Da derart hohe Wachstumsraten in vielen Studien nicht nachgewiesen werden konnten, blieb diese Modellrechnung zur Schließung des Lebenszyklus aber zunächst hypothetisch. Campos (2009) kommt mit der Anwendung des DEB Modells (Nisbet et al., 2000) zu dem Ergebnis, dass die Herbstmaxima der großen Crangon auf den Sommereiern des Vorjahres basieren. Angesichts der vorherrschenden Mortalitäten, erscheint es allerdings als unwahrscheinlich, dass ausreichend viele Tiere derart lange überleben würden, um zur Reproduktion beizutragen. Boddeke & Becker (1979) vermutete, dass die Sommereier desselben Jahres zum Herbstmaximum führen. Seine dafür postulierten extrem hohen Wachstumsannahmen müssen nach Ergebnissen von Hufnagl et al. (2010b) und Hufnagl & Temming (in sub.) als unrealistische gelten. Gegen die Hypothese von Boddeke sprechen aber auch die Befunde von Kuipers und Dapper (1984) und Temming & Damm (2002), die auch in dieser Untersuchung bestätigt werden konnten. Nach diesen Autoren resultiert der erste und wichtigste Peak der Juvenilen im Mai /Juni mit Längen von 10-20 mm aus der Wintereiproduktion des vorausgegangenen Winters. Damit ist zu erwarten, dass diese bei gutem Wachstum auch den Anstieg der Herbstfänge dominieren werden. Der evolutive Vorteil für die Population, Wintereier für die Reproduktion anzulegen, dürfte darin liegen, dass die Larven und Juvenilen im Frühjahr und Frühsommer eine gute raum-zeitliche Überlappung mit dem Peak der Sekundärproduktion vorfinden. Durch die gleichzeitig resultierende lange Larvalzeit mit entsprechender Verdriftung wird zudem eine gute räumliche Abdeckung des besiedelbaren Habitats erreicht.

Das hier vorgestellte Modell bestätigt die Vermutungen von Kuipers & Dapper (1984) und Temming & Damm (2002) über den Ursprung der Herbstpeaks in den Anlandungen. Abbildung 3-14 zeigt, dass beide, das Maximum der Rekruten auf den Platen, aber auch das Herbstmaximum der 50mm langen Tiere, die die Fischerei ermöglichen, im Wesentlichen von den im Winter abgelaichten Eiern herrühren. Die Eier, die im Zeitraum März bis August (also innerhalb eines halben Jahres) abgelegt werden, erzeugen nur 27.6% der Tiere, die 15mm lang werden und 34.4% der Tiere, die 50mm lang werden.

Nun gibt es neben der Wintereiproduktion aber auch eine intensive Sommereiproduktion. Hätten diese Eier keinen Nutzen für die Population, hätte die Evolution sie

als energetisch kostenintensives Element sicher bereits beseitigt. Was passiert also mit der Sommereiproduktion? Es wäre möglich, dass die Larven und Juvenilen verdriftet werden und weiter im Norden Subpopulationen aufrechterhalten (source-sink-Hypothese). Nun ist aber ausgerechnet im Sommer die zyklische Zirkulation der Nordsee eher schwach (Hochbaum, 2004). Eine Überwinterung der Juvenilen, mit dem Ziel im folgenden Jahr als größere Individuen besser von der Frühjahrsproduktion zu profitieren scheint angesichts der damit verbundenen kumulativen Sterblichkeit ungünstig. Außerdem hat Hufnagl et al. (2010c) gezeigt, dass Tiere, die lange hungerten (wie eben diese Überwinterer) nicht mehr zu schnellem Wachstum fähig waren. Eine weitere Möglichkeit könnte sein, dass einige besonders schnell wachsende Individuen somit noch zum Herbstmaximum desselben Jahres beitragen könnten. Angesichts der Tatsache, dass Hufnagl et al. (2010b) seine Wachstumsparameter bereits an das obere Quartil seiner Labor-Ergebnisse angepasst hat, kann dies nur auf einen sehr kleinen Teil der Tiere zutreffen. Kuipers und Dapper (1984) führen einen latitudinalen Effekt an. Eine Graphik in deren Arbeit zeigt, dass sich die Laichzeiträume der Nordseegarnele im Zusammenhang mit ihrer geographischen Breite verändern (Abbildung 4-2).

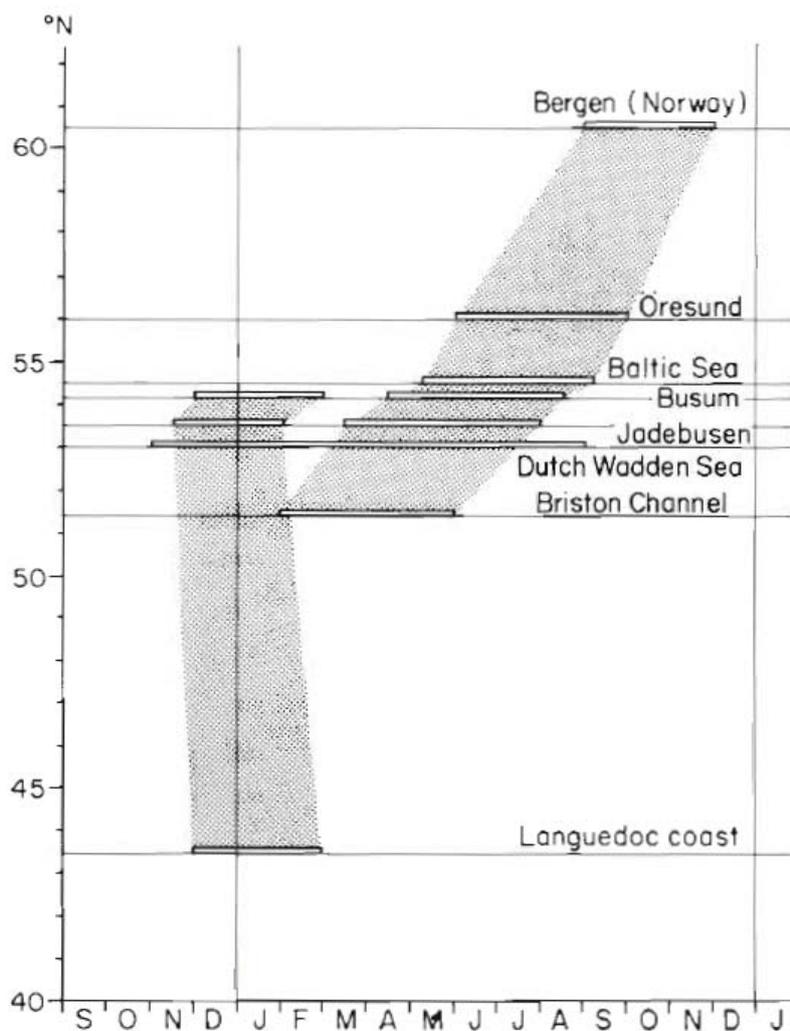


Abbildung 4-2: Zusammenhang von Laichzeiten und geographischer Breite. X-Achse: Zeit in Monaten, Y-Achse geographische Breite, Balken Laichsaisons verschiedener in der Graphik angegebener Gegenden. Aus Kuipers & Dapper (1984).

In den relativ kühlen Gewässern um das norwegische Bergen laicht *Crangon crangon* im Spätsommer und im Herbst, was die aus ihnen entstehenden Larven und Juvenilen nach langer Entwicklungszeit im Frühjahr in eine vergleichsweise günstige Ausgangslage in Bezug auf die Nahrungsverfügbarkeit versetzt. In wärmeren Gewässern, wie denen vor dem Languedoc, konzentriert sich das Laichgeschehen im Winter, auch hier mit dem Ergebnis des zeitlichen Übereintreffens der Larven und Juvenilen mit der Frühjahrsproduktion. Die deutsche Nordseeküste nimmt in dieser Graphik entsprechend eine Zwischenrolle ein, in der sowohl Winter- als auch Sommerlaicher (je nach Wachstumsgeschwindigkeit) eine Chance auf die Nutzung der Frühjahrsblüten haben. Die Ausbildung von Sommereiern ist somit Ausdruck der Plastizität, die die Population in Hinblick auf ihre Reproduktion charakterisiert, was ihr in Hinblick auf Veränderungen der Temperaturgegebenheiten oder bei potentiellen Neubesiedlungen zugute käme.

Schließlich gäbe es noch eine weitere biologische Erklärung, für die es bislang keinen Literaturnachweis gibt: In der Nordseegarnelenforschung wurde der Fokus meist auf die schnell wachsenden Weibchen gelegt, die den Großteil der befischten Population ausmachen. Genau genommen muss sagen, dass die Weibchen, die die Herbstmaxima ermöglichen aus den Wintereiern stammen. Die langsamer wachsenden Männchen unterliegen möglicherweise einer zu hohen kumulativen Sterblichkeit, um im richtigen Moment zur Befruchtung der von den Weibchen getragenen Eier ihren Anteil beizutragen. Möglicherweise erlangen die Männchen schon bei geringeren Längen als die Weibchen ihre Geschlechtsreife, so dass es jüngere, aus den Sommereiern stammende Männchen sind, die die Weibchen befruchten. Zur Reifelänge der Männchen gibt es keine zitierfähigen Angaben. Boddecke (1976) berichtet allerdings von wandernden, reifen Männchen, die alle zwischen 35 und 45mm Länge vorwiesen. Die durchschnittliche Reifelänge könnte durchaus auch noch unterhalb dieses Längenbereichs liegen. Es wäre interessant eine histologische Untersuchung zur minimalen Reifungslänge der Männchen hierzu durchzuführen.

Es soll nicht unterlassen sein, auch eine nichtbiologische Begründung des hohen Sommermaximums der Eiproduktion zu bemerken: Möglicherweise ist das Maximum nicht so hoch, wie der in dieser Arbeit vorgestellte Laichindex es suggeriert. Im Wesentlichen basiert das Maximum im Sommer darauf, dass die hohen Temperaturen für kurze Zwischenhäutungsintervalle sorgen und bei der Erstellung des Index davon ausgegangen worden ist, dass die Weibchen bei jeder Häutung Eier anlegen. Zwischenzeitlich gibt es aber auch Hinweise auf Feldbeobachtungen von Weibchen, die die Setae-Strukturen, welche zum Eitragen benötigt werden aufweisen, die aber keine Eier tragen (Heinemann 2010). Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass eben nicht bei jeder Häutung Eier angelegt werden – was zu einer signifikanten Reduktion des Sommermaximums führen würde.

4.1.2.6.2 Populationsmuster

Ein Simulationsmodell auszuwerten hat gegenüber Feldproben einen unschätzbaren Vorteil: Man kann die gesamte Population zu jedem beliebigen Zeitpunkt repräsentativ „beprobieren“. Die angewandte Methode der Beprobung ist dann die Datenanalyse und die graphische Aufarbeitung der Simulationsergebnisse. Ausgangspunkt einer damit möglichen Beschreibung der Populationsentwicklung ist dabei der Standardlauf, der auf den bestmöglichen biologischen Begründungen und Beobachtungen ba-

siert. Die Analyse der im Feld nicht messbaren Muster kann daher ein tieferes Verständnis des Lebenszyklus der Nordseegarnele geben.

Wenn man davon ausgeht, dass *Crangon crangon* das ganze Jahr hindurch laicht, also täglich, wenn auch unterschiedlich viele, neue Eier in das System entlassen werden, dann würde man eigentlich eine Längenhäufigkeitsverteilung erwarten, die einer exponentiell abnehmenden Kurve entspricht. Von vielen Eiern würden weniger Larven, viel weniger Juvenile und nur wenige reproduzierende Adulte übrigbleiben, die dann wieder viele Eier in das System entlassen würden. Wenn man von Sterblichkeiten ausgeht, die mit zunehmender Länge geringer werden, würde das initiale Gefälle dieser Kurve noch steiler werden.

Betrachtet man die Graphen in Abbildung 3-71 bis Abbildung 3-74, so fällt auf, dass diese Erwartung nur in wenigen Monaten zutrifft – im Frühsommer, wenn die neuen Rekruten in das System kommen. Die Temperatur hat dann dafür gesorgt, dass die von ihr abhängenden Ei- und Larvalentwicklungszeiten, und das Wachstum der Juvenilen, die an unterschiedlichsten Tagen im Winter abgelaichten Individuen zu einer einzelnen, detektierbaren Kohorte zusammen hat wachsen lassen. Im weiteren Verlauf des Jahres wachsen die schneller wachsenden Weibchen den zeitgleich gelaichten Männchen dann „davon“. Zeitgleich verschlechtert sich die Situation zunehmend für die kleineren Individuen, ihre Entwicklungszeiten und damit die kumulative Sterblichkeit, die sie erfahren nehmen zu. Die Längenhäufigkeitskurve wird komplizierter, mit einem zunehmend breiter werdenden Maximum der weiter wachsenden, bald adulten, Kohorte und relativ wenigen kleineren Tieren. Dieses Maximum wird durch das „Auseinanderwachsen“ der Geschlechter zunehmend breiter und teilt sich in zwei überlappende Maxima, eines der Männchen, eines der Weibchen. Über den Winter hinweg dezimiert die dann geringe aber weiter wirksame natürliche Sterblichkeit die verbliebenen Adulten, bis im Frühjahr die steigenden Temperaturen den Zyklus von vorne beginnen lassen.

Bei den Graphen, die die Bestandsbiomasse darstellen (Abbildung 3-75 und Abbildung 3-76), sind die Muster recht stabil und in ihrer Komplexität überschaubar: etwa ab August wächst die anhand der Biomasse detektierbare Kohorte zunehmend weniger und wird stetig durch das Einwirken der Sterblichkeiten dezimiert. Erst im Mai des darauffolgenden Jahres produzieren die nachfolgenden Rekruten genug Biomasse, so dass sich ein weiteres Biomasse-Maximum erhebt und zur neuen einzig detektierbaren Biomasse-Kohorte entwickelt. Nur wenige der verbliebenen Adulten sind dann noch am Leben.

Man kann diesen Graphiken ferner entnehmen, welchen Beitrag schnell wachsende und langsam wachsende Individuen zur Gesamtbioasseproduktion haben. Es gibt gegenwärtig in der Literatur keine anwendbare Abschätzung der Wachstumsvariabilität. In diesem Simulationsmodell wurde sie durch stochastische, normalverteilte Erhöhung oder Erniedrigung eines Wachstumsparameters implementiert, der dem Parameter k der Bertalanffy-Wachstumsfunktion entspricht (Gleichung 2-15. Hufnagl & Temming in sub.). Innerhalb dieser Variabilität wurden die Biomasse-Beiträge des obersten und des untersten Quartils und der dazwischen liegenden, durchschnittlich wachsenden 50%, getrennt erfasst. Abbildung 3-77 zeigt, dass es der geringste Anteil (weniger als 3.7 bis 12.8%) der befischbaren Biomasse durch langsamwachsende Tiere erzeugt wird. Die schnellwachsenden Tiere sorgen im Gegensatz dazu für etwa die Hälfte der Biomasse, obwohl sie anteilmäßig nur ein Viertel ausmachen.

