

Mögliche Ursachen des geringen Heringsnachwuchses in der Nordsee

On the detection of internal and external signals in the stock-recruitment relationship of North Sea herring

Joachim Gröger; Norbert Rohlf

Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Institut für Seefischerei, Palmaille9, 22767 Hamburg, Germany
joachim.groeger@ish.bfa-fisch.de

Abstract

Though the stocks of North Sea herring seemed to have recovered from small numbers since the mid-1990s we do recently observe a new decline in the spawning stock biomass. This is mainly caused by four consecutive years of small reproduction. Whilst the adults produce enough eggs and larvae only few survive until mature stages. The reasons for the bad recruitment are not clear. In this paper we investigate the influence of climate conditions, in particular the North Atlantic Oscillation (NAO) that obviously triggers the interaction between the size of the spawning stock and the abundance of larvae. We show that approximately 60 % of the recruitment variance can be explained by specific constellations of spawning stock size and climatic conditions. Beside physical factors we also discuss several working hypotheses shedding light on the influence of biological variables on the fluctuation of herring offspring.

Kurzfassung

Die Bestände des Nordseeherings hatten sich von den geringen Anzahlen, die Mitte der 1990er Jahre zu beobachten waren, wieder sehr gut erholt. Neuerdings ist aber wieder ein Rückgang der Laicherbestandsbiomasse zu beobachten. Bedingt wird dieser durch vier aufeinander folgende, sehr schwache Nachwuchsjahrgänge. Die vorhandenen Elterntiere produzieren genügend Nachkommen, diese wachsen aber nicht in ausreichender Stückzahl bis zur Geschlechtsreife heran. Die Ursachen für diese schlechte Rekrutierung sind unklar. In dieser Arbeit untersuchen wir den Einfluss klimatischer Bedingungen, insbesondere der Nordatlantischen Oszillation (NAO), auf das Wechselspiel zwischen der Größe der Laicherbestands-biomasse und dem Aufkommen von Heringslarven. Wir zeigen, dass sich annähernd 60 % der beobachteten Varianz der Rekrutierung durch das Zusammentreffen bestimmter Laicherbestands-biomassen mit klimatischen Gegebenheiten erklären lassen. Neben diesen physikalischen Faktoren diskutieren wir mehrere Arbeitshypothesen, die den Einfluss biologischer Größen auf die Stärke der Nachwuchsjahrgänge des Herings näher beleuchten.

Einführung

Die Produktion von Fisch(beständen) erfolgt allgemein durch zwei wesentliche Prozesse: zum einen die Zunahme der Biomasse durch Wachstum, zum anderen die Erzeugung des Nachwuchses. Der zweite Prozess wird als Reproduktion bzw. Rekrutierung bezeichnet und unterliegt einem komplexen Entwicklungsschema, das sich aus dem Zusammenspiel mehrerer, voneinander abhängiger biologischer Prozesse ergibt. Beide Prozesse werden durch Veränderungen der Umwelt beeinflusst, die natürlichen oder menschlichen Ursprungs sein können (z. B. Klima, Hydrographie, Fischerei, Umweltverschmutzung, etc.).

Für den Nordseehering, der sich in verschiedene Bestände untergliedert (z.B. Shetland-, Buchan-, Bank-, Downs-Hering), sieht dieses Schema wie folgt aus (Abbildung 1): zur Laichzeit, die sich über einen langen Zeitraum von Anfang September bis Ende Januar des darauf folgenden Jahres erstreckt, zieht der Hering in der Nordsee weitgehend nach Beständen getrennt in großen Schwärmen an die schottische und englische Ostküste – beginnend im September im Norden Schottlands, endend im Januar/Februar in der südlichen Nordsee bis in den Ärmelkanal hinein – und laicht dort seine benthischen Eier küstennah in Schichten am Boden ab (Cushing and Burd 1957; Blaxter and Hunter 1982). Aus diesen Eiern

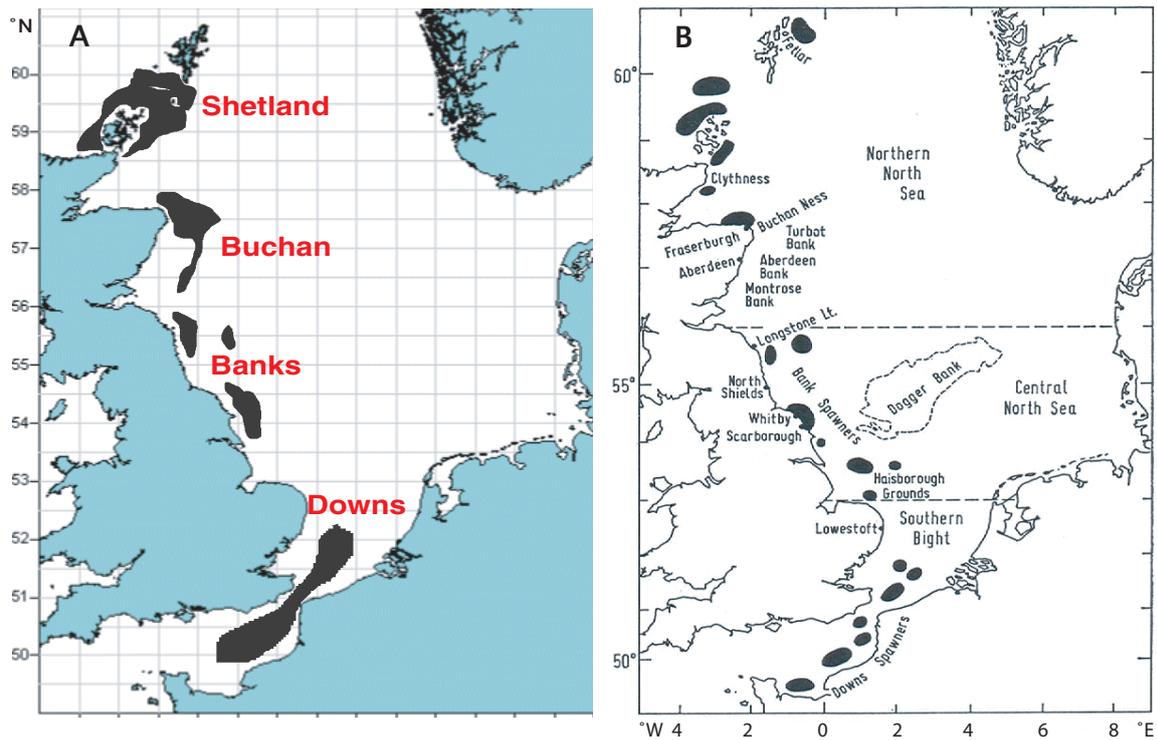


Abbildung 1: Schematische Darstellung der Laichgründe des Nordsee-Herings.

