

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität · Kiel

Nr. 147

Zur Fischereibiologie tropischer Nutztiere
- Eine Bestandsaufnahme von Konzepten und Methoden -

von
Daniel Pauly a)

1985

DOI 10.3289/IFM_BER_147

a) International Center for Living Aquatic Resources
Management (ICLARM), MCC P.O. Box 1501, Makati
Metro Manila, Philippinen

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde
Abt. Fischereibiologie
Düsternbrooker Weg 20
2300 Kiel 1

ISSN 0341-8561

Vorwort

Diese Schrift ist eine leicht veränderte und korrigierte Fassung meiner Habilitationsschrift desselben Titels, die im Dezember 1984 bei der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät eingereicht wurde und am 22. Mai 1985 vom Fakultätskonvent angenommen wurde.

Die Veränderungen betreffen insbesondere zwei Anhänge der Originalfassung. Der erste von ihnen ("Veröffentlichungsliste und Zitatenaanalyse des Verfassers") wurde zum Teil in die Referenzliste eingearbeitet, zum Teil weggelassen. Der zweite Anhang ("Lebenslauf und wissenschaftlicher Werdegang des Verfassers") wurde ganz weggelassen.

Die anderen Veränderungen konzentrieren sich auf Kapitel 3, in dem mehrere Gleichungen korrigiert wurden und die Werte von Q/B für E. guttatus und H. bermudensis neu berechnet wurden.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Notwendigkeit, adäquate Methoden für die Untersuchung der Dynamik von tropischen Fischereiressourcen bewußt zu entwickeln, ergibt sich (a) aus ihrer enormen Bedeutung für die Ernährung und als Einkommensquelle von Menschen in Entwicklungsländern und (b) aus der Tatsache, daß solche Methoden auf Grund der derzeitigen Ausrichtung der Fischereiforschung kaum spontan entstehen können.

In dieser Schrift werden auf der detaillierten Analyse von Längenmeßreihen beruhende Methoden zur Bestimmung des Wachstums und der Sterblichkeit von tropischen Fischen und Evertebraten vorgestellt. Sie haben den Vorteil, daß sie auf tropische Bestände angewandt werden können und daß die dazu benötigten Längenmeßreihen entweder bereits in großen Mengen vorliegen oder leicht zu sammeln sind.

Es wird weiterhin ein einfaches Modell zur Analyse von Experimenten über die Futterausnutzung von Fischen (K_1) vorgestellt. Dieses Modell (a) erlaubt es, die Faktoren, die auf K_1 Einfluß haben, quantitativ zu erfassen und auf Signifikanz zu prüfen und (b) kann leicht mit Wachstums- und Sterblichkeitsparametern kombiniert werden. Es ermöglicht es daher, die von Fischbeständen in der Natur aufgenommenen Futtermengen zu berechnen.

Einige neuere Konzepte und Methoden, die bei der Untersuchung der Rekrutierung von kurzlebigen tropischen Fischen und Evertebraten eingesetzt werden können, werden diskutiert und illustriert. Sie weichen von herkömmlichen Konzepten und Modellen wie den "stock-recruitment curves" darin ab, daß die saisonalen Variationen der Rekrutierung als Informationsquelle herangezogen werden. Der Einfluß von Räubern auf die Sterblichkeit von Prärekruten wird am Fall der Kalmare im Golf von Thailand diskutiert und damit auch die Notwendigkeit, Räuber-Beute-Beziehungen auch bei Rekrutierungsuntersuchungen zu berücksichtigen. In der Diskussion wird (a) die Art, wie diese neu vorgestellten Methoden auch in Mehrartenbeständen für die Bestandsbewirtschaftung eingesetzt werden können vorgestellt und (b) eine bestimmte Klasse von Mehrarten-Modellen anhand von J.J. Polovinas ECOPATH-Modells illustriert.

Es wird auch gezeigt, daß die hier vorgestellten neueren Konzepte und Methoden alle zur Konstruktion von ECOPATH-ähnlichen Modellen eingesetzt werden können und somit, obwohl sie "Ein-Art-Modelle" sind, sehr wohl zur Diskussion über Mehrarten-Modelle beitragen können.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Vorwort	i
Zusammenfassung	1
Inhaltsverzeichnis	3
Liste der Abbildungen	5
Liste der Tabellen	6
Kapitel 1 TROPISCHE FISCHEREI: EINE PROBLEMDEFINITION	7
- Die Bedeutung der tropischen Meeresfischerei	7
- Tropische Fischereibiologie: gibt es die?	9
- Die Anwendung von Methoden der tropischen Fischereibiologie auf benthische und pelagische Evertebraten höherer Breiten	13
- Zum Charakter dieser Schrift	15
Kapitel 2 DAS WACHSTUM VON TROPISCHEN FISCHEN UND EVERTEBRATEN	17
- Die Bedeutung von Wachstumsuntersuchungen in der Fischereibiologie	17
- Das Auftreten saisonaler Wachstumsschwankungen in den Tropen	20
- Die konzeptuelle Basis von Wachstumsuntersuchungen, die auf Längendaten basieren	24
- Die konzeptuelle Basis von ELEFAN I	29
- Anwendungsbeispiele von ELEFAN I	34
Vorbemerkung	34
Der Zackenbarsch <u>Plectropomus leopardus</u>	34
Die Garnele <u>Penaeus kerathurus</u>	37
Die Peruanische Anchoveta <u>Engraulis ringens</u>	37
Die indische Makrele <u>Rastrelliger brachysoma</u>	38
Der Kalmar <u>Loligo pealei</u>	42
Die Nacktschnecke <u>Dolabella auricularia</u>	44
- Die gleichzeitige Analyse von Längen- und Altersdaten	45
- Der Vergleich von Wachstumsleistungen in Fischen und Evertebraten	48
- Einige theoretische Betrachtungen zum Fischwachstum	57

	Seite
Kapitel 3 EIN NEUES MODELL ZUR INTERPRETATION VON DATEN ÜBER DIE EFFIZIENZ DER FUTTERAUSNUTZUNG VON FISCHEN	63
- Einleitung: das traditionelle Modell	63
- Das neue Modell	66
- Erweiterung zum Mehrfaktorenmodell	72
- Zur Bestimmung der von einer Fischpopulation aufgenommenen Futtermenge	81
Kapitel 4 ZUR BESTIMMUNG DER STERBLICHKEIT VON TROPISCHEN FISCHEN	89
- Einleitung	89
- Alters- und Längenbezogene Fangkurven	90
- Zur natürlichen Sterblichkeit von Fischen	110
Kapitel 5 DIE REKRUTIERUNG VON TROPISCHEN FISCHEN	119
- Einleitung	119
- Die Interpretation innerjähriger Schwankungen der Rekrutierung	124
- Zur Berechnung und Interpretation von jährlichen Rekrutenzahlen bei kurzlebigen Nutztieren	126
Kapitel 6 WEITERFÜHRENDE ÜBERLEGUNGEN	133
- Einleitung	133
- Die Anwendung analytischer Einarten-Modelle auf tropische Mehrartenbestände	134
- Zur Konstruktion von Mehrarten-Modellen	135
Danksagung	139
Referenzen	141

<u>Liste der Abbildungen</u>	Seite
1.1 Graphische Darstellung von Russels Axiom	13
2.1 Saisonale Wachstumskurven verschiedener Amplituden	20
2.2 Effekt von Temperaturschwankungen auf saisonales Wachstum	21
2.3 Petersen Methode <u>sensu stricto</u>	25
2.4 Analyse der Lageveränderung von Modalklassen	27
2.5 Integrierte Methode zur Analyse von Längendaten	28
2.6 Saisonale Wachstumskurven mit verschiedenen Startpunkten	29
2.7 Bearbeitung einer Längenhäufigkeitsprobe durch ELEFAN I	31
2.8 Wachstum von <u>Plectropomus leopardus</u>	36
2.9 Wachstum von <u>Penaeus kerathurus</u>	38
2.10 Wachstum von <u>Engraulis ringens</u>	39
2.11 Wachstum von <u>Rastrelliger brachysoma</u>	41
2.12 Wachstum von <u>Loligo pealei</u>	43
2.13 Wachstum von <u>Dolabella auricularia</u>	44
2.14 Optimierungsproblem bei ELEFAN I	46
2.15 Effekt der Mitbenutzung von Altersdaten auf ELEFAN I	47
2.16 Definition eines auximetrischen Netzes	49
2.17 Repräsentative Fische im auximetrischen Netz	50
2.18 Position einiger wichtiger Taxa im auximetrischen Netz	53
2.19 Position ausgewählter Fischarten im auximetrischen Netz	54
2.20 Wachstumsleistungen einiger wichtiger Familien	56
2.21 Wachstumsleistungen ausgewählter Fischarten	56
2.22 Beziehung zwischen Wachstumsleistung und Kiemenfläche von Fischen	59
3.1 Futtermittelausnutzungsraten von <u>Channa striata</u>	65
3.2 Futtermittelausnutzungsraten von <u>Epinephelus guttatus</u>	70
3.3 Sensitivitätsanalyse des neuentwickelten Modells	84
4.1 Altersfangkurve von <u>Pagrus pagrus</u>	91
4.2 Eine längenbezogene Fangkurve (mit dl/dt)	99
4.3 Eine längenbezogene Fangkurve (mit Δt)	100
4.4 Längenbezogene Fangkurve für <u>Sillago sihama</u>	104
4.5 Beispiel einer nichtlinearen längenbezogenen Fangkurve	105
4.6 Einfluß von M auf berechnete Werte von L_c	108
4.7 Residuen einer Gleichung zur Bestimmung von M	113
5.1 "Stock - recruitment curves"	121
5.2 Methode zur Konstruktion von "recruitment patterns"	122
5.3 Beispiele von "recruitment patterns"	123
5.4 Methode zur Identifizierung von "Pseudo-Kohorten"	125
5.5 Rekrutierung und Sterblichkeit der Peruanischen Anchoveta, 1963-1978	126
5.6 Sterblichkeit von Kalmaren im Golf von Thailand, 1962-1980	130
6.1 ECOPATH-Modell einer Riffgemeinschaft	138

<u>Liste der Tabellen</u>	Seite
1.1 Beitrag der Tropen am Weltfang mariner Nutztiere	8
1.2 Die Tropen in der wissenschaftlichen Literatur	10
2.1 Daten aus Markierungsexperimenten an <u>Acanthurus bahianus</u>	23
2.2 Bearbeitung von Längenhäufigkeitsproben durch <u>ELEFANT</u>	32
2.3 Einige Anwendungsbeispiele von <u>ELEFANT</u> I	35
2.4 Wachstum von <u>Rastrelliger brachysoma</u>	40
2.5 Wachstumsparameter repräsentativer Fische	51
2.6 Beziehung zwischen Kiemenfläche und Wachstum von Fischen	60
3.1 Futtermittelausnutzung von <u>Channa striata</u>	64
3.2 Futtermittelausnutzung von <u>Epinephelus guttatus</u>	71
3.3 Faktoren, die die Futtermittelausnutzung von <u>Limanda limanda</u> beeinflussen	73
3.4 Futtermittelausnutzung von <u>L. limanda</u>	74
3.5 Berechnung einer "funktionalen" multiplen Regression	77
3.6 Wachstumsparameter von <u>Limanda limanda</u>	80
3.7 Futtermittelausnutzung von <u>Holacanthus bermudensis</u>	85
3.8 Daten zur Bestimmung der Futteraufnahme von <u>E.guttatus</u> und <u>H.bermudensis</u>	86
3.9 Sensitivitätsanalyse des neuentwickelten Modells	87
4.1 Kriterien zur Beurteilung der Zuverlässigkeit von Längenhäufigkeitsdaten	95
4.2 Daten zur Bestimmung von Z in <u>Epinephelus sexfasciatus</u>	97
4.3 Daten zur Bestimmung von Z in <u>Sillago sihama</u>	103
4.4 Methode zur Berechnung von L_C	107
4.5 Korrigierte M - Werte zur Herleitung einer empirischen Gleichung	115
5.1 Daten über die demersalen Bestände des Golfs von Thailand	128
5.2 Berechnung der Sterblichkeit von Kalmaren-Prärekruken	129

Kapitel 1

TROPISCHE FISCHEREI: EINE PROBLEMDDEFINITION

Die Bedeutung der tropischen Meeresfischerei

Der jährliche Fang an tropischen Seefischen und marinen Evertebraten beträgt zur Zeit etwa 20 Millionen Tonnen, d.h. etwa 30% des Weltfanges an Meerestieren (Tab. 1.1). Die riesige Menge Fisch, die diese Zahl darstellt, gibt aber nur einen unvollständigen Eindruck von der Bedeutung, die Fische (inkl. Garnelen und Weichtiere) für tropische Entwicklungsländer haben. In diesen Ländern deckt Fisch (im weitesten Sinne) oft ein Drittel oder sogar über die Hälfte der Eiweißaufnahme, insbesondere die der ärmeren Bevölkerungsgruppen. Oft machen auch Garnelen und andere wertvolle Meeresprodukte einen großen Anteil der Exporte von tropischen Ländern aus, so zum Beispiel im Falle von Ekuador, Thailand oder Indien.

Und doch werden - trotz ihrer Bedeutung - tropische Fischereien ausgesprochen schlecht bewirtschaftet - wenn von einer Bewirtschaftung ("management") überhaupt die Rede sein kann: meistens sind die Bestände überfischt und die Fangflotten leiden an Überkapazitäten (siehe Thurow 1982). Diese Probleme werden zudem noch verschlimmert durch Vorstellungen, die oft von Angehörigen bilateraler Hilfsorganisationen und internationaler "Entwicklungs" - Banken vertreten werden. Diese Vorstellungen laufen meistens darauf hinaus, daß tropische Fischereien weiter "entwickelt" werden müssen. Diese "Entwicklung" besteht dann zumeist darin, Kredite für den Bau und den Einsatz immer größerer Fangschiffe oder für die Motorisierung oder sonstige "Modernisierung" von handgewerblichen Fischereien, die für "ineffizient" gehalten werden. Diese "Entwicklung", die vor wenigen Jahrzehnten noch durchaus ihre Berechtigung hatte - und in wenigen, einzelnen Meeresgebieten (etwa vor Papua-Neu Guinea) noch hat - ist heute in den meisten tropischen Ländern nicht nur unangebracht, sondern sogar gefährlich, weil dabei oft riesige Werte vernichtet werden, sowohl in Form von Ressourcen, die überfischt werden als auch in Form von Fanggeräten, die nie profitabel eingesetzt werden können, unabhängig davon, ob man "profitabel" vom Standpunkt des Einzelfischers oder gesamtgesellschaftlich definiert (siehe auch Hartje 1983).

Tab. 1.1: Beitrag der tropischen Regionen zum Weltfang an Seetieren von 68 Millionen Tonnen (in 1981, nach FAO, 1983). Man beachte die hohen Fänge an den Westseiten der afrikanischen und amerikanischen Kontinente, die auf Upwellingsysteme zurückzuführen sind.

<u>Tropisches Amerika</u>		<u>Tropisches Afrika</u>		<u>Tropisches Asien</u>		<u>Ozeanien</u>
<u>Paz. Küste</u>	<u>Atlant. Küste ^{a)}</u>	<u>Atlant. Küste ^{b)}</u>	<u>Küste d. Ind.Oz. ^{c)}</u>	<u>West-asien ^{d)}</u>	<u>S.E. Asien ^{e)}</u>	<u>tropische Gewässer ^{f)}</u>
4.33	1.92	1.36	1.33	2.48	7-8	1.45

- a) Einschließlich der Karibik.
- b) Einschließlich der Kapverdischen Inseln.
- c) Einschließlich Madagaskar, Komoren, Seychellen, Mauritius und Réunion.
- d) Südlicher Teil der Arabischen Halbinsel, Indien, Malediven, Sri Lanka, Bangladesh und Burma.
- e) ASEAN Länder, Vietnam, Kampuchea und südliche Teile von China (einschl. Hongkong und Taiwan).
- f) Papua - Neu Guinea, nördliches Australien und Inseln und Staaten des tropischen Teils des Südpazifik-Raumes.

Ein weiteres Problem in diesem Zusammenhang stellt die weitgehende Vernachlässigung von tropischen Fragestellungen in den führenden "internationalen" fischereiwissenschaftlichen Zeitschriften. Tab. 1.2 stellt dieses Problem dar: Tropische Ressourcen und die Frage ihrer Bewirtschaftung werden in diesen Zeitschriften praktisch ignoriert; lediglich in Zeitschriften, die in tropischen Ländern selbst erscheinen, werden tropenspezifische Probleme behandelt. Was dies für die Ausbildung von Personal der Technischen Hilfe (den sog. "Experten") impliziert, ist leicht auszumachen, wenn man bedenkt, daß Lehrbücher größtenteils aus Veröffentlichungen in viel zitierten Zeitschriften zusammengeschrieben werden. Dies ist gewiß mit ein Grund für immer wieder auftretende Schwierigkeiten beim Technologietransfer.

Ein Ergebnis dieser Tatsachen ist es, daß die fortgeschrittenen analytischen Methoden, die in den letzten Jahren in entwickelten Ländern zur Anwendung gekommen sind, selten auf ihre Anwendbarkeit auf tropische Ressourcen überprüft worden sind; umgekehrt sind interessante Fragestellungen und Ansätze, die sich in den Tropen ergeben, selten auf ihre Relevanz für Kaltwasserressourcen untersucht worden.

Tropische Fischereibiologie: gibt es die?

Es gibt keine "tropische Physik" und auch keine "tropische Chemie", andererseits gibt es tropische Medizin und tropische Landwirtschaft. Gibt es tropische Fischereibiologie? Und wenn ja, was sind ihre konstituiven Teile?

Die Fischereibiologie als gesonderter Teil der Biologie - oder als angewandte Ichthyologie - gibt es etwa seit dem Ende des letzten Jahrhunderts. Zwar hatte Hederström (1759, 1762) recht früh über Altersbestimmung an Fischen berichten können, doch geschah es erst am Ende des 19. Jahrhunderts, daß mit Fischwachstums- und anderen Untersuchungen explizit versucht wurde, die Fragen zu beantworten, die die Fischerei der damaligen Zeit stellte (siehe Bibliographien von Mohr 1927, 1930 und 1934). Der erste, im modernen Sinne "richtige" Ansatz zur Beantwortung dieser Fragen wurde von Baranov (1918, 1927) formuliert.

Tab. 1.2: Behandlung von tropischen Themen ^{a)} in sechs viel zitierten ^{b)} "internationalen" Zeitschriften der marinen Biologie, verglichen mit der Behandlung tropischer Themen in drei weniger zitierten Zeitschriften von tropischen Entwicklungsländern

Viel zitierte Zeitschriften	Band	Jahr	Gesamtseitenzahl	Seiten mit trop.Themen	% Behandlung trop.Themen
J.mar.biol.Assoc. U.K.	63	1983	945	0	0.0
Can.J.Fish.Aquat.Sci.	38	1981	1923	8	0.4
Bull.Jap.Soc.Sci.Fish.	49	1983	1939	29	1.5
Limn.Oceanogr.	26	1981	1182	87	7.4
U.S.Fish.Bull.	79	1981	812	145	17.3
Aust.J.Mar.Freshwat.Res.	33	1982	1132	234	20.7

} c)

<u>Weniger zitierte Zeitschriften</u>					
Bol.Inst.Oceanogr.Sao Paulo	24-28	1975-79	1379	1003	72.7
Indian J.Fish.	26-28	1973-81	833	816	98.0
Fish.Res.J.Philippines	1- 5	1976-80	920	912	99.0

- a) d.h. beruhend auf Material und Daten, die zwischen den geographischen Tropen gesammelt wurden.
 b) Siehe Garfield (1980)
 c) Man beachte, daß sowohl die USA (mit Hawaii, Puerto Rico u.a.) als auch Australien (mit etwa 1/3 ihres Territoriums in den Tropen) gute Gründe haben, mehr "tropische Beiträge" zu haben als die meisten anderen entwickelten Länder.

Es gelang jedoch erst der britischen Schule um E.S. Russel, M. Graham und vor allem R.J.H. Beverton und S.J. Holt in Lowestoft, England, diesen Ansatz auszuformulieren und die Methodik und die Konzepte auszuarbeiten, mit denen weltweit Fischereibiologen zur Zeit immer noch arbeiten (siehe Beverton und Holt 1957). Andere Pioniere auf dem Gebiet der Populationsdynamik waren der Kanadier W.E. Ricker (1948, 1958, 1975) und der US-Wissenschaftler M.B.Schaefer (1954, 1957). So verschieden die Methoden und Konzepte auch sind, die von diesen Wissenschaftlern entwickelt wurden, eins haben sie gemeinsam: Sie sind erarbeitet worden in der Auseinandersetzung mit Fischbeständen aus kalten Gewässern, bestehend aus langlebigen Fischen, deren Bestandsfluktuationen über Jahrzehnte erfolgen. In solchen Beständen ist deshalb der Einfluß einer Fischerei relativ leicht von dem der verschiedenen Umweltfaktoren zu trennen. Die starken saisonalen Fluktuationen der meisten Umweltparameter, die hohe Breitengrade auszeichnen, bewirken zudem, daß Fische, wie auch Bäume, deutliche Jahresringe an verschiedenen Teilen ihres Skeletts (Otolithen, Operkulum, Schuppen) ausbilden. Diese Ringe haben Fischereibiologen (und dies im Gegensatz zu vielen anderen Biologen - etwa den Entomologen) schon sehr früh dazu veranlaßt, Modelle mit einer ausgesprochenen "Altersstruktur" zu konstruieren (siehe z.B. Baranov 1918), obwohl die meisten wichtigen Prozesse im Meer tatsächlich eine "Längenstruktur" (oder "Größenstruktur") haben. In der Tat werden heutzutage in den meisten Computermodellen Fische (siehe e.g. Sparre 1984) von Netzen gefangen oder von räuberischen Fischen gefressen, wenn sie ein bestimmtes Alter erreicht haben, obwohl in der Natur Fische gefangen und gefressen werden als Funktion ihrer Länge (oder Größe).

In den Tropen hingegen sind saisonale Schwankungen der wichtigen Umweltparameter (Sonnenlicht, Temperatur) schwach ausgeprägt und oft durch komplexe Zyklen überlagert. Es sind Monsunregen, zum Beispiel, die bei weitgehend konstanter Temperatur das süd- und südostasiatische Jahr assymetrisch in kurze und lange Intermonsunzeiten teilen. Auch sind zahlreiche tropische Fische und Evertebraten so kurzlebig, daß, selbst wenn sie Jahresringe ausbildeten, diese nicht zur Strukturierung von Beständen herangezogen werden könnten, würden doch in solchen Fällen über 99% der jeweiligen Bestände zur "0-Gruppe" gehören und der Rest zur "I-Gruppe"!

Die Kurzlebigkeit zahlreicher fischereilich genutzter tropischer Organismen hat - über die Schwierigkeiten der "normalen" Altersbestimmung hinaus - wichtige Implikationen, die vielleicht als konstituierend für die tropische Fischereibiologie angesehen werden können, nämlich: typische tropische Bestände werden Jahr für Jahr durch Rekruten fast vollständig erneuert; es ist deshalb allgemein nicht möglich, Fangvorhersagen zu machen, die auf der Projektion von bereits ausgebeuteten Kohorten beruhen. Dies ist es, mehr als alles andere, was tropische Fischereibiologie schwierig macht. Russel (1931) hat die Faktoren, die einen Fischbestand (B) bestimmen, wie folgt definiert

$$B_2 = B_1 + (R^* + G^*) - (Y + M^*) \quad \dots 1.1)$$

wobei B_1 eine Ausgangsbiomasse zu Beginn einer Zeit (t) sei, R^* und G^* die Rekrutierung und das Individualwachstum, Y und M^* die Fänge und die natürlichen Verluste (in Gewichtseinheiten) während der Zeit t und B_2 die Biomasse am Ende der Zeit (t) (siehe auch Abb. 1.1). Obwohl dieses Axiom gewöhnlich nicht zur praktischen Berechnung von irgendwelchen Größen benutzt wird, hat es den entscheidenden Vorteil, daß es "temperaturunabhängig" ist. Es kann daher zur Darstellung von Konzepten dienen, die sowohl in den Tropen als auch in höheren Breitengraden gelten. Russels Axiom wird deshalb im weiteren benutzt, um diese Schrift zu strukturieren. Besonderes Gewicht wird hierbei der Frage verliehen, inwiefern sich das Wachstum, die Sterblichkeit und die Rekrutierung von tropischen Fischen und Evertebraten von dem unterscheiden, was aus hohen Breiten bekannt ist. Es wird außerdem versucht darzustellen, wie die vermeintlichen "Nachteile" (Kurzlebigkeit, gemeinsames Auftreten zahlreicher eng verwandter Arten in Fängen, hohe Sterblichkeit, etc) von tropischen Fischen und Evertebraten sich in "Vorteile" verwandeln, wenn adäquate Modelle auf sie angewandt werden.

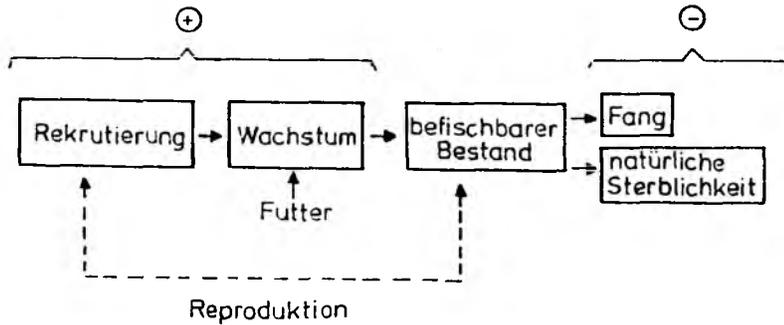


Abb. 1.1: Graphische Darstellung von Russels Axiom, d.h. der Faktoren, die bewirken, daß ein Bestand zunimmt (Rekrutierung, Individualwachstum) oder abnimmt (Fischerei, natürliche Sterblichkeit). Nach Ricker (1975), verändert; man beachte, daß die Rekrutierung nur lose über die Reproduktion mit der Bestandsgröße verbunden ist (siehe auch Kap. 5)

Zur Anwendung von Methoden der tropischen Fischereibiologie auf bentische und pelagische Evertebraten höherer Breitengrade

Zwischen tropischen Fischen und den meisten aquatischen Evertebraten (einschließlich derer, die in höheren Breitengraden vorkommen) gibt es eine Reihe von Ähnlichkeiten, die wesentlich zur Anwendbarkeit der weiter unten vorgestellten Konzepte und Methoden auf Evertebraten höherer Breitengrade beitragen. Diese Ähnlichkeiten sind:

- meist kurze Lebensspannen, hohe Sterblichkeiten und entsprechend hohe "P/B ratio";
- Schwierigkeiten bei der Bestimmung des absoluten Alters von Einzeltieren. Es ist entweder unmöglich, z.B. bei Crustaceen und Nacktschnecken oder sehr arbeitsintensiv, z.B. bei Polychaeten oder Kalmaren;
- keine Möglichkeit, auf lange Zeitserien von Fangdaten zurückzugreifen;
- kein Fundus an Literatur über die jeweiligen Bestände; oft hohe Artenzahlen im untersuchten System;

- intensive biotische Wechselwirkungen (z.B. Räuber-Beute Beziehungen) und daher die Notwendigkeit, zahlreiche Bestandteile eines Systems gleichzeitig zu berücksichtigen.

Diese Merkmale, die kurzlebige tropische Fische mit den meisten benthischen und pelagischen Evertebratenbeständen teilen, führen direkt zu der Frage, ob die Methoden und Konzepte der tropischen Fischereibiologie auch auf Evertebraten höherer Breiten angewandt werden können.

Mehrere Anwendungsbeispiele für die neueren Konzepte und Methoden, die in dieser Schrift vorgestellt werden, sind mit Evertebratenbeispielen illustriert (siehe u.a. Abb. 2.2, 2.9, 2.12, 2.13, 2.18, 2.21, 5.3, 5.6). Allgemein kann gesagt werden, daß die Konzepte und Methoden, die in dieser Schrift vorgestellt werden, auf Evertebraten angewandt werden können, wenn diese:

- i) ein Wachstum haben, das sich mit einer (notfalls saisonal-schwankenden) Version der von Bertalanffy Wachstumsgleichung (siehe Kapitel 2) beschreiben läßt;
- ii) eine Sterblichkeit aufweisen, die zumindest in erster Näherung negativ exponentiell verläuft (siehe Kapitel 4), und
- iii) eine Lebensdauer von wenigstens 1 Jahr aufweisen (bei den ältesten Tieren).

Einzeller sind hier wegen (i) und (ii) ausgeschlossen, während sich häutende Tiere (z.B. Krebse) nur berücksichtigt werden können, wenn die Häutungen und das darauffolgende Wachstum wegen asynchroner Häutungen der Einzeltiere in einem "mittleres Wachstum" der untersuchten Population resultiert, das sich mit einer monotonen Kurve darstellen läßt. Conan (1984) beschreibt allerdings Situationen, wo "Terminalhäutungen" die Anwendung der hier beschriebenen Methoden zum Beispiel auf Nephrops norvegicus verhindert. Das letzte der drei oben genannten Kriterien ist insofern wichtig, weil das in Kapitel 2 beschriebene "ELEFAN I" Programm zur Bestimmung von Wachstumsparametern darauf basiert, daß sich die Wachstumsprozesse in dem untersuchten Bestand mit jährlichen Abständen wiederholen (siehe Kap. 2). Die oben angegebenen drei Kriterien dürften jedoch die meisten makrobenthischen Tiere etwa der Kieler Bucht umfassen (siehe Arntz 1971) und es somit erlauben, die hier dargestellten Konzepte und Methoden etwa zur Konstruktion eines Ökosystemmodells der Kieler Bucht heranzuziehen (siehe auch Kapitel 6, Abb. 6.1).

Zum Charakter dieser Schrift

In der vorliegenden Schrift wird versucht, die oben geschilderten Versäumnisse in der tropischen Fischereibiologie für einzelne ausgewählte Gebiete der Populationsdynamik nachzuholen. Der Verfasser, der insgesamt sieben Jahre in tropischen Ländern gearbeitet hat (vor allem in Südostasien und Westafrika), wird dabei vornehmlich auf seine eigenen Arbeiten zurückgreifen, und zwar aus zwei Gründen:

- i) sie sind als Ergebnis eines systematischen und langjährigen Versuchs, Lücken im methodisch-konzeptuellen Apparat der tropischen Fischereibiologie zu erkennen und zu füllen, entstanden, und
- ii) sie eignen sich durch ihren inneren Zusammenhang besonders gut für eine in der Form geschlossene Darstellung, d.h. für eine Habilitationsschrift und für einen später in Deutsch zu erscheinenden Einführungstext in die Populationsdynamik tropischer Fische.

Eine größere Anzahl der Arbeiten, die der Autor verfaßt hat (oder mitverfaßt hat) sind, technisch gesehen, "unveröffentlicht", weil sie u.a. als "Field Documents", "Fisheries Circular" oder als "Technical Reports" der Welternährungsorganisation der Vereinten Nationen (FAO) erschienen sind. Wiederum andere Arbeiten sind in Zeitschriften mit geringer Verbreitung erschienen. Insofern kann ein Großteil des hier vorgestellten Materials als original aufgefaßt werden. Zur Abrundung dieser Schrift wurde aber auch etwa ein Drittel des Materials neu entwickelt (besonders Kapitel 3) und hier zum ersten Mal zur Diskussion gestellt.

Doch wird dem Leser - oder der Leserin - nicht entgehen, daß die hier vorliegende Schrift im wesentlichen nur die vom Verfasser schwerpunktmäßig bearbeiteten Aspekte der Populationsdynamik behandelt. Er hofft deshalb, daß diese Teilaspekte tatsächlich so wichtig sind, wie er es glaubt. Als quid pro quo hat er dafür besonders viele deutschsprachige Referenzen zitiert.

Kapitel 2

DAS WACHSTUM VON TROPISCHEN FISCHEN UND EVERTEBRATEN

Die Bedeutung von Wachstumsuntersuchungen in der Fischereibiologie

Die Bedeutung, die Wachstumsprobleme in der Fischerei haben, ergibt sich aus Russels Axiom (Gleichung 1.1). Aus ihm geht hervor, daß es ausschließlich das Wachstum der Individuen eines Bestands ist, das fischereibedingte Verluste eines Bestands ausgleicht. Mohr (1921) drückte dies so aus:

"in der modernen fischereibiologischen Forschung nehmen die Altersbestimmungen von Fischen einen ganz bedeutenden Raum ein, weil man eingesehen hat, daß die Kenntnis von Alter und Wachstumsgeschwindigkeit eines Fisches für viele praktische und wissenschaftliche Fragen von ganz erheblicher Bedeutung ist. Mit der Altersbestimmung haben wir ein Mittel in der Hand, die Zusammensetzung unseres Fischbestands nach Altersklassen zu erkennen, und es läßt sich feststellen, in welchem Maß die einzelnen Klassen durch die Fischerei beansprucht werden. Erst eine genaue Kenntnis von dem Alter eines Fisches gestattet Rückschlüsse auf die Zweckmäßigkeit oder Notwendigkeit wirtschaftlicher Maßnahmen, wie z.B. die Anordnung von Schonzeiten und Mindestmaßen. Und erst aus dem Vergleich des jährlichen Zuwachses einer Fischart in verschiedenen Gewässern läßt sich feststellen, welche Wasser- und Nahrungsverhältnisse einer bestimmten Fischart zusagen."

Konzeptuell lassen sich vier Schritte bei der Untersuchung des Fischwachstums unterscheiden:

- i) Bestimmung der Größen (Länge, oder seltener Gewicht) - Altersbeziehung bei Einzelfischen; auch Herstellung von "Alterslängenschlüsseln";
- ii) Bestimmung von Wachstumsparametern, die als Input in populationsdynamische Modelle zu verwenden sind;

- iii) Vergleich der Wachstumsleistung verschiedener Bestände einer Art oder von verschiedenen Arten;
- iv) Untersuchungen über die Ursachen (ökologische, physiologische, anatomische) für bestimmte Wachstumsleistungen.

Bei Fischen, deren Alter leicht durch Routineuntersuchungen bestimmt werden kann (etwa bei den meisten Nutzfischen der Nordsee), ist Punkt (i) der wichtigste Aspekt. Der Grund hierfür ist, daß mit ihnen vor allem virtuelle Populationsanalysen (VPA) gemacht werden, für die jährlich neue Alterslängenschlüssel aufgestellt werden müssen.

In den Tropen ist die Bestimmung des Alters von Einzelfischen immer eine zeitraubende Angelegenheit - unabhängig davon, welche Methode auch benutzt wird. Wenn auch bei einigen größeren, relativ langlebigen Arten der Tropen mit Hilfe von Jahresringen (oder was dafür gehalten wurde) das Alter von Einzelfischen bestimmt wurde (z.B. Kühlmorgen-Hille 1977), so ist erst seit der Entdeckung von Tagesringen in Fischotolithen durch Pannella (1971) die Möglichkeit entstanden, auch bei kurzlebigen tropischen Fischen das Alter zuverlässig zu bestimmen. Die Bedeutung von Pannellas Entdeckung kann nicht überschätzt werden, bietet sie doch nicht nur die Möglichkeit, langanhaltende Diskussionen über das Wachstum dieses oder jenes Fisches (z.B. der indischen Makrele, siehe Shubnikov 1976) endgültig zu entscheiden, sondern auch detaillierte Angaben über verschiedene Aspekte der Biologie von Fischen zu erhalten, etwa das Alter beim Übergang von der pelagischen zur demersalen Lebensweise (siehe Brothers 1980 und Pannella 1980). Tagesringe sind aber, wenn sie auch bei den meisten Fischen und wohl auch bei zahlreichen Evertibraten vorzukommen scheinen, nicht die endgültige Lösung für alle Fragen, die Wachstumsprobleme betreffen, weil

- i) eine Reihe von wichtigen tropischen Nutztieren (z.B. Garnelen) Tagesringe nicht ausbilden;
- ii) die Bestimmung des Alters von Einzeltieren und somit die Konstruktion von Längenaltersschlüsseln ist mittels Tagesringen viel zu aufwendig, als daß sie zur Routinemethode werden könnte;

- iii) es gibt in der Literatur und in den Archiven zahlreicher Fischereieinstitute eine Unmenge von Längendaten, die auch Informationen über Wachstum enthalten. Diese sind insofern besonders wertvoll, als sie oft zu Zeiten gesammelt wurden, als die Bestände einer geringeren Befischung unterlagen und es somit im Zusammenhang mit Längendaten, die noch heute in großen Mengen gesammelt werden, erlauben, Zeitserien von Wachstums- und anderen, abgeleiteten Parametern zu erhalten.

Es ist der letzte Punkt in iii), der den Verfasser veranlaßte, nach Methoden zu suchen, die es ermöglichen sollten, aus Längendaten zuverlässig Angaben über das Wachstum von tropischen Fischen und Evertebraten zu bekommen. Das Hauptergebnis dieser Arbeit ist das ELEFAN I Programm (Pauly und David 1980, 1981), das weiter unten vorgestellt wird. Bevor diese Vorstellung erfolgen kann, wird es angebracht sein, einige Konzepte vorzustellen, die, wenn sie nicht vorab erklärt würden, das Verständnis der im ELEFAN I Programm verwendeten Prozedur erschweren würden.

Das im ELEFAN verwendete Wachstumsmodell ist die Gleichung, die von Bertalanffy (1934, 1938, 1951) aus physiologischen Überlegungen heraus ableitete, nämlich

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t - t_0)}) \quad \dots 2.1)$$

die die Länge (L_t) beim Alter (t) angibt in Abhängigkeit von der asymptotischen Länge (L_∞) und der Konstanten K und t_0 . Dieses Modell und seine Varianten werden im weiteren VBGF genannt ("Von Bertalanffy Growth Formula"). Wie in Gleichung (2.1) angegeben, kann die VBGF zur Beschreibung des Wachstums von Fischen aber nur dann verwendet werden, wenn angenommen werden kann, daß saisonale Wachstumsschwankungen nicht auftreten; mit Längendaten - und auch mit Daten, die aus Markierungsexperimenten gewonnen wurden - gilt diese Annahme aber in der Regel nicht, auch wenn die Daten aus den Tropen stammen, wie weiter unten gezeigt wird.

Das Auftreten saisonaler Wachstumsschwankungen in den Tropen

Eine Version der VBGF, die saisonale Schwankungen des Wachstums ausdrücken kann, ist

$$L_t = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t - t_0) + \frac{C K}{2\pi} \sin 2\pi(t - t_s)} \right) \quad \dots 2.2)$$

die von Pauly und Gaschütz (1979) als Weiterentwicklung und als Alternative zu einer Reihe von anderen Modellen für saisonal schwankendes Wachstum (Ursin 1963, Pitcher und MacDonald 1973, Daget und Ecoutin 1976, Cloern und Nichols 1978) vorgestellt wurde. Bei diesem Modell wird angenommen, daß das Wachstum sinusoidal, mit einer Periode von einem Jahr und einer Amplitude "C" schwankt. Der Parameter C ist dabei so definiert, daß er den Wert 0 hat, wenn das Wachstum nach Gleichung (2.1) verläuft (d.h. wenn keine Schwankungen auftreten) und den Wert 1 (eins) hat, wenn einmal pro Jahr (im Winter) die erste Ableitung von (2.2), die Wachstumsrate, den Wert 0 hat (Abb. 2.1). Der Parameter t_s ist so definiert, daß er den Start einer Oszillation mit Bezug auf $t=0$ festlegt. Das Modell führt zu "Längenverlusten", wenn $C > 1$ ist, aber dies wird hier nicht diskutiert, weil $C > 1$ in den Tropen nicht vorkommt (siehe auch Pauly und Gaschütz 1979, Gaschütz et al. 1980 und Abb. 2.2).