Mag die Variabilität des Wachstums in diesem Simulationsmodell auch unsicher implementiert sein; die Wirkweise von variablem Wachstum wird deutlich. Hohe Mortalitäten sorgen dafür, dass die schnell wachsenden Individuen die Populationsmuster bestimmen.

Noch deutlicher wird dieser Umstand bei der Betrachtung der Eiproduktion. Die Eiproduktion in Abhängigkeit von der Länge der Weibchen kann man in den meisten Monaten als normalverteilte Kurve über einer mittleren Länge von etwa 67mm abstrahieren. In den Monaten Juli bis Oktober ist sie etwas links-schief und sie variiert im Jahresverlauf in ihrer Peakhöhe. Das oben beschriebene langsamst wachsende Quartil der Tiere produziert nur 5.2 bis 7.4% der monatlichen Eiproduktion, die schnellstwachsenden 25% sorgen für 40.3 bis 44% der Eier.

4.1.3 Szenarien zur Erprobung alternativer Submodelle

4.1.3.1 *Komplexeres Mortalitätssubmodell*

Mit der veränderten Implementierung der längenspezifischen natürlichen Mortalität (siehe Kapitel 2.6.3.1) wurden vergleichbare Ergebnisse wie beim Standardlauf erbracht. Statt durchschnittlicher Sterblichkeiten, die größeren Bereichen gruppierter Längensklassen zugeordnet werden, wurde hier für jede mm-genaue Länge eine natürliche Sterblichkeit nach Peterson & Wroblewski (1984) berechnet. Es zeigte sich hierbei, dass die damit erzeugten Mortalitäten nur dann mit denen der im Standardlauf verwendeten übereinstimmen, wenn die Ergebnisse aus der Peterson und Wroblewski-Parametrisierung mit einem Anpassungswert multipliziert werden. Die Ergebnisse der Fangmengen zeigen dabei die starken Auswirkungen, die die nicht angepassten Mortalitäten hätten (Kapitel 3.4.1.1, hier besonders Abbildung 3-20). Abweichungen der absoluten Fänge um mehr als den Faktor 2 wären die Folge gewesen. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, dass die Size-Spektrum-Methode ein stark vereinfachendes Modell ist. Sie stellt künstlich eine funktionelle, mathematisch beschreibbare Relation zwischen der Mortalität eines Organismus und seines Trockengewichtes her. Peterson und Wroblewski haben ihr Modell über eine überschaubare Anzahl an Datenpunkten parametrisiert, die aus Literaturwerten entstammen. Sie nutzten eine Quelle (Ursin 1967) für die Mortalitätsangaben der adulten Fische und eine Quelle (Sameoto 1971) für die Angaben der Chaetognathen. Die Mortalitäten und Trockengewichte der larvalen und juvenilen Fische entstammen acht Quellen (Ahlstrom 1954, Cushing 1975, Farris 1961, Graham & Chenoweth 1971, Graham & Chenoweth 1973, Percy 1962, Poulsen 1931 und Sette 1943). Neben der geringen Anzahl an Datenpunkten ist zu bedenken, dass jede der Mortalitätsbestimmungen in sich wiederum fehlerhaft sein kann. Ferner können sich die Verhältnisse, in denen die untersuchten Tiere vorkommen, ändern, die Mortalitäten können saisonal variieren und bei anderen Tieren gleichen Gewichts schlicht unterschiedlich sein (ein Knurrhahn wird aufgrund seiner Stacheln einer geringeren Mortalität unterliegen als ein gleichschwerer Hering). Vor allem aber kann es durchaus sein, dass die von Peterson und Wroblewski Gleichung zwar für den gesamten Datenbereich, der sich in Hinsicht auf das Gewicht immerhin über acht Zehnerpotenzen und in bezug auf die Mortalität über sechs erstreckt die beste Beschreibung ist, in Teilbereichen des Gewicht/Mortalitätsbereichs jedoch anders verlaufen kann. Angesichts der Tatsache, dass zwar ausschließlich marine Tiere, darunter jedoch keine einzige Krustazeeart in ihrem Datensatz enthalten sind, sollte man von der Pete-

rson & Wroblewski (1984) Size-Spectrum-Formel nicht mehr Treffsicherheit erwarten als sie bieten kann: eine gute aber grobe Näherung.

4.1.3.2 Beide Geschlechter modellieren

Die Möglichkeit, beide Geschlechter zu modellieren, verbreitert die Möglichkeiten der Anwendung dieses Simulators enorm. Konzentriert man sich bei Untersuchungen auf die Tiere mit einer Länge von mehr als 50mm, spielen die Männchen keine große Rolle, da ihr Anteil in dieser Gruppe sehr gering ist. Bei Untersuchungen, die auch kleinere Tiere betreffen, wie eine Simulation der Futterkrabbenfischerei, wird diese Möglichkeit allerdings zur Notwendigkeit.

Im Feld finden sich nur wenige Männchen von mehr als 60mm Totallänge. Das Simulationsmodell bildet dies dadurch ab, dass den Männchen eine geringere Wachstumsleistung zugeordnet wird. Die in Wachstumsversuchen und Feldbeobachtungen erlangten geschlechtsspezifischen Wachstumsparameter von Hufnagl (2010b) bedingen ein deutlich unterschiedliches Wachstum der beiden Geschlechter. Dadurch, dass die Mortalität in diesem Modell an die Größe gekoppelt ist, unterliegen die Männchen länger hohen Mortalitäten als die Weibchen, was sie bei kleineren Größen sterben lässt. Gleichzeitig entwachsen die Weibchen Längensklassen, in denen sich die Männchen länger aufhalten, so dass es in einigen Monaten und Längensklassen zu deutlichen Überschüssen von Männchen kommt. So konnten die im Feld beobachteten Geschlechterverhältnisse im Mittel rein wachstumsbedingt einigermaßen nachgestellt werden.

Die Anwendung des Modellsystems in anderen Seegebieten, in denen Temperaturen und Laichindices dieser Gegenden (The Wash und Dänisches Watt) verwendet wurden, erbrachte allerdings in der Mehrzahl der Monate Ergebnisse, deutlich anders aussehen als die beobachteten Geschlechterverhältnisse. Als Gründe hierfür könnten unterschiedliche Wachstumseigenheiten oder lokale Mortalitäten der Tiere in diesen Gegenden in Betracht gezogen werden, die in diesen Simulationen nicht berücksichtigt wurden. Möglicherweise können die Diskrepanzen durch geschlechtsspezifische Wanderungen (Boddeke 1976) erklärt werden, die die Feldbeobachtungen im Gegensatz zu den spatial indifferenten Simulationen beeinflussen. Bei allen Unsicherheiten zeigt das Ergebnis des Zweigeschlechterlaufs immerhin, dass das Simulationsmodell die bei verschiedenen Längen variablen Anteile von Männchen an der Gesamtpopulation dadurch abzubilden vermag, dass die Männchen weniger schnell wachsen als die Weibchen und somit einer größeren kumulativen (weil längenabhängigen) Sterblichkeit unterliegen. Auch wenn die Feldbeobachtungen nicht exakt getroffen werden, stimmen zumindest die Größenordnungen. Ein Geschlechterwechsel (wie von Boddeke vorgeschlagen) ist bei populationsweiter Betrachtung der Nordseegarnelen also nicht zwingend nötig, um die mit zunehmender Länge abnehmenden Anteile an Männchen zu erklären. Die gleiche Meinung vertritt auch Hufnagl et al. (2010b), der in Simulationen allenfalls ein Potential für geringe Anzahlen an Geschlechtswechseln feststellen konnte und sie keinesfalls für populationsbedeutend hält.

Die Hypothese aus Kapitel 1.4 kann somit als bestätigt betrachtet werden:

- ✓ Die im Feld beobachteten längenspezifischen Geschlechterverhältnisse können durch die Interaktion von hoher Sterblichkeit und geschlechtsspezifischer

schem Wachstum auch ohne die Annahme von Geschlechtswechseln erzeugt werden.

Bei der Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse im Simulationsmodell trat auch zutage, dass, verglichen mit einer Reihe von Beobachtungen, ein übermäßiger Anteil von Männchen in großen Größenklassen ausgegeben werden. Regelmäßig bilden sie sogar, trotzdem sie immer noch weit in der Minderzahl sind, ein kleines Maximum über einige mm Länge aus. Ein vergleichbares Maximum zeigt sich in den Felddaten nicht. Rein theoretisch könnte diese Diskrepanz auf drei Weisen erklärt werden: 1) Im Feld gibt es einen Geschlechtswandel, 2) Im Feld ist die Sterblichkeit der Männchen generell höher 3) Die Parameterisierung der Wachstumsvariabilität führt zu unrealistische großen Männchen. Während die beiden ersten Erklärungen nicht überprüft werden können, spricht dennoch einiges für die dritte Erklärung:

Dem Wachstum wurde innerhalb des Simulationsmodells Variabilität zugewiesen. Betrachtet man die klassische Differentialgleichung der von Bertalanffy Wachstumsgleichung, so wird die Variabilität dem wachstumsreduzierenden Parameter k zugeordnet.

$$\frac{\delta L}{\delta t} = E - k * L$$

Gleichung 4-1: von Bertalanffy Wachstum in der Differentialschreibweise.

Da jedoch L_{∞} abhängig von k und dem wachstumsstärkenden Term E ($L_{\infty}=E/k$) ist, wird L_{∞} größer, wenn k variabilitätsbedingt kleiner wird. Dies erzeugt dann wenige doch sehr große Männchen, die geringerer Mortalität als der Durchschnitt ihrer Geschlechtsgenossen unterliegen. Bei den Populationsmusterbeschreibungen konnte die Wichtigkeit der Wachstumsvariabilität gezeigt werden. Für eine zukünftige Version dieses Simulationsmodells sollte also eine Regulierung implementiert werden, die L_{∞} anpasst, wenn k variiert. Dies muss zwangsläufig über den Term E geschehen.

Bei der Betrachtung der Vergleichsdaten der verschiedenen verfügbaren beobachteten Geschlechtsverhältnisse ist eine interessante Beobachtung gemacht worden: Es gibt für die englische Bucht „The Wash“ und auch für Dänemark Survey-Daten mit Geschlechtsangaben (ICES 2003). Die für The Wash stammen von 1996-1999 und decken alle Monate ab (Abbildung 4-4). Auch die dänischen Daten liegen monatlich vor, und zwar für die Jahre 2000 und 2001 (Abbildung 4-5). Vergleicht man die verschiedenen Geschlechterverhältnis-Datensätze, die alle Monate umfassen, fällt auf, dass die von Hufnagl im Flachen ermittelten Verhältnisse in deutschen Gewässern in den verschiedenen Monaten am unterschiedlichsten sind. Die dänischen monatlichen Verhältnisse sind sich insgesamt recht ähnlich, ausgenommen Oktober und November, hier sind deutlich mehr große Männchen vorhanden. Die englischen Surveydaten zeigen eine erstaunlich geringe saisonale Variabilität. The Wash, das Hauptverbreitungsgebiet der Nordseegarnele in britischen Gewässern, ist eine Bucht und bietet nur wenig Raum um geschlechts- oder größenspezifische Wanderungen zu erlauben. Auch in Dänemark ist die tidenbeeinflusste Fläche deutlich geringer als in deutschen oder niederländischen Gewässern. Beide Datenserien stammen zudem aus der kommerziellen Fischerei, also durchweg aus größeren Wassertiefen.

Möglicherweise, ist der von Hufnagl beprobte Lebensraum stärker von mit der Reifung und Fortpflanzung zusammenhängenden Wanderungen beeinflusst die sich hier in den Geschlechterverteilungen widerspiegelt.

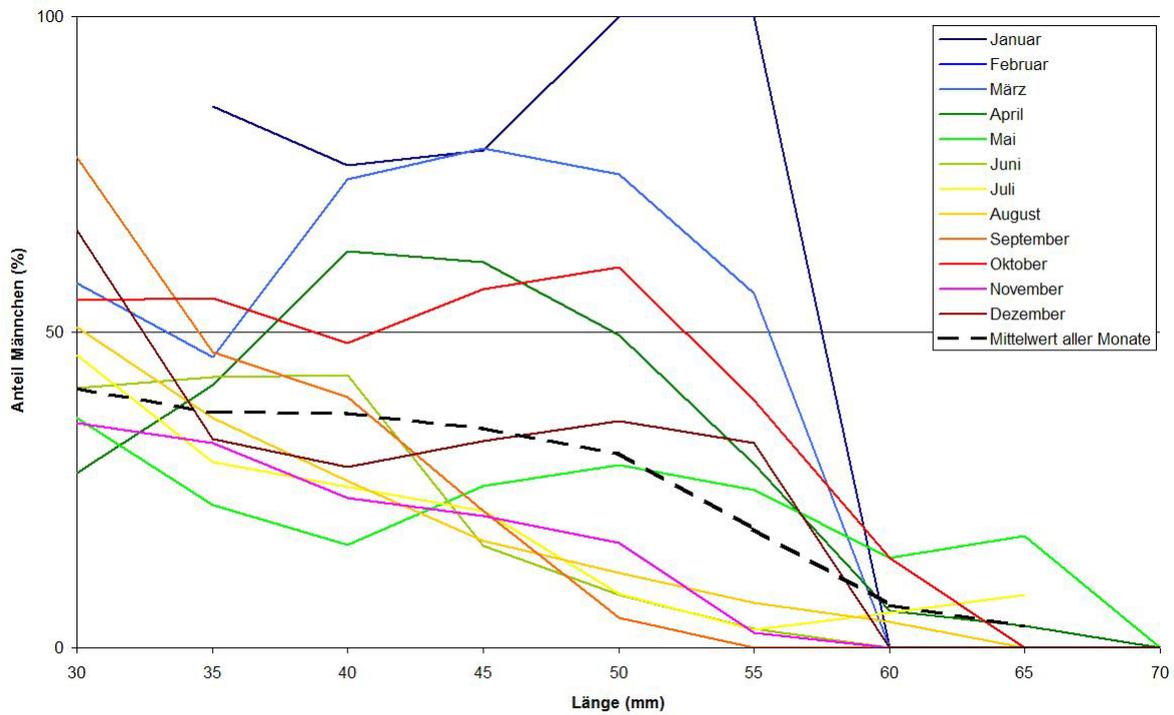


Abbildung 4-3: Geschlechterverhältnis Hufnagl (Büsum und Wilhelmshaven)