A: abgeleitet aus dem Vorkommen frisch geschlüpfter Larven bis ca. 10 mm in den Jahren 1996 bis 2003 (nach Bestandskomponenten getrennt). Die Beprobung wird alljährlich während des Internationalen Heringslarvensurveys (IHLS) von der Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg, der Universität Kiel und IMARES (Niederlande) durchgeführt und vom ICES koordiniert. Aktuelle ICES-Surveys decken nicht das Gebiet der Dogger Bank ab (aus ICES 2006 b). B: nach Burd und Howlett (1974).

Figure 1: Schematic illustration of the spawning grounds of North Sea herring.

A: derived from the presence of young yolk sack larvae up to a size of 10mm from 1996 to 2003, by stock components that form the basis for calculating the MLAI. The sampling is carried out yearly during the International Herring Larvae Survey (IHLS) by the German Federal Research Centre in Hamburg, Kiel University and IMARES, The Netherlands, coordinated by ICES. Recent ICES surveys do not cover the Dogger Bank (from ICES 2006 b). B: modified after Burd and Howlett (1974).

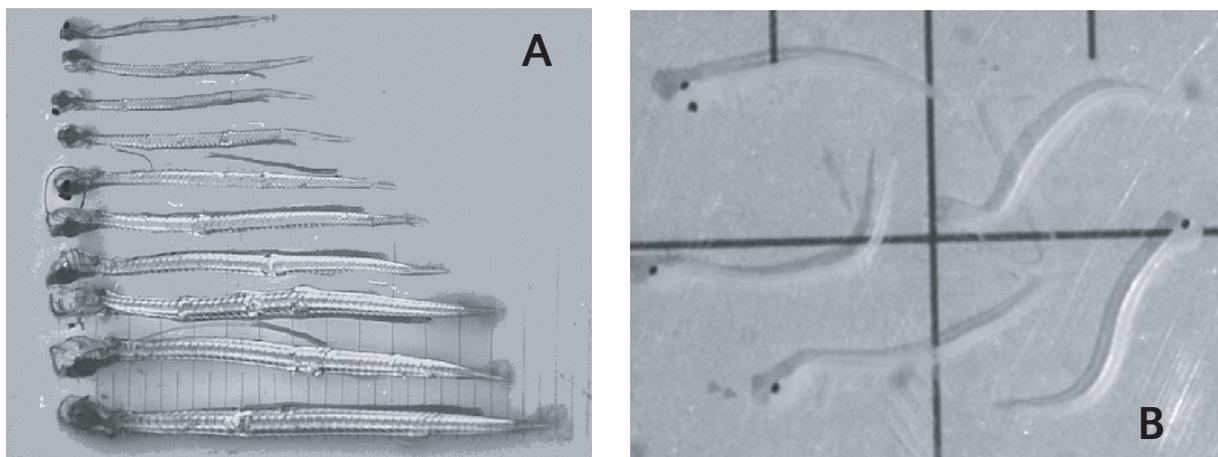


Abbildung 2: Mikroskopische Darstellung von Heringslarven. A: nach Größe sortiert bis 10 mm, B: in einer Petrischale schwimmende 10 mm große Larven.

Figure 2: Microscopic depiction of young herring larvae. A: yolk sack larvae up to a length of 10 mm arranged by size; B: live yolk sack larvae in a petri dish.

schlüpfen in Abhängigkeit von den Temperatur- und Sauerstoffverhältnissen nach wenigen Tagen die Larven (Parrish et al. 1959). Sie weisen noch einen Dottersack auf, der den Nahrungsvorrat für die ersten Lebenstage darstellt. Nach wenigen Tagen ist der Dottersack weitgehend aufgebraucht (Abbildung 2) und die Larven erleben ihre nächste Phase, die vor allem durch einen Übergang zur äußeren Ernährung geprägt ist (Heath and Lochlan 1987). Diese frühen Larvenstadien werden in einem aufwendigen Programm durch das Institut für Seefischerei (ISH) der Bundesforschungsanstalt für Fischerei in Hamburg in Zusammenarbeit mit der Universität Kiel beprobt und die Ergebnisse dem ICES (International Council for the Exploration of the Sea) zur Verfügung gestellt. Die Mortalität der Larven ist in dieser Lebensphase sehr hoch, da viele Tiere verhungern, weil sie nicht erfolgreich jagen lernen oder ihnen nicht ausreichend Nahrung im richtigen Größenspektrum zur Verfügung steht. Die geeignete Nahrung für diese jungen Larven besteht überwiegend aus Nauplien und Mikrozooplankton (Checkley 1982; Heath et al. 1989). Dieses muss eine bestimmte Größe besitzen, damit die kleinen Heringslarven die Nahrungsorganismen mit ihrem Maul erfassen können. Gleichzeitig ist aber auch wichtig, dass diese Nahrungsorganismen nicht zu klein sind und ausreichend Energie liefern, da die Heringslarven sonst gezwungen sind, viel Energie für die Nahrungssuche aufzuwenden. Ebenso wichtig ist das schnelle Erlernen erfolgreicher Jagdstrategien, da z. B. viele Angriffe ins Leere ebenso energiezehrend sind.