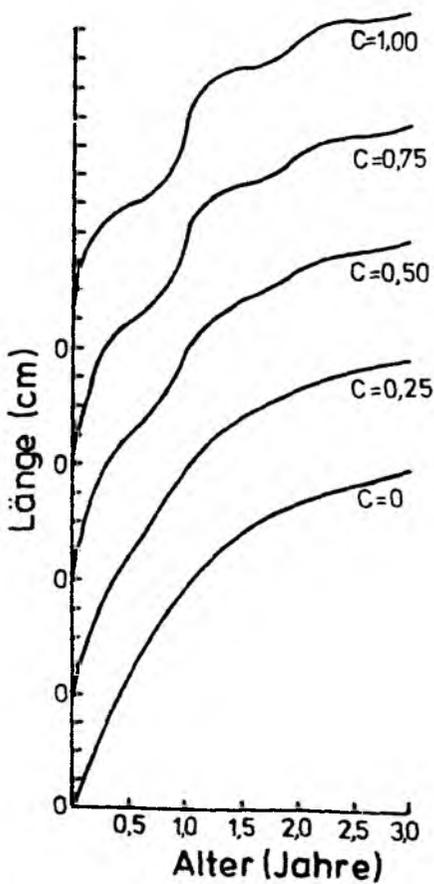


Abb. 2.1: Saisonale schwankende Wachstumskurven verschiedener Amplitude ($C = 0$ bis 1), aber sonst gleicher Parameter ($L_{\infty} = 25$ cm, $K = 1$, $t_0 = 0$ und $t_s = 0$). C) 1 tritt meistens in höheren Breitengraden auf; in den Tropen nimmt C relativ geringe Werte an (siehe Text und Abb. 2.2)

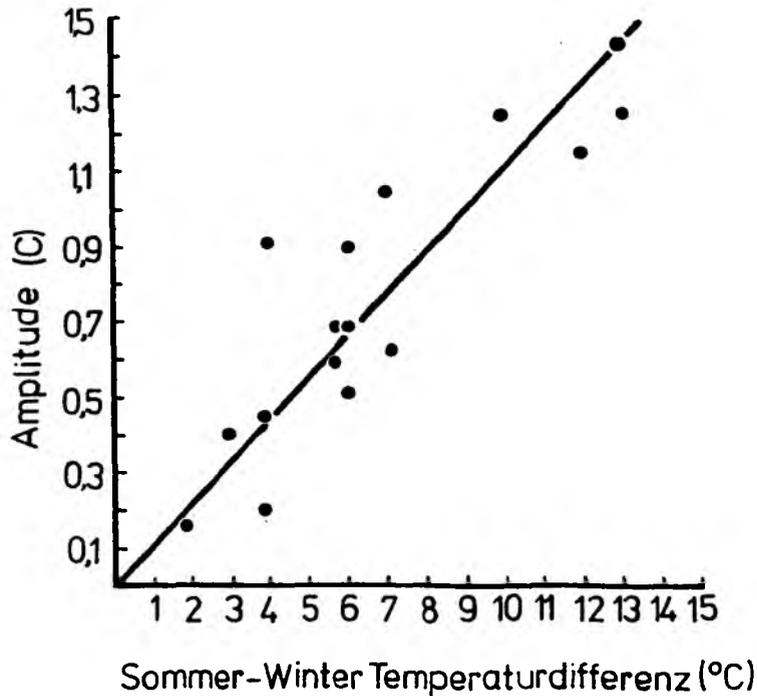


Abb. 2.2: Beziehung zwischen der Amplitude von saisonal schwankenden Wachstumskurven in Fisch- und Evertrebratenbeständen und der Differenz der höchsten und niedrigsten mittleren Monatstemperaturen des betreffenden Wasserkörpers im Jahresverlauf. Die Wachstumsparameter (einschl. C) wurden entweder mit Hilfe des ELEFAN Programms oder mit dem ETAL I Programm (siehe Gaschütz et al. 1980) bestimmt (aus Pauly 1984d, verändert).

Einige Autoren sind der Meinung, daß saisonales Wachstum in den Tropen nicht vorkommt. Daß diese Ansicht die Wirklichkeit nicht widerspiegelt, sei hier kurz an Daten demonstriert (Tab. 2.1), die aus einer Arbeit eines dieser Autoren (Randall 1962) extrahiert wurden. Die Variablen L, G, T und N werden berücksichtigt (siehe Tab. 2.1) und die totalen und partiellen Korrelationen (d.h. die Korrelation zwischen einem Variablenpaar, nachdem der Effekt anderer Variablen ausgeschaltet wurde) zwischen ihnen berechnet (siehe Sachs 1974 für Theorie und Berechnungsmethoden). Die biologisch relevanten totalen Korrelationen zwischen den Variablen ergaben sich als

$$\begin{aligned} r_{GL} &= -0,707* \\ r_{GT} &= 0,514 \\ r_{GN} &= -0,173 \end{aligned}$$

Das bedeutet, daß es zwar eine signifikante Beziehung (*, $P < 0,05$) zwischen Zuwachs und L gibt (wie die VBGF das erfordert, siehe auch Guland und Holt 1959), zunächst aber nicht zwischen Zuwachs und Temperatur. Auch scheint das Gefangenwerden (N) überhaupt keinen Einfluß auf das Wachstum zu haben. Die biologisch relevanten partiellen Korrelationskoeffizienten erster Ordnung (d.h. unter Ausschluß einer Variablen, die nach einem Punkt auftritt) sind

$$r_{GL.T} = -0,725^*$$

$$r_{GL.N} = -0,722^*$$

$$r_{GT.L} = 0,550$$

$$r_{GT.N} = 0,598$$

$$r_{GN.L} = -0,269$$

$$r_{GN.T} = -0,373$$

Das heißt, daß es immer noch nur die Korrelation zwischen Zuwachs und Länge, die signifikant ist. Wenn aber die partielle. Korrelationen zweiter Ordnung berechnet werden, ergibt sich

$$r_{GL.TN} = -0,771^*$$

$$r_{GT.LN} = 0,669^*$$

sowie $r_{GN.LT} = -0,525$

Das bedeutet, daß die Korrelation zwischen Zuwachs und Temperatur signifikant ist ($P > 0,05$), wenn die Störfaktoren L und N berücksichtigt werden. Wie der Leser merken wird, ist die Korrelation zwischen dem Zuwachs (G) und dem Gefangenwerden (N) auch wesentlich enger geworden und weist daraufhin, daß N wahrscheinlich auch einen - erwartungsgemäß - negativen Einfluß auf das Wachstum hat.

Die Temperaturdifferenz zwischen "Sommer" und "Winter" vor den Virgin Islands ist sehr gering, sie beträgt ungefähr 2°C (siehe Randall 1962).

Die saisonalen Wachstumsfluktuationen, die zum Beispiel in Fischen der Virgin Islands auftreten, sind deshalb gering und können nur nachge-

Tab. 2.1: Daten aus Markierungsexperimenten, die Randall (1962) an Acanthurus bahianus in den Virgin Islands, Karibik, vornahm ^{a)}

Nr.	L ₁ (mm)	L ₂	$\bar{L}^b)$	Tage in Freiheit	G ^{c)}	T ^{d)}	N ^{e)}
1	9.7	10.2	9.95	53	2.87	27.48	3
2	10.5	10.9	10.7	33	3.69	28.61	2
3	10.9	11.8	11.35	108	2.53	27.79	2
4	11.1	12.0	11.55	102	2.68	29.29	9
5	12.4	15.5	13.85	272	3.46	28.37	1
6	12.8	13.6	13.2	48	5.07	28.89	3
7	14.0	14.3	14.15	53	1.72	27.55	5
8	16.1	16.4	16.25	73	1.25	27.99	2
9	16.3	16.5	16.4	53	0.97	27.54	6
10	17.0	17.2	17.1	106	0.57	28.00	2
11	17.7	18.0	17.85	111	0.82	28.30	4

a) Es wurden hier nur solche Fische berücksichtigt, bei denen sich die Länge beim Wiederfang (L₂) gegenüber der Länge bei der Markierung (L₁) wenigstens um 2 mm erhöht hatte; dieses Verfahren gleicht automatisch kleine Meßfehler aus und eliminiert Fische, die wegen Markierungswunden nicht wuchsen.

b) $L^- = (L_1 + L_2)/2$

c) $G = 30,5 \cdot 10^{-3} \cdot (L_2 - L_1)/\text{Tage in Freiheit}$ (= Zuwachsrate, in mm pro Monat)

d) Temperatur (in °C) während die Fische in Freiheit waren; berechnet aus den Markierungs- und Wiederfangdaten und den mittleren Monats-temperaturen in Randall (1962)

e) N drückt aus, wieviele Male ein Fisch (wieder) gefangen wurde; wenn N > 1, heißt das, daß ein Fisch mehrfach freigelassen wurde (aber nicht erneut markiert wurde).

wiesen werden, wenn genügend empfindliche Modelle zur Analyse von Daten aus solchen Gebieten benutzt werden. (Ein Modell zur Berechnung der Wachstumsparameter L_{∞} , K und C - siehe Gleichung (2.2) - aus Daten wie in Tab. 2.1 wird in Pauly und Ingles 1981, und Pauly 1984a Kap. 4 vorgestellt.)

Eine erste Verallgemeinerung, die sich aus der systematischen Anwendung von Gleichung (2.2) auf Datensätze von verschiedenen Teilen der Welt ergab, ist die, daß der Parameter C , der die Amplitude der Wachstumsfluktuationen angibt, stark von der Temperaturfluktuationen des Wasserkörpers, in dem sich die jeweiligen Fische und Evertebraten aufhalten, abhängt (Abb. 2.2). Eine Menge weiterer Überlegungen kann wiederum aus dieser Verallgemeinerung gefolgert werden, darunter die (auf die es dem Verfasser hier ankommt), daß eine zuverlässige Methode zur Bestimmung von Wachstumsparametern aus Längendaten zumindest im Prinzip die Möglichkeit einschließen muß, saisonales Wachstum zu berücksichtigen.

Die konzeptuelle Basis von Wachstumsuntersuchungen, die auf Längendaten basieren

Bevor nun die vom Verfasser und seinen Kollegen entwickelte objektive Methode zur Gewinnung von Wachstumsparametern aus Längendaten im Detail diskutiert wird, sollen hier kurz die Grundideen bei der traditionellen Analyse von Längendaten vorgestellt werden. Dabei sollen soweit wie möglich einige Mißverständnisse geklärt werden, die bei der Anwendung dieser traditionellen (und weitgehend subjektiven) Methoden auftreten.

Grundlage aller Methoden, die auf der Analyse von Längendaten beruhen, sind die Arbeiten von Petersen (1891, 1892), der die beiden Techniken entwickelte, die bei der Längenanalyse zur Anwendung kommen.

Die erste, die "Petersen Methode (sensu stricto)", besteht in der Analyse von einer Probe (auf einmal); dabei werden den verschiedenen Fischgruppen einer Probe verschiedene (relative) Alter zugeordnet (Abb. 2.3). Es gibt eine Reihe von graphischen Methoden (Harding 1949, Cassie 1954, Tanaka 1956, Bhattacharya 1967) sowie Computerprogramme (Abramson

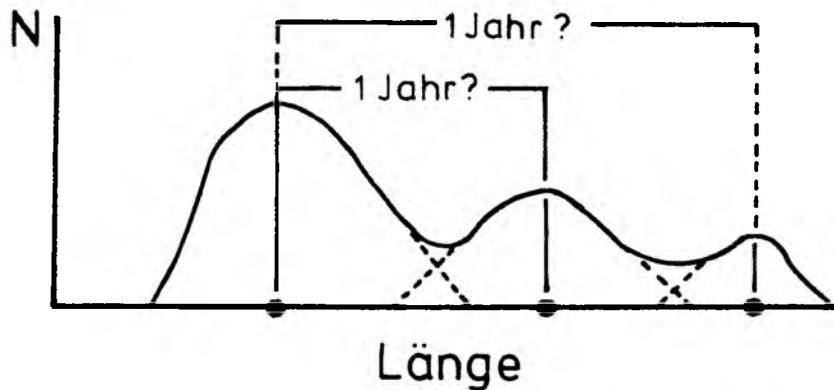


Abb. 2.3: Die Petersen Methode (sensu stricto) behandelt eine Probe auf einmal; dabei wird versucht, den Gipfeln einer polymodalen Verteilung ein Alter zuzuordnen. Dies ist besonders fraglich, wenn die Möglichkeit besteht, daß zwei Rekrutierungsschübe pro Jahr auftreten (siehe Text und vergl. Abb. 2.7)

1971, Sigurdsson 1984), die zur Trennung von einzelnen Proben in normalverteilte Untergruppen verwendet werden können. Ihnen ist gemeinsam, daß sie alle normalverteilte Untergruppen voraussetzen (was in zahlreichen Fällen eine fragwürdige Annahme ist, siehe McNew and Summerfeldt, 1978 und Morgan, im Druck), sowie eine Angabe darüber, in wieviele Untergruppen die Probe geteilt werden soll*. Dieser letzte Punkt impliziert, daß das Ergebnis einer Wachstumsuntersuchung (etwa: welche Länge gehört zu welchem Alter?) von diesem Programm als Eingabe statt als Ausgabe auftritt. Oder anders formuliert: wer eine Längenprobe in ihre (normalverteilten) Bestandteile aufgeteilt hat, weiß immer noch nicht, wie die entsprechenden Tiere wachsen, weil ja die Einordnung der mittleren Längen in die Zeitdimension, nicht aber die Berechnung der mittleren Länge selbst, Wachstum "ist" (siehe Abb. 2.3). Die Vorstellung, daß die Auftrennung einer Probe in ihre Bestandteile bereits zum Studium des Wachstums gehöre - während es nur dessen Voraussetzung ist - kann wahrscheinlich als ursächlich dafür angesehen werden, weshalb so viel Akribie bisher darauf verwendet wurde, immer kompliziertere Methoden auf die Trennung von Kollektiven aufzuwenden. Die Frage jedoch, wie diesen Kollektiven relative Alter zugeordnet werden können, wurde in der Literatur bis vor kurzem vollständig ignoriert.

* Es gibt zwei Programme, die diese letzte Annahme nicht brauchen, nämlich das ENORMSEP Programm (Yong und Skilman, 1971) sowie eine vom Verfasser und J.F.Caddy (FAO) neuformulierte Version der Methode von Bhattacharya (siehe Pauly und Caddy 1985). Diese zwei Programme können jedoch beide auch nicht verhindern, daß im Falle von "garbage in" auch "garbage out" herauskommt.

Die andere Technik, die Petersen (loc. cit.) erfand, wird jetzt "Modal Class Progression Analysis" (MCPA; Analyse der Lageveränderung von Modalklassen, siehe George und Banerji 1964) genannt. Diese Technik beruht auf der gleichzeitigen Verwendung mehrerer Längenproben, deren Modalklassen (oder die Mittel von normalverteilten Untergruppen, s.o.) so miteinander verbunden werden, daß Längenzuwachse zum Ausdruck kommen (Abb. 2.4). Während die Einordnung von "Gipfeln" entlang der Zeitachse ein Problem der "Petersen Methode (sensu stricto)" darstellt, ist dies bei der MCPA nicht der Fall, da ja die Zeiten, an denen die jeweiligen Proben gesammelt wurden, bekannt sind. Dafür ist die Zuordnung der "Gipfel" zueinander unklar; hier sind es die Verbindungen, die, (subjektiv) zwischen den Gipfeln gezogen, das Wachstum bestimmen - oder was dafür gehalten wird (siehe Abb. 2.4).

Ohne Zusatzinformation (z.B. Altersangaben aus Otolithen oder Schuppen), können bei langlebigen Fischen weder die Zuordnungsprobleme der Petersen Methode noch die der MCPA zufriedenstellend gelöst werden. Dies mußte unter anderem D'Arcy Thompson erfahren, der beim Nordseehering ausschließlich mit der Petersen Methode arbeitete und zu Ergebnissen kam, die nicht nur falsch waren, sondern für mehrere Jahre wesentliche Gebiete der Arbeit des Internationalen Rates für Meeresforschung blockierten (Went 1972, p. 62). Diese unerfreuliche Erscheinung ist wahrscheinlich eine der Gründe, weshalb für Jahre die Arbeit an Methoden zur besseren Analyse von Längendaten erlahmte - bis hin zur fast vollständigen Ablehnung von jedweden Methoden und Ergebnissen, die auf Längendaten basieren (z.B. in Ricker 1975). Dabei gibt es, zumindest bei kurzlebigen Formen, eine relativ einfache Methode, mit der die Güte einer Längenanalyse beurteilt werden kann. Der Verfasser, der sie explizit* formuliert hat (Pauly 1978a, 1980b) nennt sie "integrierte Methode", weil sie die Petersen Methode mit der MCPA "integriert".

Die integrierte Methode beruht auf folgenden Voraussetzungen (die, wie oben gefordert, als zusätzliche "Informationen" in die Analyse hineingebracht werden):

- i) Das Wachstum der untersuchten Tiere kann durch die VBGF beschrieben werden (Gleichung (2.1) oder (2.2)) und
- ii) Das Wachstum der untersuchten Tiere ist ähnlich von Jahr zu Jahr.

* Andere Autoren (z.B. Merrett 1971) haben sie aber implizit verwendet.

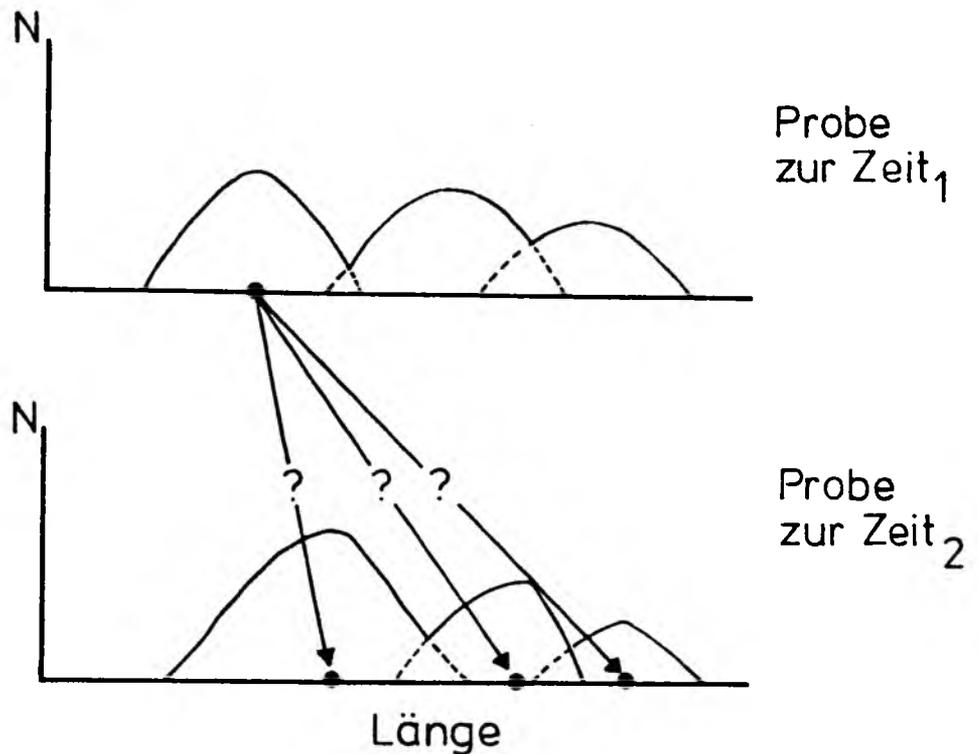


Abb. 2.4: Die Analyse der Lageveränderung von Modalklassen behandelt mehrere Proben (zumindest zwei) auf einmal; dabei wird versucht, die Gipfel von polymodalen Verteilungen miteinander zu verbinden. Das Hauptproblem ist, daß feste Kriterien, welche Gipfel mit welchen zu verbinden sind, eigentlich fehlen (siehe Text)

Die erste Annahme ist realistisch und braucht hier nicht weiter diskutiert zu werden (aber siehe Pauly 1979b, 1981b). Die zweite Annahme ist zwar nicht immer voll erfüllt (denn es gibt zum Beispiel dichteabhängiges Wachstum); angesichts der Subjektivität der Methoden, die die integrierte Methode (und ihr Nachfolger ELEFAN I, der auch auf dieser Annahme beruht) ersetzen soll, werden die positiven Effekte dieser Annahme die negativen bei weitem ausgleichen (außerdem wird diese Annahme auch gemacht, wenn z.B. auf das Wachstum von Fischen auf der Basis von einer Otolithenprobe gefolgert wird; diese Annahme ist deshalb nicht spezifisch für Untersuchungen, die auf Längen basieren).

Wenn Annahme (i) und (ii) gelten, dann gilt auch, daß eine einzige Kurve des Typs der VBGf (d.h. mit monoton abnehmender Steigung) a) durch viele Gipfel gehen muß und b) von einem bestimmten Gipfel (n) ausgehend nach einem Jahr einen Gipfel ($n + 1$) treffen muß, von dem a priori angenommen wurde, daß er ein Jahr später lag als Gipfel (n) (siehe Abb. 2.5).

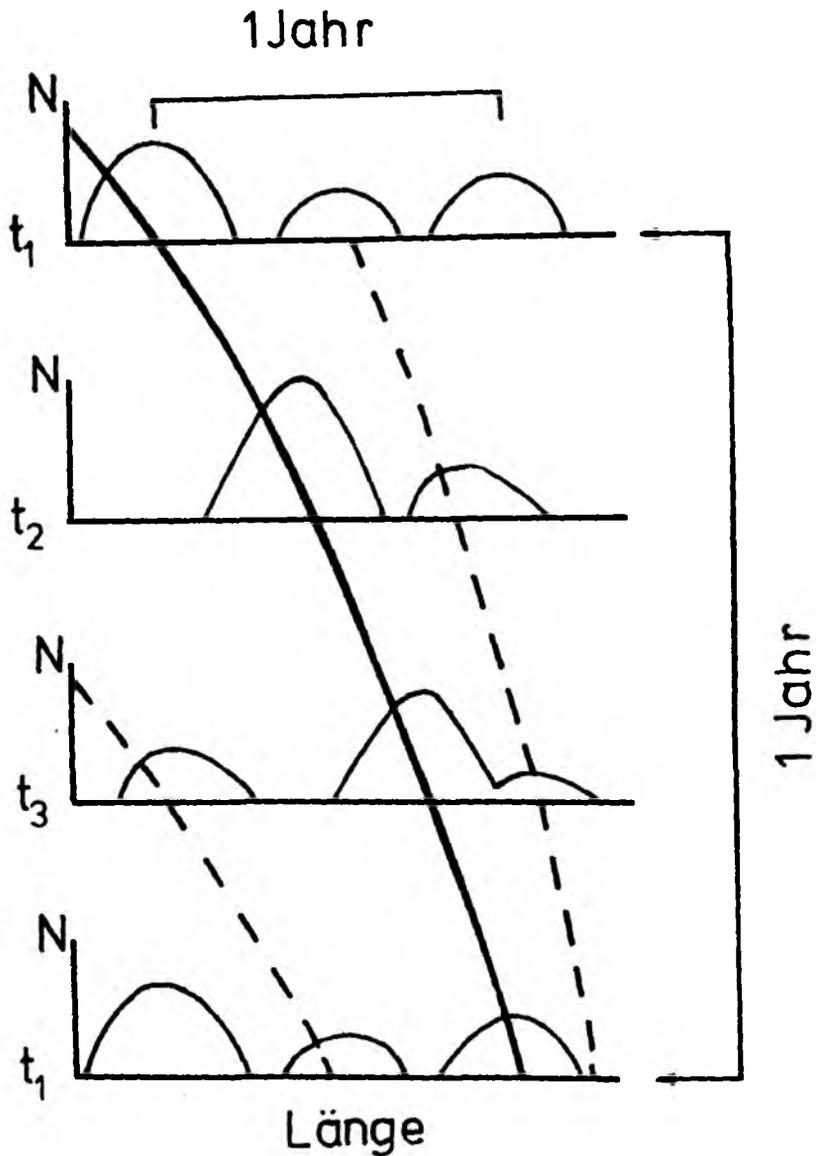


Abb. 2.5: Prinzip bei der integrierten Methode; man beachte, daß die Lageveränderung von Modalklassen innerhalb eines Jahres bei korrekter Identifizierung des Wachstums eines Bestandes bewirkt, daß die Kurve nach einem Jahr den Gipfel trifft, der durch die "Petersen Methode" ein Jahr älter als der Gipfel am Anfang der Kurve geschätzt wurde (siehe auch Text)

Die integrierte Methode liefert - zumindest bei gutstrukturierten, repräsentativen Längendaten, die von relativ kurzlebigen Tieren stammen - recht zuverlässige Ergebnisse. Dennoch ist sie subjektiv in dem Sinne, daß verschiedene Autoren aus denselben Längendaten verschiedene (und manchmal katastrophale) Ergebnisse erhalten können. Besonders schwierig sind in diesem Zusammenhang die saisonal schwankenden Wachstumskurven kurzlebiger Tiere in hohen Breiten, weil die dort auftretenden Wachstumsschwankungen verschiedene Wachstumsparameter vortäuschen, wo nur verschiedene Geburtsdaten vorkommen (siehe Pauly 1984d und Abb. 2.6).

Die konzeptuelle Basis von ELEFAN I

Das ELEFAN I Programm (Electronic Length Frequency ANalysis), vom Verfasser und N. David, einem Programmierer entwickelt (Pauly und David 1980, 1981), entstand als Versuch, die verschiedenen Schritte, die bei der integrierten Methode gemacht werden, als Algorithmus, d.h. als objektive Prozedur zu formulieren.

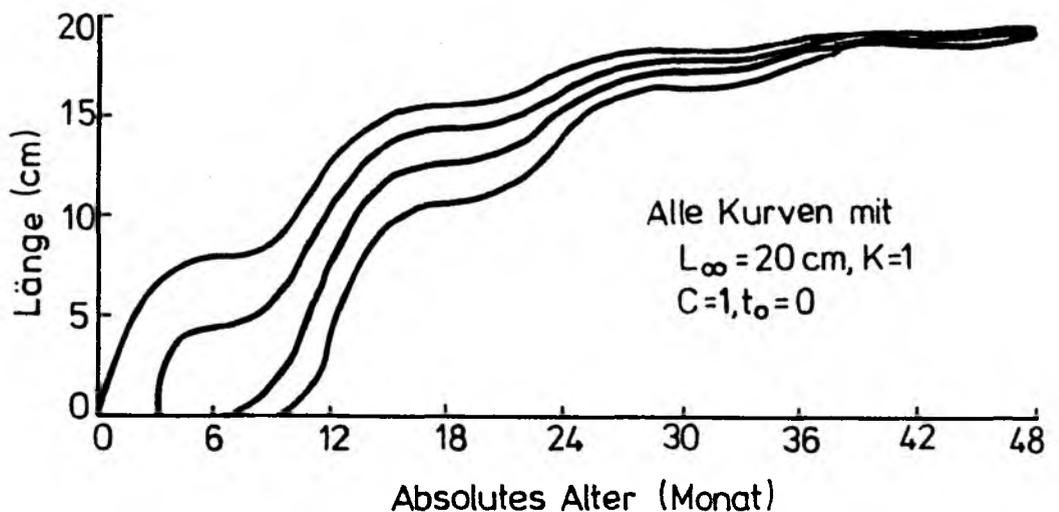


Abb. 2.6: Saisonale Wachstumskurve der Tiere eines hypothetischen Bestandes; man beachte, daß die Kurven - obwohl sie die gleichen Wachstumsparameter haben - sehr verschieden aussehen, wenn das Geburtsdatum der Tiere variabel ist. Diese Erscheinung ist die Ursache für viele Mißverständnisse bezüglich des Wachstums von kleinen, kurzlebigen Tieren (siehe Text und Pauly 1984d)

Im Einzelnen macht das Programm die folgenden Schritte bei der Analyse eines Längendatensatzes:

- i) Restrukturieren des Datensatzes, so daß den "Gipfel" einer bestimmten Längenprobe positive Punkte und den Tälern negative Punkte zugeordnet werden (s.u.);
- ii) Identifizieren der Kombinationen von Wachstumsparametern, die Kurven entsprechen, die durch viele positive Punkte (Gipfel) gehen, wobei die negativen Punkte (Täler) gemieden werden;
- iii) Ausdruck der Parameterkombination, der die höchste Summe von positiven + negativen Punkten entspricht; d.h. Ausdruck der Wachstumskurve, die am besten durch die Gipfel der Längenproben geht, ohne dabei durch Täler zu gehen.

Schritt (i) verwandelt Längenproben in positive und negative Punkte durch eine Methode, die weder normalverteilte Untergruppen annimmt noch es erfordert, daß die verschiedenen Untergruppen in der untersuchten Probe in denselben Proportionen auftreten wie in der untersuchten Population. Die dabei verwendete Methode ist ein "highpass" Filter (d.h. hier ein gleitendes Mittel), der bewirkt, daß Gipfel und Täler erst einmal identifiziert werden (siehe Abb. 2.7 A und Tab. 2.2). Anschließend werden die identifizierten Gipfel und Täler über eine Division - wiederum durch ein gleitendes Mittel - von der ursprünglichen Anzahl von Fischen in den jeweiligen Untergruppen unabhängig gemacht (siehe Abb. 2.7 B, C und Tab. 2.2) und eins (1) abgezogen. Letztlich werden isolierte Gipfel (d.h. Frequenzen, die von Nullen beidseitig umgeben sind) in ihrem Effekt auf die Gesamtzahl von positiven Punkten reduziert (siehe Tab. 2.2). (Diese verschiedenen Unterschritte, die von ELEFAN I automatisch vorgenommen werden, bewirken, daß eine Längenprobe in identifizierbare Gipfel und Täler zergliedert wird, unabhängig davon, ob die identifizierten Gipfel Altersgruppen von Fischen entsprechen oder nicht.) Zu diesem Schritt ist auch die Berechnung einer Summe gehörig, der "Available Sum of Peaks" (ASP), d.h. die Summe der Punkte eines restrukturierten Längendatensatzes, die jeweils die höchsten ihrer Gruppe sind. Die ASP stellt die höchste Punktzahl dar, die einer einzelnen Kurve zugeordnet werden kann (s.u.) und ist somit analog der Gesamtvarianz in der parametrischen Statistik (siehe Sachs 1974).

Schritt (ii) ist der Teil von ELEFAN I, für den die Rechengeschwindigkeit eines Computers benötigt wird. Bei diesem Schritt erfolgt nämlich die Anpassung von hunderten, ja tausenden von Wachstumskurven an die durch Schritt (i) restrukturierten Längendaten. Dabei wird die Parameterkombination gesucht, der eine Wachstumskurve entspricht, die, weil sie viele Längensklassen mit positiven Punkten (d.h. Klassen, die zu Gipfeln gehören) "trifft" und Längensklassen mit negativen Punkten (d.h. Klassen, die zu Tälern gehören) "meidet", die höchstmögliche Punktzahl akkumuliert. Die Punktzahl, die von einer Kurve akkumuliert wird, wird "Explained Sum of Peaks" (ESP) genannt, weil sie analog der (durch ein statistisches Modell) "erklärten" Varianz parametrischer Methoden definiert ist.

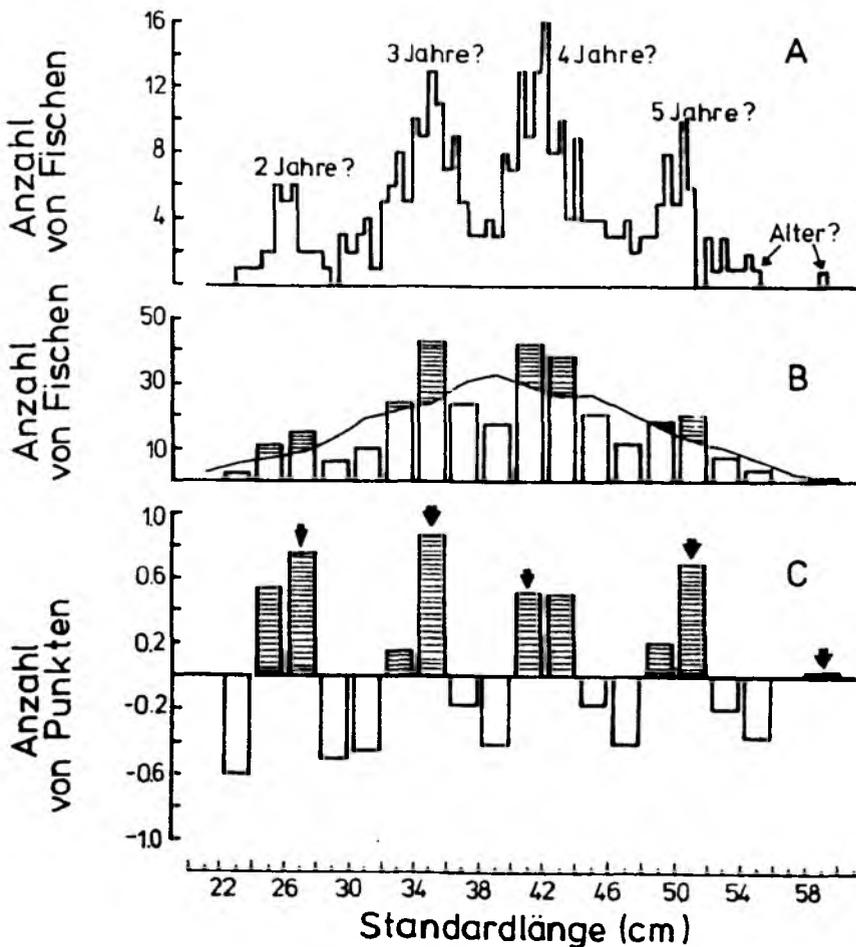


Abb. 2.7: Methode zur Verwandlung der Gipfel und Täler einer Längenhäufigkeitsprobe in positive bzw. negative Punkte, die von ELEFAN I zur Identifizierung einer Wachstumskurve benutzt werden. Die Originalprobe, die von Goeden (1978) stammt, war in 5 mm-Klassen eingeteilt (siehe auch Tab. 2.2, Abb. 2.8 und Text)

Tab. 2.2: Beispiel für die Berechnungen, die von ELEFAN I vorgenommen werden, um eine Längenhäufigkeitsprobe in eine Reihe von positiven und negativen Punkten zu verwandeln, die die Anwesenheit von Gipfeln bzw. Tälern anzeigen sollen (siehe auch Berechnung von ASP - siehe Text für weitere Angaben)

A mittlere Klassen- länge	B Anzahl von Fischen	C gleiten- des Mittel (5- Klassen)	D B/C	E $D/0.9652^+$	F $E - 1$	G Ausgleich für Nullen	H Ausgleich der negativen u. pos. Punkte	I Punkte zur Berechnung von ASP
18	0	-	-	-	-	0	-	-
20	0	-	-	-	-	0	-	-
22	2	5.6	0.357	0.370	-0.630	-0.630	-0.608	-
24	11	6.8	1.618	1.676	+0.676	+0.541	+0.541	-
26	15	8.8	1.705	1.766	+0.766	+0.766	+0.766	+0.766
28	6	13.2	0.455	0.471	-0.529	-0.529	-0.510	-
30	10	19.6	0.510	0.528	-0.471	-0.471	-0.455	-
32	24	21.4	1.129	1.616	+0.162	+0.162	+0.162	-
34	43	23.8	1.807	1.872	+0.872	+0.872	+0.872	+0.872
36	24	30.2	0.795	0.824	-0.177	-0.177	-0.170	-
38	18	33.0	0.545	0.565	-0.435	-0.435	-0.420	-
40	42	28.6	1.469	1.522	+0.522	+0.522	+0.522	+0.522
42	38	26.2	1.450	1.502	+0.503	+0.503	+0.503	-
44	21	26.4	0.795	0.824	-0.176	-0.176	-0.170	-
46	12	22.2	0.541	0.561	-0.440	-0.440	-0.424	-
48	19	16.2	1.173	1.215	+0.215	+0.215	+0.215	-
50	21	12.8	1.641	1.700	+0.700	+0.700	+0.700	+0.700
52	8	10.4	0.769	0.797	-0.203	-0.203	-0.196	-
54	4	6.8	0.588	0.609	-0.391	-0.391	-0.377	-
56	0	2.6	0	0	[-1]	[-1]	0	-
58	1	1.0	1.00	1.036	+0.036	0.014	+0.014	0.014
60	0	-	-	-	-	0	-	-
62	0	-	-	-	-	0	-	-
$\Sigma =$	319	315.6	18.338		$\Sigma(+)$	4.294		ASP = 2.874
$\bar{x} =$	13.87	16.611	0.9652 ⁺		$[\Sigma(-)]$	4.451		=====
					$4.294/4.451 =$	0.965		

Schritt (iii). Die Parameterkombination mit der höchsten Fraktion ESP/ASP entspricht – und dies folgt aus Schritt (i) und (ii) – der Kurve, die am besten durch Gipfel geht und Täler meidet. Die Fraktion ESP/ASP stellt somit ein Maß für die Güte der Anpassung eines Wachstumsmodells (hier die VBGF) an einen Längendatensatz dar (für mehr Details über ELEFAN I siehe Pauly et al. 1980, 1981 und Ingles und Pauly 1984). Die verschiedenen Versionen von ELEFAN I oder die Version von Rohde (1982) enthalten alle verschiedene Methoden zur raschen Identifizierung der Wachstumsparameter, die ESP/ASP optimieren. Da diese Fraktion selbst objektiv definiert wird (siehe Tab. 2.2), haben wir mit ELEFAN I eine objektive Methode, die, unabhängig davon, wer sie verwendet, die gleichen Ergebnisse für den gleichen Datensatz liefert. Die Frage, die sich jetzt stellt ist natürlich die, ob diese Ergebnisse auch die "richtigen" sind! Dazu läßt sich folgendes bemerken:

- ELEFAN I identifiziert bei künstlichen Datensätzen die Parameterwerte, die zur Konstruktion der Datensätze benutzt wurden, wie sich bei dem Testen des Programms erwies;
- ELEFAN I bestimmt (in Fischen, die bis zu etwa 10 Jahre alt werden können) Wachstumsparameter, die denen sehr ähnlich sind, die über Alterslängenschlüssel bestimmt worden sind (Morgan 1983, Gjøsæter und Sousa 1983 a, b);
- ELEFAN I läßt sich auch so modifizieren, daß gleichzeitig Längendaten und Alterslängenangaben analysiert werden können. Dabei kann getestet werden, ob die Datensätze zueinander passen (Morgan in Druck).

Dieser letzte Punkt ist äusserst wichtig, weil er impliziert, wie Morgan (loc. cit.) zeigte, daß ELEFAN I auch auf langlebige Fische angewendet werden kann und daß dabei die Anzahl der für eine abgesicherte Aussage benötigten Altersbestimmungen erheblich reduziert werden kann. Bevor dieser Punkt aber im Detail diskutiert wird, sollen auf den nächsten Seiten einige Wachstumskurven vorgestellt werden, die von ELEFAN I angepaßt worden sind. Diese Beispiele werden gezeigt, um dem Leser vorzuführen, was mit ELEFAN I gemacht werden kann, wenn keine Altersangaben vorliegen.

Anwendungsbeispiele von ELEFAN I

Vorbemerkung

Im folgenden werden sechs Anwendungsbeispiele von ELEFAN I vorgestellt. Davon beziehen sich drei auf tropische Fische, bei denen im Prinzip das Alter hätte bestimmt werden können, etwa durch das Lesen der Otolithen. Was die drei Evertebraten angeht, deren von ELEFAN I bestimmte Wachstumskurven hier vorgestellt wurden, so gibt es nur bei einer Gruppe (den Kalmaren) Methoden, die im Prinzip eine Altersbestimmung an Einzeltieren erlaubt (siehe Spratt 1978 und Kristensen 1980). Für die beiden anderen Gruppen (Garnelen und Nacktschnecken) gibt es z. Zt. noch keine Methode zur Bestimmung des Alters von Einzeltieren und somit wenige Alternativen zur Analyse von Längenfrequenzen. Es sei auch bemerkt, daß alle etwaigen Alternativen entweder viel aufwendiger - und meistens weniger zuverlässig - sind als Längenanalysen (dies gilt besonders für Methoden, die auf Markierungen beruhen) oder nicht auf die meisten Nutztiere des Meeres angewandt werden können (dies gilt besonders für Direktbeobachtungen des Wachstums unter Hälterungsbedingungen).

Die unten vorgestellten sechs Anwendungsbeispiele von ELEFAN I stellen einen schmalen Ausschnitt aus den bisherigen Anwendungen dieses Programms dar. Weitere Anwendungsbeispiele des Autors und seiner Kollegen finden sich in Pauly und David 1980, 1981, Pauly 1981a, 1982c, 1984d, Pauly et al. 1984 und besonders in Ingles und Pauly 1984, in dem Wachstumsparameter für 112 Bestände von philippinischen Fischen mit Hilfe von ELEFAN I berechnet wurden. Von anderen Autoren liegen als Beispiele der Anwendung von ELEFAN I zahlreiche Arbeiten vor, von denen einige in Tab. 2.3 vorgestellt sind.

Der Zackenbarsch Plectropomus leopardus

Die hier vorgestellte Analyse des Wachstums von Plectropomus leopardus basiert auf einer einzigen, aber recht umfangreichen und besonders gut-strukturierten Längenhäufigkeitsprobe (siehe Abb. 2.7). In Anlehnung an die oben erläuterte "integrierte Methode" bildet ELEFAN I diese Probe

Tab. 2.3: Einige Anwendungsbeispiele von ELEFAN I ^{a)}

Untersuchte Arten	G e b i e t	Computersystem/sprache	R e f e r e n z e n
<u>Evertebraten</u>			
<u>Asaphis deflorata</u>	Bahamas	Radio Shack TRS 80 Modell I/M-BASIC	BERG (pers. Mitt.) BERG und ALATALO (1984)
<u>Codakia orbicularis</u>			
<u>Panulirus spp.</u>	Galapagos Inseln	- / -	RECK (1983)
<u>Fische</u>			
<u>Gadus morhua</u>	Nordsee	PDP 10 / FORTRAN V	ROHDE (1982)
<u>Melanogrammus aeglefinus</u>			
<u>Merlangius merlangus</u>			
<u>Limanda limanda</u>			
<u>Clupea harengus</u>	verschiedene Gebiete	Radio Shack TRS 80 Modell III/ M-BASIC	MUNRO (1983)
24 Arten von Korallenfischen			
<u>Epinephelus tauvina</u>	Kuweit	Hewlett-Packard HP 9845 B/ HP-BASIC	MORGAN (1983) SAMUEL und MORGAN (in Druck)
<u>Pampus argenteus</u>			
<u>Otolithes argenteus</u>			
<u>Lutjanus coccineus</u>			
<u>Katsuwonus pelanis</u>	Philippinen	HP 85/87 / HP-BASIC	WHITE (1982)
<u>Thunnus albacares</u>			
<u>Hilsa kelee</u>	Mozambique	UNIVAC 1100 / U-BASIC	GJØSAETER und SOUSA (1983a) GJØSAETER und SOUSA (1983b)
<u>Decapterus russelli</u>			
<u>Stolephorus spp.</u>	Papua-New Guinea	TRS 80, Modell I, III/ M-BASIC	DALZELL (1983, 1984)

^{a)} Unter Ausschluß von Anwendungen durch den Verfasser und seinen unmittelbaren Mitarbeitern. Diese Angaben sind nur zur Orientierung über die Vielseitigkeit der Methode aufgelistet. Zur Zeit gibt es über 50 "aktive" Anwender von ELEFAN I in über 30 Ländern und viel mehr Arbeiten als hier aufgelistet sind, können für die nächsten Jahre erwartet werden.