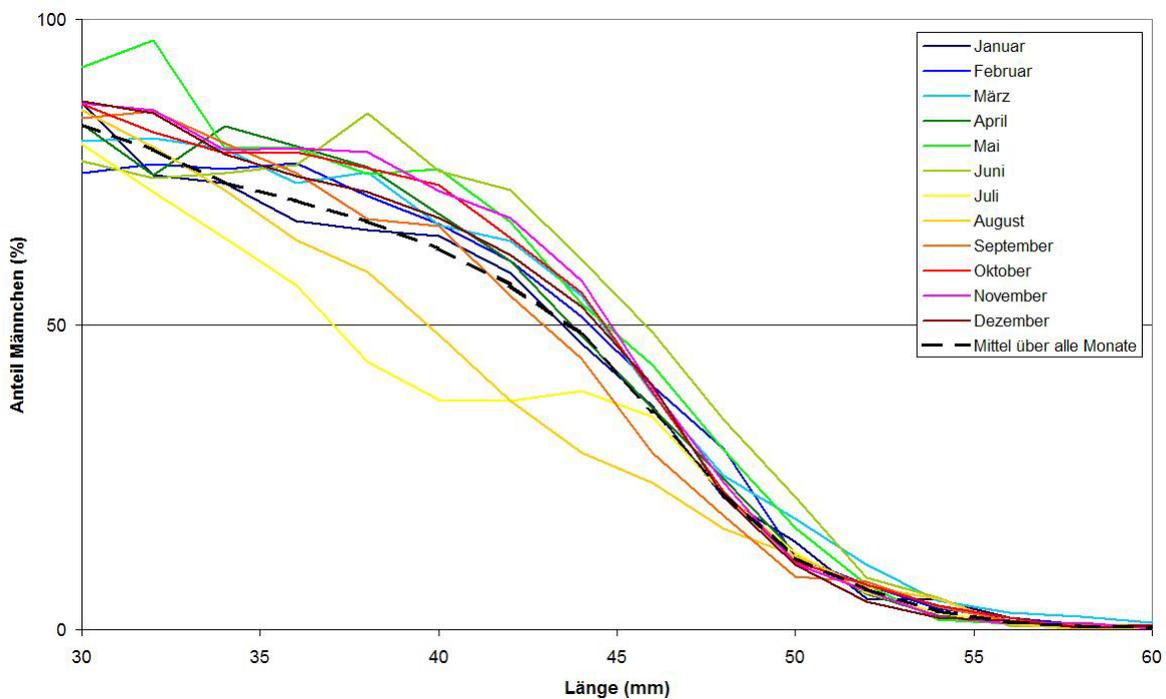


Abbildung 4-4: Geschlechterverhältnis "The Wash" Survey

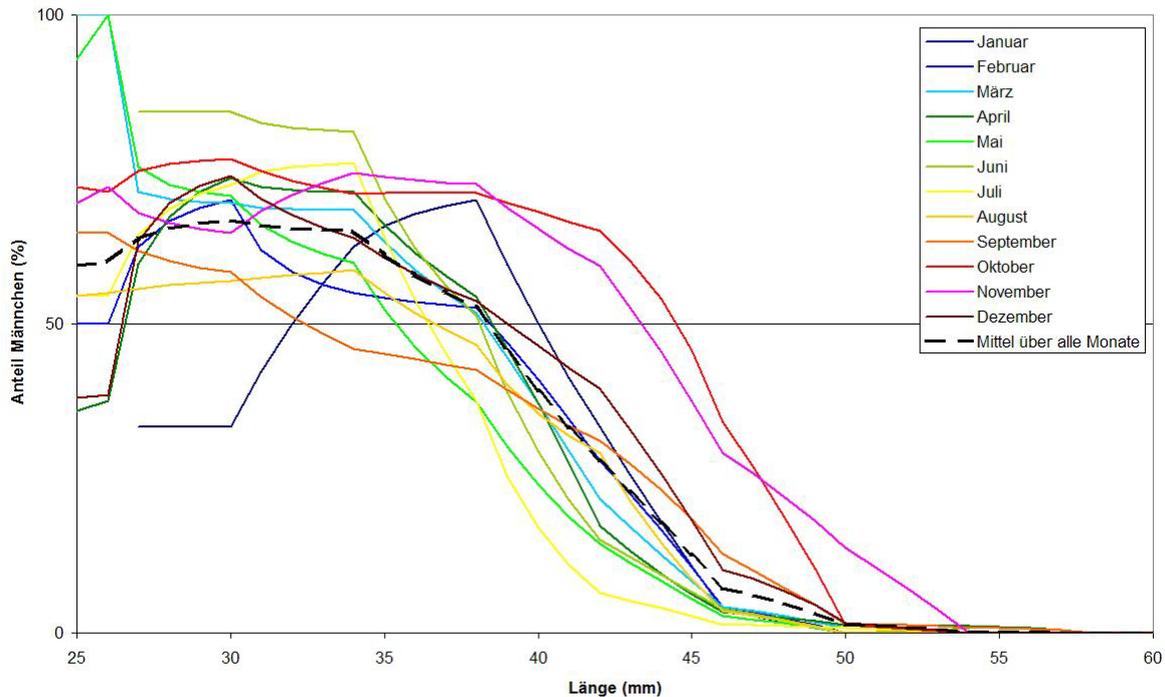


Abbildung 4-5; Geschlechterverhältnis dänischer *Crangon*-Survey

4.1.3.3 Völlig geschlossener Lebenszyklus

Die Individuenanzahl einer neu initialisierten Kohorte wird im Standardlauf aus dem Produkt der initialen Kohortengröße mit dem relativem Laichindex des aktuellen Tages berechnet.

Über die komplette Simulationslaufzeit hinweg determiniert dies die Saisonalität der in das System gelangenden Eier. Das Modell soll durch einen geschlossenen Lebenszyklus ein größeres Maß an Realitätsnähe erhalten. In diesem Fall wird die Individuenanzahl neu initialisierter Kohorten nur anfangs nach oben beschriebenem Muster berechnet. Sobald die ersten Kohorten zur Eiablage fähig sind, werden deren Nachkommenkohorten gemäß Kapitel 2.2.3.12.2 bestimmt. Ein entsprechender Lauf, der sich ausschließlich in der Initialisierung neuer Kohorten vom Zweigeschlechterlauf unterscheidet wurde simuliert.

Zunächst einmal zeigt die problematische Performanz (Kapitel 3.4.1.3) des Lebenszykluslaufs, dass die in dieser Arbeit realisierte Variante des geschlossenen Lebenszyklus noch nicht perfekt und für die Anwendung in Simulationsszenarien geeignet ist. Eine modifizierte Datenbehandlung wäre sinnvoll. Momentan wird bei jedem Laichereignis ein Kohortenobjekt erzeugt, das bis zum Erreichen des Simulationstages zwischengespeichert werden muss. Unabhängig davon ob sich in diesem Objekt ein oder viele Millionen Eier befinden, verbraucht es den gleichen Speicherplatz. Der Lauf des geschlossenen Lebenszyklus erzeugte weitaus mehr Kohortenobjekte als die Läufe mit nicht geschlossenen Lebenszyklen. Dass diese Kohorten mit weniger Eier starteten ist, wie oben beschrieben, für den computerseitigen Ressourcenbedarf dabei unerheblich. Allein das Mehr an Kohorten führte zu extremen Laufzeitverlängerungen. Eine simple Aufsummierung der Eier und, bei Erreichen des Starttages,

Aufteilung auf eine feste Anzahl an Kohorten könnte hier eine relativ schnell zu realisierende Lösung sein, um dieses Problem in den Griff zu bekommen.

Die ansteigende Entwicklung der Anzahl der an einem Tag startenden Kohorten und die Steigerung der Anzahlen und Fanggewichte über den Verlauf der Jahre der Simulation hinweg zeigen vor allem, dass es zusätzlich noch ein Problem in der Parametrisierung zu geben scheint. Ursachen könnten prinzipiell in diesem Fall das Wachstums-, Mortalitäts- und Eiproduktionssubmodell sein. Da sich Wachstum und Mortalität in den anderen Szenarien unauffällig verhalten haben, gerät die Eiproduktion in den Fokus: Die Parameter die die Eianzahlen je Weibchen bedingen, stehen auf ausgesprochen dünner Datenbasis und sollten dringend im Zuge einer Examensarbeit oder als Teil einer Doktorarbeit verifiziert werden. Erst dann ist ein neuer Anlauf zum Schließen des Lebenszyklus in diesem Simulationsmodell sinnvoll durchzuführen. Selbst wenn diese Eianzahlen stimmen, könnte die derzeit im Modell implementierte Annahme, dass die Eier der Sterblichkeit des Muttertieres das sie trägt, unterliegen, falsch sein. Oh & Hartnoll (2004) und Viegas et al. (2007) beschreiben eine zusätzliche Sterblichkeit von Eiern an den sie tragenden Weibchen. Dies bildet das Simulationsmodell nicht ab.

Derzeit wird zudem angenommen, dass die Weibchen bei jeder Häutung Eier anlegen. Die Beobachtungen von Weibchen, deren Setae so ausgebildet sind, dass sie Eier tragen könnten ohne dies zu tun (Heinemann 2010) zeigen auf, dass dies nicht unbedingt der Fall sein muss. Wenn dies eher die Regel als eine Ausnahme ist, würde die Eianzahl drastisch sinken und der Simulationsverlauf der Modellzustandsgrößen könnte ins Gleichgewicht geraten. Positiv bleibt zu erwähnen, dass sich die saisonalen Muster auch in diesem Lauf nicht wesentlich verändert haben.

4.1.3.4 Anbindung an Hydrographisches Modell

Leider ist die Anbindung an ein Hydrographisches Modell Opfer der mangelnden Performanz des Simulators geworden. Gerade die in einem späteren Kapitel besprochenen Anwendungen in anderen Seegebieten zeigten, dass es nicht ausreicht, die Temperaturen dort wo die Krabben gefangen werden in das System zu integrieren. Die Simulation des Standardlaufs liefert unter Zurückgreifen auf niederländische und deutsche Temperaturen bessere Ergebnisse, als die Simulation, die ausschließlich deutsche Temperaturen verwendet. Dies ist ein deutliches Anzeichen dafür, dass die Temperatur entlang des Driftweges der Nordseegarnelen beachtet werden muss, wofür die Anbindung an das Hydrographische Modell ja auch gedacht war.

Hochbaum (2004) hatte bereits ein weitaus reduzierteres Crangon-Modell in ein 3D-Hydrodynamikmodell integriert, was ebenfalls zu erheblichen Laufzeiten geführt aber aufgrund der starken Reduktion des biologischen Modells funktioniert hat.

4.1.4 Szenarien mit veränderter Temperatur

4.1.4.1 Temperaturzunahme von pauschal 1°C in allen Gewässern

Pauschal um ein Grad erhöhte Temperaturen führen zu einer deutlichen Musterveränderung der Standardausgaben. Die Abundanzmaxima der 15 und 50mm Individuen (auf den Platen, bzw. im Fang) verschieben sich bis zu einem Monat nach vorne, das Fanggewichtsmuster reflektiert dies. Die Ursache dafür liegt darin, dass die Entwicklungszeiten sich aufgrund der erhöhten Winter- und Frühjahrestemperaturen

verkürzen. Die Simulation resultiert auch in schnellerem Wachstum und somit in einem zügigeren Entwachsen höherer natürlicher Mortalität, was in der Simulation in höheren absoluten Individuenzahlen und damit höheren Fanggewichten resultiert.

Ob diese bei einer realen Erhöhung der Temperatur im Zuge einer klimatischen Erwärmung in dieser Weise auch realisiert werden könnten, bleibt fraglich. Hufnagl et al. (2010c) konnte zeigen, dass ein nicht unerheblicher Anteil der Nordseekrabben im Feld hungert. Das Simulationsmodell bildet weder ab, dass die Metabolismusrate der Tiere bei höheren Temperaturen steigt (was neben dem Futterbedarf einen Einfluss auf das Wachstum haben sollte), noch wie sich die Nahrungssituation im Feld bei höheren Temperaturen verändert. Die Frage der räumlichen Verteilung der Nordseegarnele bei unterschiedlichen Temperaturen muss bei dieser Simulation ebenfalls außer Acht bleiben. Gegenwärtig werden zunehmend größere Crangon-Fänge in Dänischen Gewässern gefangen (ICES 2007). Ob es sich hierbei um Auswirkungen eines wärmer werdenden Lebensraums der Nordseegarnele handelt, die kühlere Gewässer sucht, ob der Bestand sich schlicht vergrößert und dabei ausdehnt oder die Fänge durch undetektiert höheren Aufwand realisiert werden, ist bislang ungeklärt.

4.1.5 Szenarien mit veränderten Mortalitäten

4.1.5.1 Winterfischerei

Die kleinen Fischereifahrzeuge, die traditionell für den Nordseegarnelenfang eingesetzt wurden, konnten bei Starkwind oder Sturm (und damit während eines Großteils des Winters) nicht operieren (ICES 2003). Mittlerweile drängen aber vermehrt große Fahrzeuge in die Crangon-Fischerei. Oft handelt es sich um ehemalige Plattfischkutter ohne Plattfischquote (Salz & de Wilde 1990). Die üblicherweise höheren Winterpreise für Nordseegarnelen sind dabei ein weiterer Anreiz. Kuipers & Dapper (1984) und auch ICES (2003) postulierten, dass das Herbstfangmaximum auf Tiere aus Wintereiern zurückzuführen ist, Temming & Damm (2002) zeigten dies für die Fröhsommerrekruten auf den Platen, und auch das hier vorgestellte Simulationsmodell kommt zu dem Schluss, dass beide Populationsereignisse auf Tiere zurückzuführen sind, die aus Wintereiern stammen (Abbildung 3-14).

Sollte die Befischung der Nordseegarnele in den Monaten Januar bis März weiter intensiviert werden, würden auch vermehrt eiträgende Weibchen in die Fänge gelangen und die wichtigen Wintereier dem System entzogen (Abbildung 3-42). Ferner würden sich zwar in diesen Monaten Fänge ergeben, sie würden aber eine Verringerung des Gesamtjahresfangs bedingen (Abbildung 3-41), da Tiere bei kleinen Längen mitgefangen würden, die Ansonsten noch Zeit hätten, abzuwachsen. Die folgende Hypothese aus Kapitel 1.4 ist also bestätigt:

- ✓ Eine Aufwandserhöhung im Winter hat negative Auswirkungen auf die Populationsbiomasse und den Fischereiertrag.