Während der ersten Phase werden die gerade geschlüpften Larven mehr oder weniger passiv durch Strömungen von der Ostküste Englands in weiter östliche Bereiche verdriftet. Dieser horizontale Verdriftungsprozess hält an, während die Larven mit zunehmendem Alter immer größere vertikale Mobilität erreichen (Heath et al. 1991). Da sie selbst wachsen und deshalb auch größere Nahrungstiere wegen der Energiebilanz fressen müssen, werden die zurückgelegten Distanzen im Laufe ihrer Entwicklung immer größer. Auf diese Art und Weise können sie auch in andere Strömungssysteme wechseln, wenn diese in Schichten übereinander verlaufen, und dann manchmal sogar in ein gegenläufiges System gelangen. Das macht es schwer, den Pfad größer werdender Larven auf ihrer Reise durch das Meer zu verfolgen, um z. B. Ursachenforschung zu betreiben. Letztlich endet die Verdriftung auf den Aufwuchsplätzen, die in den Flachwassergebieten der Nordsee nahe den deutschen Küsten liegen (Heath et al. 1997). Auf dem Weg dorthin haben die Larven eine Größe von etwa 30 mm erreicht. Doch nicht nur ihre Größe hat sich im Laufe ihrer Reise verändert, eine große Anzahl ist auf diesem Weg auf „natürliche“ Weise gestorben (durch Räuber, Hunger, ungünstige Umweltfaktoren), wobei die Überlebenden sich auch in ihrer Morphologie allmählich verändert haben. Die letzte Änderung vor

der „Fischwerdung“ nennt sich Metamorphose. Die Metamorphose ist wiederum ein weiterer erheblicher Mortalitätsfaktor. Die aus der Metamorphose hervorgehenden Jungfische wachsen auf den Aufwuchsplätzen bis zu einer bestimmten Größe heran, rekrutieren dann zum Erwachsenenbestand und beteiligen sich an dessen ausgedehnten Wanderungen. Ab diesem Zeitpunkt unterliegen sie auch der Fischerei. Beim Hering findet dieser Prozess in einem Alter von etwa 1 bis 2 Jahren statt.

Die Bundesforschungsanstalt für Fischerei in Hamburg führt jährlich zwei verschiedene Forschungsreisen für ein Larven-Monitoring durch: Einmal einen Junglarvensurvey, den so genannten IHLS (International Herring Larvae Survey), der im Herbst und Winter auf den Laichplätzen der Heringe in der westlichen Nordsee durchgeführt wird, und einen zweiten Survey, den so genannten IBTS (International Bottom Trawl Survey) im Frühjahr, der den Bereich der östlichen Nordsee abdeckt und dessen eine Komponente auf ältere Heringslarven ausgerichtet ist. Die beiden daraus resultierenden Indizes (MIK = Methot Isaacs Kidd index, MLAI = Multiplicative larvae abundance index) werden bei den Bestandsberechnungen neben anderen Größen als sehr wichtige Kennzahlen zur Berechnung der Laicherbestandsbiomassen und des Aufkommens an Nachwuchsheringen herangezogen.

Das aktuelle Problem: Mögliche Ursachen für den neuerlichen Rekrutierungsrückgang beim Nordseehering

Es hat sich im Laufe der Zeit seit Aufnahme der Surveys im Jahre 1972 (Larven-Monitoring) bzw. 1976 (Jungfische) gezeigt, dass beide Kennzahlen MLAI und MIK mehr oder minder großen Fluktuationen unterliegen (Abbildung 3). Die Gründe hierfür sind sehr komplex. Deshalb gibt es eine Reihe von Hypothesen, warum wir seit dem Jahr 2002 einen Rückgang in der Rekrutierung des Nordseeherings zu verzeichnen haben. Abbildung 3 zeigt, dass wir zwar im Mittel in den letzten drei bis vier Jahren eine Zunahme beim MLAI-Index – also bei den kleinen Larven – beobachten, aber einen Rückgang beim MIK-Index – also bei den älteren Larven. D. h., der Bestand produziert genügend Eier und diese werden auch befruchtet, so dass daraus junge Larven schlüpfen können. Diese überleben aber nicht. Folglich muss in der Zeit zwischen dem Stadium der jungen und der älteren Larven etwas passieren, was diese erhöhte Mortalität verursacht. Wie eng dabei Ursache und Wirkung zeitlich zusammenhängen, ist bisher völlig unklar. Zwar ist der Heringslaicherbestand, also die Anzahl der geschlechtsreifen Tiere, in der Nordsee gegenwärtig in gutem Zustand und produziert hohe Larvenzahlen (ICES 2006 a). Es wird da-

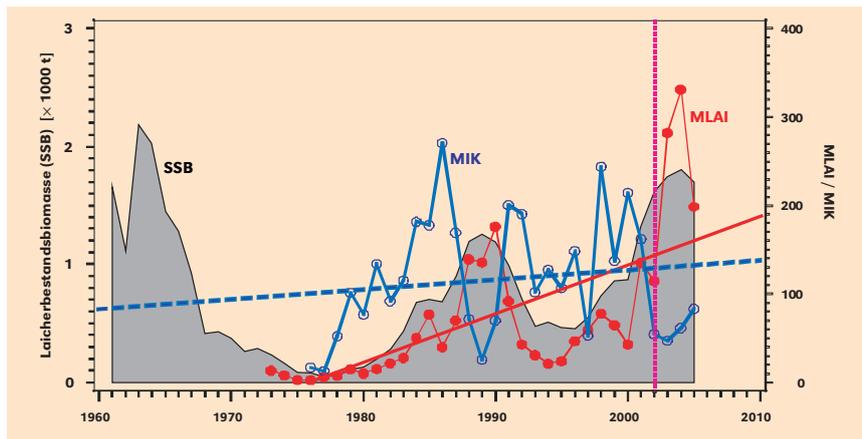


Abbildung 3: Größe der Laicherbestandsbiomasse (graue Fläche) und des Larvenaufkommens (MLAI = jüngere Larven, rote, geschlossene Kreise; MIK = ältere Larven, blaue, offene Kreise) von 1961 bis 2005. Die fein-gestrichelte vertikale Linie markiert den Zeitpunkt des Rekrutierungsrückganges (2002), die beiden diagonalen Linien geben den jeweiligen langfristig positiven Trend der zugehörigen Indizes wieder (gestrichelte, blaue Linie = MIK; durchgezogene, rote Linie = MLAI).

Figure 3: Size of spawning stock biomass (SSB, grey area) and abundance of larvae (MLAI = small larvae, red solid dots; MIK = older larval, blue open dots). The vertical fine dashed line marks the starting year of the most recent recruitment decline (2002). The diagonal lines roughly indicate associated trend lines (dashed blue line = MIK; solid red line = MLAI).