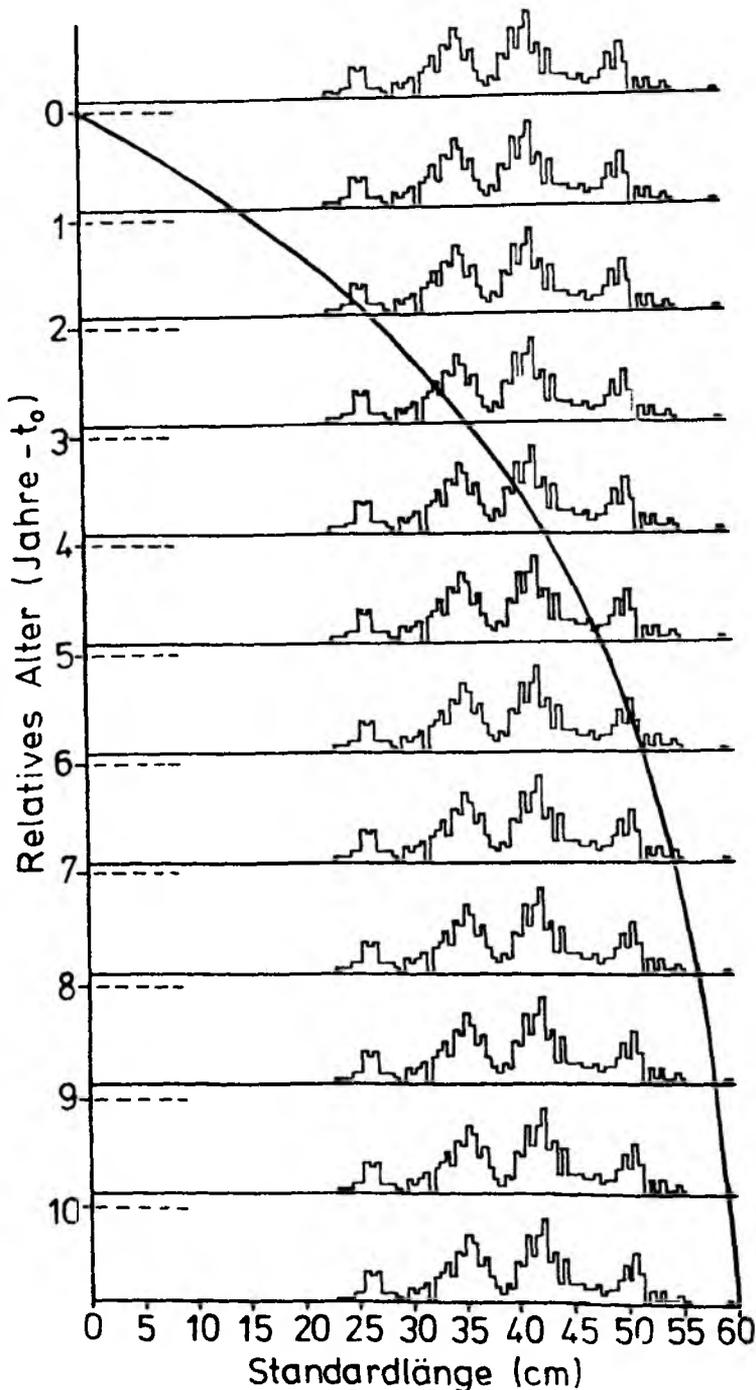


Abb. 2.8: Wachstum von *Plectropomus leopardus*, auf der Grundlage der Probe in Tab. 2.2 und Abb. 2.7 mittels ELEFAN I bestimmt. Das Programm hat die Parameterwerte $L_{\infty} = 62.4$ cm und $K = 0.31$ als diejenigen identifiziert, die ESP/ASP maximiert, d.h. die meisten Gipfel trifft, und dabei möglichst viele Täler "meidet". Man beachte, daß drei der Altersgruppe, die von ELEFAN I identifiziert wurden, auch von Goeden (1978) identifiziert wurden, daß aber seine Gruppe "5" tatsächlich eine Gruppe "6" ist (siehe auch Abb. 2.7)

automatisch so viele Male ab, bis die bestpassende Wachstumskurve aus der Probe "herauswächst" (bei $L = 60$ cm). Wie aus Abb. 2.8 zu ersehen ist, ergibt sich dabei, daß die von Goeden (loc. cit.) als zur Altersgruppe "5" gehörigen Fische höchstwahrscheinlich zur Altersgruppe "6" gehören und daß dabei, im Gegensatz zu Goedens diesbezüglichen Aussagen, die VBGF sehr wohl das Wachstum von P. leopardus beschreiben kann. Wie in Abb. 2.8 dargestellt erscheint das Wachstum von P. leopardus nicht von saisonalen Schwankungen beeinflusst zu sein; dies hängt jedoch damit zusammen, daß hier nur eine einzige Probe analysiert wurde. Wenn nämlich die andere Längenhäufigkeitsprobe berücksichtigt wird, die Goeden (loc. cit.) auch vorstellte, so erweist sich, daß das Wachstum von P. leopardus, einer häufigen Form des Großen Australischen Barriereriffs, sehr wohl saisonal schwankt (siehe Pauly und Ingles 1981, Abb.4). Es sollte letztlich erwähnt werden, daß lesbare Jahresringe, trotz der angesprochenen Saisonalität des Wachstums von P. leopardus nach Goeden (loc. cit.) nicht ausgebildet werden. Fische mit ähnlicher Biologie wie P. leopardus bilden zwar Tagesringe aus (Brothers 1980), diese sind aber, nicht zuletzt wegen der hohen Lebensdauer dieser Fische, sehr mühsam zu zählen (Ralston und Miyamoto 1981, Brouard et al. 1984).

Die Garnele Penaeus kerathurus

Abb. 2.9 stellt eine saisonal oszillierende Wachstumskurve für die Weibchen der Garnele Penaeus kerathurus dar. Es sind wenige Kommentare erforderlich, denn der Leser und die Leserin werden einschätzen können, daß sich diese Kurve ausgezeichnet an die vorliegenden Längenhäufigkeitsdaten anpaßt. Es sollte nur die Gelegenheit benutzt werden zu betonen, daß ELEFAN I Kurven wie in Abb. 2.9 an Längenhäufigkeitsdaten anpaßt, ohne daß von aussen (d.h. von Menschen) Angaben über das absolute oder relative "Alter" einzelner Längengruppen eingegeben werden müssen.

Die Peruanische Anchoveta Engraulis ringens

Abb. 2.10 stellt eine Wachstumskurve für die peruanische Anchoveta (Engraulis ringens) dar, die auf Daten basieren, die vom Instituto del Mar del Perú im Jahr 1970 gesammelt wurden. Allem Anschein zum Trotz ist dies eine saisonal schwankende Kurve; ihre Amplitude ist aber gering ($C =$

0.3) und daher mit dem bloßen Auge nicht wahrnehmbar. Diese geringen Wachstumsschwankungen entsprechen den geringen Temperaturfluktuationen, die - außer in den El Niño Jahren - das Auftriebsgebiet vor Perú charakterisieren (siehe Pauly und Tsukayama 1983). Bemerkenswerterweise sind an der peruanischen Anchoveta bisher keine Wachstumsuntersuchungen an Tagesringen vorgenommen worden, mit deren Ergebnissen die hier vorgestellte Wachstumskurve verglichen werden könnte.

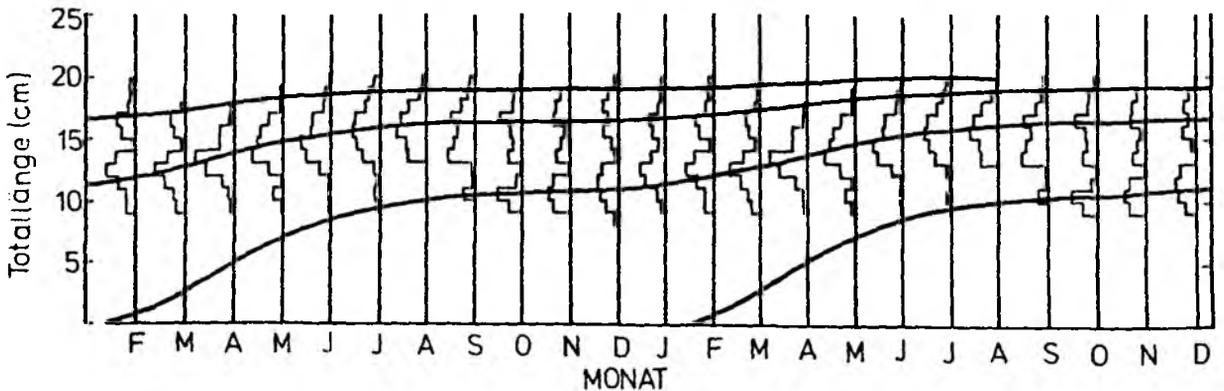


Abb. 2.9: Wachstum der Garnele Penaeus kerathurus (Weibchen) vor Cadiz, Spanien, nach Längenhäufigkeitsdaten in Rodriguez (1977). Man beachte den ausgezeichneten Fit der saisonal schwankenden Wachstumskurve (mit den Parametern $TL_{\infty} = 21$ und $K = 0.8$), die, es sei noch einmal betont, von ELEFAN I ohne irgendwelche Vorgaben über das Alter der jeweiligen Längengruppen identifiziert wurde

Die indische Makrele Rastrelliger brachysoma

Abb. 2.11 zeigt mehrere Kurven, die das Wachstum der Makrele Rastrelliger brachysoma widerspiegeln sollen. Die erste dieser Kurven (A) ist von ELEFAN I auf Längendaten von Druzhinin (1970) angepaßt worden, die dieser im Mergui Archipel im Süden von Burma gesammelt hatte (siehe Pauly und Sann Aung 1984 für Details). Die Kurve hat die Parameter $L_{\infty} = 27.0$ cm und $K = 0,965$. Dies weicht ziemlich stark von dem ab, was an Wachstumsparametern über diesen Fisch veröffentlicht worden ist (Tab. 2.3) und ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß Druzhinins Daten

eine sehr geringe Spanne von Längen aufweist und insbesondere die kleinen, schnellwüchsigen Fische ausläßt. Die Längendaten und die oben angegebenen Werte von L_{∞} und K wurden herangezogen, um mit Hilfe des ELEFAN II Programms (Pauly 1982c, Pauly et al. 1981) eine längenbezogene Fangkurve (siehe Kapitel 4) herzuleiten, aus der die Fangwahrscheinlichkeiten pro Längenklasse mittels einer Methode, die in Kapitel 4 erläutert wird, berechnet wurden. Dann wurden Druzhinins ursprüngliche Längendaten für jede Längenklasse durch die Fangwahrscheinlichkeit geteilt und diese "neuen" Längendaten mit ELEFAN I analysiert. Die Wachstumskurven unten in Abb. 2.11 D sind das Ergebnis dieser neuen Analyse; sie haben die Parameter $L_{\infty} = 27.0$ und $K = 1.60$ und stimmen damit mit den Ergebnissen von Wachstumsuntersuchungen überein, die an anderen südost-

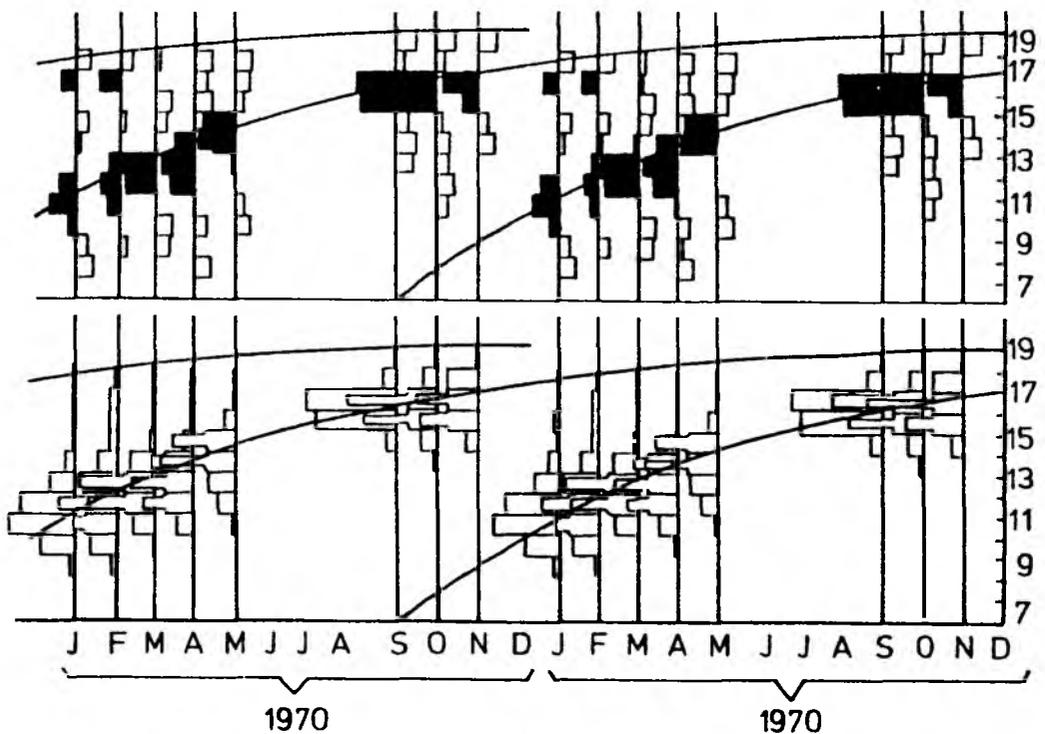


Abb. 2.10: Wachstum der Peruanischen Anchoveta (*Engraulis ringens*, nördlicher Bestand) aus Längendaten für 1970 mit Hilfe von ELEFAN I ermittelt. Die Wachstumskurve weist eine geringfügige saisonale Schwankung auf ($C = 0.3$), die mit dem nackten Auge nicht wahrnehmbar ist, aber den jährlichen Temperaturfluktuationen entspricht, die für Jahre ohne El Niño Ereignisse charakteristisch sind (aus Pauly und Tsukayama 1983, verändert)

Tab. 2.4: Werte von \emptyset' in südost-asiatischen Beständen der Makrele Rastrelliger brachysoma ^{a)}

Fanggebiet	L_{∞} ^{b)}	K ^{c)}	\emptyset' ^{d)}	
Innerer Golf von Thailand	20.9	3.38	3.17	} Mittelwert 3.172+0.136 g)
Innerer Golf von Thailand	20.9	4.20	3.26	
Golf von Thailand (10 ⁰ N, 100 ⁰ E)	20.0	3.53	3.15	
Golf von Thailand (10 ⁰ N, 100 ⁰ E)	19.6	4.14	3.20	
Indonesien (Tajung Satai)	22.9	2.28	3.08	
Mergui Archipel, Burma (um Selektionseffekte nicht korrigiert) ^{e)}	27.0	0.965	<u>2.84</u>	
Mergui Archipel, Burma (um Selektionseffekte korrigiert) ^{f)}	27.0	1.60	<u>3.07</u>	

a) Aus Pauly und Sann Aung (1984)

b) Gabellänge, in cm

c) 1/Jahr

d) Definiert als $\emptyset' = \log_{10} K + 2 \log_{10} L_{\infty}$ (siehe Text)

e) Siehe Abb. 2.11 A

f) Siehe Abb. 2.11 D

g) 99% Vertrauensbereich

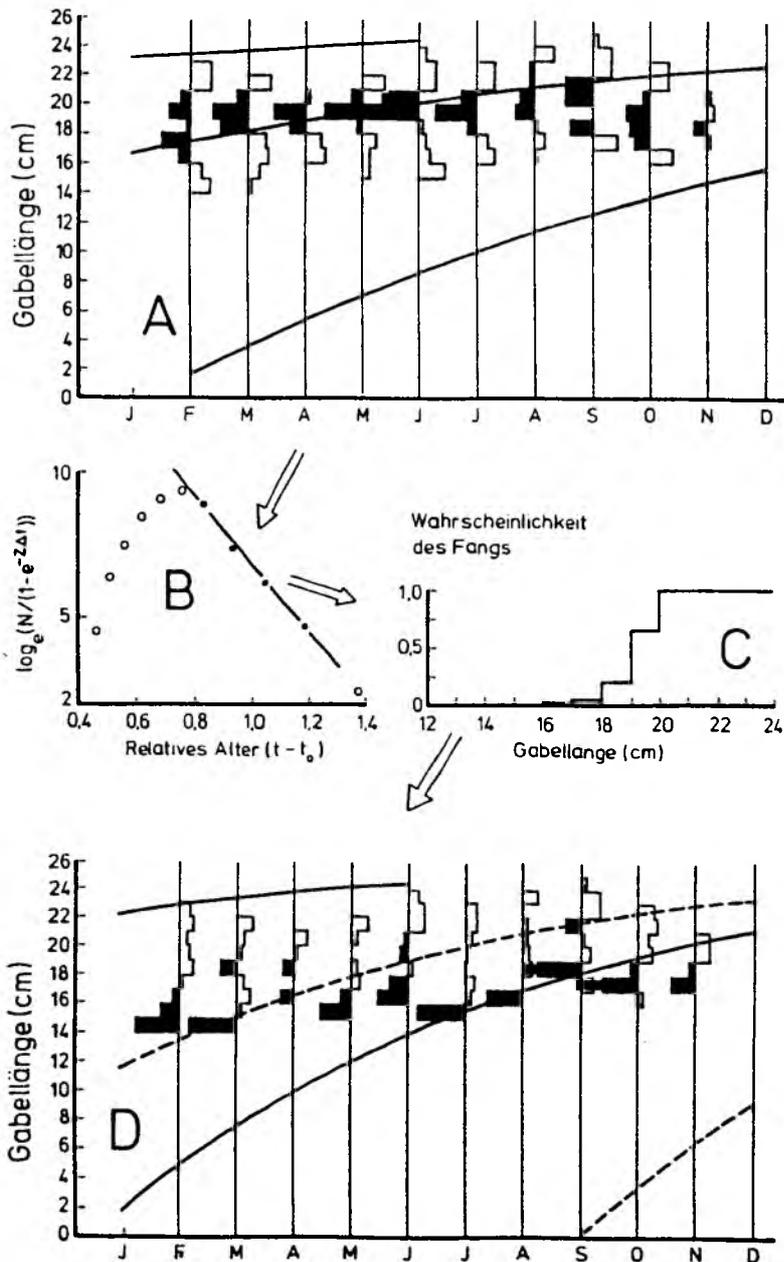


Abb. 2.11: Wachstum der indischen Makrele Rastrelliger brachysoma, mit ELEFAN I und II bestimmt.

- A: Vorläufige Wachstumskurve, von ELEFAN I mit den Längendaten von Druzhinin (1970) bestimmt. Man beachte die geringe Spannweite der erhältlichen Längen
- B: Längenbezogene Fangkurve, von ELEFAN II und den in A bestimmten Wachstumsparametern (siehe Tab. 2.4 und Kap. 4, Gleichung 4.18) bestimmt
- C: Fangwahrscheinlichkeiten, aus der Fangkurve in B und der Methode in Kap. 4 (bes. Tab. 4.4.) bestimmt
- D: Wachstumskurve von Rastrelliger brachysoma, von ELEFAN I mit den Daten von Druzhinin (1970) bestimmt, nachdem diese für jede Längenklasse durch die jeweiligen Fangwahrscheinlichkeiten dividiert wurden. Man beachte, daß die neuen Wachstumskurven steiler sind als die vorläufigen Kurven (siehe auch Tab. 2.4) und daß eine zweite Kohorte sichtbar gemacht wurde (siehe auch Abb. 5.3 und Text)

asiatischen Beständen dieser Art vorgenommen wurden (Tab. 2.3). Der Leser wird auch merken, daß die Korrektur der ursprünglichen Daten für Selektionseffekte auch die Wirkung hat, die Tatsache hervortreten zu lassen, daß R. brachysoma in Burma wie anderswo in Südostasien zweimal im Jahr rekrutiert. Dies spiegelt sich in den Längendaten als zwei Kohorten (volle und gestrichelte Linie, Abb. 2.11 D) wider (siehe auch Abb. 5.3).

Der Kalmar Loligo pealei

Abb. 2.12 kontrastiert eine traditionelle Anwendung der Modal Class Progression Analysis (s. oben) mit einer auf denselben Längenhäufigkeitsdaten beruhenden Anwendung von ELEFAN I. Dieses Beispiel (Abb. 2.12 A) wurde ausgesucht, weil es sehr schön die Fehler illustriert, die bei der Anwendung der MCPA auftreten können (und zum Teil müssen!); es sind

- i) die willkürliche Auswahl der Gipfel, die miteinander verbunden werden bei gleichzeitiger Überbewertung der Methode (hier der Cassie-Methode) zur Identifizierung von Gipfeln;
- ii) kein Berücksichtigen von saisonalen Wachstumsschwankungen;
- iii) falsche Verbindung der Histogramme, die jeweils durch ihre Basis, nicht aber durch ihre Gipfel verbunden werden müssen, und letztlich
- iv) kein Test, ob das identifizierte "Wachstum" auch einem für Kalmare akzeptiertem Wachstumstyp entspricht.

Abb. 2.12 B, C zeigen Wachstumskurven, die mittels ELEFAN I aus den Daten bestimmt wurden, die auch in Abb. 2.12 A benutzt wurden (die Klassenbreite wurde allerdings wegen der geringen Probenumfänge verdoppelt). Es erweist sich, daß eine saisonal schwankende Version der VBGF die erhältlichen Längenhäufigkeitsdaten gut beschreibt und daß Wachstumsparameter ermittelt wurden, die mit anderen, für andere Bestände dieser Art bestimmten Parameterwerten gut übereinstimmen (Pauly 1984d).

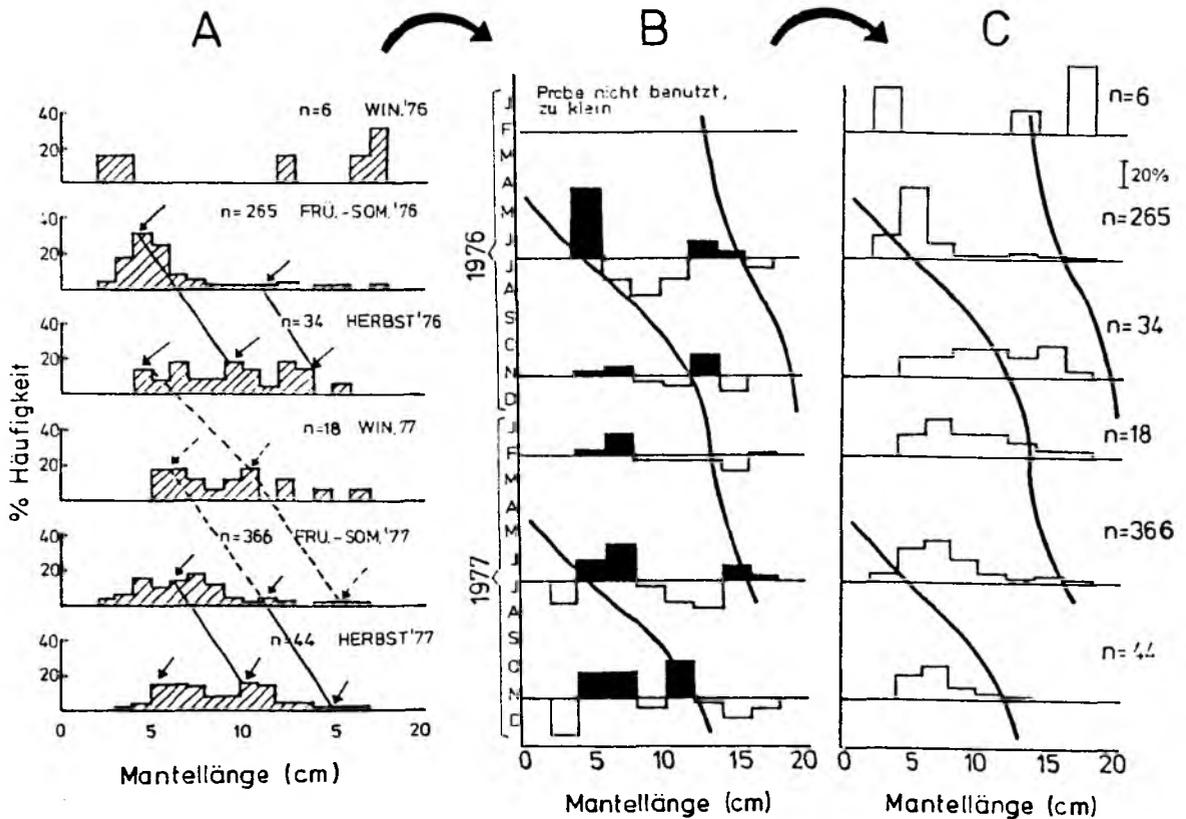


Abb. 2.12: Wachstum des Kalmars *Loligo pealei*, mit zwei verschiedenen Methoden bestimmt.

- A: Originaldaten von Hixon et al. (1981) zusammen mit ihrer (willkürlichen) Interpretation des Wachstums im Bestand. Man beachte, daß keine objektiven Kriterien für die Auswahl der zu verbindenden Gipfel vorlagen, und daß die Verbindungslinien falsch dargestellt sind, weil sie die Gipfel, nicht aber die Basen der Histogramme verbinden
- B: Dieselben Längendaten, in doppelt so große Klassen eingeteilt, und für die Verwendung durch ELEFAN I restrukturiert (vergl. Abb. 2.7)
- C: Wachstumskurve wie in B, auf die Längendaten aufgetragen. Man beachte das saisonale Wachstum, dessen Schwankungen die erwartete Amplitude haben (vergl. 2.2). Die hier erzielten Wachstumsparameter passen gut zu denen, die aus anderen Kalmarbeständen gewonnen wurden (vergl. 2.18)

Die Nacktschnecke Dolabella auricularia

Trotz der geringen Anzahl von Tieren, die erhältlich waren, erscheint die Wachstumskurve, die von ELEFAN I für die Nacktschnecke Dolabella auricularia bestimmt wurde, akzeptabel (siehe Abb. 2.13). Dieses Beispiel stellt den einzigen Fall dar, bei dem ELEFAN I auf Gewichtsdaten angewandt wurde. Dies war notwendig, weil Nacktschnecken ihre Form so leicht verändern können, daß ihre linearen Abmessungen sehr schwer zu ermitteln sind. Da aber die Kubikwurzel von Gewichten bei den meisten Tieren (in erster Näherung) ihrer Länge proportional ist, konnte hier auf die Gewichte zurückgegriffen werden. Es muß allerdings bemerkt werden, daß dieses Verfahren nicht legitim gewesen wäre, wenn merkliche saisonale Schwankungen aufgetreten wären. Saisonale Schwankungen des Gewichtswachstums von aquatischen Tieren weisen nämlich eine ganz andere Struktur als die des Längenwachstums auf (siehe Pauly und Gaschütz 1979 und Shul'man 1974).

Bei diesem Beispiel handelt es sich wahrscheinlich um die erste Anpassung der VBGF an eine Nacktschnecke (siehe Pauly und Calumpong 1984). Dieses Beispiel illustriert somit die Aussagen der Verfasser (siehe Kapitel 1) über die potentielle Anwendbarkeit der in dieser Schrift vorgestellten Methoden auf benthische Evertebraten.

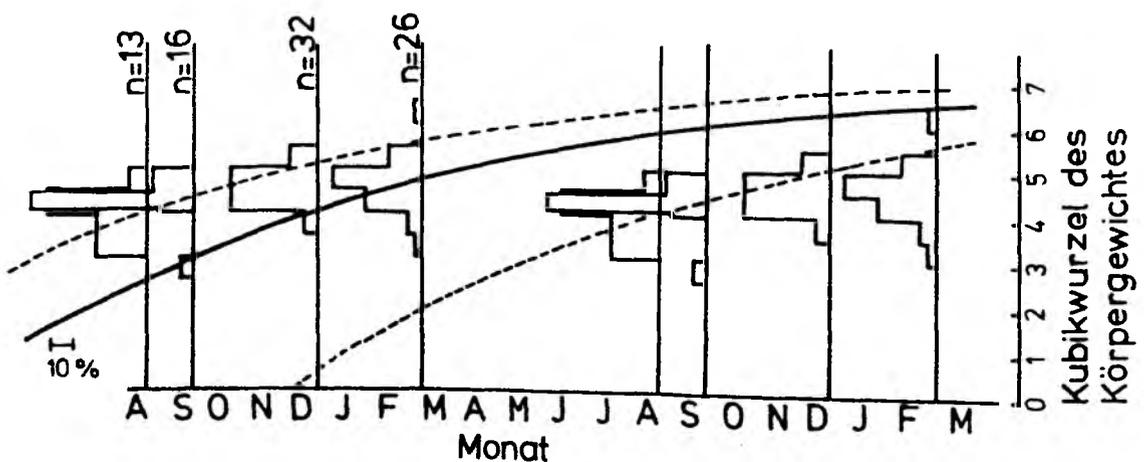


Abb. 2.13: Wachstum der Nacktschnecke Dolabella auricularia in der Bucht von Siyt, Philippinen. Im Gegensatz zu allen bisherigen Anwendungsbeispielen von ELEFAN I beruht dieses auf Gewichtshäufigkeitsproben, von denen die dritte Wurzel gezogen wurde, damit sie wie Längenhäufigkeitsdaten behandelt werden konnten (siehe Text für Probleme und Einschränkungen zu diesem Schritt)

Die gleichzeitige Analyse von Längen- und Altersdaten

Den verschiedenen Anwendungsbeispielen von ELEFAN I, die auf den vorigen Seiten vorgestellt wurden, ist gemeinsam, daß sie alle auf Tieren beruhen, bei denen das Alter von Einzeltieren nicht bestimmt werden kann oder nur mit großen Schwierigkeiten hätte bestimmt werden können. Bei solchen Tieren ist deshalb, auch von Kritikern des ELEFAN I Programs, die Nützlichkeit dieser Methode unbestritten. Eine Kontroverse hat es allerdings bei der Frage gegeben, welche Methode (Altersbestimmung oder ELEFAN I) bei solchen Fischen zu verwenden ist, bei denen das Alter zwar problemlos, aber nur unter hohen Kosten bestimmt werden kann, bei denen aber auch Längendaten vorliegen, die schnell und billig, wenn auch weniger zuverlässig, mit ELEFAN I analysiert werden können (Morgan 1983). Diese Kontroverse scheint allerdings überwunden zu sein, bevor sie sich richtig entfalten konnte. Der Grund dafür ist, daß Morgan (im Druck) eine Methode fand, die Analyse von Längendaten durch ELEFAN I gleichzeitig mit der Analyse von Längen-Alters-Werten vorzunehmen. Dabei verwendet er eine modifizierte Version von ELEFAN I* die, nachdem die zu analysierenden Längendaten eingegeben sind, noch nach Längen/Alter-Wertepaaren abfragt. Die Länge/Alter Wertepaare werden dann mit denselben Wachstumsparametern angepaßt, die auch für die Längendaten benutzt werden. Die Güte der Anpassung wird mit einem Parameter "Pa" gemessen, der analog ESP/ASP definiert ist. Nachdem einige Wachstumsparameterwerte durch das Programm gleichzeitig auf die Längendaten und die Längen/Alterspaare angepaßt worden sind, wird getestet, ob die ESP/ASP und Pa-Werte, die jeweils erhalten worden sind, miteinander korrelieren. Tun sie das, so kann angenommen werden, daß die Längendaten und die Längen/Alter Wertepaare miteinander kompatibel sind und zusammen zur Identifizierung einer optimalen Kombination von Wachstumsparametern benutzt werden können. Das Kriterium für Optimalität ist dabei $(Pa + (ESP/ASP)/2)$ (siehe Morgan, loc. cit.).

Bei der gleichzeitigen Anpassung von Längen- und Altersdaten zeigte sich nun, daß nur wenige Längen/Alterspaare erforderlich sind, damit das modifizierte ELEFAN I Programm ein deutliches Optimum (und die dazugehörigen Wachstumsparameter) identifiziert. Anders formuliert: Wenn man in Zusammenhang mit dem von Morgan modifizierten ELEFAN I Programm arbeitet, so sind, zusätzlich zu Längendaten, nur sehr viel weniger Al-

* erhältlich von dem Diplombiologen Tom Brey, Benthosökologie, Institut für Meereskunde, Kiel

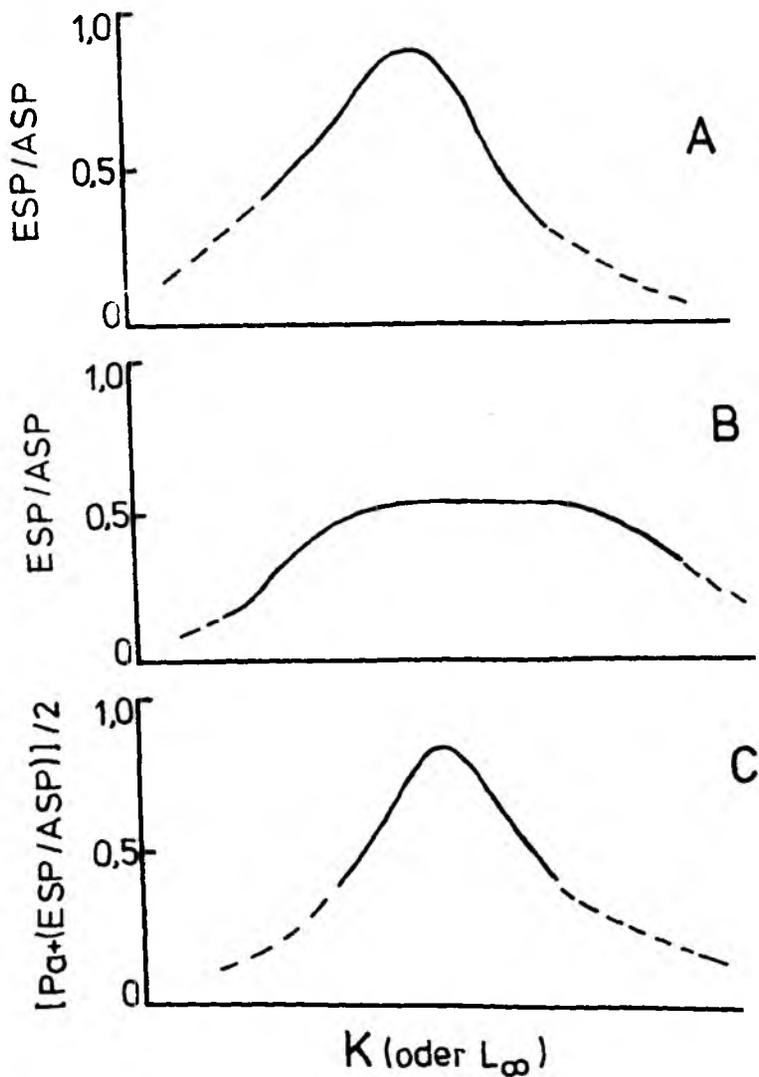


Abb. 2.14: Beispiele der von ELEFAN I definierten Optimalfunktion.

- A: Kurzlebige Fische, repräsentiert durch gutstrukturierte Daten: Die Optimumfunktion hat ein klar definiertes Maximum, das vom Programm leicht identifiziert werden kann
- B: Langlebige Fische und/oder Längenhäufigkeitsdaten sind schlecht strukturiert (z.B. in zu große Längenklassen eingeteilt): Optimumfunktion hat kein klar definiertes Maximum und ELEFAN I kann nur einen Bereich identifizieren, in dem die besten Wachstumsparameterwerte liegen
- C: Dieselben Daten wie in B, aber mit Hinzufügen von Altersdaten. Das modifizierte ELEFAN I kann leicht die optimale Parameterkombination identifizieren.

tersbestimmungen nötig, um zuverlässige Wachstumsparameter zu erhalten - selbst bei langsamwüchsigen Fischen - als wenn nur Altersdaten benutzt werden (siehe Abb. 2.14 und 2.15).

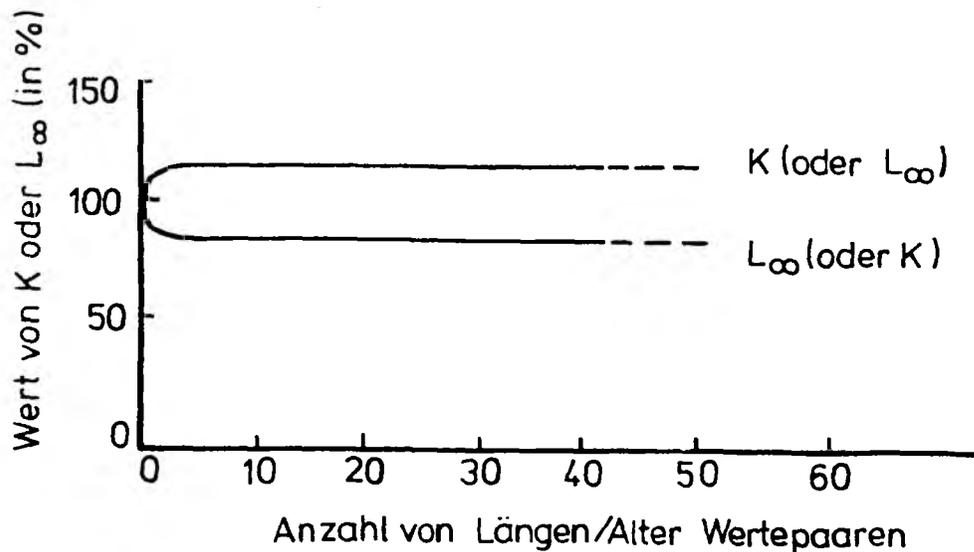


Abb. 2.15: Schematische Darstellung (in %) des Effekts der gleichzeitigen Benutzung von Altersdaten auf die Parameterwerte, die aus Längendaten mit einer modifizierten Version von ELEFAN I gewonnen werden (von G. Morgan, KISR, Kuwait, pers. Mitt.)

Bei dem konkreten Beispiel, das Morgan (loc. cit.) angibt - es handelt sich dabei um einen langlebigen Fisch, dem Schnapper Lutjanus coccineus, der bis zu 45 Jahre erreicht - bewirkt die Eingabe von 4 (!) Längen/Alter Wertepaaren dieselbe Abweichung von L_{∞} und K (von den ohne Altersangaben bestimmten Werten) wie 360 Länge/Alter-Wertepaare. Anders formuliert heißt es: Die Benutzung von Altersdaten in Zusammenhang mit Längendaten und einer modifizierten Version von ELEFAN I erlaubt es, die Anzahl der zur zuverlässigen Bestimmung von Wachstumsparametern gelesenen Otolithen um einen Faktor von etwa 100 zu reduzieren (Abb. 2.15). Ob dieser hohe Faktor bei weiteren Untersuchungen bestätigt oder kleiner wird (etwa zu einem Faktor von 10 reduziert wird) ändert nichts daran, daß die hier vorgestellte Methodik wesentlich dazu beitragen kann, den hohen Arbeitseinsatz, der bei Altersuntersuchungen gewöhnlich erfor-

derlich ist, zu reduzieren. Dies erscheint sowohl für die Fischereiforschung entwickelter Länder als auch für die von tropischen Entwicklungsländern von Bedeutung, weil

- i) in entwickelten Ländern ein erheblicher Teil (bis zu 80%) der Mittel für Fischereiforschung auf Routineuntersuchungen (z.B. auf die Konstruktion von Alterslängenschlüsseln) verwendet wird, sodaß kaum Ressourcen übrig bleiben, sich über die Datenberge, die gesammelt werden, Gedanken zu machen;
- ii) in tropischen Entwicklungsländern möglich sein wird, die bisherigen Arbeiten über Tagesringe zur Bestimmung von Wachstumsparametern (einschließlich t_0 , das ja vom unmodifizierten ELEFAN I nicht bestimmt werden kann) heranzuziehen, anstatt (wie es bisher bestenfalls geschah) Parameterwerte, die auf Längendaten beruhen, nachträglich mit solchen zu vergleichen, die von Altersbestimmungen an Einzelfischen stammen (siehe Gjøsaeter und Sousa 1983 a, b). Hierbei wird die Reduktion der Anzahl von benötigten Altersangaben besonders nützlich sein, weil das Zählen von Tagesringen besonders zeitraubend ist.