Darüber hinaus würde die Eiproduktion nach den hier berechneten Ergebnissen deutlich vermindert und ihr Maximum um etwa einen Monat verschoben. Da keine genaue Aussage über die Auswirkung dieser Eiproduktionsentwicklung gemacht werden kann, sollte sie unterbleiben. Eine intensive Winterfischerei ist aus biologischen Erwägungen als bedenklich einzustufen.

4.1.5.2 *Schließung der Fischerei im Sommer*

Berghahn & Purps (1998) untersuchten die Auswirkungen des Plattfischbeifangs in der *Crangon*-Fischerei und identifizierten 0-Gruppen Schollen als am stärksten betroffen. Eine Schließung der Fischerei in den Sommermonaten gehört zu den wenigen Möglichkeiten, den Beifang an 0-Gruppen Schollen zu minimieren (Polet 1993, ICES 2003). Schließt man die Fischerei in den Sommermonaten, reduziert dies zunächst einmal die Fangmengen. Die beiden simulierten Schließungsvarianten, hätten Gesamtjahresfangeinbußen von 5% (mit F-Kompensation) beziehungsweise 9% (ohne Kompensation) zur Folge. Die Einbußen liegen damit wesentlich unterhalb der in diesen beiden Monaten ohne Schließung gemachten Fänge, diese machen 18% des Gesamtjahresfangs aus. Das Wachstum der in diesen beiden Monaten nicht gefangenen Garnelen kompensiert also einen Teil der in den Fangverbotsmonaten entgangenen Fänge.

Die Hypothese aus Kapitel 1.4,

- χ Eine Reduktion der Garnelenfischerei in den Sommermonaten zum Schutz junger Schollen hat keine Auswirkungen auf den Gesamtjahresertrag der Crangonfischerei,

kann nicht bestätigt werden. Die Auswirkungen auf die Gesamtjahresfangmenge sind allerdings nur gering.

Ihre Auswirkung auf die Eiproduktion ist dabei allerdings deutlich unterschiedlich. Während in der Variante, in der die Fischer in den verbleibenden Monaten nicht zusätzlichen Aufwand betreiben können, die Eiproduktion um 11% erhöht wurde, verminderte sie sich um 18% gegenüber dem Standardlauf, wenn die Fischer in den verbleibenden Monaten soviel Aufwand betreiben können, dass das Gesamtjahres-F das gleiche bleibt wie im Standardlauf.

4.1.5.3 *Variation der Verwertungslänge*

Während Tiews (1954) noch eine Verwertungslänge für Speisekrabben von 55mm angibt, scheint die Verlagerung der Pulung nach Marokko für eine Verringerung dieser Länge auf 50mm gesorgt zu haben. Im Standardlauf wurde daher eine Verwertungsgrenze von 50mm implementiert. Neben diesen beiden Verwertungslängenvarianten wurde auch ein Lauf mit 45mm simuliert, um eine potentielle, weitere Absenkung der Verwertungslänge zu untersuchen. Die unterschiedlichen Verwertungslängen im Modell haben keine Auswirkung auf die Saisonalität der Häufigkeit 15mm & 50mm langer Individuen. Auch die Eiproduktion ist in der relativen Ansicht nicht variierend zwischen den Läufen.

Die saisonale Verteilung der Fänge zeigt hingegen Unterschiede zwischen den Läufen. Je kleiner die Verwertungsgrenze, umso niedriger ist der Frühsommerpeak der Fänge und umso früher tritt der Herbstpeak auf. Letzteres wurde auch noch im Zusammenhang mit den Saisonalitäten der Futterkrabbenfischerei aufgezeigt (4.1.5.4): Betrachtet man die Abbildung 4-7, kann man auch dort sehen, wie die kleineren *Crangon crangon* zeitlich früher in den Fang gelangen und so nicht mehr zum ein Monat späteren Fang-Peak der größeren Garnelen beitragen können. Der höhere Frühjahrsfang bei größerer Verwertungsgrenze lässt sich dadurch erklären, dass im Herbst bei diesen größeren Verwertungsgrenzen Garnelen geschont werden, die dann im folgenden Frühjahr der Fischerei zur Verfügung stehen (dies wird im Detail in Kapitel 4.1.5.6 besprochen).

Sowohl der Gesamtfang bei 45mm Verwertungsgrenze als auch der bei 55mm Verwertungsgrenze waren höher als der bei 50mm Verwertungsgrenze. Bei der 55mm Verwertungsgrenze ist dies auf die Schonung der knapp ausreichend großen Garnelen und deren Abwachsen bis zum nächsten Frühjahr zurückzuführen. Bei der 45mm Verwertungsgrenze muss man sich vor Augen führen, dass die kumulative fischereiliche Sterblichkeit der Kohorten steigt, da sie schon früher dem Fischerdruck unterliegen; die Parameterisierung kompensiert dies nicht. Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass die oben angesprochene Herbst/Frühjahr-Schonung die noch geringere fischereiliche kumulative Sterblichkeit bei 55mm Verwertungsgrenze gegenüber der 45mm Verwertungsgrenze annähernd ausgleicht

Schließlich zeigen die Ergebnisse der absoluten Eiproduktion, dass die Schonung der Weibchen durch größere Verwertungsgrenzen einen wesentlichen Einfluss auf die Eiproduktion hat. Bei der Abwägung, den Fang über eine Verringerung oder eine Erhöhung der Verwertungsgrenze zu erreichen, sollte dies der ausschlaggebende Grund für die zweite Möglichkeit sein. Zusätzlich ist zu beachten, dass für die unterschiedlichen Größenklassen der Garnelen unterschiedliche Preise gezahlt werden, so dass eine Verschiebung hin zu einer kleineren Sortierung gesamtwirtschaftlich suboptimal ist.

4.1.5.4 Futterkrabbenfischerei

Bis in die 1970er Jahre hinein wurde eine Industriefischerei auf kleine Nordseegarnelen durchgeführt, die dann getrocknet Hühnerfutter zugesetzt wurden (Abbildung 4-6). Als Vergleichszeitraum wurde der zwischen 1958 und 1968 gewählt, da für diesen Daten vorliegen und erst danach die diese Anlandungen unterblieben.

Die Szenarioläufe der Futterkrabbenfischerei konnten die Saisonalität der Futter- und Speisekrabbenfänge zwischen 1958 und 1968 (Abbildung 4-7) gut reproduzieren (Abbildung 3-57). Die exakten Fangmengen werden in der Simulation nicht ganz erreicht. Ein Teil der Unterschiede kann durch abweichende Sortiergrenzen erklärt werden. Tiews (1954) spricht von 55mm als Verwertungsgrenze, heute gelten eher 50mm als wahrscheinlich. Des Weiteren wurde in dem hier vorgestellten Futterkrabbenfang eine Netzselektion nach Polet (2000) verwendet, die für ein heutiges Fanggerät ermittelt wurde. In den Zeiten der Futterkrabbenfischerei sind vermutlich noch kleinere Maschenweiten verwendet worden, sodass die in Kapitel 2.6.5.4 gezeigte Selektionskurve weiter nach links verschoben werden muss. Dies beeinflusst neben der Selektion allerdings auch die fischereiliche Sterblichkeit, die Fangmengen müssten sich erhöhen. Schließlich wurden in den hier präsentierten Szenarios stets dieselben Räubereffekte angenommen. Abweichende raumzeitliche Räuberichten (Kabeljau und Wittling wiesen damals höhere Bestandszahlen auf) wären mit zusätzlichen Simulationsläufen auf ihre Auswirkung auf die simulierten Fangmengen zu prüfen.

Sowohl die Simulationsergebnisse, wie auch die Anlandungsdaten (Abbildung 4-6) zeigen deutlich, dass der Wegfall der untermaßigen Anlandung durch die Futterkrabbenfischerei einen enormen Anstieg der Konsumkrabbenanlandungen ermöglicht.

Die Hypothese aus Kapitel 1.4,

- x Allein die Aufgabe der Futterkrabbenfischerei führte zur Zunahme der Konsumkrabbenenerträge,

kann also nicht bestätigt werden. Die Aufgabe der Futterkrabbenfischerei war nach den hier ermittelten Ergebnissen zwar nicht die einzige Ursache für die Zunahme der Konsumkrabbenenerträge, hatte jedoch einen signifikanten Einfluss auf diese.

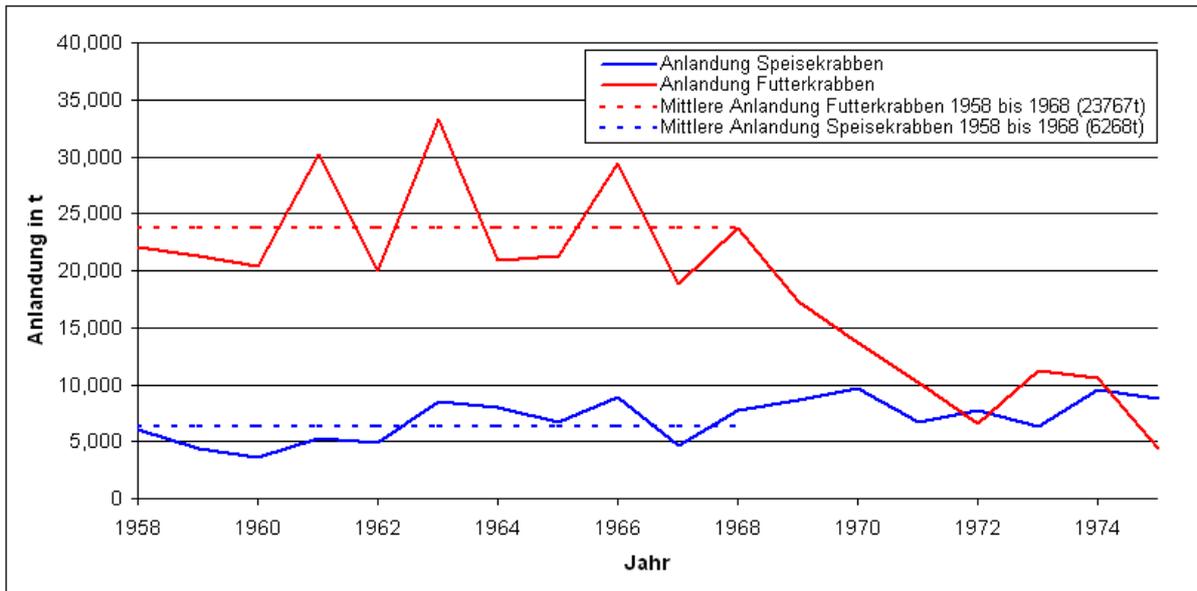


Abbildung 4-6: Speise und Futterkrabbenanlandungen von 1958-1975

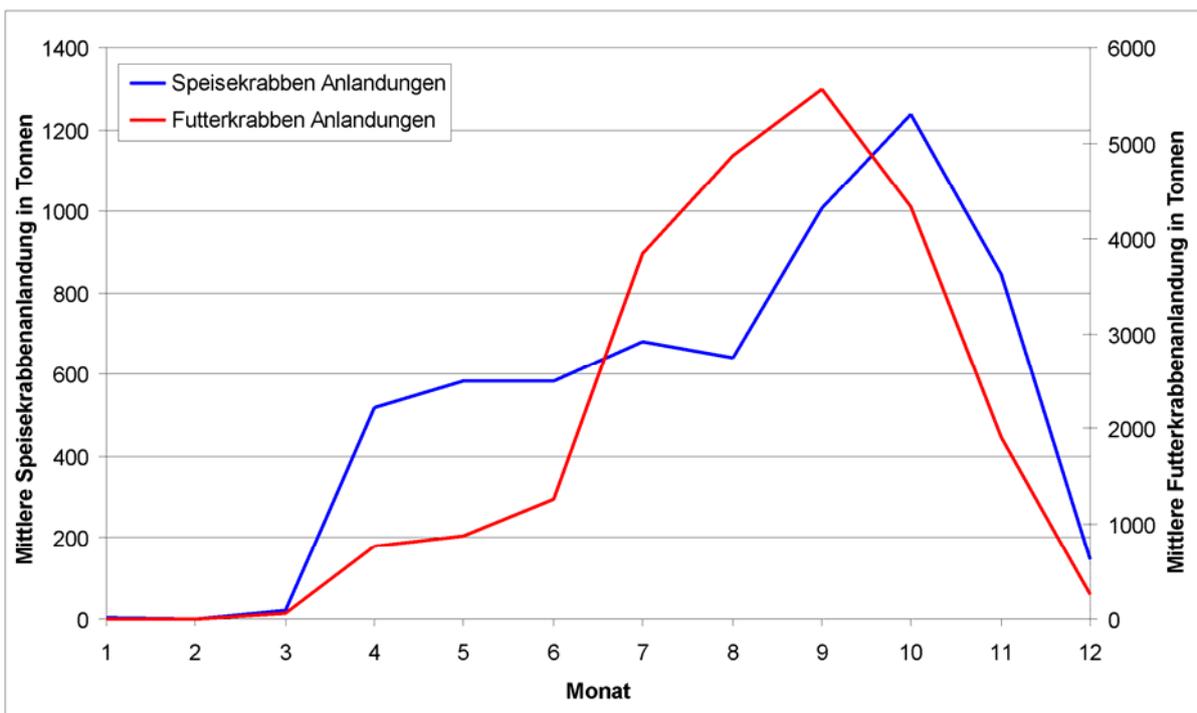


Abbildung 4-7: Saisonalität der Speise- und Futterkrabbenfänge 1958-1968

4.1.5.5 *Variation der fischereilichen und natürlichen Sterblichkeiten*

4.1.5.5.1 *Auswirkung von zunehmender fischereilicher und abnehmender natürlicher Sterblichkeit*

Diese Szenarienläufe zeigten vornehmlich, dass eine Analyse des Fischereiaufwands, und damit der auf die Population wirkenden fischereilichen Sterblichkeit, alleine keine Aussage über die Entwicklung der Bestandsgröße erlaubt. Eine Steigerung der fischereilichen Sterblichkeit kann höhere Fänge zur Folge haben, dies muss aber nicht so sein. Vielmehr kann dieser verstärkte Aufwand zur Folge haben, dass man die Individuen bereits im Herbst wegfängt und somit im Frühjahr nur noch wenige Konsumkrabben vorhanden sind.