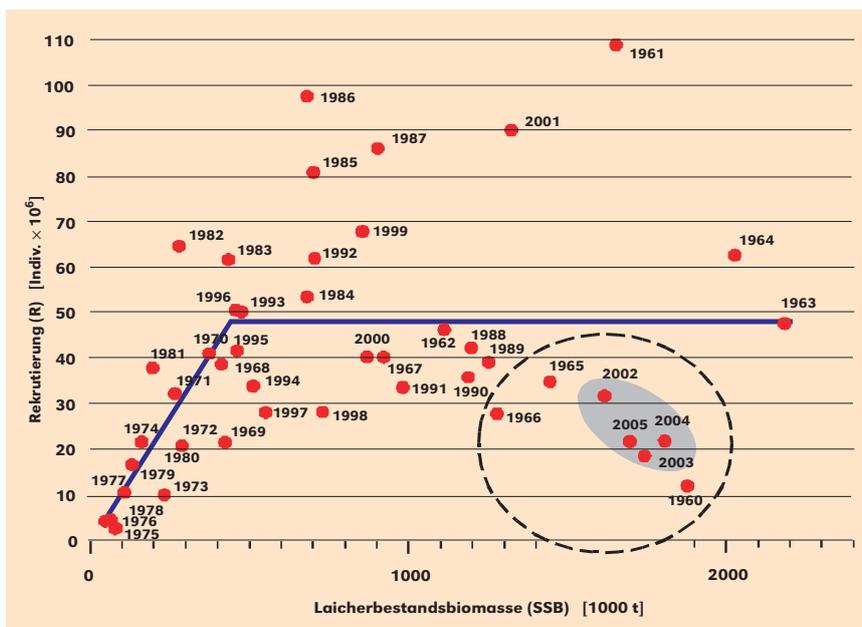


Abbildung 4: Streudiagramm der Rekrutierung gegen die Laicherbestandsbiomasse (SSB). Durch die Punktwolke wurde der Funktionskurve einer segmentierten Regression durch statistische Anpassung hindurchgelegt. Die segmentierte Regression wird im Allgemeinen dann verwendet, wenn die Dichteabhängigkeit statistisch nicht signifikant ist. Der gestrichelte Kreis markiert jedoch eine Anzahl von Punkten, die auf Dichteabhängigkeit in bestimmten Situationen (Umwelteinflüsse?) schließen lassen, auch wenn dieser Effekt wegen der großen Streuung der Gesamtzahl der Punkte in diesem Abschnitt nicht signifikant ist. Interessant ist jedoch, dass die Jahre 2002 bis 2005 des neuerlichen Rekrutierungsrückganges auch in diesen Bereich fallen (graue Ellipse). Das könnte auch durch eine verringerte Fläche des Laichplatzes entstehen und braucht nicht durch Kannibalismus erzeugt zu sein; er ist jedoch nicht auszuschließen.

Figure 4: Scatter diagram of recruitment (R) versus spawning stock biomass (SSB). A segmented regression curve (thick blue line „hockey stick“ line) is fitted to the cloud of data dots. The segmented regression is usually fitted to data under the assumption of an initial effect of positive density dependence that disappears after reaching the breakpoint. The dashed circle includes data that indicate density dependence under certain situations (environmental influence?). One should note that the most recent years (2002 to 2005, light grey ellipse), with a new decline of the recruitment, fall into this range. This could possibly be induced by reduced spawning areas and is not necessarily caused by cannibalism, but cannot be excluded).

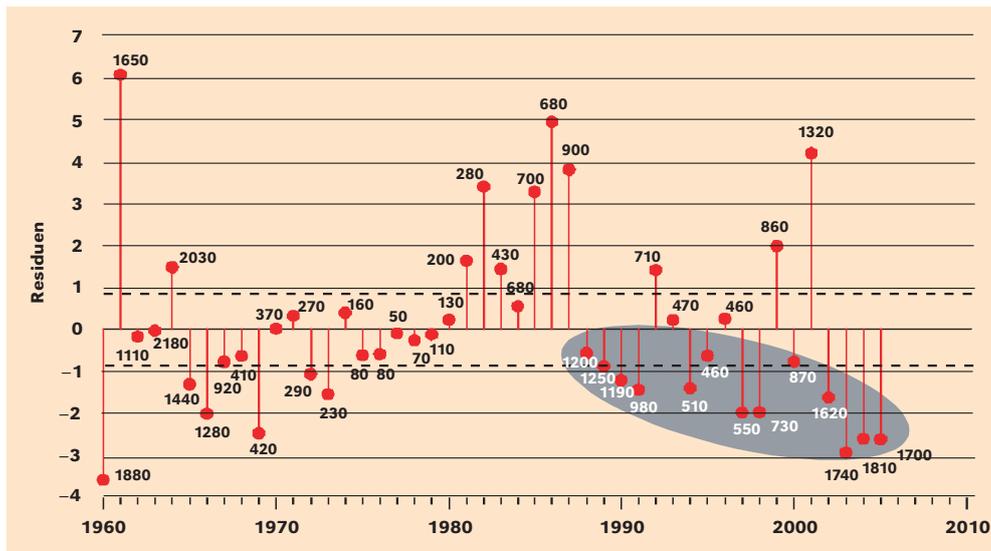


Abbildung 5: Plot der Residuen aus der segmentierten Regression gegen die Zeit. Die Zahlen an den Punkten geben die zugehörigen Laicherbestandsbiomassen (in Tonnen) an. Hier zeigt sich ein deutlich zyklisches Verhalten der positiven und negativen Abweichungen. Dies lässt auf externe periodische Einflussfaktoren schließen (korrespondierende Periodiken in den Temperaturen oder Strömungsverhältnissen?). Die Ellipse markiert die Residuen der Jahre 1988 bis 2005 des neuerlichen Rekrutierungsrückganges, die beiden gestrichelten Linien markieren das Konfidenzintervall zum Signifikanzniveau $\alpha = 1\%$.

Figure 5: Scatter plot of recruitment residuals taken from the segmented regression versus time. The residuals represent the recruitment resolved from the density dependence effect. The annotating numbers give the SSB values (in tonnes). The residuals show a clear cyclic behaviour of positive and negative deviations. This indicates the influence of periodic factors (corresponding periodic of temperature and currents events). The grey ellipse marks the most recent recruitment residuals of the years 1988 to 2005 showing a clear downward trend of the recruitment. The two dashed horizontal lines represent a symmetric 99 % confidence interval ($\alpha = 1\%$).

her vermutet, dass die Ursachen eher während des Heranwachsens der Larven zu finden sind. Trotzdem sollte man die Alterszusammensetzung des Bestandes sowie die Qualität der produzierten Eier nicht außer Acht lassen, da auch sie zumindest mittelbar und interagierend mit anderen Faktoren als Ursache für den Rekrutierungsrückgang in Frage kommen könnten.