Der Vergleich von Wachstumsleistungen in Fischen und Evertebraten

Der Vergleich der Wachstumsleistungen von Fischen ist ein Thema, das relativ wenig Aufmerksamkeit erhalten hat. Dies ist bedauerlich, weil mit solchen Vergleichen nicht nur die Zuverlässigkeit von bestimmten Werten beurteilt werden kann (siehe Tab. 2.3), sondern weil auch Inferenzen auf das Wachstum von wenig untersuchten Fischen gemacht werden können, wenn verwandte Formen gut untersucht sind.

Zwei vom Verfasser entwickelte Methoden (siehe Pauly 1979b, 1980c), solche Vergleiche anzustellen, werden hier vorgestellt. Die erste Methode ist eine graphische und beruht auf dem Konzept eines "auximetrischen Netzes" ("auximetric grid", d.h. das Wachstum messende Netz). Ein solches Netz stellt sich zunächst nur dar als ein Plot von $\log K$ auf $\log W_{\infty}$

(wobei immer gleiche Einheiten benutzt werden, hier 1/Jahr für K und g für W_{∞}). Zusätzlich sind Isoplethen eingetragen, die gleiche Werte des Parameters "P" darstellen. Dabei ist P definiert als

$$P = \log_{10} (W_{\infty} \cdot K) \quad \dots 2.3)$$

Die "Basislinie" eines auximetrischen Netzes stellt die Linie dar, wo $P = 0$ ist. Da die Steigung der VBCF am Wendepunkt gleich

$$\frac{dw_i}{dt} = \frac{4}{9} K \cdot W_{\infty} \quad \dots 2.4)$$

ergibt sich, daß P direkt dem \log_{10} der Steigung am Wendepunkt einer

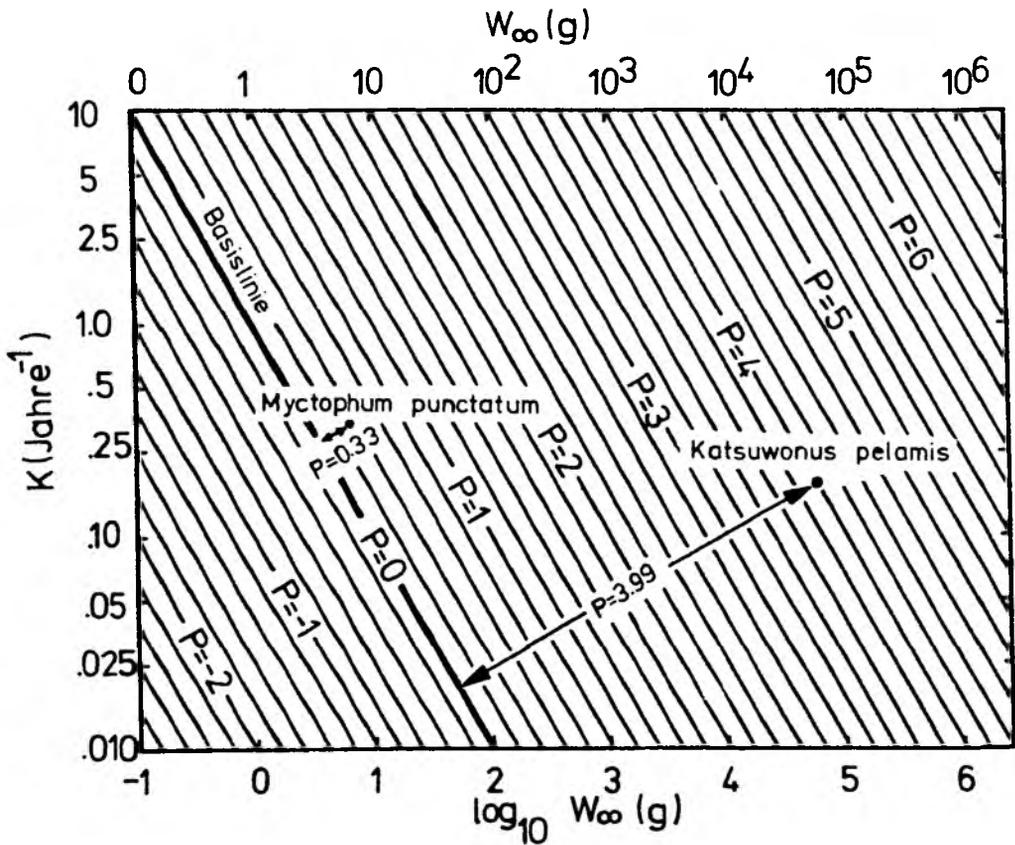


Abb. 2.16: Definition eines auximetrischen Netzes (siehe Text)

jeden Wachstumskurve entspricht, d.h. die höchste Wachstumsleistung ausdrückt, zu der die Fische eines bestimmten Bestandes fähig sind (Abb. 2.16). Abb. 2.17 stellt ein auximetrisches Netz für Fische im allgemeinen dar. Die kleinsten und größten Fische, die es gibt, sind berücksichtigt und die Kurve um den Punkteschwarm herum umgibt wahrscheinlich alle Werte von P , die bei Fischen vorkommen können (siehe auch Tab. 2.5). Praktische Anwendbarkeit bekommt das auximetrische Netz allerdings dann, wenn Daten, die zu wohldefinierten Taxa gehören, eingetragen werden. Dabei erweist sich zum Beispiel, daß Fischfamilien bestimmte, für sie typische Teile des Netzes einnehmen (Abb. 2.18). Das gleiche gilt selbstverständlich auch für Gattungen und Arten (Abb. 2.19). Es ist daher möglich, wenn etwa eine Gattung durch eine Anzahl von Arten (d.h. Punkte aus Einzelbeständen) wohl definiert ist, aus einem Wert von W_{∞} einen ersten Schätzwert von K für eine Art, die der jeweiligen Gattung

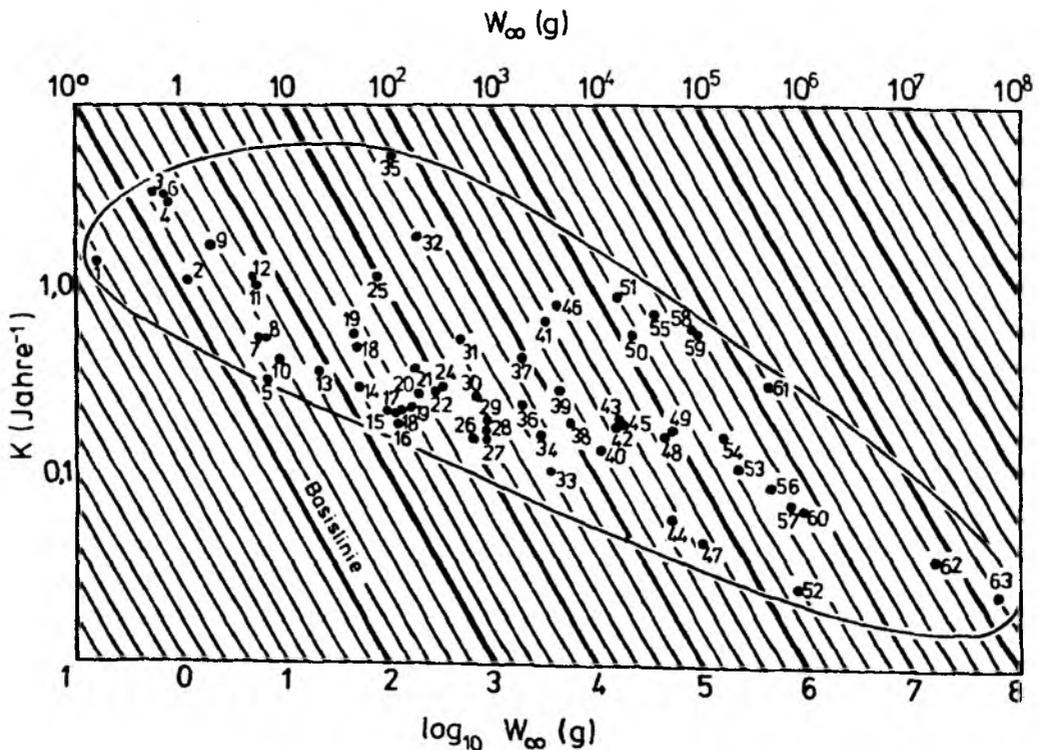


Abb. 2.17: Auswahl repräsentativer Fische im auximetrischen Netz; vertreten sind hier Bestände aus sehr kleinen und sehr großen Fischarten sowie langsam- und schnellwüchsigen Fischen (aus Pauly 1980c, verändert; siehe auch Tab. 2.5)

Tab. 2.5: Wachstumsparameter von Fischen, die ganze Spanne von K und W_{∞} Werten besetzen, die in dieser Gruppe vorkommen können. Die Daten sind nach steigenden Werten von P geordnet, mit denen die \emptyset -Werte stark, aber nicht perfekt korreliert sind (siehe Text) a)

Nr.	Familie	A r t	W_{∞}	K	P	\emptyset
1	Myctophidae	<u>Nololychnus valdiviae</u>	0.14	1.411	-0.70	0.42
2	Gasterosteidae	<u>Apeltes quadracus</u>	1.23	1.174	0.16	0.13
3	Cyprinodontidae	<u>Cyprinodon macularius</u>	0.538	3.391	0.26	0.35
4	Cyprinodontidae	<u>Cyprinodon macularius</u>	0.703	2.995	0.32	0.37
5	Myctophidae	<u>Myctophum punctatum</u>	6.56	0.323	0.33	0.05
6	Cyprinodontidae	<u>Cyprinodon macularius</u>	0.710	3.223	0.36	0.41
7	Myctophidae	<u>Benthosoma glaciale</u>	5.72	0.45	0.41	0.16
8	Syngnathidae	<u>Siphonosoma typhle</u>	6.2	0.558	0.54	0.27
9	Gasterosteidae	<u>Gasterosteus aculeatus</u>	1.97	1.788	0.55	0.45
10	Myctophidae	<u>Myctophum affine</u>	9.0	0.42	0.58	0.26
11	Syngnathidae	<u>Nerophris ophidion</u>	5.46	1.052	0.76	0.51
12	Myctophidae	<u>Scopelopsis multipunctatus</u>	5.4	1.118	0.78	0.08
13	Macrorhamphosidae	<u>Macrorhamphosus scolopax</u>	21.7	0.30	1.21	0.37
14	Blenniidae	<u>Blennius pholis</u>	54	0.30	1.21	0.63
15	Cottidae	<u>Taurulus bubalis</u>	102	0.23	1.37	0.70
16	Cottidae	<u>Cottus kessleri</u>	118	0.197	1.37	0.68
17	Maenidae	<u>Maena smaris</u>	117	0.218	1.41	0.72
18	Callyonimidae	<u>Callyonimus lyra</u>	52.5	0.49	1.41	0.84
19	Gadidae	<u>Trisopterus esmarkii</u>	47.7	0.59	1.45	0.89
20	Pomadasyidae	<u>Rhonciscus striatus</u>	142	0.229	1.51	0.79
21	Cynoglossidae	<u>Cynoglossus macrolepidus</u>	170	0.239	1.61	0.87
22	Engraulidae	<u>Engraulis auchoita</u>	212	0.230	1.69	0.91
23	Labridae	<u>Symphodus melops</u>	190	0.359	1.83	1.07
24	Notothenidae	<u>Trematomus bernachii</u>	309	0.29	1.95	1.12
25	Carangidae	<u>Selaroides leptolepis</u>	85	1.155	1.99	1.35
26	Polynemidae	<u>Polynemus heptadactylus</u>	718	0.157	2.05	1.10
27	Sparidae	<u>Pentex macropthalmus</u>	941	0.162	2.18	1.19
28	Scorpaenidae	<u>Scorpaena poren</u>	869	0.177	2.19	1.21
29	Zoarcidae	<u>Zoarces viviparus</u>	965	0.203	2.29	1.30
30	Sciaenidae	<u>Pseudotolithus elongatus</u>	715	0.274	2.29	1.34
31	Scyliorhinidae	<u>Scyliorhinus canicula</u>	550	0.53	2.46	1.55
32	Leiognathidae	<u>Leiognathus equulus</u>	197	1.884	2.57	1.80
33	Labridae	<u>Labrus berggylta</u>	3830	0.107	2.61	1.42

Tab. 2.5: Fortsetzung

Nr.	Familie	Art	W_{∞}	K	P	\emptyset
34	Labridae	<u>Tautoga onitis</u>	2845	0.165	2.67	1.52
35	Scombridae	<u>Rastrelliger kanagurta</u>	117	5.16	2.78	2.09
36	Serranidae	<u>Epinephelus guttatus</u>	2089	0.243	2.71	1.60
37	Mugilidae	<u>Mugil cephalus</u>	2078	0.435	2.96	1.85
38	Pomatomidae	<u>Pomatomus saltatrix</u>	5808	0.197	3.06	1.80
39	Trichiuridae	<u>Trichiurus lepturus</u>	4663	0.296	3.14	1.92
40	Gadidae	<u>Pollachius virens</u>	11331	0.141	3.20	1.85
41	Scombridae	<u>Sarda sarda</u>	3434	0.693	3.38	2.20
42	Gadidae	<u>Gadus morhua</u>	16350	0.181	3.47	2.07
43	Acipenseridae	<u>Acipenser stellatus</u>	15675	0.192	3.48	2.08
44	Lophiidae	<u>Lophius piscatorius</u>	53952	0.060	3.51	1.93
45	Serranidae	<u>Roccus lineatus</u>	17543	0.186	3.51	2.10
46	Scombridae	<u>Auxis thazard</u>	4394	0.829	3.56	2.35
47	Acipenseridae	<u>Acipenser güldenstädti</u>	97200	0.045	3.64	1.98
48	Scombridae	<u>Enthynnus alliteratus</u>	44869	0.164	3.87	2.32
49	Scombridae	<u>Katsuwonus pelamis</u>	55200	0.179	3.99	2.41
50	Acipenseridae	<u>Huso huso</u>	149100	0.097	4.16	2.44
51	Scombridae	<u>Katsuwonus pelamis</u>	16000	0.949	4.18	2.78
52	Istiophoridae	<u>Tetrapterus albidus</u>	861500	0.026	4.35	2.37
53	Scombridae	<u>Thunnus obesus</u>	234961	0.114	4.43	2.64
54	Scombridae	<u>Thunnus obesus</u>	165108	0.167	4.44	2.70
55	Istiophoridae	<u>Istiophorus platypterus</u>	36740	0.754	4.44	2.92
56	Carcharhinidae	<u>Prionace glauca</u>	447750	0.091	4.61	2.73
57	Carcharhinidae	<u>Prionace glauca</u>	738000	0.072	4.73	2.77
58	Carcharhinidae	<u>Eulemia milberti</u>	89190	0.610	4.74	3.09
59	Carcharhinidae	<u>Eulemia milberti</u>	99740	0.580	4.76	3.10
60	Scombridae	<u>Thunnus thynnus</u>	987388	0.067	4.82	2.16
61	Scombridae	<u>Thunnus thynnus</u>	504835	0.308	5.19	3.29
62	Lamnidae	<u>Cethorinus maximus</u>	13820000	0.045	5.75	3.41
63	Rhincodontidae	<u>Rhincodon typus</u>	6000000	0.025	6.20	3.58

^{a)} aus Pauly 1979b, 1980c, leicht geändert.

angehört, zu erhalten. Umgekehrt kann geprüft werden, ob ein bestimmtes Paar von W_{∞} und K-Werten zu einer bestimmten Gattung gehört (oder gehören kann). Arbeiten, die solche Anwendungen von auximetrischen Netzen enthalten, sind zum Beispiel Ralston und Miyamoto (1981), Worthmann (1982), Hubold und Mazetti (1982).

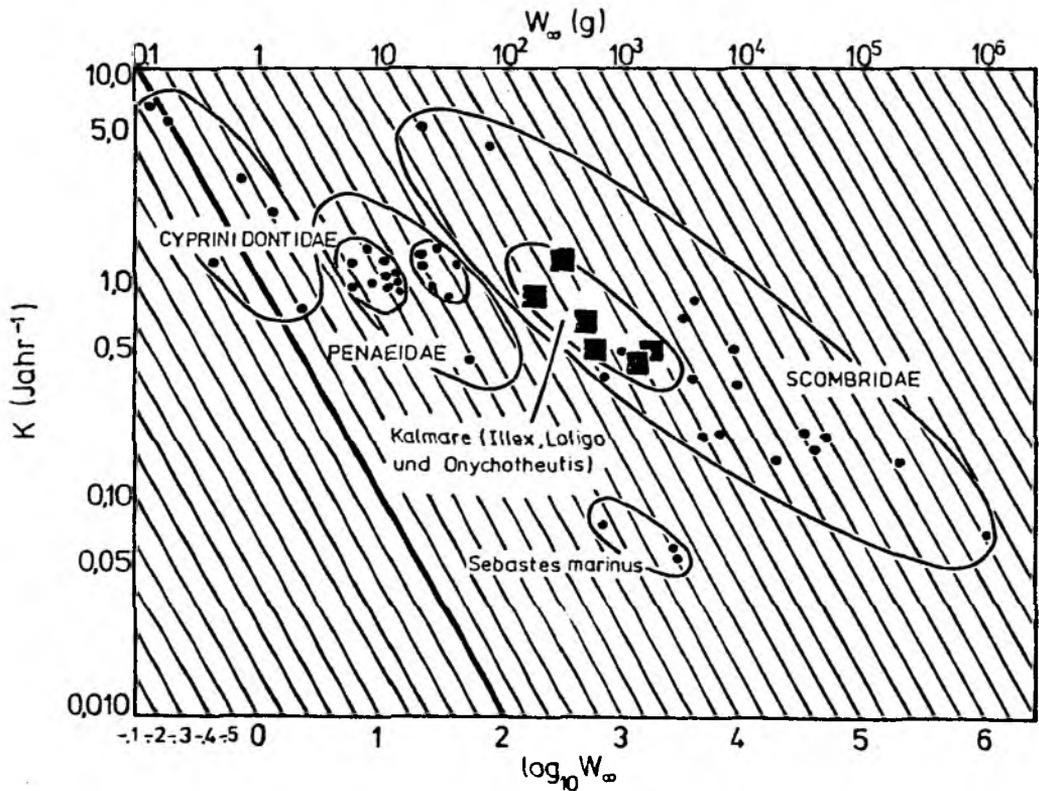


Abb. 2.18: Position einiger wichtiger Taxa im auximetrischen Netz. Dieses Beispiel vergleicht die Wachstumsleistung der Guppys (Fam.: Cyprinodontidae) mit der der Penaeiden (Garnelen) und der Makrelenartigen (Makrele, Thune und verwandte Fische, Fam.: Scombridae) sowie mit der der loliginiden Kalmare und des Rotbarsches (*Sebastes marinus*). Man beachte, daß diese Gruppen alle sehr klar definierte Teile des Netzes einnehmen - bis auf die Kalmare, deren Überlappung mit den Makrelenartigen auf ihre ähnliche ökologische Rolle im Pelagial hinweist (aus Pauly 1980c, 1984d und Pauly et al. 1984, verändert)

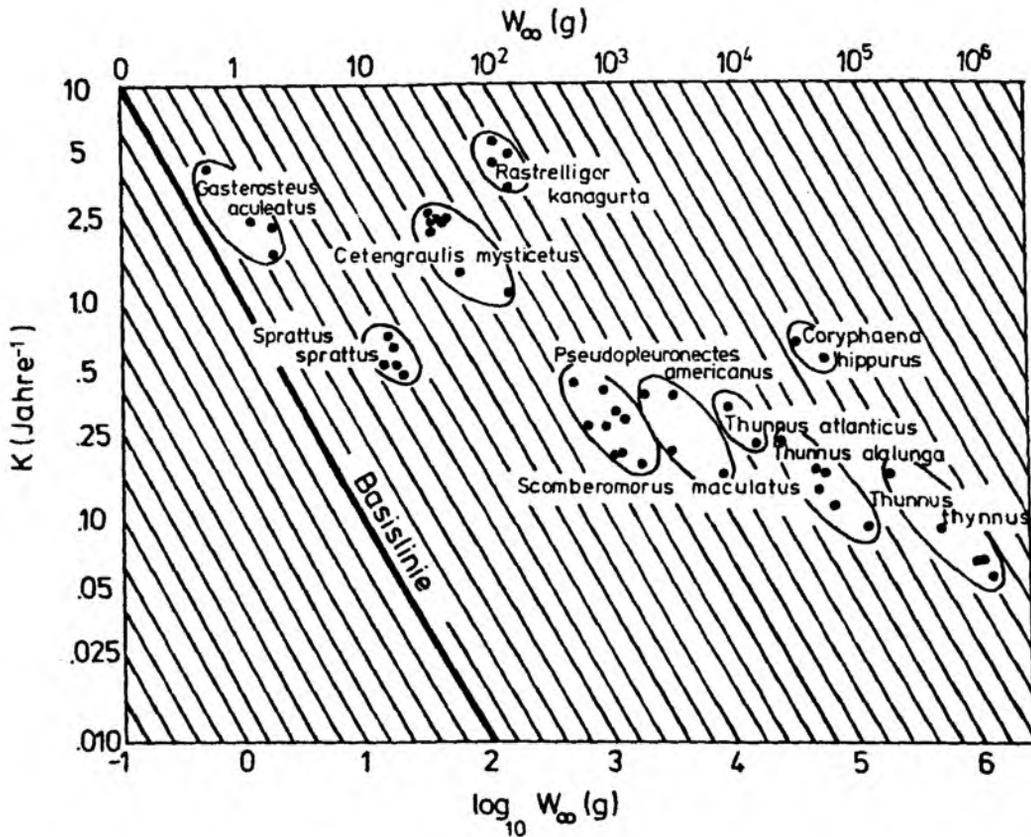


Abb. 2.19: Position ausgewählter Fischarten im auximetricen Netz. Man beachte, daß jede Art einen klar definierten Teil des Netzes einnimmt, und daß daher relativ enge Grenzen für mögliche artenspezifische K und W_{∞} -Paare vorliegen. Diese Tatsache kann natürlich für das Schätzen von K aus vorgegebenen Werten von W_{∞} benutzt werden (aus Pauly 1979b, 1980c, verändert)

Eine andere Methode, Wachstumsparameter vergleichend zu betrachten, liefern die Beziehungen

$$\log_{10} K = \emptyset - \frac{2}{3} \log W_{\infty} \quad \dots 2.5)$$

und

$$\log_{10} K = \emptyset' - 2 \log L_{\infty} \quad \dots 2.6)$$

die auf einem umfangreichen, vom Verfasser eigens zu diesem Zweck kompilierten empirischen Datenmaterial beruhen (L_{∞} und K-Werte von über 1500 Fischbeständen und 500 Arten, siehe Pauly (1978a) und die auch theoretisch begründet werden können (siehe Pauly 1979b).

Bei den Gleichungen (2.5) und (2.6) erzeugen die Steigungen (2/3 bzw. 2) daß, wenn Wertepaare (W_{∞} und K oder L_{∞} und K) aus mehreren Beständen derselben Art vorliegen, Werte von \emptyset (oder \emptyset'), die üblicherweise nah aneinander liegen, und, wenn genügend Daten vorliegen, auch normalverteilt sind (was auch mittels verschiedener Tests geprüft werden kann; siehe Abb. 2.20). Dies ergibt daher die Möglichkeit, bestimmte Kombinationen von K und W_{∞} (oder K und L_{∞}) auf ihre Übereinstimmung mit einem Kollektiv von K und W_{∞} - (oder K und L_{∞}) -Werten zu prüfen. Dies sei hier anhand von Tab. 2.4 illustriert. Aus ihr geht deutlich hervor, daß $L_{\infty} = 27$ cm und $K = 0.965$ einen Wert für \emptyset' in Rastrelliger brachysoma produzieren, der mit den anderen Werten von \emptyset' nicht kompatibel ist, während der Satz $L_{\infty} = 27$ cm und $K = 1.6$, der aus den für Selektionseffekte korrigierten Längendaten hervorging, einen Wert von \emptyset' produziert, der mit den anderen Werten kompatibel ist.

Abb. 2.21 zeigt einige weitere Anwendungsbeispiele von Gleichung (2.5.). Wie aus diesen zu ersehen ist, gibt es für jede taxonomische Gruppe einen typischen Wertebereich von \emptyset , der benutzt werden kann, um für bestimmte Bestände Werte von K aus W_{∞} zu erhalten. Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß die Beziehung zwischen \emptyset und \emptyset' sich aus

$$\emptyset' = \emptyset - \frac{2}{3} a \quad \dots 2.7)$$

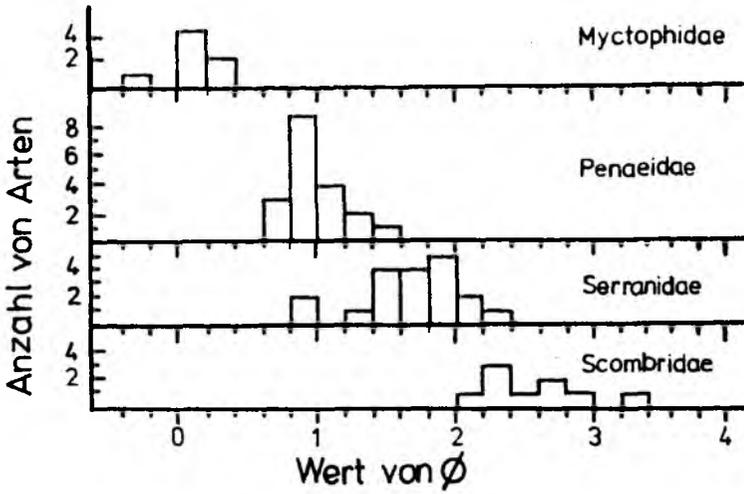


Abb. 2.20: Wachstumsleistung einiger wichtiger Fisch- und Evertebratenfamilien, ausgedrückt durch den Parameter ϕ (aus Munro und Pauly 1983, verändert)

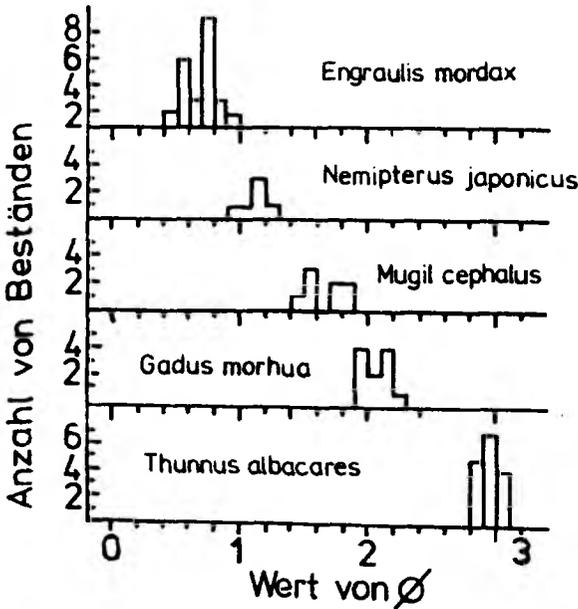


Abb. 2.21: Wachstumsleistung einiger Fischarten, ausgedrückt durch den Parameter ϕ (aus Munro und Pauly 1983, verändert)

ergibt, wobei "a" der multiplikative Faktor einer Längengewichtsbeziehung der Form $W = a \cdot L^3$ ist. (Natürlich ließen sich diese verschiedenen Gleichungen alle auf eine Längengewichtsbeziehung der Form $W = a \cdot L^b$ verallgemeinern. Dies erscheint jedoch angesichts der vielen Unsicherheiten, die bei Wachstumsvergleichen vorliegen, ziemlich nutzlos). Es sei auch erwähnt, daß \emptyset' nur bei Fischen mit gleicher Körperform benutzt werden kann (d.h. mit gleichem "a"), während \emptyset dazu benutzt werden kann, die Wachstumsleistungen von Fischen mit unterschiedlichen Körperformen zu vergleichen. Die Beziehung von P und \emptyset ist letztlich die, daß der Parameter P eine absolute Wachstumsleistung ausdrückt, die von der Endgröße der Tiere abhängt (weil Fische, die eine hohe Endgröße erreichen, normalerweise besser wachsen als sonst vergleichbare, aber kleiner bleibende Fische, siehe Pauly 1979b und Abb. 2.17) während der Parameter \emptyset die Wachstumsleistung so ausdrückt, daß große mit kleinen Fischen verglichen werden können.

Einige theoretische Betrachtungen zum Fischwachstum

Dem aufmerksamen Leser wird nicht entgangen sein, daß in diesem Kapitel bisher stillschweigend davon ausgegangen wurde, daß die VBGF "stimmt" und daß sie hier als Grundlage zahlreicher abgeleiteter Modelle benutzt werden kann. Die Frage, die hier kurz gestreift wird, ist die, ob die VBGF dieses "Vertrauen" auch verdient oder ob es angebracht wäre, aus praktischen oder theoretischen Überlegungen heraus eine andere Wachstumsgleichung oder mehrere andere Wachstumsgleichungen ebenfalls zu diskutieren. Wenn auch die VBGF ihre Gegner hat (u.a. Ursin 1967, Knight 1968, Roff 1980), insbesondere ihre theoretische Begründung durch von Bertalanffy (1934, 1938) betreffend, so bestreiten wenige Autoren, daß diese Kurve als empirische Kurve gute Anpassungen gibt. Ursin (1967) schreibt zum Beispiel über die VBGF "astoundingly, it also very often provides a fine representation of growth data, which has ensured it a wide application in the yield assessments of fishery biologists". (Hier sollte auch erwähnt werden, daß zum Beispiel ELEFAN I oder die längenbezogenen Fangkurven von Kap. 4 für den Gebrauch mit anderen Kurven, etwa den Modellen von Gompertz (1825), Richards (1959) oder Krüger (1964) mit Leichtigkeit abgeändert werden können.) Die theoretische Basis, die von Bertalanffy (loc. cit.) seiner Kurve gab, ist, wie

oben erwähnt, von zahlreichen Autoren angegriffen worden und der Verfasser ist vermutlich (neben von Bertalanffy selbst) der einzige, der es versucht hat, diesen Angriffen zu begegnen (Pauly 1979b, 1981b). Dabei zeigte sich, daß die physiologische Grundlage, die von Bertalanffy seiner Gleichung gab, nur dann gültig sein kann, wenn die VBGF verallgemeinert wird und dabei einen zusätzlichen Parameter (D) erhält derart, daß

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-KD(t - t_0)}) \frac{1}{D} \quad \dots 2.8)$$

und entsprechend auch für das Gewichtswachstum. Praktische Methoden, um mit Gleichung (2.8) zu arbeiten - einschließlich von Methoden, "D" zu bestimmen - werden in Pauly 1984a, Kapitel 4 diskutiert; dieses Buch enthält auch Methoden, um Gleichung (2.8) im Zusammenhang mit Sterblichkeitsberechnungen zu benutzen. Ein wichtiges Ergebnis der theoretischen Betrachtungen in Pauly (1979b, 1981b) ist, daß die Wachstumsleistungen von Fischen sowohl in ihrer Ontogenie als auch im Vergleich verschiedener Arten sehr stark von ihrer relativen Kiemenoberfläche abhängt (d.h. von dem Verhältnis von Kiemenfläche/Körpergewicht). Dies spiegelt sich u.a. in den folgenden Prozessen wider:

- i) Die Futterausnutzungsrate von Einzelfischen nimmt mit zunehmendem Körpergewicht ab (siehe Kap. 3);
- ii) die Wachstumsleistung von Fischen verschiedener Arten korreliert sehr gut mit ihrer Kiemengröße (siehe Tab. 2.6 und Abbildung 2.22);
- iii) die Faktoren, die den O₂ Bedarf von Fischen erhöhen (hohe Temperaturen, Streß, niedrige Futterkonzentrationen, etc.), tragen auch dazu bei, daß Fische in ihrer Wachstumsleistung zurückbleiben (Pauly 1979b, 1981b);
- iv) die Fische, die hohe Endgewichte erreichen können, haben Kiemen, die nicht nur "groß" sind, sondern auch in Proportion zu einer Potenz des Gewichtes, die knapp unter 1 liegt, wachsen. Dagegen wachsen die Kiemen von Fischen, die klein bleiben, in Proportion zu einer Potenz des Gewichts, die 2/3 und weniger beträgt (Pauly 1979b, 1981b, 1982c).

In Pauly (1979b, 1981b) wird erläutert, wie diese und einige weitere hier nicht diskutierten Punkte zu einer vierparametrischen "verallgemeinerten"

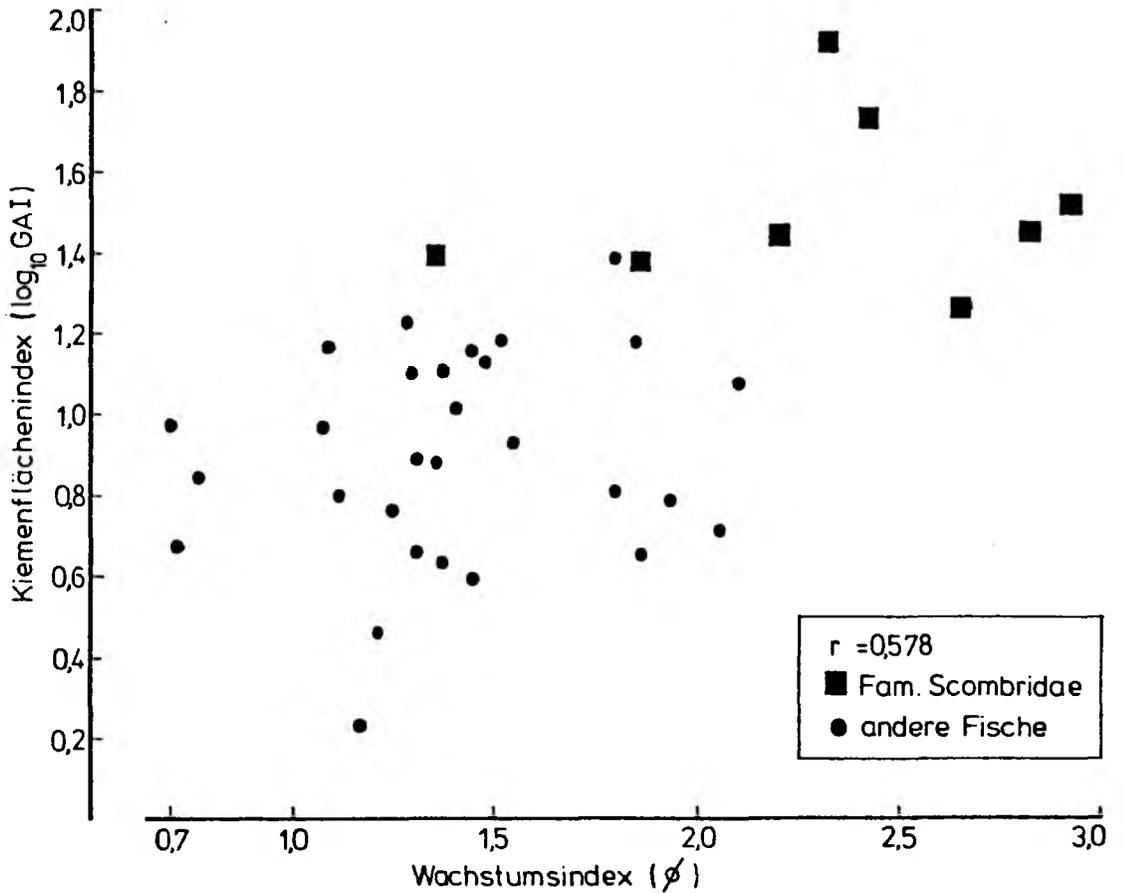


Abb. 2.22: Beziehung zwischen der Kiemenfläche von Fischen (ausgedrückt als "Kiemenflächenindex" (siehe Pauly 1979b, 1981b) und der Wachstumsleistung von Fischen (ausgedrückt durch den Parameter ϕ) (siehe auch Tab. 2.6). Man beachte die Eindeutigkeit der Beziehung und die extreme Position der schnellwüchsigen Scombriden, die durchweg große Kiemen haben

Tab. 2.6: Daten über die Beziehung zwischen Wachstum und Kiemenfläche bei Fischen ^{a)}

Artenname	W ^{a)}	K ^{b)}	p ^{c)}	ø ^{c)}	log ₁₀ GAI ^{d)}
<u>Hippocampus hudsonius</u>	14	2.50	1.54	1.16	0.23
<u>Scopaena porcus</u>	869	0.177	2.19	1.21	0.46
<u>Acanthocottus scorpius</u>	377	0.539	2.31	1.45	0.59
<u>Labrus merula</u>	990	0.234	2.36	1.37	0.64
<u>Raja clavata</u>	10644	0.150	3.20	1.86	0.65
<u>Trigla gurnardus</u>	534	0.312	2.22	1.31	0.66
<u>Maena smaris</u>	117	0.218	1.41	0.72	0.67
<u>Zeus faber</u>	7187	0.298	3.33	2.05	0.71
<u>Opsanus tau</u>	568	0.258	2.17	1.25	0.76
<u>Callionymus lyra</u>	53	0.490	1.14	0.84	0.77
<u>Lophius piscatorius</u>	53952	0.060	3.51	1.93	0.79
<u>Blennius pholis</u>	54	0.900	1.69	1.11	0.80
<u>Mugil cephalus</u>	13890	0.110	3.18	1.80	0.81
<u>Pseudopleuronectes americanus</u>	2881	0.113	2.51	1.36	0.88
<u>Lophopsetta maculata</u>	806	0.242	2.29	1.32	0.89
<u>Scylliorhinus caniculus</u>	550	0.530	2.46	1.55	0.93
<u>Crenilabrus melops</u>	190	0.359	1.83	1.07	0.97
<u>Cottus bubalis</u>	102	0.230	1.37	0.70	0.97
<u>Merlangius merlangus</u>	472	0.426	2.30	1.41	1.02
<u>Roccus lineatus</u>	17543	0.186	3.51	2.10	1.08
<u>Zoarcetes viviparus</u>	965	0.203	2.29	1.30	1.10
<u>Platichthys flesus</u>	1058	0.229	2.38	1.38	1.11
<u>Squalus acanthias</u>	8280	0.074	2.79	2.79	1.13
<u>Pleuronectes platessa</u>	2171	0.170	2.57	1.45	1.16
<u>Clupea harengus</u>	277	0.290	1.90	1.09	1.17
<u>Pollachius virens</u>	11331	0.141	3.20	1.85	1.18
<u>Tautoga onitis</u>	2845	0.165	2.67	1.52	1.19
<u>Trachurus trachurus</u>	598	0.270	2.21	1.28	1.23
<u>Coryphaena hippurus</u>	22070	0.575	4.10	2.66	1.27
<u>Scomber scombrus</u>	977	0.262	2.41	1.41	1.35
<u>Pomatomus saltatrix</u>	5808	0.197	3.06	1.80	1.39
<u>Scomberomorus maculatus</u>	6911	0.20	3.14	1.86	1.39
<u>Sarda sarda</u>	3434	0.693	3.38	2.20	1.44
<u>Thunnus thynnus</u>	987388	0.067	4.82	2.82	1.45
<u>Thunnus albacares</u>	198490	0.250	4.70	2.93	1.52
<u>Katsuwonus pelamis</u>	55200	0.179	3.99	2.41	1.74
<u>Enthynnus alliteratus</u>	44869	0.164	3.87	2.32	1.93

^{a)} Aus Pauly 1979b (Tab. XVIII) und Pauly 1981b (Tab. 4) mit Änderungen; die aufgelisteten Fischarten sind hier nach ihrer Kiemengröße (siehe Fußnote d) geordnet.

^{b)} In g.

^{c)} Wie im Text definiert.

^{d)} GAI (Gill Area Index) ist definiert durch: Kiemenoberfläche = GAI · W^d (Kiemenoberfläche in cm², W in g); Einzelheiten über die Herkunft der hier verwendeten Werte von d und der Kiemenflächen für jede Fischart (mit Referenzen) sind in Pauly 1979b angegeben.

VBGF führen (Gleichung 2.8) und wie diese, etwa auf Altersdaten angepaßt, biologisch interpretierbare Werte von W_{∞} (oder L_{∞}) und K liefert. Der Autor hat seit seiner Dissertation (Pauly 1979b, 1981b), die speziell der biologischen Basis der VBGF gewidmet war, diesen Fragen allerdings nur geringe Aufmerksamkeit gewidmet und insgesamt nur zwei weitere Beiträge zu theoretischen Aspekten des Fischwachstums veröffentlicht (Pauly 1982c, 1984c). Es erscheint daher unangebracht, diese Frage hier noch einmal aufzurollen, zumal diese insgesamt vier theoretischen Arbeiten von Kollegen weit weniger zitiert (d.h. benutzt) wurden als die mehr methodisch orientierten Arbeiten des Autors.