Die natürliche Sterblichkeit hat offenkundig einen stärkeren Einfluss auf die Fangmengen (Abbildung 3-63). Es ist schwer eine verlässliche Angabe zu machen, wo genau das derzeitige M für *Crangon* in der Nordsee liegt. Was man allerdings sagen kann, ist, dass die wichtigsten Räuber (Kabeljau und Wittling) in den letzten Jahrzehnten sehr starke Bestandseinbußen hinnehmen mussten. Sollten sie sich in den nächsten Jahren erholen und in der Folge die natürliche Sterblichkeit zunehmen, erscheint es unwahrscheinlich, dass die Fischerei weiter die Rekordfänge der letzten Jahre (bis über 35000 Tonnen, ICES 2007) realisieren können wird. Abbildung 3-63 zeigt deutlich, dass eine Veränderung der natürlichen Sterblichkeit um den Faktor 2 die Fänge durchaus halbieren könnte. M -Veränderungen in dieser Höhe sind nicht ausgeschlossen; Hufnagl et al. (2010a) gibt zwar ein mittleres Z von 5.5 an, in Spitzenzeiten, berichtet er, kann es auch bei 8 gelegen haben.

4.1.5.5.2 *Auswirkung durch veränderten Fischereiaufwand bei unterschiedlichen Annahmen des Verhältnisses von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit.*

Die in Kapitel 4.1.5.5.1 angesprochene Schwierigkeit, die aktuelle natürliche Mortalität der Nordseegarnele zu bestimmen, wurde durch einen weiteren Satz von Läufen gezielter behandelt. Durch Variationen des M/F -Verhältnisses und zusätzliche Veränderungen der fischereilichen Sterblichkeit, konnten allgemeinere Aussagen über die Bestandentwicklung bei verändertem Fischereiaufwand gemacht werden. Es sei in diesem Zusammenhang folgendes rekapituliert:

- Im Standardlauf dieser Arbeit wurde für die Gruppe der für die Fischerei interessanten Krabben von mehr als 50mm Länge ein Z von 5.5 und ein Verhältnis von natürlicher zu fischereilicher Sterblichkeit von 1.5 zu 1 verwendet (Kapitel 2.5.2.3).
- Während die Abschätzung für die Gesamtsterblichkeit aus Hufnagl et al. (2010a) stammt, wurden das Verhältnis von M zu F
 - einerseits aus Konsumtionsberechnungen auf Basis der MSVPA-Magendaten bestimmt, die für die hier maßgebliche Roundfish-Area 6 eine Nordseegarnelenzehrung von ca 21000 Tonnen vorhersagten.
 - Andererseits wurde angenommen, dass die Fischerei mit einer ähnlich großen Fangmenge Individuen dieser Größengruppe entnimmt. Somit käme man zu einem M/F -Verhältnis von 1/1. Nimmt man ferner an, dass es noch andere Räuber gibt, die solch große Krabben fressen, kann dieses Verhältnis auch noch größer werden.
- Über die meisten anderen *Crangon*-Predatoren ist in Verbreitung und Bestandsgröße wenig bekannt, doch wären sie in hohen Dichten in der Nordsee gegenwärtig, in Körpergrößen, die einen Wegfraß von 50mm und größeren

Nordseegarnelen möglich machten, wären Sie *möglicherweise* ein Ziel für die Fischerei, in jedem Fall jedoch würden sie in den wissenschaftlichen Surveys bemerkt. Außer Wittling und Kabeljau erreicht kein anderer Crangon-Räuber an den südlichen und östlichen Küsten der Nordsee eine ausreichende Größe und gleichzeitig eine signifikante Bestandsdichte, die einen vergleichbaren Fraßdruck auf die Nordseegarnele in diesem Gebiet ermöglichen würden. Somit sollte man mit einem maximalen M/F-Verhältnis von 2/1 die Wirklichkeit eher konservativ einschätzen.

Es zeigte sich in den bei allen F/M Simulationen mit erhöhter fischereilicher Sterblichkeit, dass diese zu wenig höheren, teilweise geringeren Gesamtjahresfangmengen führten. Bedenkt man, dass höherer Fischereiaufwand in der Regel auch höhere Kosten (Treibstoff, Abnutzung, evtl. Personal) bedeutet, lässt dies vermuten, dass selbst die geringen berechneten Fangerhöhungen wirtschaftliche Verluste bedeuten würden.

Senkt man jedoch die fischereiliche Sterblichkeit signifikant, so resultieren geringfügig kleinere Fänge. Die mit dem verminderten Aufwand verbundenen, verringerten Kosten könnten *möglicherweise* diese geringen Verluste sogar wirtschaftlich neutralisieren. Beispielhaft seien hier Fangeinbußen im Bereich von 3-10% genannt, die in Simulationsläufen mit um 25% reduziertem F berechnet wurden. Leider liegen keine Daten vor, die die Kosteneinsparungen einer um ein Viertel verringerten Fischereitätigkeit darlegen. Eine kostenmäßige Einsparung im Rahmen der 3-10% Fangverlust kann man jedoch für nicht ausgeschlossen halten.

Variiert man die M/F-Verhältnisse, um zu sehen, welche Auswirkung eine falsche Auswahl dieser auf die simulierten, verringerten Fangerträge haben kann, zeigt sich folgendes: bei halbiertem F werden die Fangertragseinbußen erst dann größer als die Hälfte der Fänge bei vollem F sein, wenn das M/F-Verhältnis größer ist als etwa 3.3/1, senkt man das F um 25 % werden die Fangeinbußen erst bei einem größeren M/F als 4.3/1 größer als 25%. Die Wahl der hier verwendeten M/F-Verhältnisse liegt also in einem sicheren Bereich in Bezug auf die Aussagen zur Fangreduktionsentwicklung bei verringerter fischereilicher Sterblichkeit.

4.1.5.6 Rückberechnung der Gesamtsterblichkeit

Die Beobachtung von Temming et al. (1993), dass mit über die Jahre zunehmender Sterblichkeit für die Nordseegarnele, die Frühjahrsfänge einen zunehmend geringeren Anteil ausmachten, konnten im Simulationsmodell nachvollzogen werden. Trägt man diese prozentualen Anteile der Fänge des Zeitraums Januar bis Juni an den Fängen von Juli bis Dezember gegen die in der Simulation verwendeten Z auf, wie in Abbildung 3-66 sichtbar, kann man eine exponentielle Funktion an diese Daten anpassen um mit der Umkehrfunktion aus saisonalen Fischereidaten ein Maß für Z zu erhalten. Dies wurde mit niederländischen und deutschen, saisonalen Fangdaten gemacht. In beiden Datensätzen konnte eine Zunahme der Gesamtsterblichkeit bis 1991 und darauffolgende Abnahme erkannt werden (Abbildung 3-67 und Abbildung 3-68). Dieses Muster bleibt erhalten, auch wenn man die Werte der Z aus den Jahren, die auf Jahre mit extrem starken Aufkommen von juvenilen Kabeljau folgten, herausnimmt.

Hufnagl et al (2010a) zeigen eine Graphik (Abbildung 4-8), in der aus Längenzusammensetzungen berechnete Z-Werte über die Jahre aufgetragen sind. Er nutze verschiedene Methoden, die er an Surveydaten aus der Büsumer Beifangserie und des DYFS anwandte. Auch in dieser Graphik kann eine Zunahme der Mortalität bis in die 1990er und ein anschließender Abfall der Sterblichkeit gefunden werden. Während die, basierend auf den hier gemachten Simulationsergebnissen errechneten Z-Werte zwischen 1.5 Jahr^{-1} und 12 Jahr^{-1} schwanken, bewegen sich die von Hufnagl bestimmten Sterblichkeiten nur zwischen etwa 3 Jahr^{-1} und 9 Jahr^{-1} .

Für diese Diskrepanz im Sterblichkeitsniveau gibt es eine Reihe von möglichen Erklärungen. Verändert sich die Saisonalität der Fangtätigkeit, ist eine der Grundannahmen der hier gemachten Berechnungsmethode nicht mehr gültig. Tatsächlich stellt die in verschiedenen Läufen gleichförmige monatliche Verteilung des Fischereiaufwandes eine Besonderheit des Modells dar. Variabilität in der Fischereiaufwands-saisonalität wird im Feld schon durch die Wetterabhängigkeit der vergleichsweise kleinen Fahrzeuge erzeugt. Ein stürmischer Herbst senkt den Aufwand und die auf den Bestand wirkende fischereiliche Sterblichkeit in dieser Zeit, ein später Frühjahrsbeginn hat die gleiche Auswirkung in der ersten Jahreshälfte. Aber auch im Jahresverlauf schwankende Treibstoff- und Abnahmepreise können Fischereiaufwand stimulieren oder hemmen.

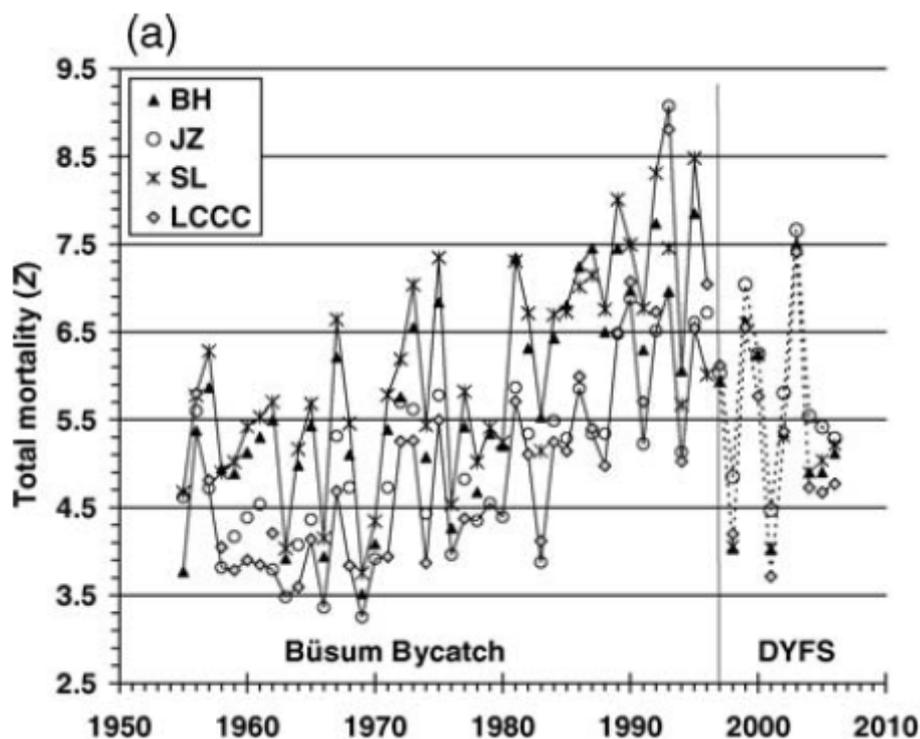


Abbildung 4-8: Aus Hufnagl (2010a): Z, berechnet aus Daten der Beifangserie Büsum und DYFS-Daten.

Variabilität von Wachstum kann, wie in Kapitel 4.1.3.2 erläutert, einen Einfluss auf das L_{∞} haben, was wiederum einen Einfluss auf die berechnete natürliche Mortalität hat. Anonymus (1996) zeigten, dass die von Hufnagl verwendeten Methoden generell die Eigenschaft haben, die Mortalität zu unterschätzen. Dieser Effekt wird noch verstärkt, wenn die Variabilität der Daten nicht korrigiert wird. Daher können durchaus auch die Hufnagl'schen Mortalitäten weiter von der Realität entfernt liegen, als die hier präsentierten Berechnungen.

Die Hypothese aus Kapitel 1.4,

- χ Das Verhältnis der Frühjahrsfänge an vorausgegangenen Herbstfängen ergibt einen Hinweis auf die Fischereiliche Sterblichkeit,

kann als prinzipiell bestätigt gelten und birgt interessante potentielle Forschungsthemen.

4.1.6 Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten

Die Anwendung in anderen Seegebieten zeigte zunächst eins: Dass dem Laichindex besondere Wichtigkeit zukommt. Alle Seegebietssimulationen zeigten sinnvollere Muster, wenn der spezifische Länder-Laichindex verwendet wurde.

Auch die angenommene Temperatur ist wichtig. Der länderspezifische deutsche Lauf erbrachte geringere Übereinstimmung mit den Vergleichsdaten als der Standardlauf in dem deutsche und niederländische Temperaturen verwendet wurden. Die Einbeziehung niederländischer Temperaturen berücksichtigt die Verdriftung der Garnelen entlang der südlichen Nordseeküste in östlicher Richtung.

Die länderspezifischen Läufe boten zusätzliche Vergleichsmöglichkeiten der Geschlechterverhältnisse. Obwohl in manchen Monaten die Simulationen mit den Beobachtungen gut übereinstimmten, lagen sie in der Mehrheit der Monate weit auseinander. In vielen Fällen sah es aber nach einer Verschiebung der Kurven aus, die durch andere Wachstumsleistungen der Männchen als angenommen durchaus ausgeglichen werden könnten. Gerade hierfür gibt es allerdings kaum Daten aus England oder Dänemark. Auch hier die Möglichkeit geschlechtsspezifischer Wanderungen (Boddeke 1976) zu nennen, die die Feldbeobachtungen im Gegensatz zu den Simulationen beeinflussen.

Das Hauptergebnis der Anwendung des Simulationsmodells in anderen Seegebieten war, dass mit dem konstanten minimalen Laichalter von 185 Tagen die Muster der dortigen Laichindices reproduziert werden konnten. Dies kann als Hinweis darauf gesehen werden, dass dieser Mechanismus eine gewisse reale Basis haben könnte. Es erscheint vor diesem Hintergrund lohnend, die Hypothese eines minimalen Laichalters bei *Crangon crangon* im Labor zu verifizieren.

4.2 Die Entwicklung

Bei der Entwicklung des *Crangon*-Simulators wurden alle in der Einleitung angesprochenen Funktionalitäten implementiert und größtenteils erfolgreich in Szenarienläufen angewandt. Er hat sich als leicht zu installierendes System mit größtenteils guter Stabilität herausgestellt.

Modellentwicklung ist in einer Eigenschaft der klassischen Softwareentwicklung für Betriebssysteme, Anwendungsprogramme oder auch Spiele viel ähnlicher als der Entwicklung von Probenahmegeräten oder Labormethoden: sie ist quasi nie abgeschlossen und kann immer noch besser gemacht werden.

Insofern handelt es sich bei der hier vorgestellten Simulationsumgebung nicht um die bestmögliche, sondern um den nächsten Schritt in einer Reihe von vielen. Einerseits

wurden viele Erkenntnisse der letzten Jahre, wie Parameter aus Laboruntersuchungen und Feldbeobachtungen, in gesonderten Studien entwickelte Submodelle oder auch von der *Crangon*-Forschung unabhängige Theoriegebilde wie die Size-Spectrum-Theory mit dem allgemeinen Wissen um die Nordseegarnele zusammengebracht. Andererseits ist die Simulationsumgebung zwar derzeit nutzbar, doch kann an vielen Stellen mit vergleichsweise geringem Aufwand noch Wesentliches erreicht werden.