Das Streudiagramm in Abbildung 4, bei dem die Rekrutierung (R), die der integrierten Fanganalyse (ICA = Integrated Catch Analysis) entnommen und gegen die Laicherbestandsbiomasse (SSB) aufgetragen wurde, weist darauf hin, dass wir es durchaus mit einer temporären Dichteabhängigkeit zu tun haben könnten. Durch die Punktwolke wurde die Funktionskurve einer segmentierten Regression durch statistische Anpassung gelegt. Die segmentierte Regression repräsentiert darin die im Mittel zu erwartende Rekrutierung bei gegebener Laicherbestandsgröße. Sie wird im Allgemeinen dann verwendet, wenn sich keine Dichteabhängigkeit als statistisch signifikant feststellen lässt. Der untere Kreis markiert jedoch eine Anzahl von Punkten, die durchaus auf Dichteabhängigkeit, zumindest in bestimmten Situationen, schließen lässt, auch wenn dieser Effekt wegen der großen Streuung der Gesamtzahl der Punkte in diesem Abschnitt nicht signifikant ist. Interessant ist in diesem Zusammenhang jedoch, dass die Jahre 2002

bis 2005 des neuerlichen Rekrutierungsrückganges komplett in diesen Bereich fallen (durch die grau hinterlegte Ellipse markiert). Noch deutlicher wird das, wenn man die Residuen aus der segmentierten Regression gegen die Zeit aufträgt. Hier zeigt sich ein ausgeprägt zyklisches Muster (Abbildung 5), das möglicherweise durch korrespondierende periodische Faktoren induziert wird (möglicherweise durch externe, ebenfalls zyklisch variierende Faktoren wie Temperatur, Strömung etc.). Die Ellipse markiert darin einen Zeitbereich (1988 bis 2005), der abgesehen von wenigen positiven Ausschlägen durch ausschließlich negative Abweichungen vom Erwartungswert gekennzeichnet ist, die kontinuierlich größer werden. Dieser Zeitbereich nährt die Vermutung, dass sich der Rekrutierungsrückgang möglicherweise seit Ende der 80er Jahre des letzten Jahrhunderts allmählich aufgebaut hat (kumulative oder serielle verstärkende Faktoren?).

Betrachtet man sich das zyklische Verhalten anhand des zur Rekrutierung gehörigen Periodogramms genauer (Abbildung 6A), stellt man drei sich überlagernde dominante Sinus-Cosinus-Kurven mit drei zugehörigen unterschiedlichen Perioden (23, 46 und 7,67 Jahre) mit ihren zugehörigen Amplituden fest, die statistisch hochsignifikant sind ($p_k < 0,0000$) und an denen sich

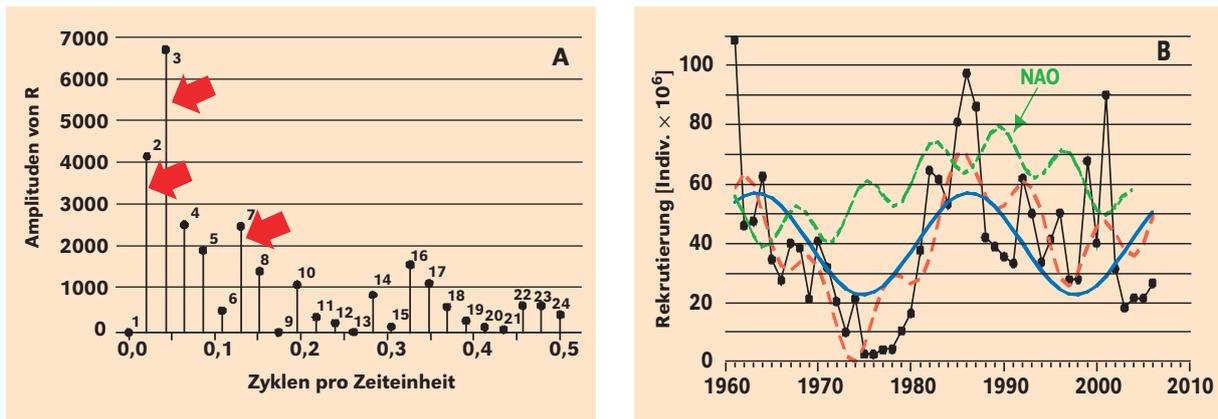


Abbildung 6: A: Periodogramm der Rekrutierung R. Für jede Periode ist die zugehörige Amplitude mit ihrer Frequenz (Zyklen pro Zeiteinheit) dargestellt. Die Pfeile markieren die drei Perioden mit den größten Amplituden (23; 46 und 7,67 Jahren), die sich überlagern und im Kappa-Test hoch-signifikante Werte liefern ($p_{\kappa} < 0.0000$). B: Anpassung der Perioden an Schwingungsmodell ($R^2 = 0,48$, $p = 0,0002$). Verbundenen Punkte (schwarz) = beobachtete Rekrutierungswerte; durchgehende, blaue Sinus-Cosinus-Kurve = dominierender Hauptzyklus (Periode von 23 Jahren), gestrichelte, rote Linie = zusammengesetztes Schwingungsmodell mit den drei sich überlagernden Perioden (23, 46 und 7,67 Jahre), strich-punktierte, grüne Linie = zur Rekrutierungsschwungung gegenläufige NAO für den Zeitraum 1960 bis 2005 (Pfeil).