Kapitel 3

EIN NEUES MODELL ZUR INTERPRETATION VON DATEN ÜBER DIE EFFIZIENZ DER FUTTERAUSNUTZUNG VON FISCHEN

Einleitung: das traditionelle Modell

Die Futterrausnutzung von Fischen ist ein wichtiger Aspekt ihrer Biologie, stellt sie doch den Zusammenhang zwischen dem Wachstum und der Nahrungskonsumption von Fischen dar. Es gibt in der Literatur zahlreiche Verallgemeinerungen über mittlere Futterrausnutzungsraten von Fischen, doch sind diese Faustregeln (etwa die, daß bei jedem Energietransfer etwa 90% als Verluste zu verbuchen sind) sowohl für die Modellierung von Freilandsystemen als auch für die praktischen Belange der Aquakultur zu grob. Deshalb werden häufig Experimente durchgeführt, in denen für bestimmte Fische, unter bestimmten Versuchsbedingungen, für bestimmte Nahrungstypen die Futterrausnutzung studiert wird (siehe z.B. Jones 1976). Da das Körpergewicht der untersuchten Fische einen maßgeblichen Einfluß auf die erhaltenen Ergebnisse hat, werden diese in der Regel gegen das Körpergewicht aufgetragen und die Parameter "a" und "b" einer Funktion der Form

$$K_1 = a \cdot W^b \quad \dots 3.1)$$

geschätzt. Dabei ist K_1 (= Körperzuwachs/aufgenommene Futtermenge) die Futterrausnutzung. (Eine andere Definition der Futterrausnutzungsrate existiert in der Literatur, nämlich: $K_2 = \text{Körperzuwachs/assimilierte Futtermenge}$; diese wird hier nicht speziell behandelt, weil alles, was hier über K_1 steht, auch für K_2 gilt.) Die Parameter a und b von Gleichung (3.1) werden gewöhnlich über eine lineare Regression gewonnen, die zugleich eine linearisierte Form von Gleichung (3.1) darstellt, nämlich

$$\log_{10} K_1 = a + b \log_{10} W \quad \dots 3.2)$$

Abb. 3.1 A gibt ein Anpassungsbeispiel, das auf den Daten in Tab. 3.1 basiert.

Tab. 3.1: Daten zur Futterausnutzung von Channa striata (= Ophiocephalus striatus) (nach Pandian 1967)

Nr.	Körpergewicht (in g) a)	Futterausn. K_1 b)	transformierte Daten		
			$\log_{10} W$	$-\log_{10}(1-K_1)$	$\log_{10} K_1$
1	1.86	0.391	0.270	0.215	-0.408
2	9.92	0.274	0.998	0.139	-0.562
3	13.09	0.320	1.117	0.167	-0.495
4	19.65	0.284	1.293	0.147	-0.547
5	24.63	0.278	1.391	0.141	-0.556
6	35.09	0.234	1.545	0.116	-0.631
7	45.15	0.199	1.655	0.096	-0.701
8	50.70	0.227	1.705	0.112	-0.644
9	51.30	0.235	1.710	0.116	-0.629
10	57.00	0.208	1.756	0.101	-0.682
11	79.80	0.177	1.897	0.085	-0.752
12	93.80	0.232	1.972	0.115	-0.635
13	107.50	0.157	2.031	0.074	-0.804
14	123.80	0.166	2.093	0.079	-0.780

a) Mittel aus Anfang- und Endgewicht.

b) Differenz vom End- und Anfangsgewicht/aufgenommene Futtermenge.

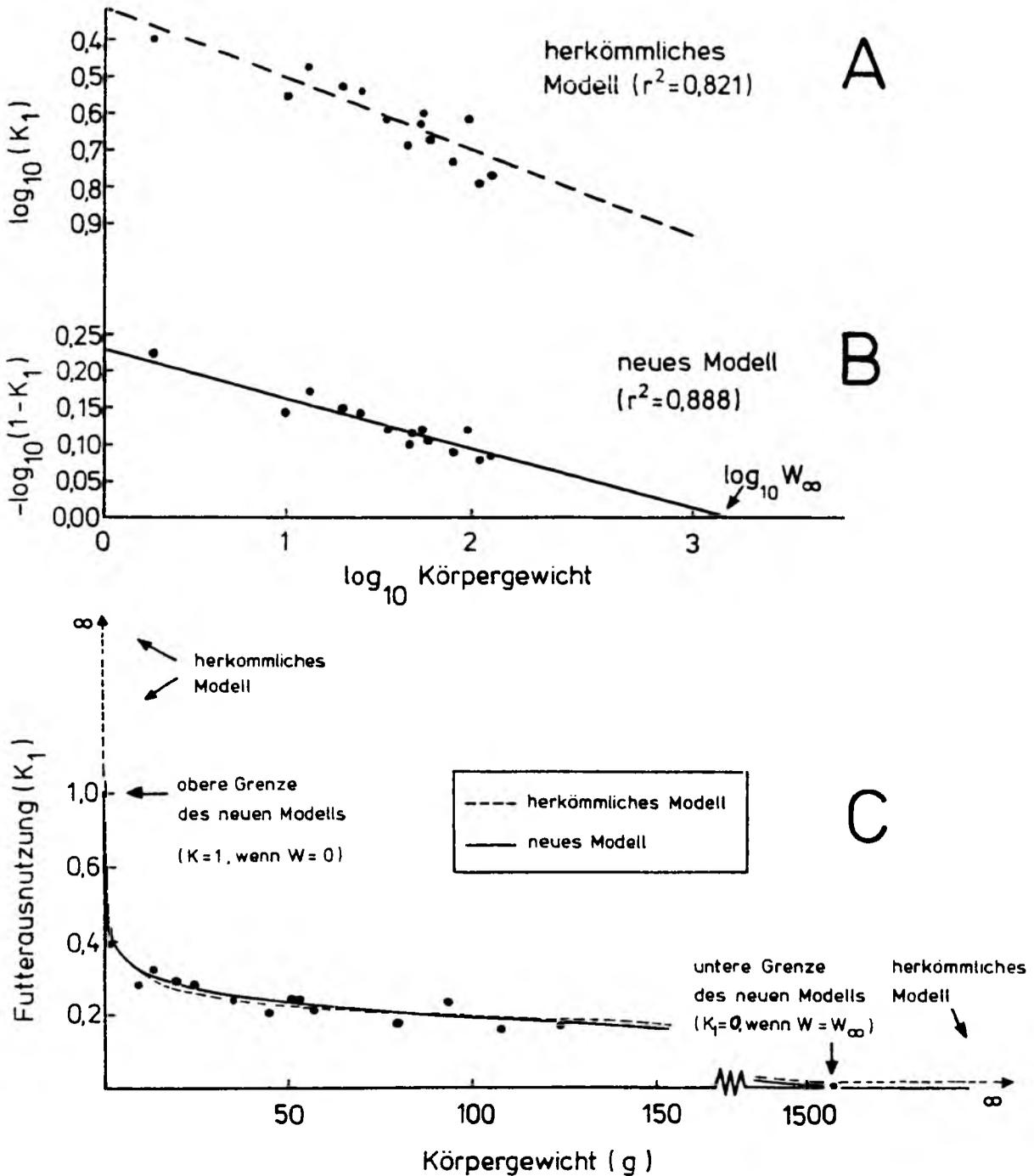


Abb. 3.1: Abhängigkeit zwischen Futterausnutzungsrate (hier als $-\log_{10}(1 - K_1)$ ausgedrückt) und Körpergewicht in Channa striata (nach Daten in Tab. 3.1).

- A: Linearisierung der Daten über das herkömmliche Modell
- B: Linearisierung der Daten über das neue Modell. Man beachte den besseren Fit und die Definition von W_{∞} .
- C: Vergleich der beiden Modelle bei entlogarithmierten Gewichten. Man beachte, daß das herkömmliche Modell sowohl bei hohen als auch bei sehr kleinen Gewichten unvernünftige Werte von K_1 voraussagt (siehe Text).

Das herkömmliche Modell (Gleichung 3.1) hat entscheidende Nachteile:

- i) Die Parameter "a" und "b" können nicht biologisch interpretiert werden, d.h. sie helfen nicht dabei, die Erkenntnisse, die mit diesem Modell gewonnen wurden, mittels anderer Modelle zu interpretieren;
- ii) das Modell impliziert Werte von $K_1 > 1$ wenn $W a^{-1/b} > W > 0$. Dies ist jedoch unsinnig (besonders wenn Körperzuwachs und aufgenommene Futtermenge in gleichen Einheiten ausgedrückt sind);
- iii) das Modell impliziert, daß K_1 bei sehr großen Fischen immer > 0 , obwohl alle Fische bestimmte umwelt- und artenspezifische Größen nicht überschreiten können, was immer sie auch an Futtermengen aufnehmen.

Es könnte gegen die zwei letzten Punkte eingewandt werden, daß sie bedeutungslos sind, da man allgemein lineare Regressionen nicht jenseits der angepaßten Datenpunkte extrapolieren sollte. Das unten vorgestellte Modell wurde entwickelt, um das erste der oben erwähnten Probleme einer Lösung zuzuführen; daß die beiden anderen Probleme einer Lösung nähergebracht wurden, ergab sich als Nebeneffekt.

Das neue Modell

Das Modell, das hier vorgeschlagen wird, hat die Form

$$K_1 = 1 - \left(\frac{W}{W_\infty}\right)^\beta \quad \dots 3.3)$$

mit β als Konstante und W_∞ als das Gewicht, bei dem $K_1 = 0$; es sei auch erwähnt daß das Modell impliziert, daß $K_1 = 1$ wenn $W = 0$, was immer auch die Werte von β und W_∞ seien. Das Modell kann, wie das traditionelle Modell, über eine lineare Regression und Wertepaare für K_1 und W angepaßt werden, d.h.

$$-\log_{10} (1 - K_1) = a + b \log_{10} W \quad \dots 3.4)$$

wobei β der Steigung (b) und $\beta \log_{10} \cdot W_{\infty}$ dem Achsenabschnitt auf der Abszisse entsprechen. Das Vorzeichen vor den $-\log_{10}(1-K_1)$ -Werten bewirkt, daß die Y-Werte, wie die ursprünglichen K_1 -Werte selbst, ein positives Vorzeichen haben. Das neue Modell benötigt dieselben Daten wie das traditionelle Modell und erfordert nicht wesentlich mehr Berechnungen - es produziert jedoch Schätzwerte für W_{∞} und Werte von K_1 , die über die ganze Spanne von Gewichten "möglich" sind (siehe Abb. 3.1 B). Die Schätzwerte von W_{∞} , die über

$$W_{\infty} = \text{antilog} \left(\frac{\text{Y-Achsenabschnitt}}{\text{-Steigung}} \right) \quad \dots 3.5)$$

gewonnen werden, haben insofern eine biologische Bedeutung, als sie analog dem W_{∞} der VBGF definiert sind und deshalb einen direkten Vergleich zwischen W_{∞} - Werten erlauben, die aus Wachstumsdaten und aus Fütterungsexperimenten gewonnen wurden. Dieser Fall sei hier anhand von Daten aus Fütterungsexperimenten mit Channa striata (= Ophiocephalus striatus), dem "Schlangenkopf" süd- und südostasiatischer Süßgewässer demonstriert. Das traditionelle Modell ergibt, basierend auf den Daten in Tab. 3.1, die Gleichung

$$K_1 = 0.482 W^{-0.205} \quad \dots 3.6)$$

deren linearisierte Form einen Fit von $r^2 = 0.821$ hat. Die gleichen Daten ergeben, wenn sie mit dem neuen Modell interpretiert werden, die Gleichung

$$K_1 = 1 - (W/1580)^{0.073} \quad \dots 3.7)$$

deren linearisierte Form einen Fit von $r^2 = 0.888$ aufweist. Dies ist merklich höher als im vorherigen Fall und ihr Schätzwert für W_{∞} (1580 g) entspricht dem, was man bei einem Fisch erwarten kann, der in der Natur zwar über 90 cm erreichen kann (Bardach et al. 1972), dessen Wachstumsleistung aber in Laboraquarien herabgesetzt sein dürfte.

Wenn auch vernünftig erscheinend, beruht dieses Beispiel doch auf einem statistisch unzureichendem Modell, nämlich einer Typ I Regression (auch als "Modell I", "Arithmetic Mean" oder "prediktive" Regression bekannt). Bei diesem Regressionstyp wird nämlich angenommen, daß (a) die Y-Werte sich aus einem Experiment ergeben, während die X-Werte festliegen (was hier nicht der Fall ist) und (b) daß die Regression zum Schätzen von Y-Werten benutzt wird (was ebenfalls nicht der Fall ist, da hier Steigungen und Achsenabschnitte viel wichtiger sind als die Vorhersage von Y-Werten). Eine Alternative zur Typ I Regression ist die Typ II Regression (auch als "Modell II", "Geometric Mean" oder "funktionale" Regression bekannt, siehe Ricker 1973). Bei diesem Regressionstyp werden weder Annahme (a) noch Annahme (b) gemacht. Dafür werden Steigungen und Achsenabschnitte geliefert, die den funktionalen Zusammenhang zwischen zwei Variablen ausdrücken. Die Parameter einer Typ II Regression (a' , b') können über die einer Typ I Regression gewonnen werden, mit Hilfe der Beziehungen

$$b' = \frac{b}{|r|} \quad \dots 3.8)$$

und

$$a' = \bar{Y} - b' \bar{X} \quad \dots 3.9)$$

wobei r der Korrelationskoeffizient zwischen Y und X und \bar{Y} , \bar{X} die Mittelwerte der Y , X -Werte sind. Auf das oben angegebene Beispiel angewandt hat dies den Effekt, daß Gleichung (3.7) in

$$K_1 = 1 - \left(\frac{W}{1289}\right)^{0.077} \quad \dots 3.10)$$

verwandelt wird. Der Unterschied zwischen beiden Gleichungen (3.7 und 3.10) ist hier relativ gering. Dies hängt damit zusammen, daß der vorliegende Korrelationskoeffizient ($r = 0.942$) recht hoch ist. Wie unten zu sehen sein wird, hat die Benutzung einer Typ II Regression dagegen einen maßgeblichen Einfluß auf die Ergebnisse, wenn r niedrig ist.

Die definitionsgemäße Übereinstimmung zwischen W_{∞} -Werten, die aus Futtersausnutzungsexperimenten gewonnen wurden und W_{∞} -Werten, die aus Wachstumsuntersuchungen gewonnen wurden (oder einfacher noch aus der oft beobachteten Übereinstimmung zwischen W_{\max} , dem größten Fisch in einem Bestand und W_{∞} , siehe Pauly 1984a), erlaubt es, Futtersausnutzungsexperimente so zu interpretieren, daß Werte, die von einem engen Größenbereich gewonnen wurden, auf einen größeren Bereich extrapoliert werden.

Dies erfolgt durch das Hinzuziehen eines zum Beispiel aus Wachstumsuntersuchungen gewonnenen "externen" Schätzwertes von W_{∞} und der Gleichung

$$\beta = \frac{\bar{Y}}{\log_{10} W_{(\infty)} - \bar{X}} \quad \dots 3.11)$$

in der \bar{Y} der Mittelwert der vorhandenen $-\log_{10}(1 - K_1)$ -Werte ist, \bar{X} der Mittelwert der $\log_{10} W$ -Werte ist und $W_{(\infty)}$ ein von außen eingeführter und für zuverlässig gehaltener Schätzwert von W_{∞} ist.

Zum Beispiel ergeben die Daten in Tab. 3.2 zusammen mit einer Typ I Regression einen Wert für W_{∞} von über 12 kg für Epinephelus guttatus, was für einen Fisch, der in der Karibik höchstens "21.5 inches" erreicht (Randall 1968), viel zu hoch ist. Dieser hohe Wert von W_{∞} ist gerade ein Effekt von Typ I Regressionen, die bei starker Variabilität der Daten zu geringe Steigungen und entsprechend zu niedrige Y-Achsenabschnitte angeben. Abb. 3.2 zeigt, daß die zwei Regressionstypen, auf die Daten von Tab. 3.2 angepaßt, sehr verschiedene Werte von $W_{(\infty)}$ angeben, wobei der W_{∞} -Wert, den die funktionale Regression angibt, mit etwa 3.5 Kg der weitaus realistischere ist. Die Benutzung eines aus Wachstumsdaten bestimmten Wertes von 1880 g (Thompson und Munro 1977) im Zusammenhang mit Gleichung (3.11) und den Werten von \bar{Y} und \bar{X} in Tab. 3.2 erlaubt es andererseits, einen Wert von $\beta = 0.136$ zu bestimmen und mit

$$K_1 = 1 - (W/1880)^{0.136} \quad \dots 3.12)$$

ein Modell für die Beziehung zwischen Futterausnutzung und Körpergewicht bei Epinephelus guttatus zu erhalten, das über die gesamte Gewichtsspanne, die dieser Fisch haben kann, realistisch ist.

(Es sollte nicht unerwähnt bleiben, daß die Benutzung eines Wertes von $W_{(\infty)} = 1880$ g hier statistisch insofern gerechtfertigt ist, als die Daten von Tab. 3.2, die zunächst zu $W_{\infty} = 12.6$ kg führten, auch zu einem Standardfehler für β von ± 0.031 führten, was mit 6 Freiheitsgraden einem 95%-Vertrauensbereich von $\beta = 0.060 \pm 0.080$ entspricht. Der mit $W_{(\infty)} = 1880$ g bestimmte Wert von $\beta = 0.136$ liegt somit innerhalb des 95% - Vertrauensbereichs.) Dieses neue Modell unterstreicht, wie richtig Silvert (1981) lag, als er schrieb:

"Man soll sich auch bemühen Modelle zu formulieren, die nicht künstlich wertvolle Informationen verzerren. Wenn mathematische Formeln an Datenpunkte angepaßt werden, ist es gewöhnlich ratsam, Funktionen zu gebrauchen, die sich über die ganze Spanne der Daten vernünftig verhalten und die die wichtigsten Eigenschaften dieser Daten beschreiben. Besonders müssen Kurven, die durch den Nullpunkt gehen sollen, auch durch den Nullpunkt gehen und Daten, die eine gekrümmte Linie anzeigen, nicht mit einer Geraden angepaßt werden (...). Es ist fast immer möglich, eine mathematische Funktion mit den benötigten qualitativen Eigenschaften zu finden, die nicht mehr Parameter hat als das weithin gebrauchte Modell, das korrigiert werden soll." (Vom Verfasser frei übersetzt)

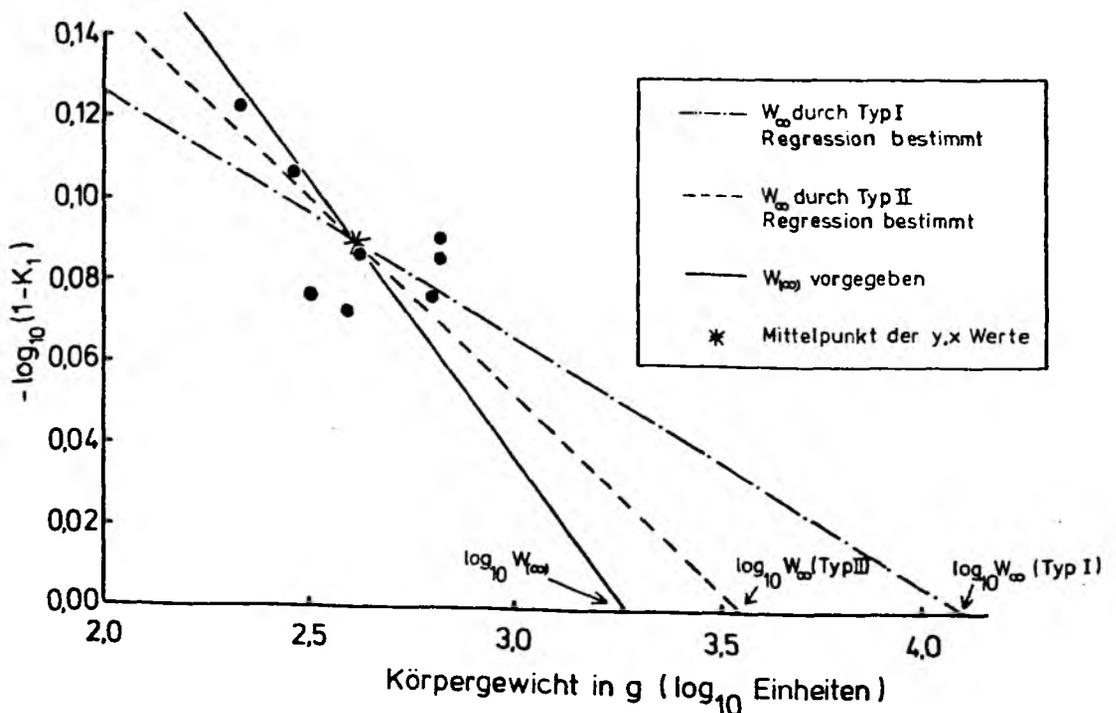


Abb. 3.2: Abhängigkeit zwischen Futternutzungsrate (hier als $-\log_{10}(1 - K_1)$ ausgedrückt) und \log_{10} Körpergewicht in Epinephelus guttatus. Man beachte den großen Unterschied zwischen Typ I und Typ II Regressionen und die Tatsache, daß letztere einen Wert von W_{∞} produziert, der dem aus Wachstumsdaten stammenden, hier benutzten Wert von $W_{(\infty)}$ ähnelt

Tab. 3.2: Daten zur Futterausnutzung von Epinephelus guttatus (nach Menzel 1960)

Nr.	Körpergewicht ^{a)} (in g)	Futterausn. ^{b)} (K ₁)	transformierte Daten log ₁₀ W	-log ₁₀ (1-K ₁)
1	216	0.247	2.334	0.123
2	285	0.219	2.455	0.107
3	319	0.160	2.504	0.076
4	392	0.153	2.593	0.072
5	424	0.179	2.627	0.086
6	628	0.161	2.798	0.076
7	647	0.177	2.811	0.085
8	649	0.187	2.812	0.090

Mittelwerte $\bar{X} = 2.617$

$\bar{Y} = 0.0894$

a) Mittel aus Anfang- und Endgewicht.

b) Differenz vom End- und Anfangsgewicht/aufgenommene Futtermenge.

Erweiterung zum Mehrfaktorenmodell

Das neue, hier hergeleitete Modell kann natürlich auch, wenn erforderlich, als Teil einer multiplen Regression ausgedrückt werden,

$$-\log_{10} (1 - K_1) = a + \beta \log_{10} W + b_1 X_1 + b_2 X_2 \dots b_n X_n \quad \dots 3.13)$$

d.h. wobei X_1, X_2, \dots, X_n Faktoren sind, die neben und zusätzlich zu dem Körpergewicht einen Einfluß auf K_1 haben. Ein Beispiel für ein Modell dieser Klasse ist

$$C = 0.363 - 0.0419 W - 0.0116 T + 0.0156 S + 0.0488 M \quad \dots 3.14)$$

welches aus den Daten von Pandian (siehe Tab. 3.3) abgeleitet wurde (siehe auch Tab. 3.3 für detaillierte Ergebnisse) und den Einfluß des Körpergewichtes (in \log_{10} Einheiten, in g), der Temperatur T (in Grad Celsius), des Geschlechts ($\sigma = 0, \varphi = 1$) und des Futtertyps M (Heringsfleisch = 0, Dorschfleisch = 1) auf $C = (-\log_{10}(1 - K_1))$ bei Limanda Limanda ausdrückt.

Die gleichzeitige Berücksichtigung von allen (gemessenen) Faktoren, die einen Prozeß beeinflussen (können), etwa mittels eines Modells, wie es hier vorgeschlagen wird, hat unter anderem den Vorteil, daß exakte statistische Tests durchgeführt werden können. So ist es in dem hier vorgestellten Modell möglich zu demonstrieren, daß Gewicht, Temperatur und Futtertyp einen statistisch signifikanten Einfluß auf K_1 bei Limanda limanda haben. Es zeigt sich aber, daß das Geschlecht der untersuchten Tiere - zumindest was Pandians Experimente angeht - keinen signifikanten Einfluß auf K_1 hat ($P > 0.01$ siehe Tab. 3.4). Solche genauen Aussagen sind natürlich nicht möglich bei einer nur graphischen Darstellung von Ergebnissen, wie sie Pandian (loc. cit.) leistete.

Natürlich kann W_{∞} - zumindest im Prinzip - aus dem multiplen Regressionsmodell bestimmt werden (Gleichung 3.13), und zwar durch

$$W_{\infty} = \text{antilog} \left(\frac{1}{\beta} (a + b_1 X_1 + b_2 X_2 + \dots b_n X_n) \right) \quad \dots 3.15)$$

Tab. 3.3: Detail einer multiplen Regression zur Quantifizierung einiger Faktoren, die die Futterausnutzungsrate von Limanda limanda bestimmen (siehe auch Tab. 3.3 und Text) ^{a)}

Source of variation	degrees of freedom	sum of squares	mean squares
Regression	4	0.0813	0.0203
Residuale	57	0.0516	0.0009
Total	61	0.1329	-

F (4.57) 22.465 ; P < 0.001

multiple correlation = 0.7822
 R^2 = 0.6119
corrected R^2 = 0.5846
standard error = 0.0301

Variable	Coefficient	T	s.e.	P	S.R.
WEIGHT	-0.041869	-3.926	0.0107	< 0.001	0.1050
TEMP	-0.011584	-7.362	0.0016	< 0.001	0.3691
SEX	0.015635	1.982	0.0079	0.0495	0.0268
MEAT	0.048840	5.301	0.0092	< 0.001	0.1913
CONSTANT	0.363416	-	-	-	-

a) Nach einem Ausdruck des Apple II-Computer Programs "Regress II" von Human Systems Dynamics Inc., Northridge, CA. USA

Tab. 3.4: Daten zur Quantifizierung der Faktoren, die Einfluß auf die Futterausnutzungsrates der Kliesche (Limanda limanda) haben; nach Experimenten von Pandian (1970, Abb. 5 und 6)^a).

CONV = $-\log_{10}(1 - K_1)$
 WEIGHT = Fischgewicht, als \log_{10} Gramm ausgedrückt
 TEMP = Temperatur in °C;
 SEX = Geschlecht ($\sigma\sigma = 0$; $\text{♀♀} = 1$);
 MEAT = Nahrungstyp (Heringsfleisch = 0; Dorschfleisch = 1).

Nr.	CONV	WEIGHT	TEMP	SEX	MEAT
1	0.272	1.210	13	0	1
2	0.252	1.540	13	0	1
3	0.114	1.630	13	0	1
4	0.168	1.700	13	0	1
5	0.180	1.890	13	0	1
6	0.131	2.010	13	0	1
7	0.190	2.090	13	0	1
8	0.177	1.180	13	0	0
9	0.168	1.440	13	0	0
10	0.152	1.630	13	0	0
11	0.131	1.810	13	0	0
12	0.102	1.890	13	0	0
13	0.108	2.020	13	0	0
14	0.097	2.110	13	0	0
15	0.288	1.500	13	1	1
16	0.252	1.680	13	1	1
17	0.187	1.790	13	1	1
18	0.197	1.900	13	1	1
19	0.158	2.000	13	1	1
20	0.149	2.070	13	1	1
21	0.180	2.180	13	1	1
22	0.180	0.699	13	1	0
23	0.164	1.240	13	1	0
24	0.164	1.490	13	1	0
25	0.149	1.510	13	1	0
26	0.134	1.720	13	1	0
27	0.149	1.780	13	1	0
28	0.128	1.920	13	1	0
29	0.131	2.060	13	1	0
30	0.143	2.200	13	1	0
31	0.264	2.020	8	1	0
32	0.208	2.180	8	1	0
33	0.225	2.230	8	1	0
34	0.180	0.699	13	1	0

Tabelle 3.4: Fortsetzung

Nr.	CONV	WEIGHT	TEMP	SEX	MEAT
35	0.161	1.180	13	1	0
36	0.161	1.480	13	1	0
37	0.149	1.490	13	1	0
38	0.131	1.720	13	1	0
39	0.149	1.780	13	1	0
40	0.131	1.910	13	1	0
41	0.131	2.060	13	1	0
42	0.143	2.200	13	1	0
43	0.134	0.875	18	1	0
44	0.102	1.180	18	1	0
45	0.108	1.540	18	1	0
46	0.108	1.650	18	1	0
47	0.102	1.810	18	1	0
48	0.108	1.930	18	1	0
49	0.125	2.040	18	1	0
50	0.111	2.210	18	1	0
51	0.244	1.900	8	0	0
52	0.190	2.010	8	0	0
53	0.184	2.090	8	0	0
54	0.174	1.100	13	0	0
55	0.168	1.410	13	0	0
56	0.149	1.620	13	0	0
57	0.131	1.810	13	0	0
58	0.097	1.890	13	0	0
59	0.108	2.020	13	0	0
60	0.097	2.110	13	0	0
61	0.143	1.760	18	0	0
62	<u>0.086</u>	<u>1.990</u>	<u>18</u>	<u>0</u>	<u>0</u>
\bar{x}	0.1564	1.738	13.32	0.581	0.226
s.d.	0.0467	0.370	2.54	0.497	0.422

a) Aus jeder experimentellen Serie wurden nur die Meßpunkte von Fischen berücksichtigt mit Körpergewichten > dem Gewicht, das mit der höchsten Futterausnutzungsrate assoziiert war; dieses Auswahlkriterium schließt Fische aus, die noch nicht an die Versuchsbedingungen akklimatisiert waren.

Diese Gleichung impliziert, daß es für jede Kombination von X_1, X_2, \dots, X_n - Werten einen entsprechenden Wert von W_∞ gibt, was intuitiv sinnvoll erscheint und sowohl experimentellen Befunden als auch zahlreichen Freilandbeobachtungen entspricht, die die Umweltabhängigkeit von W_∞ nachweisen (siehe Pauly 1979b für eine umfangreiche Liste von Referenzen zu diesem Thema). Die Verlässlichkeit von W_∞ -Werten, die aus Gleichung (3.15) gewonnen werden, wird allerdings davon abhängen - wie auch im Falle von Gleichung (3.5) - daß eine weite Spanne von Gewichten in dem untersuchten Datensatz repräsentiert ist und daß das verwendete Regressionsmodell eine adäquate Form hat. Analog der einfachen Typ II Regression, die oben behandelt wurde, kann eine Typ II multiple Regression definiert werden, die entweder direkt aus den Normalgleichungen (Rasch 1983, S. 201 ff), oder, der Definition einer "Geometric Mean regression" entsprechend, als geometrisches Mittel einer Reihe von multiplen Regressionen gewonnen werden kann (A. McCall, pers. Mitt.). Letzere Methode erfolgt, bei Anwesenheit von $n+1$ Variablen (Y, V_1, V_2, \dots, V_n) in vier Schritten, wie folgt:

- i) Berechnung von $n+1$ (Typ I, d.h. normalen) multiplen Regressionen, wobei jede Regression (j) eine andere Variable als "abhängige" Variable hat, d.h. Y_j , dann $V_{j1}, V_{j2}, \dots, V_{jn}$ als abhängige Variable behandelt (siehe Gleichungen 1-5 in Tab. 3.5);
- ii) Auflösung jeder der Regressionen nach der "eigentlichen" unabhängigen Variablen (d.h. nach Y_j , siehe Gleichung 6-10 in Tab. 3.5);
- iii) Berechnung des geometrischen Mittels jedes partiellen Regressionskoeffizienten nach

$$b_{ji}' = (b_{j1} \cdot b_{j2} \cdot \dots \cdot b_{jn})^{1/n} \quad \dots \quad 3.16$$

wobei j hier die Kennzahlen der Regressionen ausdrückt, über die gemittelt wird;

- iv) Berechnung des absoluten Glieds der neuen Typ II multiplen Regression aus

$$a' = \bar{Y} - (b_1' \bar{V}_1 + b_2' \bar{V}_2 \dots b_n' \bar{V}_n) \quad \dots \quad 3.17$$

wobei \bar{V}_j die Mittelwerte der vorliegenden V_j -Werte darstellt, und b_j' die über Gleichung (3.16) gemittelten partiellen Regressionskoeffizienten sind.

Tab. 3.5: Beispiele zur Berechnung einer gemischten multiplen Regression; siehe auch Text

j	abhängige Variable	Konstante	Abhängige Variablen und partielle Regressionskoeffizienten (b_i)				korr. R^2
1	C	= 0.363	- 0.0419 W	- 0.016 T	+ 0.0156 S	+ 0.0488 M	0.585
2	W	= 3.52	- 5.08 C	- 0.0820 T	+ 0.0693 S	+ 0.300 M	0.199
3	T	= 23.1	- 2.45 W	- 42.1 C	+ 1.07 S	+ 1.94 M	0.490
4	S	= - 1.30	+ 0.151 W	+ 0.0780 T	+ 4.13 C	- 0.285 M	0.035
5	M	= - 2.32	+ 0.341 W	+ 0.0739 T	- 0.149 S	+ 6.76 C	0.295
6	C	= 0.363	- 0.0419 W	- 0.0116 T	+ 0.0156 S	+ 0.0488 M	-
7	C	= 0.693	- 0.197 W	- 0.0161 T	+ 0.0136 S	+ 0.0591 M	-
8	C	= 0.549	- 0.0582 W	- 0.0238 T	+ 0.0254 S	+ 0.0461 M	-
9	C	= - 0.315	- 0.0366 W	- 0.0189 T	+ 0.242 S	+ 0.0690 M	} nicht benutzt } S und M können keine normalverteilte Residuen erzeugen
10	C	= - 0.345	- 0.0504 W	- 0.0109 T	+ 0.0220 S	+ 0.148 M	
Mittlere partielle Regressionskoeffizienten: (für Gleichung 6-8)			$b_{GM} = - \underline{\underline{0.0783}}$	- $\underline{\underline{0.0164}}$	+ $\underline{\underline{0.0175}}$	+ $\underline{\underline{0.0510}}$	
11	0.1564 = a' - (0.0783 · 1.738)		-(0.0164 · 13.32) + (0.0175 · 0.581) + (0.051 · 0.226)				
<u>12</u>	C	= 0.4892	- 0.0783 W	- 0.0164 T	+ 0.0175 S	+ 0.051 M	= <u>Endergebnis</u>

Diese Methode kann hier allerdings nicht unmodifiziert übernommen werden, weil das hier untersuchte Modell (Gleichung 3.14) ein "gemischtes Modell" (Rasch 1983) ist. Es besteht nämlich sowohl aus Variablen (C, W, T), die normalverteilte Residuen erzeugen können (unabhängig davon, ob sie als "abhängige" oder "unabhängige" Variable auftreten), als auch aus binären Variablen (S & M), die ausschließlich nichtnormalverteilte Residuen erzeugen, wenn sie als "abhängige" Variablen auftreten. Binäre Variablen, als "abhängige" Variable benutzt, bewirken deshalb, daß Regressionskoeffizienten mit großem Fehler geschätzt werden (siehe Blalock 1972 und Tab. 3.5). Die oben erläuterte explizite Methode zur Konstruktion von Typ II multiplen Regressionen kann allerdings leicht für die Anwendung auf gemischte multiple Regressionen modifiziert werden. Dies geschieht dadurch, daß beim Mitteln der Regressionskoeffizienten nur diejenigen Regressionen herangezogen werden, deren "abhängige" Variablen normalverteilte Residuen erzeugen können (hier C, W und T).

So interpretiert liefern die Daten von Tab. 3.3 das statistisch optimale Modell

$$C = 0.489 - 0.0738 W - 0.0164 T + 0.0175 S + 0.051 M \quad \dots 3.18)$$

dem das folgende standardisierte Modell (siehe Rasch 1983, S. 204-205) entspricht:

$$C' = 0.62 W' - 0.90 T' + 0.19 S' + 0.46 M' \quad \dots 3.19)$$

Bei diesem Modell, in dem die Variablen C', W', T', S' und M' die in Standardabweichungen umgerechneten Variablen C (= $-\log_{10}(1 - K_1)$), W, T, S und M sind, drücken die Regressionskoeffizienten ("Pfadkoeffizienten") den Effekt jeder Variablen in vergleichbaren Einheiten aus (nämlich in Standardabweichungseinheiten). Somit kann hier gefolgert werden, daß in Pandians Experimenten der größte Effekt auf die Futterausnutzung (C) von der Temperatur ausging, und der kleinste Effekt von dem Geschlecht, oder insgesamt

$$T > W > M \gg S \quad \dots 3.20)$$

Weitere Angaben zur Interpretation von Pfadkoeffizienten finden sich in Li (1975).

Zur Bestimmung von W_{∞} zurückkehrend stellen wir fest, daß selbst das statistisch korrekte Modell (3.18) über Gleichung (3.15) zu hohe Werte von W_{∞} liefert (das geschätzte W_{∞} ist für Weibchen bei 13 Grad Celsius - der häufigsten Temperatur in Pandians Experimenten - und $M = 0$ über 5 kg und entsprechend über 3 Kg bei den Männchen*).

Analog dem Einfaktorenmodell kann aber auch hier ein extern bestimmter Wert von $W_{(\infty)}$ eingesetzt und β' bestimmt werden durch

$$\beta = \frac{1}{\log_{10} W_{(\infty)}} (a + b_1 X_1 + b_2 X_2 + \dots + b_n X_n) \quad \dots 3.21)$$

wobei die Werte von X_1, X_2, \dots, X_n so gewählt werden, daß sie dem eingesetzten Wert von $W_{(\infty)}$ entsprechen (für einen Wert von $W_{(\infty)}$, der für Weibchen gilt, wird z.B. die Variable S gleich 1 gesetzt). Deshalb wird auch beim hiesigen Beispiel auf Werte von W_{∞} , die aus Wachstumsdaten gewonnen wurden (Tab. 3.6), zurückgegriffen. Sie ergeben (bei 18 Grad Celsius, siehe Fußnote unten, und $M = 0$), in Gleichung (3.21) eingesetzt, Werte von $\beta = 0.102$ für die Weibchen und $\beta = 0.127$ für die Männchen, d.h. Werte, die in beiden Fällen innerhalb des ursprünglichen 95%-Vertrauensbereichs von β liegen (vergl. Tab. 3.4).

Somit ergibt sich für Temperaturen von 18 Grad Celsius und einem Futter, das dem Energiegehalt von Heringsfleisch entspricht (siehe Pandian, loc. cit.) in erster Näherung

$$K_1 = 1 - (W/756)^{0.073} \quad \dots 3.22)$$

für die Weibchen, während bei den Männchen

$$K_1 = 1 - (W/149)^{0.089} \quad \dots 3.23)$$

* Wenn allerdings Gleichung (3.18) mit einem Wert von 18 Grad Celsius nach W_{∞} aufgelöst wird, ergeben sich $W_{\infty} = 500$ g für die Weibchen und $W_{\infty} = 298$ g für die Männchen, was ziemlich gut mit den aus Wachstumsdaten bestimmten Werten von W_{∞} in Tab. 3.6 übereinstimmt. Dies verführt natürlich zu der Hypothese, daß es die hohen Spätsommertemperaturen sind, die W_{∞} begrenzen, was auch mit theoretischen Überlegungen übereinstimmen würde (siehe Pauly 1979b, 1984c).

Tab. 3.6: Wachstumsparameter der Kliesche (Limanda limanda) aus der südlichen Nordsee (nach Lee 1972)

	W_{∞} a)	K	t_0
Weibchen	756	0.20	-0.19
Männchen	149	0.48	+0.27

a) In g, mit Exponent der Längengewichtsbeziehung $b = 3$.

Hier wiederum soll betont werden, daß diese Beispiele keinen Versuch darstellen, endgültiges über die Futterausnutzung der Kliesche zu präsentieren. Es sollen vielmehr Wege gezeigt werden, wie bestimmte Daten in eine Form gebracht werden können, die die weitere Bearbeitung im Sinne der klassischen Fischpopulationsdynamik erlaubt (siehe folgenden Abschnitt).

Zur Bestimmung der von einer Fischpopulation aufgenommenen Futtermenge

Die oben dargestellte Erweiterung des Grundmodells (Gleichung 3.3) zu einem multiplen Regressionsmodell (Gleichung 3.13) erlaubt die Identifizierung und Quantifizierung von Faktoren, die die Futterausnutzung von Fischen bestimmen. Eine andere Form der Erweiterung, dieses Mal in der Zeitdimension, ist jedoch auch möglich. Als erstes wird dazu das Gewicht (W) in Gleichung (3.3) durch das von der VBGF für ein bestimmtes Alter (t) vorhergesagtes Gewicht ersetzt. Dies führt, da W_{∞} sowohl im Nenner als auch im Zähler auftritt, zu einem Modell folgender Form

$$K_1(t) = 1 - (1 - e^{-K(t - t_0)})^{3\beta} \quad \dots 3.24)$$

Selbstverständlich müssen dabei die bei der VBGF und Gleichung (3.3) verwendeten W_{∞} -Werte gleich sein. Die Wachstumsrate von Fischen (dw/dt) kann wiederum durch die erste Ableitung der VBGF ausgedrückt werden, oder

$$\frac{dw}{dt} = W_{\infty} \cdot 3K (1 - e^{-K(t - t_0)})^2 \cdot e^{-K(t - t_0)} \quad \dots 3.25)$$

Die Futterkonsumption eines Fisches dq/dt (z.B. in g pro Jahr) ist definitionsgemäß

$$\frac{dq}{dt} = \frac{dw/dt}{K_1(t)} \quad \dots 3.26)$$

Daraus folgt, daß die Futterkonsumption eines Fisches zwischen den Altern t_r und t_{max} (Q) bestimmt werden kann durch

$$Q = W_{\infty} \int_{t_r}^{t_{max}} \frac{3K (1 - e^{-K(t - t_0)})^2 \cdot e^{-K(t - t_0)}}{1 - (1 - e^{-K(t - t_0)})^{3\beta}} dt \quad \dots 3.27)$$

Zur Berechnung der Futterkonsumption von Fischen in der Natur wird es allerdings angebracht sein, die Futterkonsumption pro Rekrut zu berechnen, d.h. Gleichung (3.27) um einen Ausdruck zu erweitern, der die "Population", angefangen mit einem (1) Rekrut mit dem Alter t_r stetig, mit einer Sterblichkeit Z , abnehmen läßt. Ein solcher Ausdruck ist

$$R = e^{-Z(t - t_r)} \quad \dots 3.28)$$

der, in Gleichung (3.27) eingesetzt, zu folgendem Ausdruck führt:

$$\frac{Q}{R} = w_{\infty} \int_{t_r}^{\infty} \frac{3K (1 - e^{-K(t - t_0)})^2 \cdot e^{(-K(t - t_0) - Z(t - t_r))}}{1 - (1 - e^{-K(t - t_0)})^{3B}} dt \quad \dots 3.29)$$

wobei die Integration, statt von t_r nach t_{\max} , von t_r nach $t = \infty$ erfolgen kann, weil Gleichung (3.28) eine vernachlässigbare Zahl von sehr alten Fischen angibt.