4.2.1 Performanz

4.2.1.1 Derzeitiger Zustand

Die Zeit, die zum Durchlauf eines einzigen Simulationslaufs erforderlich ist, beträgt derzeit auf Standardhardware etwa zwanzig auf Highendhardware etwa zwölf Stunden. Verantwortlich hierfür ist eine am Anfang des Projektes festgelegte Anforderung, dass jeder Modelzustand der Simulation zur späteren Auswertung zur Verfügung stehen soll. Dies machte eine vergleichsweise große Datenstruktur für das Zielobjekt der Simulation notwendig und hieraus resultieren neben den großen Bearbeitungszeiten auch die immensen Speichervolumina, die für das Vorhalten der Simulationsumgebung notwendig sind.

4.2.1.2 Änderungsmöglichkeiten

Wenn man den Simulator nicht von Grund auf neu schreiben möchte, gibt es zwei Möglichkeiten, die Performanz sowohl auf der Ebene der Simulationszeiten als auch des Speicherbedarfs zu senken.

4.2.1.2.1 Modifikation der Datenstruktur der Kohorten

Eine ganze Reihe von kohortenspezifischen Informationen wird redundant gespeichert. Während die aktuelle Länge einer Kohorte genauso wie die aktuelle Anzahl von Individuen, Anzahl von Häutungen oder der Tagestemperaturwert Informationen sind, die man für jeden Zeitschritt individuell speichern muss, will man jeden Modellzustand bevorraten, gibt es doch auch kohortenspezifische Informationen, die sich währen der Simulationsperiode nicht ändern.

Die zufallszahlenabhängigen Wachstums- oder Entwicklungsparameter beispielsweise werden der Kohorte einmal übergeben. Genauso sind die Angaben über die Individuenanzahl, Länge, Alter und Position bei Erreichen verschiedener Ereignisse (Eintritt in die Larval-, Juvenil-, Adultphase oder das Aussterben der Kohorte) einmalige Ereignisse, die nicht jedem Tages-Kohortenobjekt zugeordnet sein müssen sondern getrennt behandelt und gespeichert werden könnten.

Die Aufteilung in tagesspezifische Kohorteninformationen und in generelle Kohorteninformationen sollten Speichereinsparungen im Bereich von etwa 25% des Gesamtspeichervolumens erbringen können. In Bezug auf die benötigte Rechenzeit können die Einsparungen höher liegen, da gerade übervolle Arbeitsspeicher besondere Managementlatenzen, wie häufigere Objektdereferenzierung und -löschung oder auch Abgleiche mit und Übertragung in und aus Swap-Dateien, nötig machen. Eine Anpassung der derzeitigen Programmstruktur sollte in drei bis sechs Monaten (inklusive der notwendigen Tests) machbar sein.

Man könnte sich auch vorstellen, die Datenstruktur noch kleiner, und dafür variabler, zu gestalten. Dies würde voraussetzen, dass der Nutzer im Vorhinein genau weiß, welche Analysen er mit einem Simulationslauf durchführen möchte und welche der Datenstrukturen damit verknüpft sind, so dass er auf die nicht benötigten verzichten könnte. Eine derartige Herangehensweise ist in quelltextbasierten Simulatoren leichter realisierbar als in dem hier vorgestellten, da durch die Graphische Benutzerschnittstelle (GUI=graphical user interface) schon vorab Einschränkungen der Modellmodifikation vorgegeben sind. Wollte man das GUI ähnlich variabel mache wie einen Quelltext, würde dies erhebliche Entwicklungsarbeit alleine am GUI erfordern, die über die in diesem Projekt geleistete Softwarearbeit weit hinausgehen würde.

4.2.1.2.2 Abkehr von der Aufbewahrungsanforderung für die Ergebnisdaten

Die wohl größten Reserven zur Steigerung der Performanz und der Gleichzeitigen Reduktion der Speichervolumina liegen in der Anforderung, jeden Modellzustand zu bevorraten. Im Fall der Aufgabe dieser Anforderung würde man auf einen Gutteil der Kohortendatenstruktur verzichten können um vorab definierte aggregierte Zählerarrays zur Ergebnisspeicherung zu nutzen. Immer wenn eine Kohorte ein bestimmtes Ereignis überschreitet, würde dann ein entsprechender Zähler erhöht und gegebenenfalls Nebenwerte (wie Individuenzahl und ähnliches) in eigenen Statistiken analysiert.

Wieder wäre dies leichter in einem Quelltext zu modifizieren, doch kann man sich mit einigen Einschränkungen der möglichen Analysen auch einen adaptiertes GUI vorstellen, dass weitreichende Analysevorgänge modifizieren lässt. Nachträgliche Analysen der simulierten Läufe sind dann natürlich nicht mehr möglich, dafür würden die Speichervolumina je nach Detailgrad der Ausgabestatistiken zwischen wenigen Kilobyte und einigen Hundert Megabyte je Anwendung liegen, im Vergleich zu derzeit etwa 30 Gigabyte je Lauf.

Der Nachteil wäre hier die notwendige Anpassung des gesamten Simulators: im Wesentlichen würde es auf eine Neuprogrammierung hinauslaufen

4.2.2 Nutzbarkeit

4.2.2.1 Allgemeines

Bei allen Nachteilen in der Anpassbarkeit im Vergleich zu einem quelltextbasierten Simulator, die eben auch die Laufzeitperformanz beeinflussen, sei hier ein Vorteil des GUI-basierten Systems genannt: Des Programmierens Unkundige können sich anschaulich informieren, wie die Simulation funktioniert. Das betrifft nicht nur gänzlich Fachfremde oder Studierende, die sich gerade erst in populationsdynamische Themen oder gar die Modellierung einarbeiten, sondern durchaus auch Wissenschaftler, die im gleichen Forschungsgebiet arbeiten, aber nicht selbst modellieren. Für jemanden, der mit seiner Arbeit bei Feldprobenahmen oder im Labor für die in diesem Simulator verwendeten Parameter sorgt, kann es durchaus nicht nur erbaulich sein, zu sehen, dass seine Ergebnisse auch genutzt werden. Vielmehr kann die Art und Weise, wie seine Ergebnisse genutzt werden, ihn ja auch zu kritischen Hinweisen an den Modellierer oder der Modifikation seiner eigenen Arbeit veranlassen. Diese Kommunikation wird durch die Abkehr vom Black-Box-System des quelltextorientierten Simulators, hin zu einer intuitiv erfassbaren Benutzerschnittstel-

le, klar gestärkt. Die mangelnde Performanz kann daher dem ein oder andern Nutzer von untergeordneter Wichtigkeit sein.

4.2.2.2 Derzeit mögliche Anwendungen

Bei allen Simulationsprogrammen stellt sich die Frage, wofür diese verwendet werden können. In diesem Kapitel soll aufgezeigt werden, wofür der Simulator, so wie er ist, angewandt werden kann. Die nicht möglichen Anwendungen finden sich im folgenden Kapitel.

Bereits in Kapitel 4.2.2.1 wurde dargelegt, dass Wissenschaftler und Studierende, die nicht programmieren können, nun eine Möglichkeit haben, die Konzepte des diesen Simulationen zugrundeliegenden Modells zu erfassen und (auch mit dem Ersteller des Simulators) zu diskutieren.

Für im Feld oder Labor arbeitende Wissenschaftler ist häufig interessant, in welcher Genauigkeit, zeit-räumlicher Auflösung oder Grad der Aggregation der Daten Parameter veröffentlicht werden sollten, um sie den modellierenden Kollegen nutzbar zu machen. Ferner stellt sich manchmal schon bei der Planung von Versuchen oder Probenahmen die Frage nach dem Design eben dieser Datenbeschaffungsmaßnahmen. Das leicht verständliche GUI dieses Simulators gibt den Kollegen die Möglichkeit, einzelne Parametervariationen zu verändern um oben genannte Fragen zu beantworten.

Die wichtigsten Anwendungen sind aber natürlich die offensichtlichen, nämlich die Untersuchung, welche Auswirkung Änderungen der Temperatur (verhaltens-, wetter- oder klimainduziert) und Änderungen der Mortalitäten (Änderung der Prädatorenhäufigkeit, der Fischereitätigkeit) auf Fangmengen und Bestandscharakteristika haben.

Zur Aussagekraft wird im folgenden Kapitel, aber auch in der Diskussion der Anwendungen (Szenarienläufe), näheres erläutert, doch sei hier und gerade in Hinsicht auf die Anwendung in geänderten Temperatur- und Mortalitätsszenarien festgestellt: Das zugrundeliegende Simulationsmodell ist ein Yield per Recruit Model. Diese Modelle können, richtig parametrisiert, Trends aufzeigen, die durch unterschiedliche Eingaben induziert werden. Man sollte also nicht erwarten, mehr als durchschnittliche Zustände ausgegeben zu bekommen. Die Ausgaben bleiben abhängig von den Zuständen die vor der Simulation angenommen und in das Modell eingegeben werden. Eine falsch geschätzte Anfangsbestandgröße kann also zu falschen simulierten Bestandsgrößen führen, auch wenn das Modell den richtigen Trend ausgibt.

4.2.2.3 Derzeit nicht mögliche Anwendungen

Derzeit gibt es zwei Blöcke von Anwendungen, die nicht möglich sind. Solche, die derzeit aufgrund von Performanzproblemen noch nicht zuende laufen und solche, für die der Simulator schlicht nicht gemacht ist.

4.2.2.3.1 Leistungsfähigkeitseinschränkungen

Derzeit bricht das Programm immer dann ab, wenn zu viele Kohortenobjekte zeitgleich im Arbeitsspeicher gehalten werden müssen. Dies führt dazu, dass bis zu einer Überarbeitung des Simulators folgende Funktionen nicht oder nur mit Einschränkungen genutzt werden können:

-
- Simulation ausgehend von einer vorher gespeicherten Startsimulation (also das Weiterrechnen einer zuvor beendeten Simulation von deren letztem Systemzustand aus)
 - Nutzung von hydrographischen Eingabedaten
 - Vollständig geschlossener Lebenszyklus (lief mit großen Einschränkungen durch)

Möglicherweise könnten die betreffenden Läufe auf einem 64-bit Betriebssystem auf einem Rechner mit deutlich mehr als 8 Gigabyte RAM genutzt werden (da dann mehr Arbeitsspeicher adressiert werden kann). Inwieweit das .net-Framework dann den vollen Arbeitsspeicher voll ausnutzt ist allerdings unbekannt und unterliegt sicher auch entsprechenden Entwicklungen des .net Frameworks in der nächsten Zukunft. Ein derartiger Computer stand für diese Arbeit nicht zur Verfügung.

5 Danksagung

Zuallererst möchte ich meinem Doktorvater, Prof. Dr. Axel Temming danken. Einerseits, wie an dieser Stelle zu erwarten, für die gestellte Aufgabe und die Betreuung dieser Arbeit. Darüberhinaus für seine unerschütterliche Zuversicht, dass ich diese Arbeit zuende bringen würde, die Motivation, die er mir angedeihen ließ, für die vielen Stunden, in denen wir Ergebnisse diskutierten und Konzepte besprachen, wie meine Arbeit weniger technisch und mehr biologisch wirken könne. Für die Zeit, die er sich für mich nahm und sein stets offenes Ohr. Dafür, dass wir auch außerhalb der wissenschaftlichen Arbeit eine Basis hatten, bei Kaffee, Wein oder Bier auch mal Politik oder Abgründe jüngerer Geschichte diskutieren konnten. Seiner Frau Birthe Temming danke ich für die dabei bewiesene Geduld.

In den 11 Jahren, die ich am Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft verbracht habe, war ich sechs Jahre lang als Wissenschaftler angestellt. Schon zuvor konnte ich mir als wissenschaftliche Hilfskraft mein Studium im IHF finanzieren. Dafür danke ich den dafür Verantwortlichen, vor allem wiederum Prof. Dr. Axel Temming, aber eben auch Prof. PhD Mike St.John (thanks for a lot of fun apart from that), Prof. PhD Myron Peck und Prof. Dr. Christian Möllmann.

Dem weltbesten Projektkollegen, Dr. Marc Hufnagl, danke ich für professionelle Kollegialität und weit darüberhinausgehende Hilfsbereitschaft, vor allem aber freue ich mich darüber, ihn und seine Frau, Dr. Annika Schrader, heute Freunde nennen zu können.

Dr. Jens Floeter danke ich dafür, mir die ersten Lektionen in der Netzwerkadministration gegeben und mich darin bestärkt zu haben, Informatik im Nebenfach zu studieren. Danke für wissenschaftliche Diskussionen, die Betreuung vor und während der Diplomarbeit und die gemeinsam genossenen Currywürste. Danke dafür, in entscheidenden Momenten da gewesen zu sein.

Dr. Matthias Bernreuther danke ich für die tolle Zeit, die wir während des Teilens eines Büros hatten. Einige seiner Weisheiten begleiten mich noch heute.

Den vielen Kollegen, die dem IHF zu seiner besonderen, schönen Arbeitsatmosphäre verhelfen möchte ich hier ebenfalls danken: Jens-Peter Herrmann, Claudia Günther, Laura Meskendahl, Silke Janßen, Jochen Lütke, Sven Stäcker, Carmen Czerwinski, Sabine Eberle, Michael Großmann, Patricia Gorre, Sven Urban, Dr. Rabea Diekmann, Dr. Linda Holste, Dr. Bettina Martin, Dr. Janna Peters, Stefan Meyer, Klas Möller, Sonja Ziehm seien hier ebenso dankbar erwähnt wie ehemalige Mitarbeiter, wie Dr. Ute Daewel, Dr. Alexander Kempf, Dr. Soenke Jansen, Rüdiger Neukam, Martin Purps, Niels Mergardt, Dr. Sara Adlerstein, Dr. Anne Sell, Dr. Rudi Kafemann, Meike Martin, Philipp Oberdörffer, TanjaBerg, Nadine Uhlig und sicherlich noch einige andere, denen ich im Laufe der Jahre hier begegnet bin, die mir ihr Fehlen in dieser Liste vergeben mögen.