Figure 6: Periodogram of the recruitment process R. Each period is shown with its corresponding amplitude and frequency (cycles per time unit). The arrows mark the three periods with the highest amplitudes ($P_2 = 23$ years, $P_3 = 46$ years, $P_7 = 7.67$ years) identified as being highly significant by the Kappa test ($p < 0.0000$). B: Fitting of periods to wave model ($R^2 = 0,48$, $p = 0,0002$). Joint solid dots (black) = observed recruitment values. Continuous harmonic sine-cosine wave (blue) = dominant period of 23 years. Non-harmonic curve (red) is the harmonic sine-cosine curve superimposed by the other two significant periods (46. and 7.67 years). Dashed-dotted line (green) = NAO cycle estimated from the winter NAO for years 1960 to 2005 (arrow).

quasi der Rekrutierungszyklus mittel- bis längerfristig wiederholt. Die verhältnismäßig gute Anpassung des resultierenden Schwingungsmodells (Sinus-Cosinus-Funktion mit mehreren additiven Termen) im Zeitbereich zeigt Abbildung 6B ($R^2 = 0,48$; $p = 0,0002$). Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass die Winter-NAO (Nordatlantische Oszillation; Hurrell 2006) ebenfalls eine Periode von 7,6 Jahren aufweist und dass die Rekrutierungs-Periode von 23 Jahren ziemlich genau einem Drittel der Länge der zweiten, multidekadischen NAO-Komponente (Periode = 68,5 Jahre) entspricht. Diese Übereinstimmung der beiden Zyklen wird auch durch die zusätzlich in die Abbildung eingezeichnete NAO-Schwungung (Zeitraum: 1960 bis 2005) illustriert (Abbildung 6B, Pfeil). Dies könnte auf mittel- bis langfristige Zyklen im Zirkulationssystem der Nordsee hindeuten, die möglicherweise andere Prozesse und mittelbar die Dichteabhängigkeit direkt beeinflussen. Insgesamt erscheint es sehr sinnvoll, nach weiteren korrespondierenden Prozessen (Faktoren) in der Natur zu suchen, die eine ähnliche Periodik aufweisen. Abbildung 7B zeigt deutlich, dass ab dem 70-%-Quantil des SSB (etwa bei 1900 Tonnen) eine Verschiebung von niedrigen zu hohen MLAI-Werten (von 50 zu 100) stattfindet – und zwar bei niedrigen NAO-Werten (Abbildung 7C). Aus Abbildung 7A lässt sich erkennen, dass dies die Jahre 2001 bis 2005 betrifft. D. h., dass hohes Larvenaufkommen bei hohem SSB und niedrigen NAO-Werten zu ei-

ner niedrigen Rekrutierung führt, was vermutlich auf Nahrungskonkurrenz und Verhungern der jüngeren Larven zurückzuführen ist. Dieser Sprung zwischen offenbar zwei Zuständen erscheint so drastisch, dass hier möglicherweise ein Regimeshift stattgefunden hat. Abbildung 8 bestätigt die Dichteabhängigkeit in Form eines „Traffic-Light-Plots“: auch hier wird die gegenläufige Tendenz zwischen den Rekrutierungs- und den Laicherbestandsindizes sichtbar, die auf Prozesse im Zusammenhang mit Dichteabhängigkeit schließen lässt. Wenn man die Rekrutierung auf serielle Korrelation im Zeitbereich untersucht, stellt man außerdem fest, dass wir es mit einem AR1-Rekrutierungsmodell zu tun haben, d. h. mit signifikanter Autokorrelation 1. Ordnung, also eines Einflusses direkt aufeinander folgender Jahre. Dies ist ein weiterer Hinweis, dass Dichteabhängigkeit eine signifikante Rolle spielen könnte. Auch wenn die Dichteabhängigkeit nicht immer durch Kannibalismus erzeugt sein muss, lässt sich in diesem Fall allerdings eine Dichteabhängigkeit als Funktion des zur Verfügung stehenden günstigen Laichareals ausschließen, da ja ausreichend Eier und Dottersacklarven produziert werden und der MLAI-Index einen positiven Trend aufweist. Da sämtliche Indizien auf zumindest zeitweilige Dichteabhängigkeit hinweisen, sollte die These einer räumlich-zeitlichen Überlappung älterer Heringslarvenstadien mit adulten Heringsbeständen auf jeden Fall überprüft werden – zumal auch die IBTS-Verteilungskarten eine mögliche Überlappung zwischen