Die Biomasse pro Rekrut in Beständen, in denen das Wachstum von Individualfischen durch die VBGF bestimmt werden kann, ist gegeben durch folgende Gleichung, wenn $t_r = t_c$ (dem mittleren Alter, von dem an Z gilt):

$$\frac{B}{R} = w_{\infty} \left(\frac{1}{Z} - \frac{3e^{-K(t_r - t_0)}}{Z + K} + \frac{3e^{-2K(t_r - t_0)}}{Z + 2K} - \frac{e^{-3K(t_r - t_0)}}{Z + 3K} \right) \quad \dots 3.30)$$

Hierbei wird auch angenommen, daß $t_{\max} = \infty$, was für mittlere und hohe Z Werte einen vernachlässigbar kleinen Fehler ergibt (Ricker 1975).

Somit läßt sich die Nahrungskonsumption eines Fischbestands als Fraktion seiner Biomasse ausdrücken durch

$$\frac{Q}{B} = \frac{3K \int_{t_r}^{\infty} \frac{(1 - e^{-Kr_1})^2 \cdot e^{-(Kr_1 + Zr_3)}}{1 - (1 - e^{-Kr_1})^{3B}} dt}{\left(\frac{1}{Z} - \frac{3e^{-Kr_2}}{Z + K} + \frac{3e^{-2Kr_2}}{Z + 2K} - \frac{e^{-3Kr_2}}{Z + 3K} \right)} \quad \dots 3.31)$$

wobei $r_1 = t - t_0$, $r_2 = t - t_r$ und $r_3 = t - t_r$.

Die Gleichung ist nicht gerade schön und sie sieht komplex aus; sie hat jedoch nur 5 Parameter, nämlich

- K } - beide werden aus einer Wachstumsuntersuchung gewonnen
- t_0 }
- t_r - wird je nach Rekrutierungsalter festgelegt
- Z - wird aus einer Fangkurve gewonnen, oder aus Gleichung (4.22) in unausgebeuteten Beständen (siehe Kapitel 4)
- β - wird über ein Nahrungsausnutzungsexperiment und das oben beschriebene Modell bestimmt.

und kann deshalb sogar mit programmierbaren Taschenrechnern gelöst werden. Das unten angegebene Beispiel wurde mit einem Taschenrechner des Typs Hewlett Packard 41 C berechnet, und zwar unter Verwendung eines Programmes zur numerischen Integration, das auf der Simpson'schen Regel basiert.

Das hier vorgeschlagene Modell zur Berechnung von Q und Q/B ist hier nicht als Alternative zu den datenaufwendigen, aber genaueren Modellen gedacht, die in den letzten Jahren in mehreren Ländern (e.g. USA, Großbritannien, den Niederlanden oder Dänemark) vorgeschlagen und auch eingesetzt wurden, um aus Mageninhalten und anderen Angaben die Nahrungskonsumption von Fischen zu berechnen (siehe Andersen und Ursin 1977, Andersen 1982, Armstrong et al. 1983, Daan 1973, 1983, Pennington 1984), denn dafür ist das Modell nicht genügend ausbaufähig. Stattdessen wurde es - an einige Ideen in Paloheimo und Dickie (1970) anknüpfend - vorgeschlagen, um zu zeigen, wie die Ergebnisse einer bestimmten Klasse von Laborexperimenten mit Hilfe von Konzepten aus der klassischen Populationsdynamik ausgewertet werden können und zu Größen führen können, die recht schwer und dabei sehr kostenaufwendig auf direktem Wege berechnet werden können.

In diesem Zusammenhang erscheint die Größe Q/B besonders nützlich, weil sie als Input für das ECOPATH Programm von Polovina (1984) verwendet werden kann, ein Programm, das zur Konstruktion von stationären Ökosystemmodellen eingesetzt werden kann und nur solche Daten als Input benutzt, die relativ leicht, auch in den Tropen, gewonnen werden können (siehe Kapitel 6 für Details zu diesem Programm).

Zur Illustration der Berechnung von Q/B in tropischen Beständen und zugleich zur Darstellung der großen Unterschiede, die zwischen carnivoren und herbivoren Korallenfischen vorliegen, wird in dem unten gegebenen Rechenbeispiel der Zackenbarsch Epinephelus guttatus mit dem Engelfisch Holacanthus bermudensis verglichen, die beide aus Bermuda stammen (siehe Tab. 3.7 und 3.8 für detaillierte Angaben zu beiden Fischbeständen).

Das aus den Gleichungen (3.31) und den Daten in Tab. 3.8 gewonnene Hauptergebnis ist, daß ein Bestand von E. guttatus 0,76% seiner eigenen Biomasse pro Tag verzehrt, wohingegen ein Bestand von (herbivoren) Holacanthus bermudensis 3,20% seiner Biomasse täglich verzehrt. Tab. 3.9 und Abb. 3.3 geben die Ergebnisse einer Sensitivitätsanalyse von Gleichung (3.31) wieder, die nach Majkowski (1982) unternommen wurde. Wie

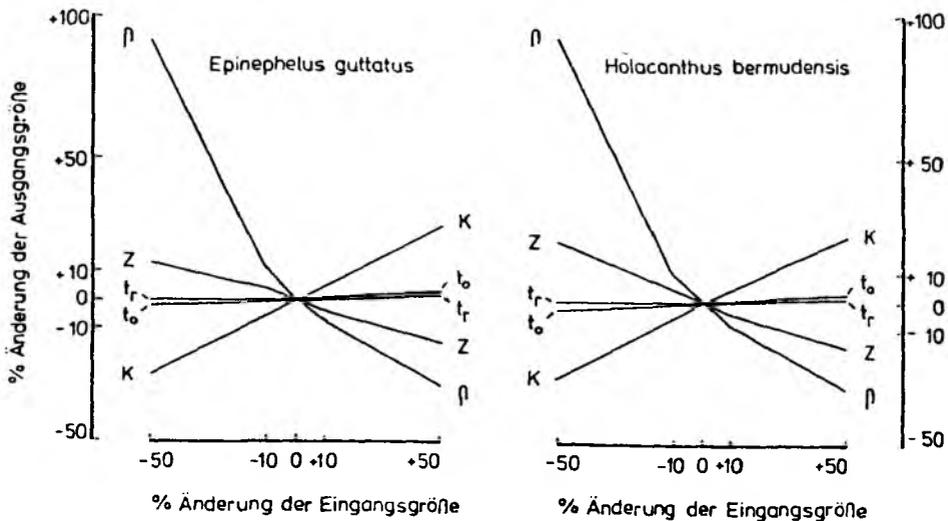


Abb. 3.3: Sensitivitätsanalyse der von Gleichung (3.31) bestimmten Werte von Q/B auf Änderungen der Eingangsparameter. Man beachte den hohen Effekt von β sowie die Tatsache, daß er dem Effekt von K entgegengesetzt ist, was bewirken wird, daß Fehleinschätzungen von W_∞ einen geringen Einfluß auf die erzielten Werte von Q/B haben werden (wenn z.B. W_∞ zu hoch geschätzt wird, dann werden sowohl K als auch β zu niedrig sein, aber sie werden einen entgegengesetzten Effekt auf Q/B haben).

Tab. 3.7: Daten zur Berechnung der Futterausnutzung (K_1) bei 28°C und des Parameters β in Holacanthus bermudensis (nach Daten in Menzel 1958 berechnet)^{a)}

	Gewicht ^{b)}	log W	K_1	$-\log (1-K_1)$
Gruppe I	66	1.820	0.222	0.109
Gruppe II	139	2.143	0.178	0.085
Gruppe III	256	2.408	-0.258 ^{c)}	-0.100
		$\bar{x} = 2.124$		$\bar{y} = 0.031$

- a) Es sollte hier erwähnt werden, daß die hier berücksichtigten Experimente mit einer Nahrung (die Algen Monostroma oxysperma und Enteromorpha satina) durchgeführt wurden, die nur zur Fettanlage, aber nicht zu einer Zunahme von Körpereweiß führte.
- b) Mittel der angegebenen Gewichtsspanne; diese Daten werden mit $W_{(\infty)} = 800$ benutzt.
- c) Man beachte die Tatsache, daß es hier im Prinzip möglich ist, negative Werte von K_1 zu verwenden (wenn auch ihre Interpretation Probleme stellt) solange sie den Wert von \bar{y} nicht an oder gar unter null drücken. Solche negativen Werte von K_1 , die entstehen, wenn Fische trotz Nahrungsaufnahme an Gewicht verlieren, können natürlich mit dem traditionellen Modell nicht genutzt werden, was unweigerlich zu Überschätzungen der mit diesem Modell berechneten K_1 -Werten führen muß.

Tab. 3.8: Eigenschaften und Parameter von Epinephelus guttatus und Holacanthus bermudensis, die zur Berechnung von Q/B relevant sind (nach Menzel 1958, 1960 und siehe Text)

Eigenschaft/ Parameter	<u>Epinephelus</u> <u>guttatus</u>	<u>Holacanthus</u> <u>bermudensis</u>
Asymptotisches Gewicht (g)	1880 a)	800 f)
K (1 Jahr)	0.24 a)	0.25 e)
t ₀ (Jahre)	0 b)	0 b)
t _r (Jahre)	0.35 c)	0.45 c)
β	0.136 ^{d)}	0.040 ^{f)}
z	0.64 a)	0.72 g)
Nahrung (im Experiment)	Fische (<u>Anchoa</u> , <u>Sardinella</u> und <u>Harengula</u>)	Algen (<u>Monostroma</u> und <u>Enteromorpha</u>)

- a) Von Thompson und Munro (1977); Z = 0.64 gilt für einen unbefischten Bestand und ist somit ein Wert von M.
 b) Angenommen, da keine zuverlässigen Werte erhältlich sind (hat in jedem Fall wenig Einfluß - siehe Text).
 c) Entsprechend einem Fisch von 1 g.
 d) Siehe Text und Abb. 3.2.
 e) Nach der Methode von Pauly und Munro (1984) bestimmt, basierend auf L_∞ und K-Werte für die verwandten Familien der Acanthuridae in Pauly (1978a).
 f) Siehe Tabelle 3.7
 g) Aus Gleichung (4.21) gewonnen, mit T = 28⁰C, L_∞ = 30 cm und K = 0.25; hier gilt auch Z = M.

Tab. 3.9: Einfache Sensitivitätsanalyse von Gleichung (3.31) (siehe auch Tab. 3.8, Abb. 3.3 und Text)

<u>Epinephelus guttatus</u>		<u>Holacanthus bermudensis</u>		
Eingabe a)	% b)	Eingabe a)	% b)	
K	0.360	126	0.375	123
	0.264	106	0.275	105
	0.240	100	0.250	100
	<u>0.216</u>	95	<u>0.225</u>	95
	0.120	74	0.125	73
t ₀	0.10	102	0.10	103
	0.05	101	0.05	101
	0.00	100	0.00	100
	<u>-0.05</u>	99	<u>-0.05</u>	99
	-0.10	98	-0.10	97
t _r	0.50	110	0.60	102
	0.40	103	0.50	100
	0.35	100	0.45	100
	<u>0.30</u>	100	<u>0.40</u>	100
	0.20	100	0.30	100
B	0.204	70	0.124	70
	0.150	92	0.091	92
	0.136	100	0.083	100
	<u>0.122</u>	111	<u>0.075</u>	110
	0.068	191	0.042	192
Z	0.960	85	1.080	84
	0.704	96	0.792	96
	0.640	100	0.720	100
	<u>0.576</u>	104	<u>0.648</u>	105
	0.320	113	0.360	121

a) Die hier verwendete Methode der Sensibilitätsanalyse variiert nur einen Parameter auf einmal; die Eingabewerte beziehen sich auf die veränderte Variable, wobei alle anderen auf die Werte, die unterstrichen sind, festgelegt wurden.

b) Als % der unterstrichenen Q/B-Eckwerte ausgedrückt

aus Abb. 3.3 zu ersehen ist, haben gleich-skalierte Änderungen der verschiedenen Parameter des Modells einen unterschiedlichen Einfluß auf das Endergebnis. In beiden Fällen erwies sich der Parameter β als der einflußreichste Parameter, während sich der Parameter t_r (für kleine Werte von t_r) als der Parameter mit dem geringsten Einfluß erwies. In der Tat zeigte sich in beiden Fällen die gleiche Reihenfolge der Bedeutung der 5 Parameter des Modells, nämlich

$$\beta > K > Z \gg t_o > t_r \quad \dots 3.32)$$

Die korrekte Art, diese Ungleichung in der Praxis zu verwenden, ist es, der exakten Bestimmung von β besonders viel Aufmerksamkeit zu schenken und nur solche Experimente zur Berechnung von β zu berücksichtigen, die unter Bedingungen durchgeführt wurden, die den Freilandbedingungen so ähnlich wie möglich waren. Für den Theoretiker ergibt sich aus (3.32), daß der Versuch gemacht werden sollte, leicht zu bestimmende Parameter zu identifizieren, mit denen β korreliert. Vielversprechende Kandidaten sind dabei die gewichtsspezifische Kiemenoberfläche und der gewichtsspezifische Routinestoffwechsel von Fischen, da diese Größen mit ihrer Futterausnutzungsrates stark korrelieren; dies ist auch kausal begründbar (siehe Pauly 1979b, 1981b).

Das Mehrfaktorenmodell (Gleichung 3.13) und das in der Zeit strukturierte Modell von Gleichung (3.31) können natürlich zu einem Komplexmodell verbunden werden, wobei sich dann die Möglichkeit ergibt, Q/B als Funktion von Umwelttemperatur, Futtertyp, Geschlecht, usw. auszudrücken. Die konkrete Berechnung eines solchen Modells sollte aber mit besseren Daten erfolgen als mit solchen, die dem Verfasser zur Zeit erhältlich sind. Die Aufgabe, ein solches Modell zu konstruieren und zu illustrieren wird deshalb Herrn Dipl.Biol. A. Temming (IfM, Abteilung für Fischereibiologie) überlassen, der dieses Thema im Rahmen seiner Dissertation über die Kliesche in der Kieler Bucht behandeln wird.

Kapitel 4

ZUR BESTIMMUNG DER STERBLICHKEIT VON TROPISCHEN FISCHEN

Einleitung

Neben den Fragen, die das Wachstum von Fischen betreffen, sind die, die sich auf ihre Sterblichkeit beziehen, von ausschlaggebender Bedeutung. Zuverlässige, jedoch arbeits- und kostensparende Methoden zu ihrer Bestimmung sind deshalb wichtig. Dies gilt besonders für tropische Bestände, wo die Artenfülle die Konzentration von Forschungsmitteln auf einige wenige Arten oft unmöglich macht.

Üblicherweise werden in der Fischereibiologie Sterblichkeiten als exponentielle Rate ausgedrückt, wie in der Gleichung

$$N_t = N_0 e^{-Zt} \quad \dots 4.1)$$

in der N_0 die Fische einer Population zum Zeitpunkt Null ausdrückt und N_t die verbliebene Population nach einer Zeit t . Dabei drückt Z die "totale" Sterblichkeit aus, d.h. die Summe aus "fischereilicher" (durch den Menschen direkt verursachter) Sterblichkeit (F) und der "natürlichen" Sterblichkeit (M), oder

$$Z = M + F \quad \dots 4.2)$$

Eine Hauptaufgabe der Fischereibiologie ist dabei neben der Bestimmung von Z dessen zuverlässige Trennung in seine zwei Bestandteile. Hier sollte auch erwähnt werden, daß das Modell (4.1) konstante Sterblichkeit voraussetzt; es gibt aber zahlreiche Methoden der Populationsdynamik, die es erlauben, diese Annahme einer konstanten Sterblichkeit auch zu prüfen - etwa die Fangkurven, wie weiter unten gezeigt wird. Dabei kann gezeigt werden, daß diese Annahme für die meisten Bestände von tropischen Nutztieren, die daraufhin untersucht worden sind, gültig ist (Pauly und Ingles 1981, Pauly et al. 1984, Ingles und Pauly 1984). In der Tat weisen gekrümmte Fangkurven, wenn sie unzweideutig sind und wiederholt auftreten, auf spezielle "Strategien" der untersuchten Tiere hin. Als Beispiele sind Kalmare diskutiert worden (Pauly 1984d und siehe weiter unten).

In den folgenden Paragraphen werden Fangkurven als Methode zur Bestimmung von Z und vom Autor berechnete empirische Gleichungen zur Bestimmung von M diskutiert. Es gibt natürlich andere Methoden zur Bestimmung von Z und M , auch in tropischen Beständen (siehe Pauly 1984a, Kap. 5). Die beiden hier vorgestellten Methoden haben gegenüber anderen den Vorteil, daß sie besonders zuverlässig und kosteneffektiv sind (etwa im Vergleich zu Markierungsexperimenten).

Alters- und längenbezogene Fangkurven

Eine in hohen Breiten sehr häufig benutzte Methode zur Bestimmung von Z ist die Methode der Fangkurve, die von Beverton und Holt (1956) und Ricker (1975, Kap. 2) detailliert diskutiert wurde. Im wesentlichen besteht die Methode aus einem Plot des natürlichen Logarithmus der Anzahl der Fische in bestimmten Altersgruppen auf das (relative) Alter (t'), oder

$$\log_e N = a + bt' \quad \dots 4.3)$$

wobei Z gleich dem absoluten Wert der Steigung des rechten, geraden Arms der Fangkurve ist (Abb. 4.1) Dabei gelten die folgenden Annahmen:

- i) $F+M$ ergab in allen Altersgruppen, die zur Berechnung von b herangezogen wurden, dieselbe Summe;
- ii) diese Altersgruppen wurden alle in denselben Anzahlen rekrutiert, oder die Fluktuationen waren gleich und rein zufällig (ohne zu- oder abnehmendem Trend);
- iii) es galt für alle diese Altersgruppen dieselbe Wahrscheinlichkeit, vom Fanggerät erfaßt zu werden, und
- iv) die benutzte Probe war groß genug und umfaßte genügend Altersgruppen, um die mittlere Population zur Zeit der Untersuchung zu repräsentieren.

Die bereits erwähnten Autoren diskutieren diese Annahmen und den Effekt ihrer teilweisen Gültigkeit auf Schätzungen von Z . Um möglichst viele Fische in die Berechnung von Z einzubeziehen (d.h. um der Annahme (iv) Gültigkeit zu verleihen), werden oft die Proben, die zur Konstruktion von Fangkurven herangezogen werden, wie folgt in drei Stufen gewonnen:

- i) eine große Anzahl von Fischen wird gemessen;
- ii) das Alter der Fische einer Unterprobe wird bestimmt und ein Längen- Altersschlüssel wird konstruiert, und
- iii) die Fische in Probe (i) werden, je nach ihrer Länge, einem entsprechenden Alter mittels des in (ii) errechneten Längen- Altersschlüssels zugeordnet.

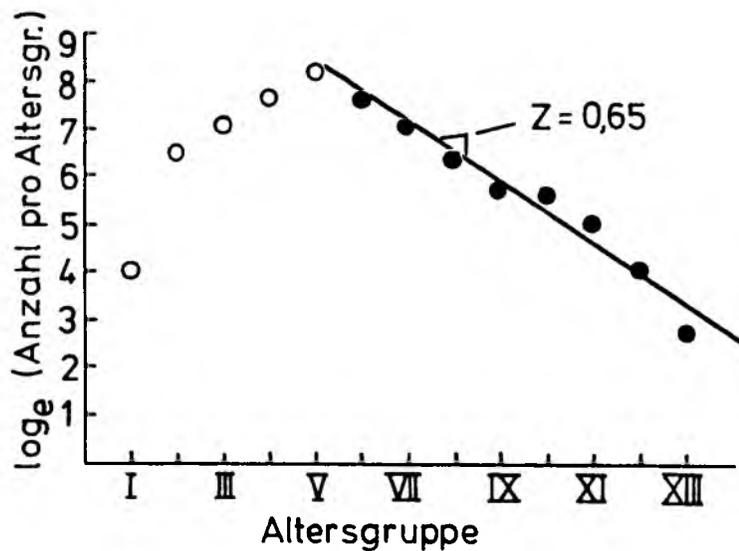


Abb. 4.1: Altersbezogene Fangkurve des Spariden *Pagrus pagrus* (aus Manooch und Huntsmann 1977, verändert)

Die indirekte Prozedur wurde von Fridrikson (1934) vorgeschlagen. Sie wird zum Beispiel in Gulland (1966) oder Allen (1966) diskutiert; Manooch und Huntsman (1977) benutzten sie zur Konstruktion der Fangkurve in Abb. 4.1. Doch ist diese Prozedur kaum auf tropische Fische angewandt worden. Die wenigen Autoren, die Fangkurven benutzt haben, haben diese direkt konstruiert und sich dabei auf eine kleinere Anzahl von Fischen gestützt. Dies ist eine Prozedur, die in einigen Fällen sogar verlässlichere Ergebnisse liefert als die umständlichere indirekte Prozedur (Kimura 1977).

Ein Hauptnachteil von diesen "altersbezogenen" Fangkurven* (Gleichung 4.3) ist, daß sie nicht auf Tiere verwandt werden können, deren Individualalter nicht bestimmt werden kann (z.B. bei Garnelen), oder für die die Altersbestimmung - etwa durch Tagesringe - zu aufwendig ist (bei den meisten tropischen Fischen). "Längenbezogene Fangkurven", wie unten gezeigt wird, erlauben die Anwendung des Konzeptes einer Fangkurve auf Tiere, deren Alter nicht einzeln bestimmt worden ist. Außerdem können direkt große Längenmeßreihen benutzt werden, ohne daß die Berechnung eines Längen- Altersschlüssels erforderlich ist. Die Schätzung von Z über eine längenbezogene Fangkurve wird wie folgt vorgenommen:

- i) Zusammenfassung vieler kleiner Längengruppen zu einer einzigen großen Probe, die die untersuchte Population adäquat repräsentiert und eine stationäre Altersverteilung simuliert (s.u.);
- ii) Konstruktion der Kurve selbst, basierend auf der großen Probe in i) und einem Paar von Wachstumsparametern (gewöhnlich L_{∞} und K der VBGF; andere Parameter und Gleichungen sind aber auch möglich) und
- iii) Bestimmung von Z über den absoluten Wert der Steigung des rechten Arms der Kurve.

Eine Zusammenfassung von kleineren (z.B. monatlichen) Proben ist erforderlich, um der Annahme konstanter -oder schwachfluktuierender- Rekrutierung gerecht zu werden, die allen Fangkurvenformen eigen sind. Die erzielten "mittleren" Proben beschreiben dann eine mehr oder weniger stationäre Population, von der Z legitimerweise geschätzt werden kann (siehe Baranov 1918 oder Beverton und Holt 1956). Dieses Zusammenfassen von Proben über wenigstens ein Jahr ist besonders bei kurzlebigen Tieren erforderlich (z.B. bei tropischen Garnelen und neritischen Fischen), deren

* ähnlich wie bei gewöhnlichen Uhren, die nach Erfindung der Digitaluhr zu "Analoguhren" wurden, sind die gewöhnlichen Fangkurven mit der Entwicklung von "längenbezogenen Fangkurven" zu "altersbezogenen Fangkurven" aufgewertet worden. Das Phänomen selbst ist alt; schon der Bürger als Edelmann fand heraus, daß er "Prosa" sprach...

Populationen durch Rekrutierungspulse einmal, oder häufiger, zweimal jährlich fast vollständig erneuert werden (Pauly und Navaluna 1983). Um zu verhindern, daß eine einzige (monatliche) Probe die Gesamtprobe zu stark beeinflusst, sollten den einzelnen (monatlichen) Proben dasselbe Gewicht gegeben werden. Dies kann dadurch erfolgen, daß sie vor der Zusammenfassung zur Gesamtprobe als % Längenverteilungen ausgedrückt werden. Alternativen zur gleichen Gewichtung aller benutzten Proben sind leicht zu entwickeln. Diese sollten besonders dann berücksichtigt werden, wenn die erhältlichen Proben (a) in ihrem Umfang stark variieren und / oder (b) in sehr unregelmäßigen Abständen gesammelt wurden. Ein Beispiel sei nur eine einzige Probe in der "Wintersaison" und sehr viele Proben in der "Sommersaison", gerade wenn junge Tiere in den Bestand rekrutiert werden.

Die oben erwähnte ELEFAN - Programmreihe, die sich auf längenbezogene Fangkurven von Z stützt, berücksichtigt den oben genannten Fall (a) dadurch, daß die Einzelproben nach automatischer Umrechnung zu % Proben mit der Quadratwurzel des Probenumfangs gewichtet werden, bevor sie zu einer Gesamtprobe zusammengefaßt werden. Dies hat zum Beispiel das Ergebnis, daß die Frequenzen einer Probe mit dem Umfang $N = 1000$ gegenüber einer Probe mit dem Umfang $N = 100$ nicht 10, sondern nur 3,2 mal mehr "zählen".

Hinter dieser Form der Gewichtung steht die Betrachtung, daß der Standardfehler der meisten Statistiken proportional zur Quadratwurzel des Umfangs ist (siehe Sachs 1974). Den oben genannten Fall (b) berücksichtigen die ELEFAN - Programme dadurch, daß den Einzelproben ein "Zeitgewicht" gegeben werden kann. Dieses Zeitgewicht ist, nachdem die Proben wie im Fall (a) gewichtet wurden, proportional dem kleinsten Zeitintervall, das eine Probe von einer unmittelbar vor oder nach ihr gesammelten Probe trennt. Diese "Zeitgewichte" bewirken, daß zeitlich isolierte Proben ein größeres Gewicht bekommen als Proben einer Saison, in der besonders häufig gesammelt wurde.

Diese verschiedenen Methoden zur Manipulation von Längenfrequenzproben haben gewiß einen handwerklichen "Touch". Doch war es bis vor kurzem ungewöhnlich, Längenproben zur direkten Sterblichkeitsbestimmung heran-

zuziehen. Dies führte zu dem Ergebnis, daß eine für solche Proben ad-
äquate Theorie erst entwickelt werden muß. Eine im Februar 1985 durchge-
führte, vom Autor mitinitiierte internationale Konferenz über "The Theory
and Application of Length-Based Fish-Stock Assessments", die vom Inter-
national Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), dem
Kuweit Institute of Scientific Research (KISR) und der Welternährungs-
organisation der Vereinten Nationen (FAO) gemeinsam mitgetragen wurde,
hat wesentlich dazu beitragen, diese Lücke zu füllen (Pauly und Morgan,
im Druck). Insbesondere wurden objektive Kriterien gegeben, um
die Güte von Längenproben zu beurteilen. Für die Zeit bis zum Erscheinen
der "Proceedings" dieser Konferenz wird hier eine Tabelle (4.1) reprodu-
ziert, die subjektive, auf Erfahrung basierende Kriterien für die Beur-
teilung von Längenfrequenzproben gibt.

Es gibt zahlreiche Methoden, mit denen eine längenbezogene Fangkurve
konstruiert werden kann, wenn eine die stationäre Population repräsen-
tierende Gesamtprobe erhalten worden ist. Doch ist allen diesen Methoden
gemeinsam, daß sie der Tatsache Rechnung tragen müssen, daß das Wachs-
tum von Fischen und den meisten Wasserorganismen nicht linear ist, son-
dern sich mit zunehmendem Alter und zunehmender Größe verlangsamt.
Diese Verlangsamung hat den Effekt, daß alte Längengruppen mehr Alters-
gruppen enthalten als jüngere Längengruppen - oder, anders ausgedrückt:
größere Fische brauchen länger, um eine bestimmte Längengruppe zu
verlassen, sie "stauen" sich. Dieses "Stauen", das in den Längensklassen,
die alte Fische enthalten, viel stärker ist als in den Längensklassen,
die jüngere Fische enthalten, ist glücklicherweise sehr einfach zu korrigieren.
Die erste Methode, mit der der Staueneffekt korrigiert werden kann, besteht
einfach darin, daß die Zahl von Fischen (N) in jeder Längensklasse (i) mit
der mittleren Wachstumsrate (dl_i/dt) der Fische in eben dieser Klasse zu
multiplizieren. Dies führt zu dem Modell

$$\log_e N \cdot (dl/dt) = a + bt' \quad \dots 4.4)$$

in der t' das relative Alter der Fische der Klasse i ist und über die VBGF
als

$$t' = \frac{1}{K} (-\log_e (1 - \frac{L_i}{L_\infty})) \quad \dots 4.5)$$

gewonnen ist, wobei L_i der Median der Klasse i ist. Das relative Alter
kann hier anstatt des absoluten Alters (das den Parameter t_0 der VBGF

Tab. 4.1: Kriterien zur Beurteilung der Zuverlässigkeit von Längenhäufigkeitsdaten, die zur Bestimmung von Z herangezogen werden sollen^{a)}. (Modifiziert von Munro, 1982)

Gesamtprobenumfang (Anzahl von gemessenen Fischen)	Periode (in Monaten) während der die Längenmessungen vorgenommen wurden				
	12	6	3	2	1
1 - 100	0	0	0	0	0
101 - 500	0	0	1	2	2
501 - 1000	1	1	2	3	4
1001 - 1500	1	2	3	4	5
> 1500	2	3	4	5	5+

- 0 = unbrauchbar
- 1 = schlecht
- 2 = annehmbar
- 3 = gut
- 4 = sehr gut
- 5 = ausgezeichnet

a) Es ist dabei angenommen, daß (1) die Proben eine weite Spanne von Längen umfassen, daß (2) Netzselektion berücksichtigt wird, und daß (3) die Einzelproben aus den verschiedenen Monaten ungefähr gleich groß sind.

erfordern würde) verwendet werden, weil der wichtige Teil der Fangkurve nicht der Achsenabschnitt, sondern die Steigung ist. Abb. 4.2 gibt ein Beispiel einer Fangkurve dieser Art, basierend auf den Daten von Tab. 4.2. Die Fangkurvengleichung (4.4) hat den Vorteil, daß sie es erlaubt, die Nichtberücksichtigung des oben besprochenen Staueffektes exakt zu berechnen. Dies wird erreicht durch Umschreiben der Gleichung (4.4) in die Form

$$\log_e N + \log_e (dl/dt) = a + bt' \quad \dots 4.6)$$

und

$$\log_e N = a + bt' - \log_e (dl/dt) \quad \dots 4.7)$$

Die VBGF hat aber als erste Ableitung (d.h. als Wachstumsrate) die Form

$$\log_e dl/dt = \log_e (K \cdot L_{\infty}) + K(t' - t_0) \quad \dots 4.8)$$

wenn Logarithmen auf beiden Seiten genommen werden. Das Einsetzen von (4.8) in (4.7) ergibt

$$\log_e N = a + bt' - \log_e (K \cdot L_{\infty}) - K(t' - t_0) \quad \dots 4.9)$$

und

$$\log_e N = a + bt' - \log_e (K \cdot L_{\infty}) - (Kt') + (Kt_0) \quad \dots 4.10)$$

Nun hat Gleichung (4.10) mit Bezug auf die Variablen N und t' drei Konstanten, nämlich a, $\log_e (KL_{\infty})$ und $\log_e (Kt_0)$. Da Z aus einer Steigung ermittelt wird, können diese drei Konstanten zu einer einzigen zusammengefaßt werden (a'). Die Fangkurvengleichung kann nun neugeschrieben werden als

$$\log_e N = a' + bt' - Kt' \quad \dots 4.11)$$

und

$$\log_e N = a' + (b - K) t' \quad \dots 4.12)$$

Tab. 4.2: Daten zur Bestimmung von Z im Philippinischen Zackenbarch *Epinephelus sexfasciatus*; die dazugehörigen Wachstumsparameter sind $L_{\infty} = 30.9$ cm und $K = 0.51$ ^{a)}

Untere Klassengrenze (cm)	Median (cm)	N ^{b)}
4	5	5
6	7	29
8	9	114
10	11	161
12	13	143
14	15	118
16	17	61
18	19	50
20	21	32
22	23	17
24	25	4
26	27	4

a) Aus Pauly und Ingles 1981 (siehe auch Pauly 1984a, Kap. 5).

b) Aus zahlreichen monatlichen Einzelproben zusammengestellt.

als neue Gleichung für eine neue längenbezogene Fangkurve. Daraus ergibt sich, daß die totale Sterblichkeit bestimmt wird aus

$$Z = -b + K \quad \dots 4.13)$$

und daß die Nichtberücksichtigung der Korrektur für nichtlineares Wachstum (d.h. der Gebrauch von $\log_e N$ anstatt $\log_e(N \cdot dl/dt)$ als Ordinate einer längenbezogenen Fangkurve) zu einem Fehler führt, der gleich K ist. Diese Ergebnis führt zu zwei Anwendungen:

- i) es ist möglich geworden, Werte von "Z", die ohne Berücksichtigung des Staueffektes berechnet wurden, nachträglich zu korrigieren (z.B. die Werte von Z in Baranov 1918, Berry 1970 und Nzioka 1983), und
- ii) die Berechnung von Z-Werten ist einfacher geworden, da es möglich ist, den Staueffekt vorläufig zu ignorieren und dem absoluten Wert der Steigung der so erhaltenen Fangkurve nachträglich den Wert von K zuzuaddieren.

Wenn K unbekannt ist, können die oben genannten Gleichungen natürlich auch verwendet werden; in solchen Fällen wird der Wert 1 (eins) anstatt des Wertes von K an den entsprechenden Stellen verwendet. Als Ergebnis wird dann Z/K bzw. $(Z-K)/K$ (d.h. $(Z/K)-1$) anstatt Z herauskommen.

Ein anderer Typ von längenbezogenen Fangkurven ist gegeben durch

$$\log_e N_i / \Delta t_i' = a + bt_i' \quad \dots 4.14)$$

wobei N_i und t_i' wie oben definiert sind und wobei t_i' die Zeit ist, die von den Fischen im Durchschnitt gebraucht wird, um durch die Längensklasse i zu wachsen. Diese Gleichung berücksichtigt deshalb den Staueffekt durch eine Korrektur, die der Korrektur in Gleichung (4.6) invers proportional ist, d.h.

$$\Delta t_i' = \frac{1}{K} (-\log_e \left(\frac{L_\infty - L_{2i}}{L_\infty - L_{1i}} \right)) \propto \frac{1}{dL_i/dt} \quad \dots 4.15)$$

wobei L_{1i} und L_{2i} die untere, bzw. obere Grenze der Klasse i darstellen. Gleichung (4.14), die in dieser Form von J.A.Gulland (pers. Mitteilung) dem Verfasser vorgeschlagen wurde (siehe Pauly 1980b) und auch in

Gulland (1983) kurz vorgestellt wurde, ist in den letzten Jahren von zahlreichen Autoren verwendet worden. Es wird deshalb vorgeschlagen, daß sie - anstatt Gleichung (4.4) - als Standard benutzt wird. In Abb. 4.2 und 4.3 wird illustriert, daß beide Formen von längenbezogenen Fangkurven bei gleichen Ausgangsdaten dasselbe Ergebnis liefern.

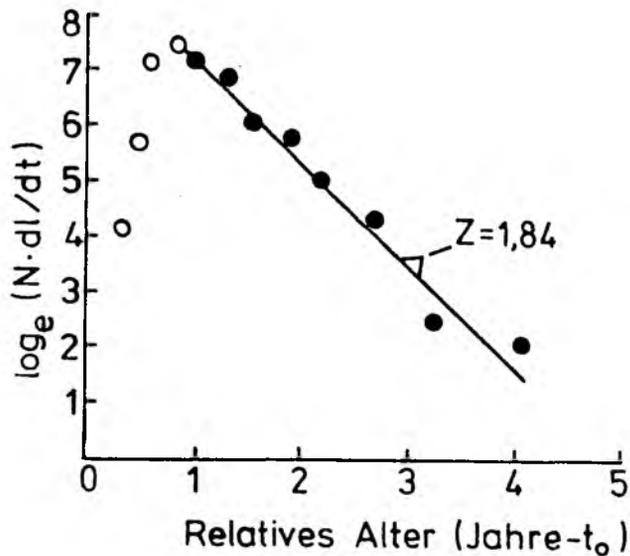


Abb. 4.2: Längenbezogene Fangkurve für den Zackenbarsch Epinephelus sexfasciatus (siehe auch Tab. 4.2 und Text)

Die Korrektur für den Stau effekt ist in beiden Formen von längenbezogenen Fangkurven, die bisher vorgestellt worden sind, eine Annäherung. Dies wird einsichtig, wenn man die Tatsache berücksichtigt, daß Sterblichkeit nicht nur zwischen den Längenklassen, sondern auch innerhalb jeder Längenklasse stattfindet. Der Median einer Längenklasse stimmt daher nicht exakt mit mittleren Länge der Fische einer Längenklasse überein. Die exakte Ausgangsgleichung für eine längenbezogene Fangkurve ist (P. Sparre, Charlottenlund, pers. Mitt.):

$$N_{(t_1, t_2)} = N_{t_1} \cdot e^{-Z(t_1 - t_{L1})} \cdot E(1 - e^{-Z\Delta t}) \quad \dots 4.16)$$

oder

$$\log_e N_{(t_1, t_2)} = Zt_1 + Zt_{L1} + \log_e N_{t_1} \cdot E(1 - e^{-Z\Delta t}) \quad \dots 4.17)$$

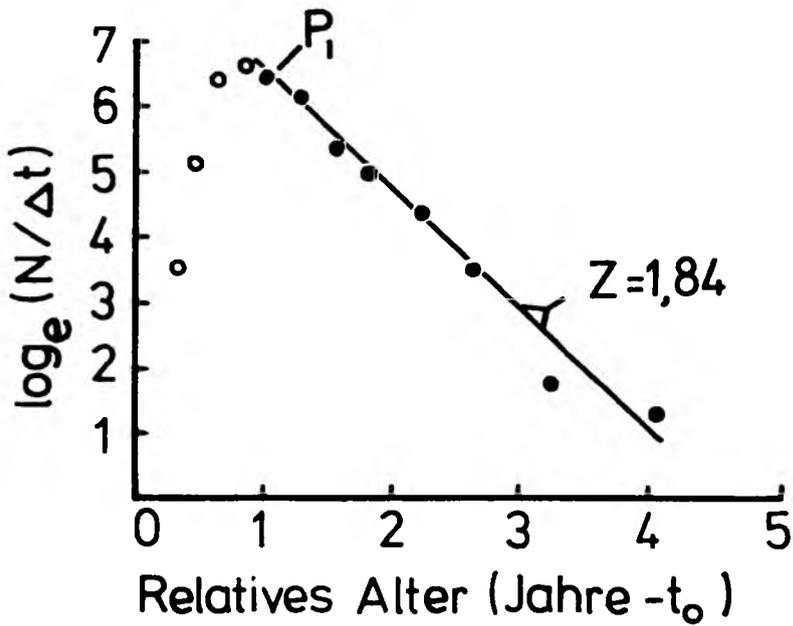


Abb. 4.3: Längenbezogene Fangkurve für den Zackenbarsch Epinephelus sexfasciatus (siehe auch Abb. 3.5 und Text)

wobei $N(t_1, t_2)$ die Anzahl der Fische zwischen dem Alter t_1 und t_2 ist (mit $\Delta t = t_2 - t_1$), t_L das Alter ist, das der Länge L' entspricht (für Definition siehe unten) und $E = F/Z$. Gleichung (4.17) leitet nach einigen Umformungen zu

$$\log_e \left[\frac{N_i}{(1 - \exp - Z \Delta t)} \right] = a - Z t' \quad \dots 4.18$$

wo N_i und Δt_i wie oben definiert sind und wo t' das relative Alter ist, daß der unteren Grenze der Klasse i entspricht. Diese Gleichung hat den Nachteil, daß sie nur iterativ gelöst werden kann (indem etwa Werte von Z , die aus Gleichung (4.14) gewonnen wurden, zum Initiieren der Iteration benutzt werden). Andererseits liefert die Gleichung Ergebnisse beliebiger Präzision und kann daher zum Prüfen der Werte von Z verwendet werden, die aus den Gleichungen (4.4) und (4.14) gewonnen wurden.