„Nebenan“ in der neuerdings Von-Thünen-Institut genannten Institution, die von uns Altvorderen noch immer „die BuFo“ genannt wird, möchte ich vor allem Heike Müller für ihre unermüdlichen Versuche, mir die korrekte Nutzung der Literatur beizubringen, danken. Ihr fröhliches Sticheln, aber auch die stets zur Verfügung gestellte Scho-

kolade, haben mich gestützt, am Ball zu bleiben. An gleichem Ort bin ich auch Dr. Uli Damm, Dr. Thomas Neudecker, Dr. Volker Siegel, Dr. Siegfried Ehrich und Dr. Gerd Kraus für jederzeitige Ansprechbarkeit sehr dankbar.

Außerhalb der Wissenschaft möchte ich zuallererst dem Hamburger Teil meiner Familie danken. Damit meine ich Maria Gkarili, Tom Töpfer und ihre Kinder Indra und Ben, die meine Familie und mich jederzeit und ohne Zögern unterstützt haben.

Für ihre außerordentliche Gastfreundschaft danke ich Dr. med. Melanie Fauser, Dr. med. Christoph Fauser, Dr. Dr. Tankred Stuckensen und Dr. Anna Stuckensen, die uns bei Aufhalten in Hamburg kostenlos Ihre Wohnung überließen.

Meinen derzeitigen Kollegen beim Projektträger Jülich, die mich stets motivierten, die Dissertation abzuschließen, möchte ich ebenfalls danken. Hier sind PhD Veronika Simons, Berthold Macierzynski, Horst Meindl, Jörg Zymolka, Susanne Beermann, Dr. Bernhard Gilleßen, Dr. Christian Eder, Dr. Sabine Wiek, Dr. Gisela Miczka, Dr. Maike Heidelberger, Dr. Bülent Genc, Dietmar Lorke, Tina Ophoven, Marina Müller, Frank Heypke, Dr. Sigrid Grolle, Dr. Yvonne Pfeiffenschneider und Dr. Georg Stöcker zu nennen.

Meinen Eltern Elvi und Werner Rückert danke ich für wichtige familiäre Unterstützung, unter anderem bei Wohnungssuche und Umzügen.

Zuletzt, und damit an exponierter Stelle, steht mein tiefer Dank an meine Kinder Sofia Totolidou und Noah Totolidis und vor allem an meine Frau Christina Totolidou, die mir im Familienleben den Rücken frei gehalten haben um diese Arbeit zu beenden. Jetzt machen wir mal was anderes.

6 Literatur

- AHLSTROM, E. J.: Distribution and abundance of eggs and larval populations of the Pacific sardine. In: Fishery Bulletin United States Vol. 56 (1954), S.83-140.
- ANONYMUS.: Interrelationships between the Brown Shrimp population and the multinational Brown Shrimp fishery with emphasis on recent changes in the population structure. Final Report of EU Study CFP 96-007. 1996. 114 S.
- BACKHAUS, J.O.: A three-dimensional model for the simulation of shelf sea dynamics. In: Deutsche Hydrographische Zeitung Bd. 38 (1985), S. 65-187.
- BANSE, K.; MOSHER, S.: Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. In: Ecological monographs Vol. 50 (1980), S. 2355–379.
- BEAUMONT, A. R.; CROUCHER T.: Limited stock structure in UK populations of the brown shrimp, *Crangon crangon*, identified by morphology and genetics. In: Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom Vol. 86 (2006), S. 1107-1112.
- BERGHAHN, R.; PURPS, M.: Impact of discard mortality in Crangon fisheries on year-class strength of North Sea flatfish species. In: Journal of Sea Research Vol. 40 (1998), S. 83–91.
- BERGHAHN, R.: Untersuchungen an Plattfischen und Nordseegarnelen (*Crangon crangon*) im Eulitoral des Wattenmeeres nach dem Übergang zum Bodenleben. In: Helgoländer Meeresuntersuchungen Bd. 36 (1983), S. 63-181.
- BEUKEMA J. J.: Dynamics of juvenile shrimp *Crangon crangon* in a tidal flat-nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. In: Marine Ecology Progress Series Vol. 83 (1992), S. 157-165.
- BEVERTON, R. J.; HOLT, S. J.: A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. In: Rapport et Procès-verbaux des Réunions, Conseil international pour L'Exploration de la Mer Vol. 140 (1956), S. 67-83.
- BILGIN, S.; SAMSUN, O.: Fecundity and egg size of three different shrimp species, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus* and *Palaemon elegans* (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop Peninsula (Turkey) in the Black Sea. In: Turkish Journal of Zoology Vol. 30 (2006), S. 413-421.
- BLUHM, B. A.; BREY, T.: Age determination in the Antarctic shrimp *Notocrangon antarcticus* (Crustacea: Decapoda), using the autofluorescent pigment lipofuscin. In: Marine Biology Vol. 138 (2001), S. 247-257.
- BLUHM, B. A.; BEYER, K.; NIEHOFF, B.: Brain structure and histological features of Lipofuscin in two Antarctic caridea (Decapoda). In: Crustaceana Vol. 75 (2002), S. 61-67.

- BODDEKE R.; BECKER, H. B.: A quantitative study of the stock of brown shrimp (*Crangon crangon*) along the coast of the Netherlands. In: Rapports et Proces-Verbaux des Reunions, Conseil International pour L'Exploration scientifique de la Mer Vol. 175 (1979), S.253-258.
- BODDEKE, R.: The occurrence of winter and summer eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the pattern of recruitment. In: Netherlands Journal of Sea Research Vol. 16 (1982), S. 151-162.
- BODDEKE R.: Sex in the brown shrimp (*Crangon crangon*). In: International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee C II 1961 Nr.50 (1961)
- BODDEKE R.; BOSSCHIETER, J. R.; GOUDSWAARD, P.: Sex change, mating and sperm transfer in *Crangon crangon*. In: BAUER, R. T.; MARTIN, J. W. (Eds.): Crustacean sexual biology. New York: Columbia University Press, 1991, S. 164-182.
- BODDEKE, R.: In: Council Meeting Paper International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee C. M.1966, M: 6.
- BODDEKE, R.: The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. In: Netherlands Journal of Sea Research Vol. 10 (1976), S. 103-130.
- BODDEKE, R.; DRIESSEN, G.; DOESBURG, W.; RAMAEKERS, G.: Food availability and predator presence in a costal nursery area of the brown Shrimp (*Crangon crangon*). In: Ophelia Vol. 26 (1986), S. 77-90.
- CAMPOS, J.; VAN DER VEER, H. W.; FREITAS, V.; KOOIJMAN, S. A.: Contribution of different generations of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the Dutch Wadden Sea to commercial fisheries: A dynamic energy budget approach. In: Journal of Sea Research Vol. 62 (2009), S. 2-3, 106-113.
- CATTRIJSE, A.; DANKWA, H. R.; MEES, J.: Nursery function of an estuarine tidal marsh for the brown shrimp *Crangon crangon*. In: Journal of Sea Research Vol. 38 (1997), S. 109-121.
- CRIALES, M. M.; ANGER, K.: Experimental studies on the larval development of the shrimps *Crangon crangon* and *C. allmanni*. In: Helgoländer Meeresuntersuchungen Bd. 40 (1986), S. 241-265.
- CUSHING, D. H.: The possible density-dependence of larval mortality and adult mortality in fishes. In: BLAXTER, J. H. (Hrsg.): The early life history of fish. Berlin: Springer, 1975, S. 103-111.
- DE GRAAF, G.; DEKKER, P.: A simple spreadsheet model to incorporate seasonal growth into length-based stock assessment methods. In: NAGA Vol. 29 (2006), S. 46-54.

- DEL NORTE-CAMPOS, A. G.; TEMMING, A.: Population dynamics of the brown shrimp *Crangon crangon* L., in shallow areas of the German Wadden Sea. In: Fisheries Management and Ecology Vol. 5 (1998), S. 303-322.
- EDWARDS, R. R.: Effects of water-soluble oil fractions on metabolism, growth and carbon budget in the shrimp *Crangon crangon*. In: Marine Biology Vol. 46 (1978), S. 259-265.
- FARRIS, D. A.: Abundance and distribution of eggs and larvae and survival of larvae of jack mackerel (*Trachurus symmetricus*). In: Fishery Bulletin United States Vol. 61 (1961), S. 47-279.
- GITTERLE, T.; RYE, M.; SALTE, R.; COCK, J.; JOHANSEN, H.; LOZANO, C.; SUAREZ, J.A.; GJERDE, B.: Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* under standard commercial conditions. In: Aquaculture Vol. 243 (2005), S. 83-92.
- GRAHAM, J. J.; CHENOWETH, S. B.: Estimates of mortality and year-class strength of larval herring. In: Rapports et Proces-Verbaux des Reunions, Conseil International pour L'Exploration scientifique de la Mer Vol. 160 (1971), S. 147-152.
- GRAHAM, J. J.; CHENOWETH, S. B.: Distribution and abundance of larval herring, *Clupea harengus*. In: ICNAF Research Bulletin Vol. 10 (1973), S. 141-149.
- GREVE, W.; REINERS, F.: Biocoenotic process patterns in the German Bight. In: ELEFThERIOU, A. (Hrsg.): Biology and ecology of shallow coastal waters. Proceedings of the 28th European Marine Biological Symposium, Crete, Greece, 23-28 September 1993. European Marine Biology Symposia, 28. Fredensborg : Olsen & Olsen, 1995, S. 67-71.
- GROH, Katharina: Die Besiedelung von Lahnungsfeldern in den Nordseewatten durch Jugendstadien von *Crangon crangon* (L.). Universität Hamburg, Diplomarbeit, 1982.
- GUNNARSSON, B.; ÁSGEIRSSON, Þ.; INGOLFSSON, A.: The rapid colonization by *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) (Eucarida, Caridea, Crangonidae) of Icelandic coastal waters. In: Crustaceana Vol. 80 (2007), S. 747-753.
- HARTNOLL, R.: Growth in Crustacea – twenty years on. In: Hydrobiologia Vol. 449 (2001), S. 111-122.
- HARTSUYKER, L.: Daily tidal migrations of the shrimp *Crangon crangon* L. In: Netherlands Journal of Sea Research Vol. 3 (1966), S. 52-67
- HAVINGA, B.: Krebse und Weichtiere. Stuttgart: Schweitzerbart, 1929, 147 S.
- HAVINGA, B.: Der Granat (*C. vulgaris*, Fabr.) in den holländischen Gewässern. In: Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer Vol. 5 (1930), S. 57-87.

- HEINEMANN, C.: Analyse der winterlichen Populationsstruktur von *Crangon crangon* L. entlang von Tiefengradienten in der Nähe der Ostfriesischen Inseln. Universität Hamburg, Bachelor-Arbeit, 2010, 51 S.
- HENDERSON, P. A.; HOLMES, R. H.: On the population biology of the common shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea: Caridea) in the Severn Estuary and Bristol Channel. In: Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom Vol. 67 (1987), S. 825-847.
- HENDERSON, P. A.; SEABY, R.M.; SOMES, J.R.: A 25-year study of climatic and density-dependent population regulation of common shrimp *Crangon crangon* (Crustacea: Caridea) in the Bristol Channel. In: Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom Vol. 86 (2006), S. 287-298.
- HERRMANN, J. P.; JANSEN, S.; TEMMING, A.: Saisonale, diurnale und tidale Wanderung von Fischen und der Sandgarnele (*Crangon crangon*) im Wattenmeer bei Sylt. In: GAETJE, C. (Hrsg.): Ökosystem Wattenmeer. Berlin: Springer, 1998, S. 499-513. ISBN 3-540-63018-X.
- HOCHBAUM, Ute: Simulation der Entwicklung und Verdriftung von *Crangon crangon* in der Deutschen Bucht. Universität Hamburg, Dissertation, 2004.100 S.
- HOENIG, J. M.; LAWING, W. D.; HOENIG, N. A. Using mean age, mean length and median length data to estimate the total mortality rate. In: Council Meeting Paper International Council for the exploration of the Sea, Statistics Committee C. M. 1983, D: 23, 11 S.
- HUFNAGL, M.: Population dynamics and lifecycle of the brown shrimp *Crangon crangon* (Caridea, L. 1758). Experimental, biochemical and theoretical aspects. Universität Hamburg, Dissertation, 2009. 205 S.
- HUFNAGL, M.; TEMMING, A.; SIEGEL, V.; TULP, I.; BOLLE, L.: Estimating total mortality and asymptotic length of *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) between 1955 and 2006. In: ICES Journal of Marine Science Vol. 67 (2010a), S. 875-884.
- HUFNAGL, M.; TEMMING, A.; DÄNHARDT, A.: Hermaphroditism in brown shrimp: lessons from field data and modelling. In: Marine Biology Vol. 157 (2010b), S. 2097-2108.
- HUFNAGL, M.; TEMMING, A.; DÄNHARDT, A.; PERGER, R.: Is *Crangon crangon* (L.1758, Decapoda, Caridea) food limited in the Wadden Sea? In: Journal of Sea Research Vol. 64 (2010c), S. 386-400.
- HUFNAGL, M.; TEMMING, A.: Growth rates of *Crangon crangon* (L.) Part 1: Length, temperature, sex and season dependent. Accepted at Marine Ecology Progress Series (2011).

- HUFNAGL, M.; TEMMING, A.: Growth rates of *Crangon crangon* (L.) Part 2: Is it summer or winter recruitment driving the population dynamics? Marine Ecology Progress Series, in submission.
- ICES: Report of the Working Group on Crangon Fisheries and Life History. In: International Council for the exploration of the Sea, Living Resources Committee, C. M. 2000, G: 11, 28 S.
- ICES: Report of the Working Group on Crangon Fisheries and Life History. In: International Council for the exploration of the Sea C. M. 2003, G: 01, 56 S.
- ICES: Report of the Working Group on Crangon Fisheries and Life History. In: International Council for the exploration of the Sea, Living Resources Committee, C.M. 2007, LRC: 08, 40 S.
- JANSEN, S.: Das Räuber-Beutesystem juveniler Gadiden, Grundeln und Garnelen im Wattenmeer nördlich von Sylt. Universität Hamburg, Dissertation, 2002. 155 S.
- JONES R.; VAN ZALINGE, N. P.: Estimates of mortality rate and population size for shrimp in Kuwait waters. In: Kuwait Bulletin of Marine Science Vol. 2 (1981), S. 273-288.
- KLEK-KAWINSKA, E.; BOMIRSKI, A.: Ovary-inhibiting hormone activity in Shrimp (*Crangon crangon*) eyestalks during the annual reproductive cycle. In: General and Comparative Endocrinology Vol. 25 (1975), S.9-13.
- KNIJN, R. J.; BODDEKE, R.: Estimates of total mortality of berried females of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.). In: International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee, C.M. 1991, K: 25, 11 S.
- KODAMA, K.; YAMAKAWA, T.; SHIMIZU, T.; AOKI, I. Age estimation of the wild population of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea: Stomatopoda) in Tokyo Bay, Japan, using lipofuscin as an age marker. In: Fisheries Science Vol. 71 (2005), S.141-150.
- KÜHL, H.: Nahrungsuntersuchungen an einigen Fischen im Elbe-Mündungsgebiet. In: Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung Bd. 16 (1961), S. 90-104.
- KUIPERS, B. R.; DAPPER, R.: Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. In: Netherlands Journal of Sea Research Vol. 15 (1981), S. 33-53.
- KUIPERS, B. R.; DAPPER, R.: Nursery function of Wadden Sea tidal flats for the brown shrimp *Crangon crangon*. In: Marine Ecology Progress Series Vol. 17 (1984), S. 171-181.
- LANCASTER, J.; FRID, C.L.: The fate of the discarded juvenile brown shrimps (*Crangon crangon*) in the Solway Firth UK fishery. In: Fisheries Research Vol. 58 (2002), S. 95-107.