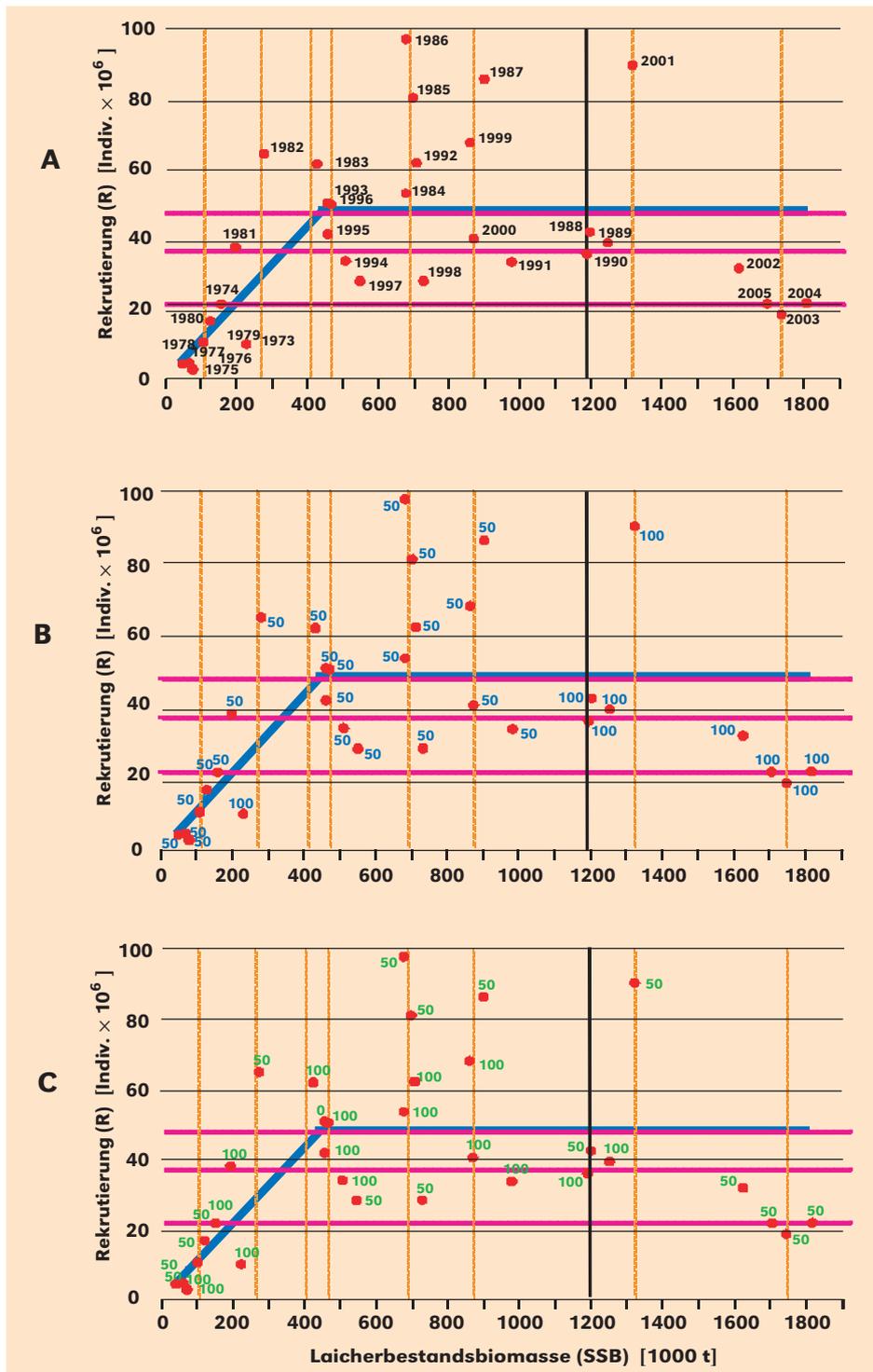


Abbildung 7: Diagramm, in dem die Rekrutierung gegen die Laicherbestandsbiomasse (SSB) aufgetragen wurde. A zeigt als dritte Größe das Jahr, B die 50-%-Quantile für den MLAI (50 = niedriger MLAI, 100 = hoher MLAI) und C die 50-%-Quantile für den Winter-NAO (50 = niedrige NAO, 100 = hohe NAO). Um bestimmte Zustandsmarken zu charakterisieren geben die jeweils drei horizontalen Linien die 30-%-, 50-%- und 70-%-Quantile von R wieder und die vertikalen Linien die Quantile von 10 % bis 90 % für den SSB; das 70-%-Quantil als Trenngerade zwischen zwei Zuständen ist (schwarz) hervorgehoben.

Figure 7: Diagram, showing recruitment against spawner biomass (SSB). Diagram A shows time (years) as 3rd parameter. diagram B the 50 % quantile for MLAI (50 = low MLAI, 100 = high MLAI) and diagram C the 50 % quantile for the winter NAO (50 = low NAO, 100 = high NAO). To indicate specific levels of SSB and R, respectively, the 3 horizontal lines indicate the 30 %, 50 % and 70% quantiles of R, and the 10 vertical lines reflect the 10 % quantiles of SSB in the range from 10% to 90%. It seems evident that the 70% SSB quantile (black line) separates two different states as the left hand side tends to accumulate low MLAI and high NAO values, while the right hand side does it vice versa.

	R	MIK	MLAI	SSB
1977	20	20	20	20
1978	20	20	20	20
1979	20	40	20	20
1980	20	40	20	20
1981	40	60	20	20
1982	80	40	20	20
1983	80	60	40	40
1984	80	80	40	40
1985	100	80	60	40
1986	100	100	40	40
1987	100	80	40	60
1988	60	20	80	80
1989	40	20	80	80
1990	40	20	100	80
1991	40	100	60	80
1992	80	100	40	40
1993	60	40	40	40
1994	40	60	20	40
1995	60	40	20	40
1996	60	80	40	40
1997	40	20	40	40
1998	40	100	60	60
1999	80	60	40	60
2000	60	100	40	60
2001	100	80	80	100
2002	40	20	80	100
2003	20	20	100	100
2004	20	20	100	100
2005	20	40	100	100

Abbildung 8: „Traffic Light Plot“ (20%-Quantile der Normalverteilung) der vier verschiedenen Indizes R (aus ICA), MLAI (aus IHLS), MIK (aus IBTS) und SSB (aus ICA) für die Periode 1977 bis 2005. Die Zahlen geben die Quantilswerte in Prozent an. Die blaue Linie trennt die beiden Rekrutierungsindizes (R, MIK) von den Laicherbestandsindizes (MLAI, SSB). Auch hier wird die gegenläufige Tendenz zwischen Rekrutierungs- und Laicherbestandsindizes sichtbar, die auf den Einfluss dichteabhängiger Prozesse schließen lässt.

Figure 8: The diagram shows a traffic light plot of the 20% quantiles of the normal distribution for the four different indices R (from ICA), MLAI (from IHLS), MIK (from IBTS) and SSB (from ICA) for period 1977 to 2005. The numbers in the cells display the associated value of the 20% quantile, the dashed vertical line separates the two left recruitment indices (R, MIK) from the two right spawning stock indices (MLAI, SSB). Reverse trends in both groups are evident suggesting density dependence.

Adulten und Larven zeigen. Zudem ist Kannibalismus auch beim Hering in Labor- und Freiland-Experimenten beobachtet worden (Ad Corten, pers. Komm.).

Neben den Heringen haben auch die Sandaal- und Stintdorschbestände der Nordsee in den letzten drei Jahren nur schwache Nachwuchsjahrgänge produziert. Mit diesem Phänomen beschäftigt sich auch eine Arbeitsgruppe des ICES (ICES 2006 b). Im Folgenden skizzieren wir kurz die Hauptthesen, die teilweise innerhalb der Gruppe erarbeitet wurden und die im Zuge speziell ausgerichteter Programme bzw. Projekte näher untersucht werden müssten.

Nach einer These nach ist der Rückgang der Rekrutierung in der Nordsee möglicherweise durch die Abnahme der Abundanz oder der Nährstoffqualität des Zooplanktons bedingt. Danach stehen nicht ausreichend Nährtiere bzw. solche mit ausreichender Nährstoffqualität zur Verfügung. Tatsächlich hat es eine

Verschiebung der Anteile innerhalb des Planktons gegeben: Während der Kleinkrebs *Calanus finmarchicus* viel seltener als früher anzutreffen ist, hat die Anzahl von *Calanus helgolandicus* stark zugenommen (Reid et al. 2003; Edwards et al. 2006). *C. helgolandicus* hat aber einen deutlich geringeren Nährwert als *C. finmarchicus*. Darüber hinaus hat die Gesamtbiomasse aller *Calanus*-Arten, die eine wichtige Futterquelle für Fischlarven darstellen, stark abgenommen (Edwards et al. 2006). Außerdem ist offenbar aufgrund einer erhöhten durchschnittlichen Wassertemperatur (obere 20m) von etwa 1 °C eine Verschiebung der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons nach hinten beobachtet worden (Wiltshire, pers. Kommunikation), in deren Folge sich eine Verschiebung der Zooplanktonblüte ergeben haben könnte.