Ausführliche Tests dieser Art ergaben, daß die Gleichungen (4.4) und (4.14) Werte von Z liefern, deren Abweichung vom wahren Wert (bestimmt durch Gleichung (4.18) weit weniger als 1% beträgt. Der Hauptnutzen von

Gleichung (4.18) wird deshalb darin liegen, daß sie es ermöglicht festzustellen, daß die einfachen Gleichungen, die hier vorgeschlagen werden (insbesondere Gleichung 4.14) zu akzeptablen Schätzwerten von Z führen und daß der Rechenaufwand, den Gleichung (4.18) zu ihrer Lösung erfordert, in den meisten Fällen nicht erforderlich ist.

Im Gegensatz zu altersbezogenen Fangkurven kann aus längenbezogenen Fangkurven wegen ihrer höheren Auflösung eine Reihe von Zusatzinformationen - über einen Schätzwert von Z hinaus - gewonnen werden, wie im Folgenden erläutert wird. Hierzu wird der Einfachheit halber Gleichung (4.14) als Standardmodell einer längenbezogenen Fangkurve benutzt.

Wie oben erläutert wurde, wird bei einer Fangkurve angenommen, daß der rechte, abnehmende Ast der Kurve Fische repräsentiert, die vom Fanggerät voll erfaßt werden, d.h. bei denen die (relative) Fangwahrscheinlichkeit "P" ("probability of capture") definitionsgemäß eins (1) ist. Daraus geht hervor, daß der erste Punkt zur Linken einer Fangkurve, der zu der Berechnung von Z herangezogen wird (d.h. auf dem geraden Ast der Kurve sitzt), auch den ersten Punkt darstellt, für den $P = 1$.

Dieser Punkt, als P_1 in Abb. 4.2, 4.3 und 4.4 gekennzeichnet, entspricht somit der Längenklasse, deren untere Grenze die Länge L' hat, die von Beverton und Holt (1956) definiert wurde als "eine Länge, die nicht kleiner ist als die kleinste Länge von Fischen, die in Fangproben vollends repräsentiert sind". Wenn L' bestimmt worden ist, kann wiederum Z durch eine Gleichung von Beverton und Holt bestimmt werden. Sie hat die Form

$$Z = \frac{K (L_{\infty} - \bar{L})}{\bar{L} - L'} \quad \dots 4.19)$$

in der L_{∞} und K Parameter der VBCF sind und L die mittlere Länge der Fische in den Fangproben (oder in einer einzigen, repräsentativen Fangprobe) von L' aufwärts bezeichnet. Wenn eine Fangkurve von P_1 an gerade ist, müssen Gleichung (4.19) und die Fangkurve dasselbe Z ergeben. Tun sie das nicht, so ist der Quotient $A = Z_{\text{mittl. Länge}} / Z_{\text{Fangk.}}$ ein Maß dafür, in wie weit die Annahme konstanter Sterblichkeit, auf die die Gleichung (4.19) aufbaut, auch erfüllt ist. Hier wurde Z der Fangkurve als Bezugsgröße genommen um klar zu machen, daß sich eine längenbezo-

gene Fangkurve von der oft benutzten Gleichung (4.19) darin unterscheidet, daß letztere konstante Sterblichkeit voraussetzt, während die Fangkurve es erlaubt, die Konstanz oder Nichtkonstanz von Z über die Linearität bzw. Nichtlinearität der Fangkurve zu prüfen (z.B. mittels des Linearitätstest in Guilford und Fluchter 1978, Seiten 277 - 280). Es gibt eine Reihe von Problemen, die Nichtlinearität bei längenbezogenen Fangkurven hervorrufen können:

- i) Falsche Identifizierung des Punktes P_1 ;
- ii) zu hohes "Alter" beim letzten Punkt zur Rechten der Kurve infolge der Transformation von L in t' mittels Gleichung (4.5);
- iii) Annahme von konstanter Fangwahrscheinlichkeit jenseits von P_1 ist nicht erfüllt;
- iv) Die Daten entstammen einem nicht stationären Bestand (d.h. Rekrutierung oder Sterblichkeiten haben einen abnehmenden oder zunehmenden Trend); und
- v) die Sterblichkeit im untersuchten Bestand ist größen- oder altersabhängig.

Zur Verhinderung von (i) genügt es in der Regel, P_1 als den Punkt zu nehmen, der unmittelbar rechts vom höchsten Punkt der Fangkurve liegt, da angenommen werden kann, daß jener höchste Punkt immer noch einen Bereich der Kurve beschreibt, in dem die Fische nicht vollständig selektiert/rekrutiert sind (diese explizite Regel stammt von Robson und Chapman (1961). Ursprünglich für altersbezogene Fangkurven aufgestellt, gilt sie ebenso für längenbezogene Kurven). Das Problem (ii) ist charakteristisch für längenbezogene Fangkurven und entsteht dann, wenn die größten Fische in einer Längenprobe, die in eine Fangkurve umgewandelt werden soll, eine Größe haben, die knapp unter dem verwendeten Wert für L_∞ liegen (etwa wenn $L_{\max} > L_\infty \cdot 0.95$). In diesen Fällen werden oft bei der Anwendung von Gleichung (4.5) unrealistisch hohe Werte von t' produziert. Sie sind daran zu erkennen, daß sie rechts von der als verlängert gedachten Fangkurve liegen (siehe Abb. 4.4). Dieses Problem ist, nebenbei bemerkt, analog den Problemen, die bei der Anwendung von R. Jones "Length Cohort Analysis" auftreten, wenn zu kleine Werte für L_∞ benutzt werden (Pereiro 1984).

Tab. 4.3: Daten zur Bestimmung von Z im Philippinischen "Wittling" Sillago sihama; die dazugehörigen Wachstumsparameter sind $L_{\infty} = 23.5$ cm und $K = 0.70$ ^{a)}

<u>Untere Klassengrenze (cm)</u>	<u>Median (cm)</u>	<u>N ^{b)}</u>
6	6.5	0.893
7	7.5	7.60
8	8.5	21.1
9	9.5	56.5
10	10.5	75.6
11	11.5	81.6
12	12.5	122
13	13.5	121
14	14.5	79.5
15	15.5	45.9
16	16.5	32.5
17	17.5	29.2
18	18.5	14.6
19	19.5	7.37
20	20.5	3.49
21	21.5	1.09
22	22.5	1.05

a) Aus Pauly 1982c (siehe auch Ingles und Pauly 1984)

b) Aus zahlreichen monatlichen Einzelproben zusammengestellt, die in %-Werten ausgedrückt waren.

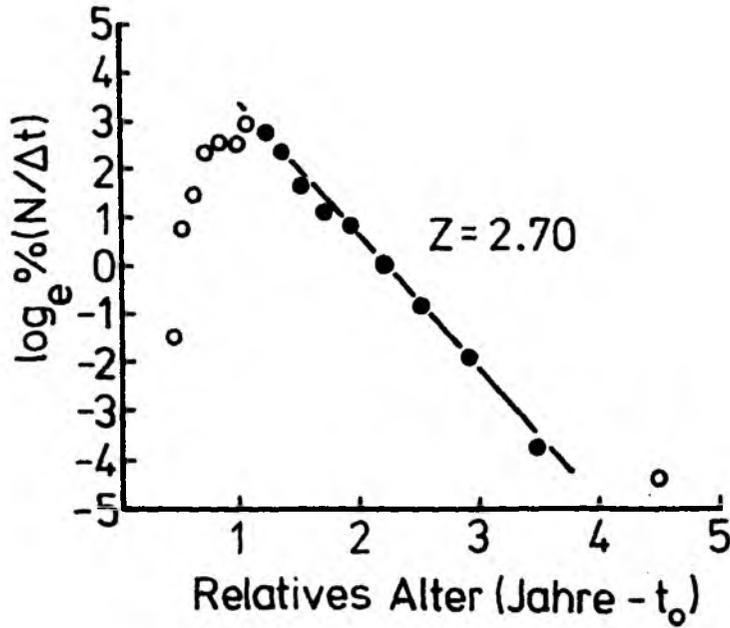


Abb. 4.4: Längenbezogene Fangkurve für den "Wittling" *Sillago sihama*; man beachte den Punkt zur Rechten der Kurve, der so nahe an L_{∞} lag, daß er bei der Transformation Länge \rightarrow Alter ein zu hohes Alter produzierte (siehe Tab. 4.3 und Text)

Probleme (iii) und (iv) können eigentlich nicht ohne exakte Kenntnis der Biologie, insbesondere des Verhaltens und der Dynamik der untersuchten Tiere und ihrer Reaktion auf das Fanggerät gelöst werden. Diese Probleme sind jedoch nicht spezielle Probleme längenbezogener Fangkurven, sondern treten auch bei altersbezogenen Fangkurven auf. Der Leser - oder die Leserin - sei deshalb auf Ricker (1975, Kapitel 2) verwiesen, der sich gründlich mit der Theorie von Fangkurven beschäftigt.

Punkt (v) letztlich stellt eigentlich kein Problem dar, sondern eher eine Information. Wenn ein Datensatz von den Problemen (i) bis (iv) frei ist und immer noch eine nichtlineare Fangkurve produziert, so kann daraus gefolgert werden, daß die untersuchten Tiere einer größen- und/oder altersabhängigen Sterblichkeit unterliegen, wie es vielerorts, zum Beispiel bei Kalmaren vermutet wird (siehe Abb. 4.5).

Bis hierher befaßte sich die Diskussion von längenbezogenen Fangkurven ausschließlich mit dem rechten, absteigenden Ast der Kurve - wie es bisher bei altersbezogenen Fangkurven auch der Fall war. Längenbezogene Fangkurven haben aber den Vorteil, daß ihr aufsteigender linker Ast auch zur Informationsgewinnung herangezogen werden kann. Über ihn können Informationen über die Eigenschaften des Geräts, mit dem die Probe gewonnen wurde, und/oder Informationen über den Rekrutierungsvorgang

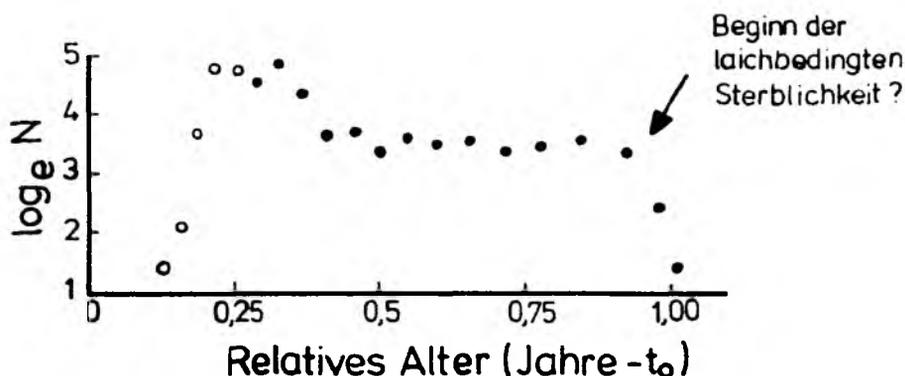


Abb. 4.5: Beispiel einer nichtlinearen längenbezogenen Fangkurve: der Riesenkalmar *Dosidocus gigas* aus dem Golf von Kalifornien. Die Kurve bestätigt die Annahme, daß die Sterblichkeit nach dem Laichen erhöht ist (aber siehe Diskussion der Ausgangsdaten in Pauly 1984d). Man beachte auch, daß in dieser Kurve untransformierte $\log_e N$ -Werte benutzt wurden (siehe Text)

der Tiere gewonnen werden (der Einfachheit halber wird hier aber von "Selektion" und "Selektionskurven" gesprochen; weiter unten wird dieser "Selektionsvorgang" präziser gefaßt werden).

Die Betrachtung der linken Seite einer längenbezogenen Fangkurve führt schnell zu dem Schluß, daß im Grunde Tiere "fehlen", d.h. daß mehr Tiere hätten gefangen werden können, hätte das Fanggerät "unselektiv" gefangen. Einen Eindruck von der Anzahl der Tiere, die von einem vollkommen nichtselektiven Fanggerät gefangen worden wären, erhält man, wenn man die folgenden Punkte betrachtet:

- i) Die Tiere, die vom Punkt P_1 an berücksichtigt werden, sind mit einem Gerät mit der Fangwahrscheinlichkeit 1 gefangen worden und erleiden die Sterblichkeit Z (dies sind Definitionen, s.o.);
- ii) Die Tiere in der Längensklasse, die direkt vor der Längensklasse mit den kleinsten gefangenen Tieren (L_{\min}) liegt, haben eine Fangwahrscheinlichkeit von 0 und erleiden die Sterblichkeit M (dies sind ebenfalls Definitionen); und
- iii) Der Übergang zwischen Z und der Sterblichkeitsanstieg ist längenproportional (dies ist eine akzeptable Annahme, da Fanggeräte die Tiere größenabhängig und nicht altersabhängig fangen).

Wenn (i), (ii) und (iii) gelten, so kann die Anzahl an Tieren, die im Bestand vorhanden waren, berechnet werden, indem die Methode, die auf Tab. 4.4 illustriert ist, angewandt wird. Von diesen Zahlen ausgehend ist es dann ein Leichtes, die Fangwahrscheinlichkeiten zu erhalten. Dies geschieht, indem man für jede Längensklasse die Anzahl gefangener Tiere durch die berechnete Anzahl an Tieren im Bestand dividiert; (siehe Tab. 4.4). Aus solchen Fangwahrscheinlichkeiten kann dann leicht die Länge ermittelt werden, bei der die Fangwahrscheinlichkeit P gleich 0.5 ist (siehe Tab. 4.4). In dieser Form spielt sie als L_{50} oder L_c ("mean length at first capture") in der Populationsdynamik eine große Rolle. Wie aus einer Sensitivitätsanalyse hervorgeht, ist der Wert von L_c gegenüber dem Wert von M , der für seine Berechnung benutzt wird, ziemlich unempfindlich (Abb. 4.6). Es wird daher in den meisten Fällen ausreichen, $M = Z$ zu setzen

Tab. 4.4: Illustration der Methode zur Bestimmung von Fangwahrscheinlichkeiten und L_C über den linken, aufsteigenden Ast einer längenbezogenen Fangkurve

Klassengrenzen [cm] ^{a)}		Median $\frac{L_1 + L_2}{2}$	Anzahl gefangen (C_i)	Δt (von Median zu Median) ^{b)}	Sterblichkeit I (M \rightarrow Z) ^{c)}	Sterblichkeit II (Mittelwerte) ^{c)}	Anzahl erhältlich (N_i) ^{d)}	$P=C_i/N_i$ ^{f)}
untere L_1	obere L_2							
2	4	3	[0]	-	[M = 1.14]	-	-	[0]
4	6	5	5	0.158	1.28	1.35	448	0.0112
6	8	7	29	0.171	1.42	1.49	362	0.0801
8	10	9	114	0.188	1.56	1.63	281	0.4057
10	12	11	161	0.208	1.70	1.77	207	0.7778
12=L'	14	13	[143]	-	[Z = 1.84]	-	[143] ^{e)}	[1.00]

- a) Die tatsächlich oberen Klassengrenzen sind 3.999, 5.999 usw., wurden aber der Einfachheit halber aufgerundet.
- b) Bestimmt aus $\Delta t = \frac{1}{K} \log_e \left(\frac{L_\infty - L_2}{L_\infty - L_1} \right)$, wobei L_1 und L_2 die untere bzw. obere Grenze einer Klasse darstellen.
- c) Die Werte zwischen Z und M (Sterblichkeit I) werden linear interpoliert und gelten von Median zu Median; Sterblichkeit II gilt innerhalb der jeweiligen Längensklassen.
- d) Bestimmt aus $N_i = N_{i+1} \exp \Delta t$, wobei N_{i+1} die Anzahl von erhältlichen Fischen in einer bestimmten Längensklasse, und N_i die Anzahl in der nächstunteren Klasse
- e) Diese Anzahl kann die Zahl von tatsächlich gefangenen Fischen sein (d.h. die Anzahl, die P_i entspricht). Besser ist es aber, die Anzahl von der Regressionsgleichung der Fangkurve für den Median der entsprechenden Klasse zu berechnen. In diesem Beispiel sind berechneter und empirischer Wert ähnlich.
- f) Die Bestimmung von L_C (d.h. der Länge bei der $P=0.5$) kann hier über verschiedene Methoden erfolgen, siehe z.B. POPE et al. (1975). In ELEFAN II erfolgt die Bestimmung von L_C über ein kumulatives Verfahren (Pauly et al. 1981).

(was in unbefischten Beständen auch formal zutrifft). Damit erübrigt sich auch das Interpolieren, das in Tab. 4.4 illustriert ist. Dagegen zeigt die Sensitivitätsanalyse, daß der Wert von L_c bei empirischen Daten von der Wahl des Punktes P_1 abhängt (bei deterministisch konstruierten Daten ist L_c dagegen von P_1 unabhängig).

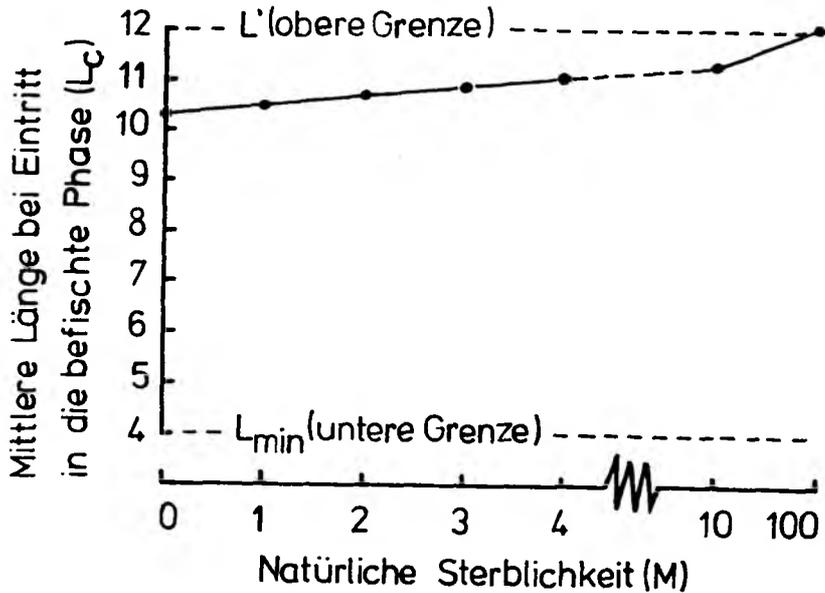


Abb. 4.6: Sensitivität der Bestimmung von L_c auf den Eingangswert von M (siehe auch Tab. 4.4 und Text)

Diese Ergebnisse sind deshalb wichtig, weil sie es ermöglichen, das Fangverhalten eines Fanggeräts zu bestimmen, ohne teure Selektionsexperimente durchführen zu müssen. Eine Arbeit, in der diese indirekte Methode mit den Ergebnissen klassischer Selektionsexperimente verglichen wurde, liegt vor (Anon. 1982). Sie bestätigt, daß mit der indirekten Methode ähnliche Ergebnisse erzielt werden wie durch Selektionsexperimente.

Es wurde oben erwähnt, daß der hier als "Selektion" diskutierte Vorgang tatsächlich als das Ergebnis zweier Prozesse verstanden werden muß; zum einen als Selektionsvorgang (d.h. die Tiere werden mit zunehmender Länge

besser vom Fanggerät erfaßt) und zum anderen als ein Rekrutierungsvorgang (d.h. die Tiere haben mit zunehmender Länge eine höhere Wahrscheinlichkeit, sich im Fangbereich der Fischerei zu befinden). In den Fällen, in denen sich die Selektionskurve und die Rekrutierungskurve überlappen, wird die oben dargestellte Methode deshalb nicht als Selektionskurve im engeren Sinne, sondern als "Resultante" (sensu Gulland 1983, Seite 127), d.h. als das Produkt einer Selektionskurve mit einer Rekrutierungskurve verstanden. Dies wird weder an den berechneten Fangwahrscheinlichkeiten noch an dem L_c - Wert etwas ändern, sondern bewirken, daß diese als Eigenschaften eben dieser Resultanten und nicht als Eigenschaften des jeweiligen Fanggerätes interpretiert werden müssen.

Natürlich kann aus einer Resultanten und einer über ein Selektionsexperiment bestimmten Selektionskurve die entsprechende Rekrutierungskurve rückberechnet werden. Dies gilt auch umgekehrt für die Rückberechnung einer Selektionskurve aus einer Resultanten und einer Rekrutierungskurve. Dies wird hier jedoch nicht diskutiert, da die dazu notwendigen Schritte gut dokumentiert sind; vergl. Beverton und Holt (1957).

Zur natürlichen Sterblichkeit von Fischen

Die natürliche Sterblichkeit von Fischen (M) ist - zumindest in ausgebeuteten Beständen - ein Parameter, der nur recht schwer zuverlässig bestimmt werden kann. Viele Autoren haben bisher versucht, Faustregeln anzugeben, mit denen aus leicht bestimmbar Parameterwerten Schätzwerte von M erhalten werden können. So gibt es Regeln (d.h. empirische Regressionen), die M auf das Maximalalter der Fische in einem Bestand (Tanaka 1960, Hoenig 1984) oder auf das Alter, in dem die Fische geschlechtsreif werden (Rikhter und Efanov 1976), oder zu dem Wert des Parameters K der VBGF (Beverton und Holt 1959, Cushing 1981) beziehen. Ein erster Versuch, M als eine von mehreren Parameter bestimmte Größe aufzufassen, stammt vom Verfasser (Pauly 1978b). Dieser erste Ansatz wurde später ausgebaut (Pauly 1980a) und aus Daten von 175 verschiedenen Beständen wurden die folgenden empirischen Gleichungen berechnet:

$$\log_{10} M = -0,2107 - 0,0824 \log_{10} W_{\infty} + 0,6757 \log_{10} K + 0,4627 \log_{10} T \quad \dots 4.20)$$

und

$$\log_{10} M = -0,0066 - 0,279 \log_{10} L_{\infty} + 0,6543 \log_{10} K + 0,4634 T \quad \dots 4.21)$$

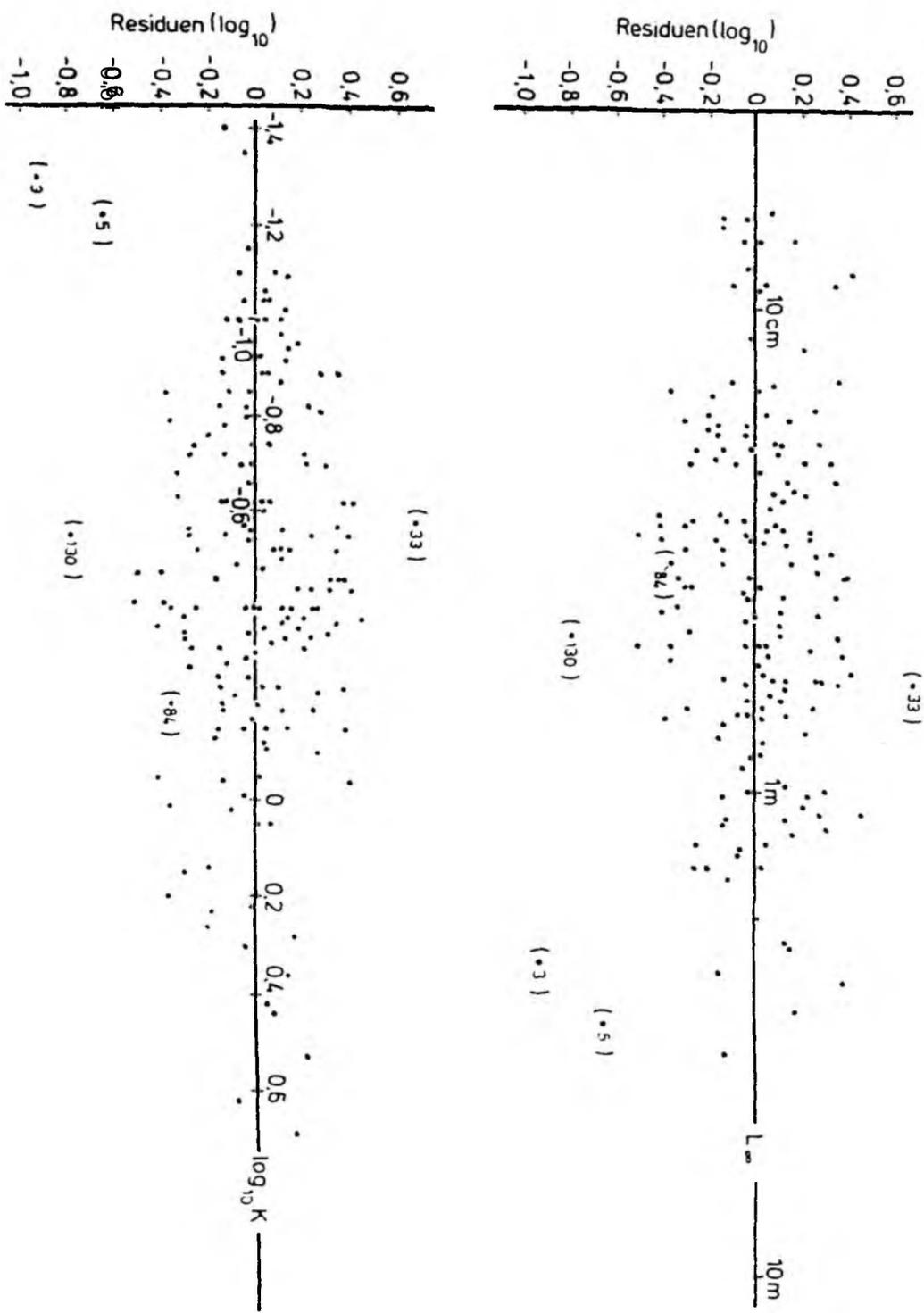
wobei L_{∞} (in cm), W_{∞} (in g) und K (1/Jahr) Parameter der VBGF sind und in denen T (in Grad Celsius) die mittlere Jahrestemperatur ist, in der der jeweilige Bestand lebt. Diese Gleichungen, die aus einem der Literatur entnommenen Datensatz berechnet wurden, umfassen so verschiedene Fische wie Guppys, Thune, Störe und Tilapien, die aus kalten Meeren und Binnengewässern bis hin zu den Tropen stammen. Trotz der enormen Variabilität des Datenmaterials ergab sich ein erstaunlich guter Fit ($R = 0.85$ in beiden Fällen), der die Vermutung von Beverton und Holt (1959) bestätigte, daß die Wachstumsparameter von Fischen sehr stark mit ihrer natürlichen Sterblichkeit korreliert sind. Die vom Verfasser entdeckte, hochsignifikante Rolle der Umgebungstemperatur ist zur Zeit noch nicht vollständig kausal erklärt, obwohl erste Ansätze einer Lösung vorliegen (siehe Pauly 1980a). Als praktische Methode zur Bestimmung von M haben sich die Gleichungen (4.20) und (4.21) - sowie ihre Vorgängerinnen in Pauly (1978b) - als sehr populär erwiesen. Dies beweist eine sehr große Anzahl

von Artikeln, die die entsprechenden Arbeiten zitieren. Es haben neuerdings Autoren sogar damit begonnen, diese Gleichungen zum Schätzen von M in Beständen von Evertibraten, so zum Beispiel beim Kaisergranat, zu verwenden (Figueredo 1984).

Diese Entwicklungen machen es daher erforderlich, sich mehr als bisher der Frage zu widmen, inwiefern diese Gleichungen nicht nur einen Zusammenhang zwischen M einerseits und L_∞ (oder W_∞), K und T andererseits nachweisen, sondern wie sich Fehler in dem zur Herleitung der Gleichungen verwendeten Datensatz auf die Schätzung von M auswirken. Während hier eine vollständige Behandlung dieser Frage nicht geleistet werden kann, soll eine kurze Betrachtung der Residuen von Gleichung (4.21) einen Einblick in das hier angesprochene Problem geben. (Zur Erinnerung: Residuen sind die Unterschiede zwischen empirischen und über ein Modell berechneten Werten.)

Abb. 4.7 A, B, C zeigt die Residuen der Gleichungen (4.21) in graphischer Form (siehe Tab. 1 in Pauly 1980a für Rohdaten). Wie klar zu ersehen ist, sind zumindest 4 Punkte (3, 5, 33, 130) deutliche "Ausreißer"* (ein anderer markierter Punkt, (84), wird unten diskutiert). Es kann angenommen werden, daß diese 4 Punkte einer anderen Grundgesamtheit entstammen als die anderen Punkte; es muß untersucht werden, ob sie der Grundgesamtheit aller falschen Punkte entstammen. Hierzu soll noch bemerkt werden, daß die M - Werte, die zur Herleitung von Gleichung (4.21) herangezogen wurden, ursprünglich nicht auf "Richtigkeit" überprüft wurden, sondern allein darauf, ob sie explizit als unabhängige Schätzwerte von M veröffentlicht worden waren (siehe Pauly 1980a).

* daß diese 4 Punkte Ausreißer sind, ergibt sich nicht nur aus dem visuellen Eindruck, sondern auch durch Anwendung der Faustregel in Chatterjee und Price (1977), wonach in multiplen Regressionen solche Punkte als Ausreißer gelten, die mehr als zwei Standard-Abweichungen (der Residuen) von der Regressionslinie entfernt liegen. Diese Regel, strikt angewandt, impliziert, daß mehr als die 4 hier diskutierten Punkte als Ausreißer zu betrachten wären (siehe Pauly 1980a).



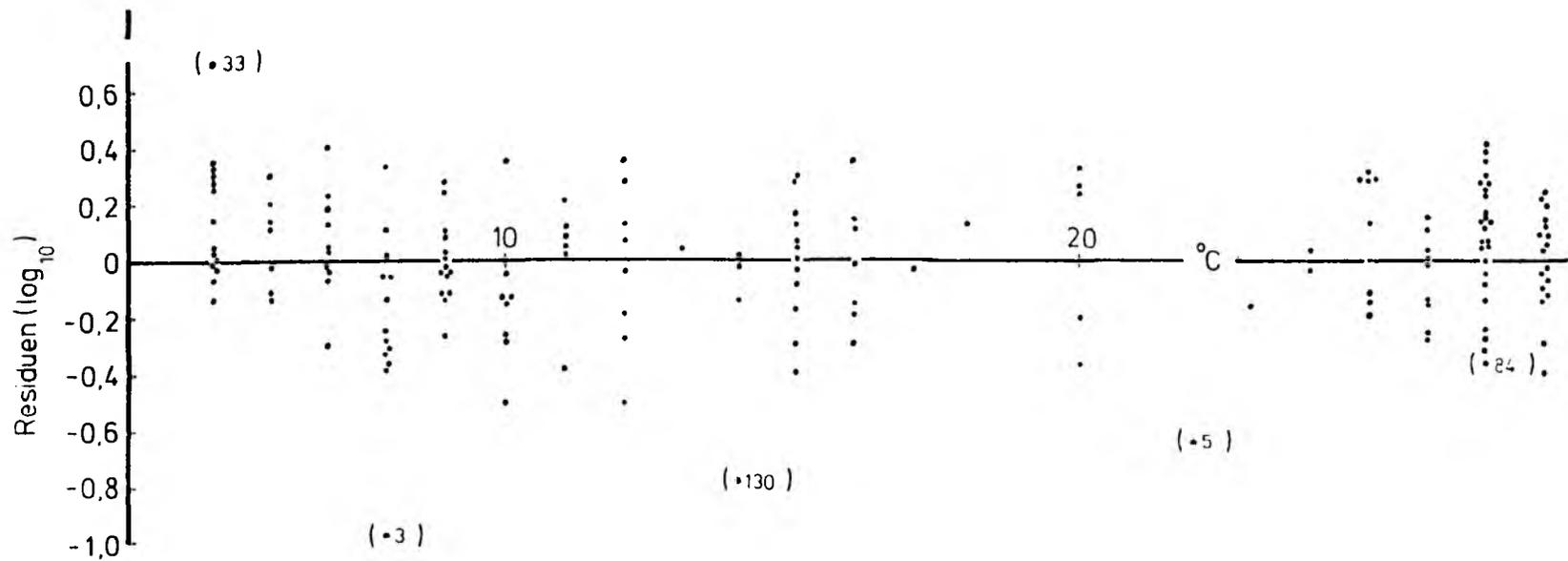


Abb. 4.7: Residuen von Gleichung (4.21) auf ihre 3 unabhängigen Variablen geplottet (siehe Text für Interpretationen)

Die Kontrolle der Qualität der Punkte 3, 5, 33 und 130 führte zu folgendem Ergebnis:

- Zu 3 - Die Abweichung bei diesem Punkt, der für den Stör Acipenser transmontanus steht, rührt von einem Wert von $M = 0.01$ in Beverton und Holt (1959) her. Die Relation $M/K = 0.01/0.05$ ist weit außerhalb der Spanne, die diese Autoren für realistisch halten. Zur Neuberechnung von Gleichung (4.21) wurde anstatt dieses Störes ein Hai genommen (siehe Tab. 4.5);
- zu 5 - Der Wert von M/K liegt auch weit außerhalb der üblichen Spanne; anstatt dieses Störes wurde auch hier ein Hai genommen (siehe Tab. 4.5);
- zu 33 - Der hohe Wert von $Z = M$ stammt von einer Fangkurve von Kennedy (1963), die mit Fischen konstruiert wurde, die mit Kiemennetzen gefangen wurden (ohne Korrektur durch eine Selektionskurve); dieses Vorgehen ist falsch. M wurde aus dem Alter der ältesten Fische im unausgebeuteten Bestand und der Methode von Hoenig und Lawing (1982) neu berechnet. Der neue Wert von M ist in Tab. 4.5 zu finden;
- zu 84 - Obwohl der Wert von M nicht zu den extremen Ausreißern gehört, wurde er hier korrigiert, weil der ursprünglich berechnete Wert von M durch einen Druckfehler verändert wurde (siehe Munro 1983, Fußnote Seite 77);
- zu 130 - Der Wert von $M = 0.08$ wurde unberechtigterweise durch Vooren (1977) von einem kleinen, fast flachen Abschnitt einer Fangkurve bestimmt. Dieser Bestand wurde durch einen ähnlichen Bestand ersetzt (siehe Tab. 4.5).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß zumindest drei der fünf hier diskutierten Punkte deshalb zu sehr hohen Residuen führten, weil die entsprechenden M -Werte einfach falsch waren. In den anderen beiden Fällen waren die M -Werte höchst suspekt; die entsprechenden Bestände wurden durch Bestände mit gut belegten M -Werten ersetzt (siehe Tab. 4.5).

Die auf einem teilweise korrigierten Datensatz beruhende neue Version der Gleichung (4.21) hat die Form

$$\log_{10} M = 0,065 - 0,287 \log_{10} L_{\infty} + 0,604 \log K + 0,513 \log_{10} T \quad \dots 4.22)$$

Tab. 4.5: Korrekturen für Tabelle 1 in Pauly (1980a), wie zur Berechnung von Gleichung (4.22) berücksichtigt

Nr. in Tab. 1	ersetzt wurde	E r s a t z	T(°C)	L _∞ (cm)	W _∞ (g)	K	M	nach
3	alles	<u>Galeorhinus australis</u>	17	162	30.000	0.160	0.089	} GRANT et al. (1979)
5	alles	<u>Galeorhinus australis</u>	17	158	28.000	0.168	0.108	
33	M = 1.35	<u>Coregonus clupeaformis</u>	5	61	4.200	0.26	0.39	a) siehe Fußnote
84	M = 0.55	<u>Cephalopholis fulva</u>	27	34	640	0.63	1.85	MUNRO (1983)
130	alles	<u>Arripis trutta</u>	17	58.4	1.600	0.301	0.8	STANLEY (1978)
136	W _∞ = 7.8 ^{b)}	<u>Callyonimus lyra</u>	12	25	78 ^{b)}	0.43	0.96	siehe Fußnote

a) Mit der Methode von HOENIG und LAWING (1982) neu berechnet, mit $t_{\max} = 14$ Jahre und $n = 158$.

b) Ein Druckfehler, der keinen Einfluß auf irgendeine Berechnung hatte.

sowie einen Wert von $R^2 = 0.747$. Dieser Wert ist merklich höher als der Wert für die alte Version der Gleichung (4.21), bei der $R^2 = 0.718$ ist. Diese Werte implizieren, daß die unerklärt bleibende Fraktion der Gesamtvarianz von $1-0.718 = 0.282$ auf $1-0.747 = 0.253$ herabgedrückt wurde. Dies bedeutet, daß die Korrektur von nur 5 Punkten (2.9% aller Punkte) die Restvarianz um 11.5% reduzierte. Diese Betrachtung, zusammen mit dem generellen Aussehen der Residuenplots in Abb. 4.7, machen zwei Gesichtspunkte deutlich:

- i) die linearisierenden Transformationen (Zehnerlogarithmen) der Variablen L_{∞} , W_{∞} , K und T waren vollkommen ausreichend, um die Residuen gleichmäßig auf beide Seiten der Residuenplots zu verteilen. Damit wurde den Grundvoraussetzungen für eine multiple Regression (Normalität und Homoskedastizität und Null - Mittelwert der Restvarianz, siehe Sachs 1974,) entsprochen;
- ii) Das genaue Nachrechnen einzelner, für die Herleitung der Gleichung benutzten Datensätze, insbesondere derjenigen mit hohen Residuen, kann die Güte der Anpassung stark erhöhen und somit den Standardfehler um Schätzwerte von M erheblich herabzusetzen.

Weitere Untersuchungen des Fragenkomplexes, der hier angesprochen wurde, sind nötig. Dies gilt insbesondere für das Miteinbeziehen von Wertesätzen, die aus Evertebratenbeständen gewonnen wurden sowie für die Formulierung eines Ansatzes zur Berechnung von Standardfehlern für M , der allen Eigenschaften des verwendeten Datenmaterials Rechnung trägt. Insbesondere muß die Tatsache berücksichtigt werden, daß die Varianz sowohl Meßfehlern als auch echten Unterschieden zwischen verschiedenen taxonomischen Gruppen entstammt (Ursin 1984).

Mit den Gleichungen (4.20, 4.21, 4.22) sind Modelle entstanden, die es ermöglichen, beim Vorliegen zuverlässiger Werte für L_{∞} (oder W_{∞}), K und T mittlere Werte für M zu erhalten, wie sie gewöhnlich für die Bewirtschaftung von Fischbeständen benötigt werden. Cushing (1983) sieht diese Gleichungen als einen "considerable step" auf dem Wege zur besseren Schätzung der natürlichen Sterblichkeit von Fischen an, eine Aufgabe, die

er zu den wichtigsten Zukunftsaufgaben der Fischereibiologie zählte.

Es darf aber nicht übersehen werden, daß diese Gleichungen, weil sie einen mittleren, für den Bestand typischen Wert von M vorhersagen, der wichtigen Tatsache keine Rechnung tragen können, daß die natürliche Sterblichkeit von Fischen variabel ist und sich in Abhängigkeit sowohl von biotischen als auch von abiotischen Faktoren verändern kann (siehe z.B. Munro 1982). Einfache Modelle, etwa das Ertragsmodell von Beverton und Holt (1957), können dieser Tatsache gewöhnlich nicht Rechnung tragen; andererseits kann das Modell von Gulland (1965) zur Analyse von virtuellen Populationen, d.h.

$$\frac{N_{i+1}}{C_i} = \frac{Z_i \exp -Z_i}{F_i (1 - \exp - Z_i)} \quad \dots 4.23)$$

bei variabler, durch Räuberzehrung verursachter natürlicher Sterblichkeit zu folgender Gleichung umgeschrieben werden:

$$\frac{N_{i+1}}{C_i + Q_{1i}} = \frac{(F_i + M_o + M_{1i}) \exp -(F_i + M_o + M_{1i})}{(F_i + M_{1i}) (1 - \exp -F_i + M_o + M_{1i})} \quad \dots 4.24)$$

Dabei ist Q_i die Anzahl der von Räubern gefressenen Fische des Alters (i), M_{1i} die durch diese Räuber verursachte Sterblichkeit und M_o ein Basiswert für die natürliche Sterblichkeit, d.h. die Sterblichkeit, die durch andere Ursachen als Fänge (C) und Räuberzehrung (im Modell als Q berücksichtigt) entsteht. Natürlich kann Gleichung (4.24) auch auf n Räuber erweitert werden. Dazu müssen nur die von ihnen verzehrten Fische entsprechend berücksichtigt werden (als $Q_1, Q_2 \dots Q_n$) und das Ergebnis der Berechnungen ($F_i + M_{1i} + M_{2i} \dots + M_{ni}$) entsprechend den Proportionen $C_i : Q_{1i} : Q_{2i} \dots : Q_{ni}$ aufgeteilt werden. Da dies ein im Prinzip trivialer Punkt ist, braucht er hier nicht diskutiert zu werden.

Gleichung (4.24) bildet die Grundlage von gegenwärtigen Arbeiten des Verfassers und seiner Kollegen in Peru über die Rekonstruktion der monatlichen Biomassen und Rekrutierung der Peruanischen Anchoveta von 1953 bis 1982. Es werden drei Vogelarten, zwei Arten von Seehunden und eine Fischart als Räuber berücksichtigt, deren Populationsgröße für die Untersuchungsperiode bekannt sind und deren Anchovetakonsumption daher ziemlich zuverlässig bestimmt werden kann. Dabei wird auf das von J. Pope (Lowestoft) und dem Autor entwickelte ELEFAN III-Programm

zurückgegriffen. Dieses Programm erlaubt es, Gleichungen wie (4.24) für Kohorten zu lösen, die ursprünglich aus "Längenfangdaten" ("catch-at-length") gewonnen wurden (siehe Pauly und Tsukayama 1983 und Kap. 5 für Details über diese Methodik).