- LLOYD, A. J.; YONGE, C. M.: The biology of *Crangon vulgaris* L. in the Bristol Channel and Severn Estuary. In: Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom Vol. 26 (1947), S. 626-661.
- LÜTHKE, Nils: Der Lebenszyklus der Nordseegarnele *Crangon crangon* in der Nordsee - ein Simulationsmodell. Universität Hamburg, Dissertation, 2002. 87 S.
- MARTENS, E.; REDANT, F.: Protandric hermaphroditism in the brown shrimp *Crangon crangon* (L.), and its effects on recruitment and reproductive potential. International Council for the exploration of the Sea, Shellfish Committee, C. M. 1986, K: 37, 15 S.
- MEIXNER, R.: Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* (L.) bei Einzelaufzucht. In: Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung Bd. 20 (1969), S. 93-111.
- MERGARDT, N.; TEMMING, A.: Diel pattern of food intake in whiting (*Merlangius merlangus*) investigated from the weight of partly digested food particles in the stomach and laboratory determined particle decay functions. In: ICES Journal of Marine Science Vol. 54 (1997), S. 26-242.
- MEYER-WAARDEN, P. F.; TIEWS, K.: Der Beifang in den Fängen der deutschen Garnelenfischerei in den Jahren 1954-1960. In: Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung Bd. 18(1965), S. 13-78.
- MILLER, C. B.; TANDE, K. S.: Stage duration estimations for calanus populations a modelling study. In: Marine Ecology Progress Series Vol. 102 (1993), S. 15-24.
- MUUS, B. J.; DAHLSTRÖM, P.: Süßwasserfische Europas - in Farben abgebildet und beschrieben. Biologie, Fang, wirtschaftliche Bedeutung. München: Bayerischer Landwirtschaftsverlag, 1968. 234 S.
- NEHRLICH, Andreas: Besiedlung der Lahnungsfelder durch Fische und Epibenthosorganismen im Bereich des Helmsander Watts. Universität Hamburg, Dissertation, 1988.170 S.
- NEUDECKER, T.; DAMM, U.: Seasonality of egg-bearing shrimp (*Crangon crangon* L.) in coastal waters of the German Bight. International Council for the exploration of the Sea, Shell Fish Committee C. M. 1992, K: 28, 9 S.
- NEVES, A.; CABRAL, H. N.; GORDO, L. S.: Distribution and abundance patterns of decapod crustaceans in the sado estuary, Portugal. In: Crustaceana Vol. 80 (2007), S. 97-112.
- NISBET, R. M.; MULLER, E. B.; LIKA, K.; KOUIJMAN, S. A.: From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models. In: Journal of Animal Ecology Vol. 69 (2000), S. 913-926.
- OH, C. W.; HARTNOLL, R. G.: Effects of food supply on the growth and survival of the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) (Decapoda, Caridea). In: Crustaceana Vol. 73 (2000), S. 83-99.

- OH, C. W.; HARTNOLL, R. G.: Reproductive biology of the common shrimp *Crangon crangon* (Decapoda: Crangonidae) in the central Irish Sea. In: Marine Biology Vol. 144 (2004), S. 303-316.
- OH, C. W.; HARTNOLL, R. G.; NASH, R. D.: Population dynamics of the common shrimp, *Crangon crangon* (L.), in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. In: ICES Journal of Marine Science Vol. 56 (1999), S. 718-733.
- PASCHKE, K. A.; GEBAUER, P.; BUCHHOLZ, F., ANGER, K.: Seasonal variation in starvation resistance of early larval North Sea shrimp *Crangon crangon* (Decapoda: Crangonidae). In: Marine Ecology Progress Series Vol. 279 (2004), S. 183-191.
- PAULY, D.: Length converted catch curves: A powerful tool for fisheries research in the tropics (part I). In: Fish Bytes Vol. 1 (1983), S. 9-13,
- PEARCY, W. G.: Ecology of an estuarine population of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum). Part 1-4. In: Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection Vol. 18, No. 1 (1962), 78 S.
- PETERSON, I.; WROBLEWSKI, J. S.: Mortality rate of Fishes in the Pelagic Ecosystems. In: Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science Vol. 41 (1984), S. 1117-1120.
- PIHL, L.; ROSENBERG, R.: Production, abundance, and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, western Sweden. In: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Vol. 57(1982), S. 273-301.
- POLET, H.: Evaluatie van de bijvangst in de belgische visserij op grijze garnaal (*Crangon crangon* L.) en van technische middelen om teruggooi te verminderen. Universit t Gent, Dissertation, 1993. 216 S.
- POLET, H. Codend and whole trawl selectivity of a shrimp beam trawl used in the North Sea. In: Fisheries Research Vol. 48 (2000), S. 167-183.
- POULSEN, E. M.: Biological investigations upon the cod in Danish waters. In: Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri og Havundersoekelser, Ser. Fiskeri Vol. 9, No. 1 (1931), 149 S.
- POWELL, D. G.: Estimation of mortality and growth parameters from the length frequency of a catch. In: Rapport et Proc s-verbaux des R unions, Conseil international pour L'Exploration de la Mer Vol. 175 (1979), S. 167-169.
- REDANT, F.: Konsumptie en produktie van post-larval *Crangon crangon* (L.) (Crustacea, Decapoda) in de Belgische kustwateren, DEEL I. TEKST. Brussel : Vrije Universiteit, Fakulteit Wetenschappen, 1978.
- REDANT, F.: Population dynamics of the brown shrimp (*Crangon crangon*) in the Belgian coastal waters. 2. Predation mortality. International Council for the exploration of the Sea, C. M.1980, K:33, 24 S.

- REVILL, A. S.; PASCOE, S.; RADCLIFFE, C.; RIEMANN, S.; REDANT, F.; POLET, H.; DAMM, U. et al.: The Economic and Biological Consequences of Discarding in Crangon Fisheries (The ECODISC Project – EU (DG XIV A:3) Project 97/SE/23). Final Report to the European Commission, University of Lincolnshire and Humberside. 1999, 117 S.
- SALZ, P.; DE WILDE, J. W.: De rol van de garnalen fisserij vor de Nederlandse Kottervloot. Den Haag: Landbouw/Economisch Instituut, 1990.
- SAMEOTO, D. D.: Life history, ecological production, and an empirical mathematical model of the population of *Sagitta elegans* in St. Margeret's Bay. In: Journal of the Fisheries Research Board of Canada Vol. 28 (1971), S. 971-985.
- SCHATTE, J.; SABOROWSKI, R.: Change of external sexual characteristics during consecutive moults in *Crangon crangon* L. In: Helgoland Marine Research, 60 (2005), S. 70-73.
- SCHNUTE, J.: A Versatile Growth Model with Statistically Stable Parameters. In: Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38 (1981), S. 1128–1140.
- SCHRUM, C.; BACKHAUS, J. O.: Sensitivity of atmosphere-ocean heat exchange and heat content in North Sea and Baltic Sea. A comparative assessment. In: Tellus 51 (1999), S. 526-549.
- SCHRUM, C.; SIEGISMUND, F.: Modellkonfiguration des Nordsee-/Ostseemodells. 40-Jahres Integration NCEP. In: Berichte aus dem ZMK, Reihe B: Ozeanographie 45 (2002), 177 S.
- SCHRUM, C.: A coupled ice-ocean model for the North Sea and the Baltic Sea. In: Özsoy, E. (Hrsg.): Sensivity of change. Nato ASI series ; 27 (1997). Dordrecht: Kluwer, S 311-325. ISBN 0-7923-4535-5
- SCHUMACHER, A.: On the population dynamics of the brown shrimp (*Crangon crangon* L.) off the German coast. In: Rapport et Procès-verbaux des Réunions, Conseil international pour L'Exploration de la Mer Vol. 175 (1979), S. 280-286.
- SETTE, O.E.: Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. I. Early life history including the growth, drift and mortality of the egg and larval populations. In: Fishery Bulletin United States Vol. 50 (1943), S. 149-237.
- SHEEHY, M. R.; GREENWOOD, J.G.; FIELDER, D. R.: More accurate chronological age determination of crustaceans from field situations using the age marker, lipofuscin. In: Marine Biology Vol. 121 (1994), S. 237-245.
- SHEEHY, M.R.; SHELTON, P.M.; WICKINS, J.F.; BELCHIER, M.; GATEN, E.: Ageing the European lobster *Homarus gammarus* by the lipofuscin in its eyestalk ganglia. In: Marine Ecology Progress Series Vol. 143 (1996), S. 99-111.

- SIEGEL, V.; DAMM, U.; NEUDECKER, T.: Sex-ratio, seasonality and long-term variation in maturation and spawning of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the German Bight (North Sea). In: Helgoland Marine Research 62 (2008), S. 339-349.
- SPARRE, P.; URSIN, E.; VENEMA, S.C.: Introduction to tropical fish stock assessment. In: FAO Fisheries Technical Paper No. 306/1 (1989).
- SSENTONGO, G. W.; LARKIN, P. A.: Some simple methods of estimating mortality rates of exploited fish populations. In: Journal of the Fisheries Research Board Canada Vol. 30 (1973), S. 695-698.
- TAYLOR, D. L.; COLLIE, J.S.: Effect of temperature on the functional response and foraging behavior of the sand shrimp *Crangon septemspinosa* preying on juvenile winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. In: Marine Ecology Progress Series Vol. 263 (2003), S. 217-234.
- TEMMING, A.; DAMM, U.: Life cycle of *Crangon crangon* in the North Sea: A simulation of the timing of recruitment as a function of the seasonal temperature signal. In: Fisheries Oceanography Vol. 11 (2002), S. 45-58.
- TEMMING, A.; HERRMANN, J.-P.: Gastric evacuation in cod. Prey specific evacuation rates for use in North Sea, Baltic Sea and Barents Sea multi-species models. In: Fisheries Research Vol. 63 (2003), S. 21-41.
- TEMMING, A.; LÜTHKE, N.; RÜCKERT, C.; DAMM, U.: A life-cycle model of North Sea Brown Shrimp. (in prep.) (2011).
- TEMMING, A.; DAMM, U.; NEUDECKER, T.: Trends in the size composition of commercial catches of brown shrimp (*Crangon crangon* L.) along the German coast. In: International Council for the exploration of the Sea C. M. 1993, K: 53. 14 S.
- TETARD, A. : Elements sur la croissance de la crevette grise, *Crangon crangon* (L.), en manche-est et sud mer du nord. In: International Council for the exploration of the Sea C.M. 1985, K:17, 16 S.
- TIEWS, K.: Studien zu der Büsumer Garnelenfischerei, ihren Biologischen Grundlagen und ihrer Wirtschaftlichen Struktur. Universität Kiel, Dissertation, 1952. 162 S.
- TIEWS, K.: Die biologischen Grundlagen der Büsumer Garnelenfischerei. In: Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung . Bd. 13 (1954), S. 235-269.
- TIEWS, K.: Lichtung des Nordseegarnelenbestandes (*Crangon crangon*, L.) durch Wegfraß. In: Archiv für Fischereiwissenschaft Bd. 16 (1965), S. 169-181.
- TIEWS, K.: Predator-prey-relationship between fish populations and the stock of brown shrimp (*Crangon crangon* L.) in German coastal waters. In: International Council for the exploration of the Sea C.M. 1975, K: 4, 25 S.

- TIEWS, K.: Synopsis of biological data on the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758). FAO Fisheries Reports No. 4 (1970), S. 1167-1223.
- TIEWS, K.: The predator-prey relationship between fish populations and the stock of brown shrimp (*Crangon crangon* L.) in German coastal waters. In: Rapport et Procès-verbaux des Réunions, Conseil international pour L'Exploration de la Mer Vol. 172 (1978), S. 250-258.
- TIEWS, K.: 35-Jahres-Trend (1954-1988) der Häufigkeit von 25 Fisch- und Krebstierbeständen an der deutschen Nordseeküste. In: Archiv für Fischereiwissenschaft Bd. 40 (1990), S. 39-48.
- URSIN, E.: A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration, and mortality. In: Journal of Fisheries Research Board of Canada Vol. 24 (1967), S. 2355-2453.
- VAN DER BAAN, S.M. Migrations of *Crangon crangon* in surface waters near the "Texel" Lightship. In: Netherlands Journal of Sea Research Vol. 9 (1975), S. 287-296.
- VIEGAS, I.; MARTINO, F.; NETO, J.; PARDASI, M.: Population dynamics, distribution and secondary production of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in a southern European estuary. Latitudinal variations. In: Scientia marina 71 (2007), S. 451-460.
- VILA, Y.; MEDINA, A.; MEGINA, C.; RAMOS, F.; SOBINO, I.: Quantification of the Age-Pigment Lipofuscin in Brains of Known-Age, Pond-Reared Prawns *Penaeus japonicus* (Crustacea, Decapoda). In: Journal of Experimental Zoology Vol. 286 (2000), S. 120-130.
- WEAR, R.G.: Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. In: Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom Vol. 54 (1974), S. 745-762.
- WEETMANN, D.; RUGGIERO, A.; MARIANI, S.; SHAW, P. W.; LAWLER, A.R.; HAUSER, L.: Hierarchical population genetic structure in the commercially exploited *Crangon crangon* identified by AFLP analysis. In: Marine Biology Vol. 151 (2007), S. 565-575.
- WELLEMANN, H. C.; DAAN, N.: Is the Dutch Shrimp Fishery Sustainable? In: Senckenbergiana maritima Bd. 31 (2001), S. 321-328.
- WETHERALL, J. A.; POLOVINA, J. J.; RALSTON, S.: Estimating growth and mortality in steady-state fish stocks from length frequency data. In: ICLARM Conference Proceedings No. 14 (1987), S. 53-74.