Denkbar wäre auch, dass die Fischlarven einer erhöhten Anzahl von Fressfeinden gegenüberstehen. Über die Bestandsschwankungen von Quallen und

deren quantitativem Einfluss als Fressfeind von Heringslarven ist beispielsweise wenig bekannt, wenn auch in jüngster Zeit vermehrt Anstrengungen unternommen werden, diesen Aspekt besser zu erfassen (Lynam et al. 2005).

Veränderungen im Strömungssystem der Nordsee könnten ebenfalls große Larvensterblichkeiten mit sich bringen, wenn diese nicht mehr oder nicht mehr zeitgerecht in die Aufwuchsgebiete transportiert werden, um dort auf geeignete Nahrung treffen zu können. Ebenso könnten sich die Umweltbedingungen in den Aufwuchsgebieten selbst geändert haben. Neben natürlichen Veränderungen von Umweltgrößen könnten sich hier beispielsweise auch Effekte durch den Bau von Windkraftanlagen, die Öl- und Gasförderung oder die Entnahme von Kies oder anderen Sedimenten auswirken.

Es existiert natürlich auch ein genereller Einfluss des Klimas auf das Strömungssystem sowie den Austausch von Wassermassen zwischen Nordsee und Atlantik, das auf diese Weise Veränderungen in den regionalen Umweltvariablen hervorruft. So dauert die aktuelle Warmphase der Nordsee schon seit den 1980er Jahren an. In den letzten Jahren lässt sich zunehmend ein Trend hin zu höheren mittleren Wassertemperaturen feststellen. Dies wird möglicherweise nicht nur auf die geographische Verbreitung der Fischbestände Einfluss haben, sondern mag direkt oder indirekt über Veränderungen im Nahrungsnetz auch eine wesentliche Rolle bei der Festlegung der Größe der Nachwuchsjahrgänge spielen (Nash and Dickey-Collas 2005), insbesondere wenn eventuell bestehende Schwellenwerte überschritten werden.

Zitierte Literatur

- Almatar, S. M.; Bailey, R. S., 1989: Variation in the fecundity and egg weight of herring (*Clupea harengus* L.). Part I. Studies in the Firth of Clyde and northern North Sea. J. Cons. Int. de Explor. Mer 45: 113–124.
- Bagenal, T. B., 1966: The ecological and geographical aspects of the fecundity of the plaice. J. Mar. Biol. Ass. UK. 46: 161–186.
- Blaxter, J. H.; Hunter, J. R., 1982: The Biology of Clupeoid Fishes. In: Blaxter, J.H.S., F.S. Russell; M. Yonge: Adv. Mar. Biol. 20: 1–223.
- Burd, A. C.; Howlett, G. J., 1974: Fecundity studies on North Sea herring. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 35 (2): 107–120.
- Checkley, D. M., 1982: Selective feeding by Atlantic Herring (*Clupea harengus*) larvae on zooplankton in natural assemblages. Mar. Ecol. Prog. Ser. 9: 245–253.
- Cushing, D. H.; Burd, A. C., 1957: On the herring of the southern North Sea. Fishery Invest. London, Ser. II, 20 (11): 1–31.
- Edwards, M.; Johns, D. G.; Licandro, P.; John, A. W. G.; Stevens, D. P., 2006: Ecological Status Report: results from the CPR survey 2004/2005. SAHFOS Technical Report 3: 1–8.
- Heath, M.; MacLachlan, P., 1987: Dispersion and mortality of yolk-sac herring (*Clupea harengus* L.) larvae from a spawning ground to the West of the Outer Hebrides. J. Plankton Res. 9 (4): 613–630.
- Heath, M.; Leaver, M.; Matthews, A.; Nicoll, N., 1989: Dispersion and feeding of larval herring (*Clupea harengus* L.) in the Moray Firth during September 1985. Estuar. Coast. Shelf Sci. 28 (6): 549–566.
- Heath, M.; Brander, K.; Munk, P.; Rankine, P., 1991: Vertical distributions of autumn spawned larval herring (*Clupea harengus* L.) in the North Sea. Cont. Shelf Res. 11 (12): 1425–1452.
- Heath, M.; Scott, B.; Bryant, A. D., 1997: Modelling the growth of herring from four different stocks in the North Sea. J. Sea Res. 38: 413–436.
- Hurrell, J., 2006: Winter (December through March) index of the NAO based on the difference of normalized sea level pressure (SLP) between Lisbon, Portugal and Stykkisholmur/Reykjavik, Iceland since 1864. URL: <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>
- ICES, 2006 a: Report of the Herring Assessment Working Group South of 62° N (HAWG), 14–23 March, ICES Headquarters. ICES Council Meeting Paper 2006/ACFM 20. 647 pp.
- ICES, 2006 b: Report of the Study Group on Recruitment Variability in North Sea Planktivorous Fish (SGRECVAP). ICES Council Meeting Paper 2006/LRC 03. 82 pp.
- Kolding, J.; Giordano, W. U., 2002: AdriaMed Training Course on Fish Population Dynamics and Stock Assessment – Lecture Notes. Split, 10–29 September 2001. AdriaMed Technical Documents No. 8 (GCP/RER/010/ITA/TD-08). 143 pp.
- Lynam, C.P.; Heath, M.; Hay, S. J.; Brierley, A. S., 2005: Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 298: 157–167.
- Nash, R. D. M.; Dickey-Collas, M., 2005: The influence of life history dynamics and environment on the determination of year class strength in North Sea herring (*Clupea harengus* L.). Fish. Oceanogr. 14 (4): 279–291.
- Parrish, B. B.; Saville, A.; Craig, R. E.; Baxter, I. G.; Priestley, R., 1959: Observations on herring spawning and larval distribution in the Firth of Clyde in 1958. J. mar. Biol. Ass. UK. 38: 445–453.
- Reid, P. C.; Edwards, M.; Beaugrand, G.; Skogen, M.; Stevens, D., 2003: Periodic changes in the zooplankton of the North Sea during the twentieth century linked to oceanic inflow. Fish. Oceanogr. 12: 260–269.