Bisherige Arbeiten des Verfassers mit als variabel angenommenen natürlichen Sterblichkeiten einerseits (Pauly 1982e, 1984b, 1984d) und mit der mittels der VPA bestimmten Biomasse der Peruanischen Anchoveta andererseits weisen daraufhin, daß eine Verbindung der beiden Methodengruppen zu wesentlichen und neuen Einsichten über die Dynamik von tropischen Beständen führen kann.

Kapitel 5

DIE REKRUTIERUNG VON TROPISCHEN FISCHEN

Einleitung

Vom theoretischen her gesehen ist das eigentliche Problem der Fischereibiologie sowohl in den Tropen als auch in hohen Breiten das Rekrutierungsproblem, d.h. die Vorhersage von zukünftiger Rekrutierung (und Bestandsgröße). Zukünftige Wachstumsparameter oder zukünftige Sterblichkeiten der Adulten eines Bestands lassen sich dagegen zumindest in erster Näherung ziemlich leicht vorhersagen. In höheren Breitengraden ist allerdings (bei langlebigen Fischen) die kurzfristige Vorhersage von Bestandsgrößen kein praktisches Problem, weil die Rekruten eines jeden Jahres einen geringen Anteil der Gesamtbiomasse darstellen und weil deshalb eine gute Kenntnis der Biomassen eines jeden Jahres ziemlich gute Fangvorhersagen für spätere Jahre erlaubt. Dies ist anders bei kurzlebigen tropischen Fischen und Evertebraten. Hier tragen die Rekruten eines jeden Jahres wesentlich zur Biomasse eben diesen und des unmittelbar folgenden Jahres bei. In solchen Fällen wird eine gute Kenntnis früherer Biomassen allein nicht helfen, zukünftige Erträge vorherzusagen - es müssen Annahmen über den Rekrutierungsvorgang dazukommen.

Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, das Rekrutierungsproblem als ein für die Tropen besonders akutes darzustellen - und wenn auch keine Lösungen, so doch einige Gedanken, die zur Lösung beitragen könnten, hier vorzustellen.

Ein erster Ansatz zur Lösung könnte es sein - zumindest ist es die Meinung des Verfassers - von der Vorstellung wegzukommen, daß bei Untersuchungen über die Rekrutierung von Fischen nur ein "Punkt" pro Jahr vorliegt (Bakun et al. 1982). Diese Vorstellung ist tatsächlich nicht einmal in höheren Breitengraden korrekt, wo die geläufige Zeitskala zwar dazu führt, daß man von "Jahresklassen", von "guten" und "schlechten" Jahrgängen redet und schreibt, nicht aber sieht, daß die Rekrutierung einer "Jahresklasse" über mehrere Monate erfolgt.

Murphy (1982) schreibt dazu:

"spawning of the Pacific Sardine (Sardinops caerulea) has been noted during every month of the year with the more intense activity spread over three or four months. Similar comments apply to the California Anchovy. Even presumably seasonal spawners such as sea-run trout (Salmo gairdneri) have been observed spawning during every month of the year in Wadell Creek California (Shapovalov and Taft 1954). On the other hand, the protracted spawning (and recruitment) once held as an article of faith for tropical fish has not withstood careful scrutiny."

Daraus ergibt sich, daß Methoden, die nur einen Punkt pro Jahr benutzen, z.B. zur Herleitung von "stock-recruitment curves" der verschiedenen Typen, weder die Fischereitheorie noch die praktische Bestandsbewirtschaftung weiter voranbringen können, wenn auch mit diesem Ansatz früher wertvolle Erkenntnisse gewonnen wurden (Ricker 1954, Beverton und Holt 1957, Cushing und Harris 1973 und siehe Abb. 5.1).

Erfolgversprechend erscheinen eher Methoden, die die Variation der Rekrutierung innerhalb eines Jahres (z.B. von einem Monat zum anderen) ausnutzen können und damit die erhältlichen mehrjährigen Datensätze sozusagen "strecken". Ansätze dieser Art werden von R.Lasker und Mitarbeitern (Southwest Fisheries Center, NMFS, La Jolla, Calif.) seit mehreren Jahren verfolgt. Sie haben neben wertvollen Ergebnissen auch zu interessanten, und was noch wichtiger ist, zu prüfbaren Hypothesen über die Mechanismen geführt, die den Rekrutierungserfolg von Fischen bestimmen (siehe Beiträge in Sharp 1980).

Diejenigen Arbeiten des Verfassers, die sich mit der Frage der saisonalen Rekrutierungsfluktuationen beschäftigen, haben sich alle aus der Definition von "Rekrutierungsmustern" ("recruitment patterns") ergeben. Diese werden, als Teil des ELEFAN II Programms, aus Längendaten von Fischen und Evertebraten gewonnen (siehe Abb. 5.2 für die dabei verwendete Methode) und geben über die Struktur und relative Größe von saisonalen Rekrutierungspulsen Auskunft (siehe Pauly 1982c, 1984d, Pauly und Navaluna 1983, Navaluna und Pauly (im Druck) und Abb. 5.3).

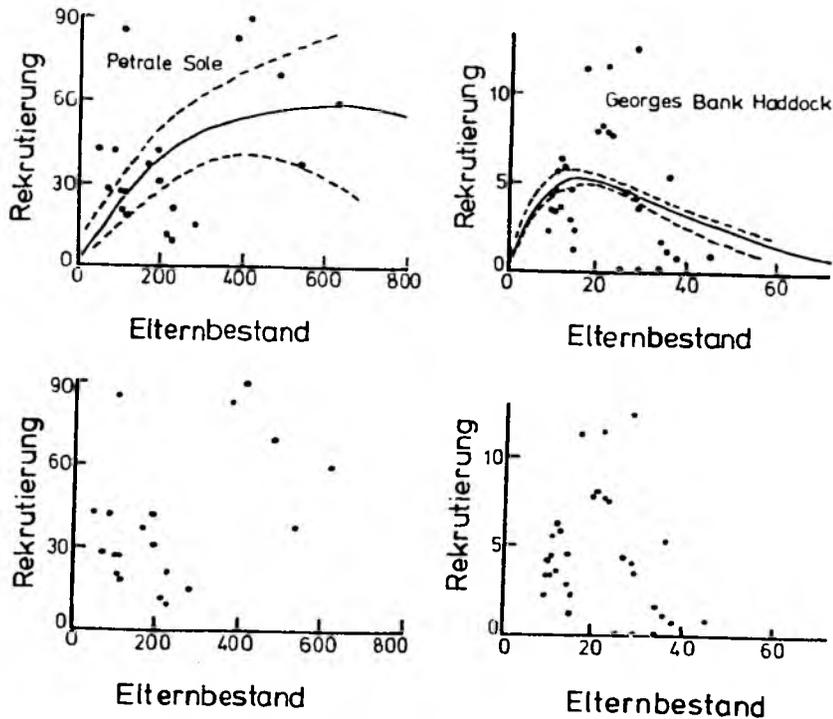


Abb. 5.1: Typische "stock-recruitment curves", wie von Fischereibiologen häufig noch veröffentlicht (Cushing und Harris 1973). Man beachte, daß die Kurven (oben) Beziehungen suggerieren, die, wenn die Kurven ausgelassen werden (unten), sich als sehr unwahrscheinlich erweisen

Ergebnisse, die in diesem Zusammenhang gewonnen wurden, bestätigen Murphy (loc. cit.) dahingehend, daß die Rekrutierung tropischer Fische und Evertebraten in der Tat nicht einfach "protracted" (und daher mehr oder weniger strukturlos) ist, sondern gewöhnlich aus zwei Rekrutierungsschüben besteht, von denen der eine viel stärker als der andere ist und die das Jahr - zumindest in Monsungebieten - asymmetrisch in zwei Perioden von etwa 5 und 7 Monaten teilen (Pauly und Navaluna 1983, Navaluna und Pauly (im Druck)). Dies stimmt gut mit den vorläufigen Ergebnissen überein, die Johannes (1978) und Weber (1976) veröffentlicht haben.

Daraus ergibt sich - zumindest im Prinzip - die Möglichkeit, die Intensität und Richtung von Monsunwinden mit dem Rekrutierungserfolg von Fischen

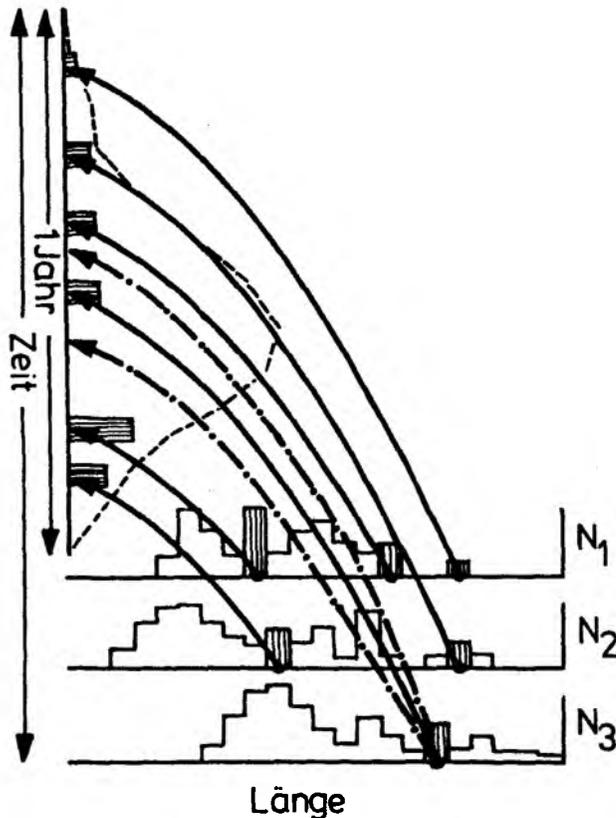


Abb. 5.2: Methode zur Konstruktion von "recruitment patterns". Die hierbei gemachten Schritte sind

- i) Übertragung der Längenhäufigkeitsdaten auf ihre jeweiligen Ursprungsmonate (bei Annahme von $t_0 = 0$) mittels einer durch ELEFAN I bestimmten Wachstumskurve (wobei jede Häufigkeit vor ihrer Übertragung durch den entsprechenden Wert von Δt dividiert wird, um den Einfluß der alten Fische herabzusetzen)
- ii) Summieren der Häufigkeiten für jeden Monat (wobei die gleichen Monate verschiedener Jahre zusammengefaßt werden)
- iii) Abziehen der Summe für jeden Monat mit der geringsten Rekrutierung und
- iv) Ausdruck der verbliebenen Monatswerte als % der Jahresrekrutierung. Man beachte, daß bei diesem Verfahren die "Monate" richtigen Kalendermonaten nur dann entsprechen, wenn $t_0 = 0$, was zumeist nicht stimmen wird. Deshalb bezieht sich die hier verwendete Zeitskala auf ein nicht näher definiertes "Jahr" (siehe auch Pauly 1982c, Pauly und Navaluna 1983)

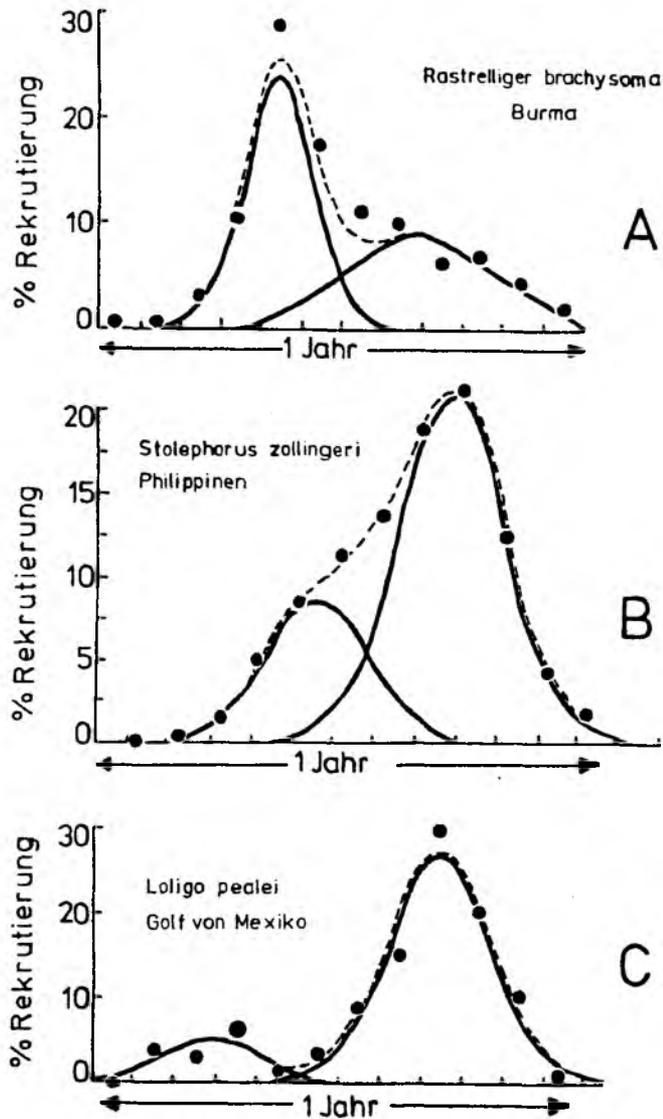


Abb. 5.3: Drei Beispiele von "recruitment patterns":

- A: Die indische Makrele Rastrelliger brachysoma (vergl. Abb. 2.11)
- B: Die Sardelle Stolephorus zollingeri (aus Nr. 81)
- C: Der Kalmar Loligo pealei (vergl. Abb. 2.12)

In allen drei Fällen wurde das "recruitment pattern" in seine zwei normalverteilten Bestandteile mit Hilfe des NORMSEP Programms geteilt (vergl. Kap. 2). Man beachte, daß "kontinuierliche" Rekrutierung in keinem der drei hier angegebenen Fällen vorliegt (siehe auch Pauly und Navaluna 1983)

in Zusammenhang zu bringen, zumal Laskers Hypothese, die die Notwendigkeit von stabilen, futterreichen und dünnen Wasserschichten für den Rekrutierungserfolg postuliert, mit Windstärke und Windrichtung direkt in Zusammenhang gebracht werden kann (siehe Bakun und Parrish 1981). Eine erste Arbeit des Autors, die auf diesen Gedanken beruht, liegt für tropische Fische vor (Navaluna und Pauly, im Druck); bei dem Test der Lasker'schen Hypothese ergaben sich aber zweideutige Ergebnisse.

Die Interpretation innerjähriger Schwankungen der Rekrutierung

Die konzeptuell und methodisch direkteste Methode, innerjährliche Rekrutierungsfluktuationen zum Erhalt von Informationen über das Rekrutierungsproblem heranzuziehen ist natürlich die, die absolute Rekrutierung für Perioden, die viel kleiner als ein Jahr sind, über eine Virtuelle Populationsanalyse (siehe Kap.4) zu berechnen und diese Rekrutenzahlen (R) mit den Elternpopulationen (S), oder besser, produzierten Eierzahlen für die entsprechenden Perioden zu vergleichen.

Eine Methode, absolute Rekrutierung auf Monatsbasis zu berechnen, stellt das ELEFAN III Programm dar (siehe Pauly und Tsukayama 1983), das Längendaten als Ausgangsdaten benutzt. Diese werden mittels Wachstumskurven so zerteilt, daß "Pseudokohorten" entstehen, die echten Kohorten - zumindest bei kurzlebigen Fischen - so ähnlich sind, daß die VPA-Technik auf sie angewandt werden kann (siehe Abb. 5.4). Vorläufige Ergebnisse mit dieser Methode liegen vor (Pauly und Tsukayama 1983); sie weisen daraufhin, daß die monatlichen Zeitserien der Größe $\log_e (R_i/S_{i-1})$, d.h. des "Überlebensindex", bei der peruanischen Anchoveta nur erst dann El Niño-bedingte Einbrüche aufzuweisen begann, als die Fischerei den Bestand stark reduziert hatte (Abb. 5.5). Dieses wichtige Ergebnis bildet die Grundlage detaillierter Arbeiten, die der Autor mit Kollegen in Peru an der peruanischen Anchoveta vor knapp zwei Jahren aufgenommen hat und über die an anderer Stelle weiter zu berichten sein wird.

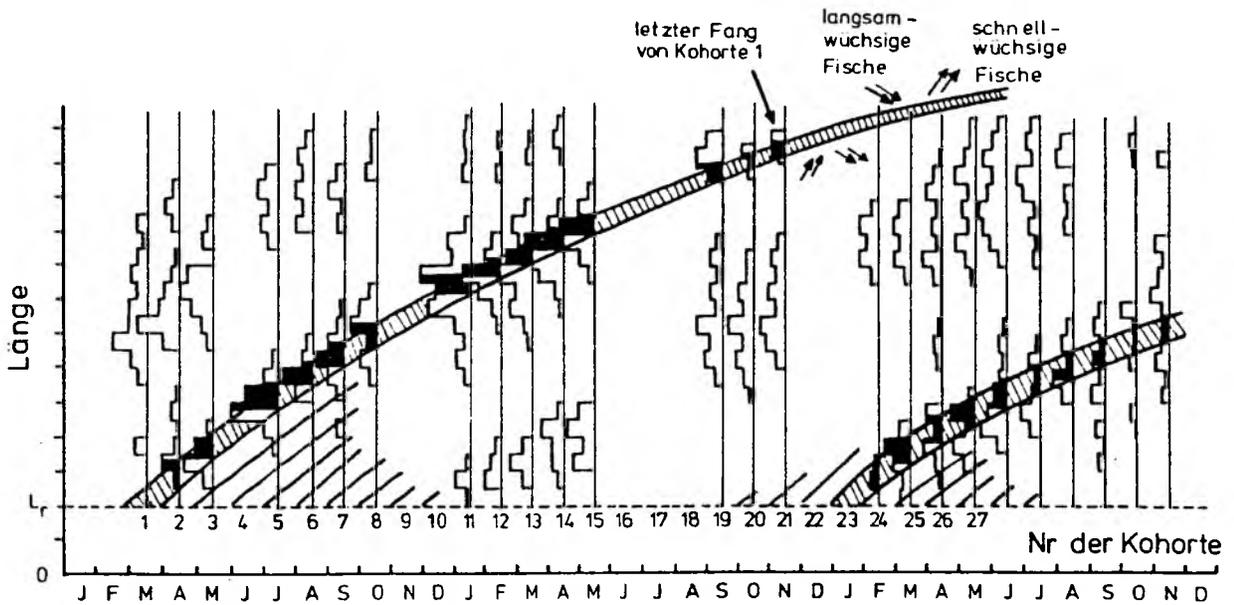


Abb. 5.4: Methode zur Identifizierung von "Pseudokohorten" aus Längendaten (die den Fang in Stück ausdrücken sollen); diese Methode, die intern vom ELEFAN III Programm benutzt wird, setzt die Anwendung von ELEFAN I voraus und kann nur auf kurzlebige Tiere angewandt werden, in denen keine großen Abweichungen der Einzeltiere vom Durchschnittswachstum in der Population auftreten dürften und/oder solche Abweichungen einen geringen Einfluß auf die Ergebnisse der VPA haben; siehe auch Text (aus Pauly und Tsukayama 1983, verändert)

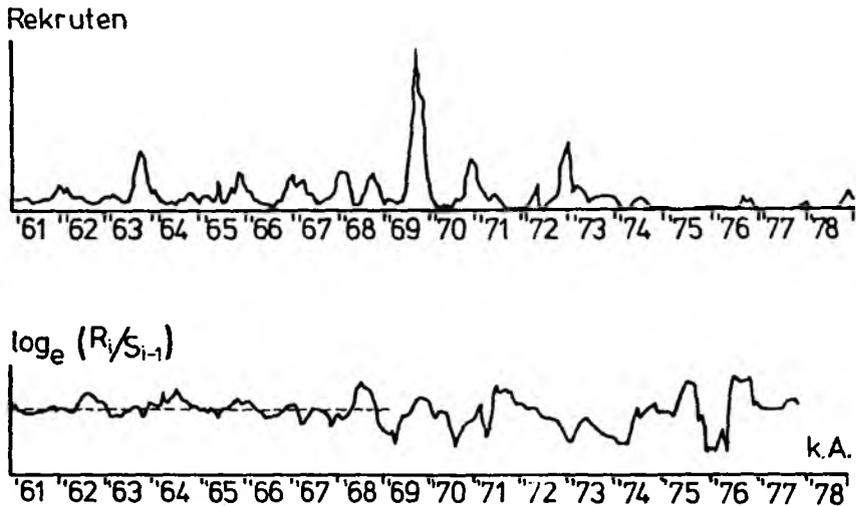


Abb. 5.5: Zeitserien der Rekrutierung (oben) und eines Überlebensindex (unten) der Peruanischen Anchoveta, 1963 - 1978 (aus Pauly und Tsukayama 1983, verändert). Man beachte die starken innerjährlichen Schwankungen der Zeitserien und überlege, wie dem gegenüber Jahresmittelwerte aussehen würden (siehe auch Text)

Die Berechnung und Interpretation von jährlichen Rekrutenzahlen bei kurzlebigen Nutztieren

Ein wichtiger weiterer Aspekt der Rekrutierung tropischer kurzlebiger Nutztiere ist der, daß die Berechnung jährlicher Rekrutenzahlen recht einfach ist, ist doch der Ertrag eines jeden Jahres (Y) - wegen der kurzen Verweildauer der Tiere in der Fischerei - das Produkt des Ertrags pro Rekrut (Y/R) mal der Anzahl von Rekruten. Daraus ergibt sich, daß man, anders als bei langlebigen Fischen, die Rekrutenzahl (R) direkt bestimmen kann durch

$$R_i = \frac{Y_i}{(Y/R)_i} \quad \dots 5.1)$$

Werte von R_i , die auf diese Art gewonnen wurden, lassen sich dann leicht gegen Variablen plotten, von denen angenommen werden kann, daß sie R

beeinflussen, wie etwa die Elternbiomasse, die Räuberbiomasse, usw.. Diese Methode soll hier mit einem Beispiel, das auf Daten über die Kalmare des Golfs von Thailand beruht, demonstriert werden. Da der Kalmar Loligo chinensis (= L. formosana) den Hauptteil der dort gefangenen Kalmare ausmacht und da diese den überwiegenden Teil aller gefangenen Kopffüßler ausmachen, wird dieses Beispiel mit den Wachstums-, Sterblichkeits- und anderen Parametern von L. chinensis durchgeführt (aus Pauly 1984d) wie folgt

$$\begin{aligned}
 W_{\infty} &= 150 \text{ g}, & K &= 1 \text{ (1/Jahr)} \\
 t_0 &= 0 \text{ (Jahr)} & t_c &= 0.28 \text{ (Jahr) (mittleres Alter beim} \\
 & & & \text{Erreichen der Fanggröße)} \\
 t_m &= 1 \text{ (Jahr) (mittleres Alter beim Erreichen der Laichreife)} \\
 r.f. &= 400 \text{ (Eier/Körpergewicht)} = \text{(relative Fruchtbarkeit)}
 \end{aligned}$$

Tab. 5.1 (aus Pauly 1984d) gibt den Fang an Kopffüßlern im Golf von Thailand von 1961 bis 1980 sowie die demersale Biomasse zu derselben Zeit an. Dabei wird angenommen, daß diese Biomasse sowohl die Räuber als auch die Tiere enthält, die ökologisch in Konkurrenz zu den Kalmaren stehen.

Die Biomasse der Kopffüßler wurde bestimmt über

$$\bar{B}_i = Y_i / F_i \quad \dots 5.2)$$

wobei Y die Fänge (Tab. 5.1) und F die mittels der "swept-area method" bestimmte fischereiliche Sterblichkeit darstellt (siehe Pauly 1979a, 1980c). Der Anteil der Kopffüßlerbiomasse, der aus erwachsenen Tieren besteht, wurde bestimmt über

$$m = \frac{\exp -Zr_3 \left(\frac{1}{Z} - \frac{3 \exp -Kr_2}{Z + K} + \frac{3 \exp -2Kr_2}{Z + 2K} - \frac{\exp -3Kr_2}{Z + 3K} \right)}{\left(\frac{1}{Z} - \frac{3 \exp -Kr_1}{Z + K} + \frac{3 \exp -2Kr_1}{Z + 2K} - \frac{\exp -3Kr_1}{Z + 3K} \right)} \quad \dots 5.3)$$

wobei

$$\begin{aligned}
 r_1 &= t_c - t_0 \\
 r_2 &= t_m - t_0 \\
 r_3 &= t_m - t_c
 \end{aligned}$$

Tab. 5.2 gibt die so erhaltenen Werte von m an, zusammen mit den weiteren Schritten, die zu Werten von $\log_e R/S$ führten.

Tab. 5.1: Ausgewählte Information über die demersalen Bestände des Golf von Thailand, 1961 bis 1980 ^{a)}

Jahr	demersale Biomasse ^{b)}	F ^{c)}	Fang von Kopffüßlern ^{d)}	Jahr	demersale Biomasse	F	Fang von Kopffüßlern
1961	624	0.17	3.33	1971	176	3.46	30.7
1962	621	0.21	4.03	1972	168	4.39	45.0
1963	618	0.32	6.00	1973	139	5.98	51.0
1964	604	0.53	9.12	1974	155	3.90	48.4
1965	471	0.72	12.2	1975	125	6.02	53.5
1966	353	1.03	15.4	1976	152	5.18	58.2
1967	307	1.42	18.5	1977	125	6.78	76.9
1968	204	2.52	23.8	1978	139	5.86	71.3
1969	275	1.89	29.1	1979	137	6.08	66.4
1970	258	2.05	34.4	1980	127	6.28	61.4

a) Nach Daten in Boonjubol und Pramokchutima (1984) komplementiert durch Daten in Sakurai (1974)

b) Mit der "swept-area method" bestimmt; in Tonnen $\times 10^{-3}$

c) Auf $F = Y/B$ der Gesamtbiomasse und dem Gesamtfang beruhend; es wird angenommen, daß die F-Werte sowohl für die Gesamtbiomasse als auch speziell für die Kopffüßler gelten

d) In Tonnen $\times 10^{-3}$

Tab. 5.2: Darstellung der Schritte zur Berechnung eines Index der Sterblichkeit von Prärekru ten bei Kalmaren vom Golf von Thailand ^{a)}

Jahr	Kopffüßler- biomasse ^{b)}	m	abgelaichte Eier ^{d)}	Y/R (in g) ^{e)}	Rekruten	Sterblichkeits- index(-log _e R _i /S _{i-1})
1961	19.6	0.575	2550	1.86	1.79	-
1962	19.2	0.566	2170	2.22	1.82	7.12
1963	18.2	0.542	2040	3.05	1.97	7.00
1964	17.2	0.497	1710	4.23	2.16	6.85
1965	16.9	0.458	1550	4.94	2.43	6.56
1966	14.9	0.398	1190	5.64	2.73	6.34
1967	13.0	0.330	858	6.04	3.06	5.96
1968	9.44	0.187	353	6.01	3.96	5.38
1969	15.4	0.261	804	6.15	4.73	4.31
1970	16.8	0.240	806	6.13	5.61	4.97
1971	11.5	0.110	253	5.63	7.05	4.74
1972	10.2	0.063	128	5.24	8.59	3.38
1973	8.53	0.024	40.9	4.68	10.9	2.46
1974	12.4	0.085	211	5.44	8.90	1.53
1975	8.89	0.023	40.9	4.66	11.5	2.91
1976	11.2	0.039	87.4	4.94	11.8	1.24
1977	11.3	0.014	31.6	4.45	17.3	1.62
1978	12.2	0.026	63.4	4.71	15.1	0.74
1979	10.9	0.022	48.0	4.65	14.3	1.49
1980	9.78	0.020	39.1	4.59	13.4	1.28

- a) Nach der Methode in Pauly 1982e (siehe aber auch Pauly 1984b)
b) Beruhend auf Kopffüßlerfänge und F-Werte in Tab. 5.1 und Gleichung (5.2)
c) Aus Gleichung (5.3), F-Werten in Tab. 5.2 und Parameter im Text
d) Basierend aus Biomasse x relative Fekundität x 0.5 (Anteil der $\frac{0.5}{F}$ im Bestand)
e) Konventionale Y/R-Analyse, basierend auf Parameter im Text und F-Werten in Tab. 5.2 f) Aus Gleichung (5.1) und den entsprechenden Y und Y/R-Werten.

Wie aus Abb. 5.6 zu ersehen ist, nehmen die $-\log_e R/S$ Werte, die die Sterblichkeit vor der Rekrutierung widerspiegeln, mit der demersalen Biomasse im Golf von Thailand ab. Dabei zeigt sich, daß diese Sterblichkeit von anfänglich 7% pro Tag im Laufe der Zeit um eine volle Größenordnung reduziert wurde (auf 0.7%). Dieses Ergebnis bestätigt, daß die rapide Zunahme der Kalmarfänge im Golf von Thailand, wie von verschiedenen Autoren vermutet wurde (Larkin und Gazey 1982, Jones 1982 und siehe Pauly 1979a), auf eine Reduzierung der Räuber- und Konkurrentenbiomassen zurückgeführt werden kann.

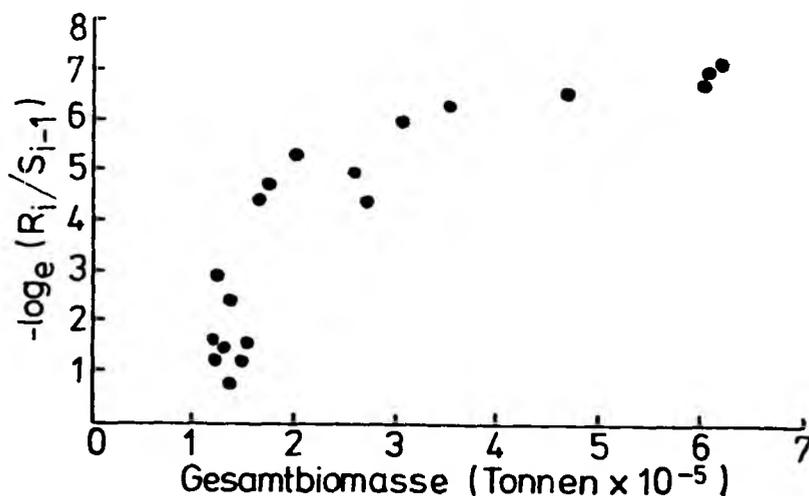


Abb. 5.6: Beziehung zwischen der Sterblichkeit von Kalmaren- Prärekruten und der demersalen Gesamtbiomasse im Golf von Thailand, 1962 - 1980 (aus Pauly 1984d, verändert)

Es wird dem Leser nicht entgangen sein, daß im Gegensatz zu dem Stil, der in den früheren Kapiteln verwendet wurde, dieses Kapitel sich dadurch auszeichnet, daß Methoden vorgestellt werden, die zwar zu Einsichten über das Rekrutierungsproblem führen können, nicht aber zu Rechenergebnissen führen, die direkt für irgendwelche "assessments" praktisch benutzt werden können. Dies aber liegt an der Natur der Sache - die Rekrutierung von Fischen, insbesondere von tropischen Fischen, ist zur Zeit viel zu

wenig verstanden, als daß es an der Zeit wäre, hier "Kochrezepte" vorzustellen. Einige der Ideen, die hier vorgestellt wurden, könnten zu einer Lösung beitragen; es sind allerdings viel mehr Ideen nötig, bis die Fischereibiologen Rekrutierungsuntersuchungen ähnlich routiniert angehen können wie Wachstums- oder Sterblichkeitsuntersuchungen.

Kapitel 6

WEITERFÜHRENDE ÜBERLEGUNGEN

Einleitung

Zwei wichtige Aspekte der in den Kapiteln 2 bis 5 dieser Schrift vorgestellten Konzepte und Methoden sollen hier diskutiert werden, nämlich

- i) ihre Verwendbarkeit für Routineassessments, besonders in den Tropen, und
- ii) ihre Verwendbarkeit im Kontext mit "Grundlagenforschung".

Routineassessments, wie sie die Fischereiwirtschaft, die Fischereiministerien, die Entwicklungsbanken und andere Institutionen der Fischwirtschaft brauchen, sind gewöhnlich Aussagen über die Situation eines Bestands, die Entwicklung der Fänge und die Aussichten der Fischerei, wie sie aufgrund von "Standardmodellen" gewonnen werden (Pauly und Munro 1982). Es gibt zwei Gruppen von "Standardmodellen".

- i) Die "Produktionsmodelle" von Schaefer (1954, 1957), Fox (1970) und Pella und Tomlinson (1969) (siehe Ricker 1975 und Pauly 1984a für Übersichten), sowie neuere Modelle, die, wenn sie auch noch nicht "standard", so doch Varianten dieser Produktionsmodellen sind, z.B. das von Munro und Thompson (1973), von Schnute (1977) oder das von Csirke und Caddy (1983) (siehe Pauly (1984a, Kapitel 10) für erste Anwendungen der beiden letztgenannten Modelle auf tropische Bestände);
- ii) die "analytischen Modelle" von Ricker (1958) und Beverton und Holt (1957, 1966), denen vielleicht die VPA und ihre Varianten hinzugezählt werden sollte (Gulland 1965, Pope 1972, Jones 1979 und siehe Pauly 1984a, Kap. 7 und 8).

Diese Schrift beschäftigt sich kaum mit Produktionsmodellen beschäftigt. Dies hat mehrere Gründe; einer davon ist, daß der Autor diese Modelle zusammenfassend und mit Schwerpunkt auf ihre Anwendung in den Tropen kürzlich diskutiert hat (Pauly 1984a, Kapitel 10). Ein anderer Grund ist, daß diese Modelle konzeptuell voll ausgeschöpft scheinen und daß daher den Modellen mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden sollte, die noch ausbaufähig erscheinen, d.h. den analytischen Modellen. Bevor dies erfolgt, sollte aber erwähnt werden, daß das Modell von Csirke und Caddy (1983) (in dem der Fang, anstatt gegen F oder den Fischereiaufwand, gegen Z geplottet wird) eine Art Brücke zwischen analytischen und Produktionsmodellen insofern schlägt, als Z mit Alters- oder Längendaten bestimmt wird (siehe Teil 4). Daher kann diese Schrift, in der gezeigt wurde, wie Z einfach zu bestimmen ist, dazu beitragen, daß das Produktionsmodell von Csirke und Caddy (loc. cit.) häufiger verwendet wird.

Ein letzter Grund, weshalb Produktionsmodelle hier nicht im Detail diskutiert wurden ist, daß sich diese Klasse von Modellen in der Regel nicht zur Darstellung von Zusammenhängen, die Mehrartenbestände ("multi-species stocks") betreffen, eignen - auch wenn sie oft benutzt werden, um Fang- und Aufwandsdaten aus solchen Beständen zu interpretieren. Es gibt natürlich Ausnahmen von dieser Verallgemeinerung, z.B. die Modelle von Pope (1979), Marten (1979, a und b) und May et al. (1979). Es bleibt jedoch wahr, daß die meisten Anwendungen von Produktionsmodellen die Wechselbeziehungen zwischen Arten implizit und nicht explizit in Betracht ziehen (siehe auch Pauly 1984a Kapitel 12).

Die Anwendung analytischer Einarten-Modelle auf tropische Mehrartenbestände

Die analytischen Modelle können sehr einfach die Wechselbeziehungen zwischen Arten (z.B. Räuber-Beute und Konkurrenten) explizit in Betracht ziehen; einige Ansätze dazu wurden in vorhergehenden Teilen dieser Schrift vorgestellt. Neben diesen biologischen Interaktionen können analytische Modelle natürlich auch leicht "technologische Interaktionen" (sensu Pope 1979) berücksichtigen, d.h. Wechselbeziehungen zwischen den Tieren

eines Mehrartenbestandes und zwischen der Fischerei und den Einzelartbeständen, die entstehen, weil nicht jede Art optimal befischt werden kann. So haben Sinoda et al. (1979), Munro (1983) und Sainsbury (1984) Modelle vorgestellt, von denen mit relativ einfachen Überlegungen, die auf dem Ertrag-pro-Rekrut Konzept basieren, optimale Strategien für tropische Mehrartenbestände abgeleitet werden können. Diese Modelle benötigen für alle Arten (oder Artengruppen), die berücksichtigt werden, einen kompletten Satz von Wachstums- und Sterblichkeitsparametern sowie verwandte Parameter wie Selektionsfaktor, L_c , t_c , usw.. Es dürfte daher einsichtig sein, daß die Methoden, die in Teil 2 und 4 dieser Schrift vorgestellt werden, wesentlich dazu beitragen können, die Anwendung analytischer Modelle auf tropische Bestände zu fördern (vergl. Pauly und Munro 1982). Dies gilt besonders für die Methoden zur Bestimmung von Wachstumsparametern, von Z durch längenbezogene Fangkurven und von M über empirische Gleichungen. Es dürfte aber zum Beispiel auch für solche Methoden wie die Bestimmung von L_c mit Hilfe von längenbezogenen Fangkurven anstatt kostenträchtiger Selektionsexperimente gelten.

Überhaupt erlauben die hier vorgeschlagenen Methoden eine Diskussion des Kostenfaktors in der angewandten fischereibiologischen Forschung, weil sie zum Teil als Alternative zu klassischen Methoden verstanden werden können. Einen Beitrag zu dieser Diskussion in Verbindung mit den hier vorgestellten Methoden lieferte zum Beispiel Morgan (1983). Er stellte fest, daß eine auf Längendaten ausgerichtete Methodologie für die in Kuwait vorherrschenden Bedingungen (u.a. der Notwendigkeit Fische zu kaufen, denen Otolithen entnommen werden sollen) bei gleich guten Ergebnissen wesentlich billiger ist als die ausschließlich auf Altersdaten beruhenden Untersuchungen (siehe auch Kap. 2).

Zur Konstruktion von Mehrartenmodellen

Im Kontext mit fischereibiologischer Grundlagenforschung* werden die hier vorgeschlagenen Konzepte und Methoden wahrscheinlich vor allem zum

*Es kann natürlich darüber gestritten werden, ob Fischereibiologen überhaupt "Grundlagenforschung" betreiben können und sollen, ist doch ihr Fach seit seiner Entstehung stets von der Anwendung her geprägt worden (siehe Went 1972).

Schätzen der wichtigen Parameter von Mehrartenmodellen Verwendung finden. Der Autor arbeitet zum Beispiel zur Zeit zusammen mit E. Ursin (Charlottenlund, Dänemark) daran, eine stark vereinfachte Version des "Nordseemodells" von Andersen und Ursin (1977) auf den Golf von Thailand anzupassen. Die hier vorgestellten Methoden sollen dabei zum bestimmen der meisten benötigten Inputparameter herangezogen werden. Die Rolle, die die in Kapitel 2 bis 5 dieser Schrift vorgestellten Methoden beim Bau von Komplexmodellen spielen, soll hier allerdings am Beispiel des ECOPATH Modells* illustriert werden. Es basiert auf recht einfachen Überlegungen (siehe auch Pauly 1982d) und erlaubt es, den Energiefluß und die Biomassen in einem beliebigen aquatischen System relativ zuverlässig zu bestimmen. Das Modell (siehe Polovina 1984 sowie Polovina und Ow 1983) erfordert die folgenden Angaben:

- i) Anzahl der berücksichtigten Gruppen ("Boxes"), die im Modell berücksichtigt werden;
- ii) Nahrungsspektrum für die Tiere in jeder Gruppe;
- iii) "Production/Biomass Ratio" für die Organismen jeder Gruppe
- iv) Nahrungskonsumption als Fraktion der Biomasse jeder Gruppe;
- v) Fraktion der natürlichen Verluste, die von Räubern aufgenommen wird, und
- vi) Biomasse eines der Top-Predatoren oder dessen Fang durch die Fischerei (wenn es eine gibt).

Auf der Grundlage dieser Angaben berechnet ECOPATH sowohl die mittlere Biomasse jeder Gruppe als auch den Energiefluß zwischen den Gruppen (siehe Abb. 6.1 für ein Beispiel), wobei Biomassen, die unabhängig vom Modell bestimmt werden können, auch eingegeben werden können (was es dann erlaubt, jeweils einen anderen Parameter indirekt zu bestimmen). Der Verfasser hält dieses Modell besonders geeignet zur Untersuchung tropischer Bestände. Es steht insofern im Zusammenhang mit den Methoden und

* Das Listing von ECOPATH (in Microsoft BASIC) sowie eine detaillierte Gebrauchsanweisung mit einem Rechenbeispiel können bezogen werden von Dr. J. J. Polovina, Southwest Fisheries Center, Honolulu Laboratory, National Marine Fisheries Service, NOAA, Honolulu, Hawaii 96812, USA

Konzepten, die in dieser Schrift vorgestellt wurden, als dessen Inputparameter leicht mit eben diesen Methoden bestimmt werden können. Dies soll im folgenden schlagwortartig erläutert werden:

- i) Die Anzahl der berücksichtigten Gruppen sollte aus der Anzahl von Arten im untersuchten System bestimmt werden, die ähnliche Wachstums- und Sterblichkeitsparameter haben, denn solche Arten müssen auch ökologisch ähnlich sein (siehe Kapitel 2 und auch Pauly 1984a, Kap. 12);
- ii) die Nahrungsspektren von Fischen und aquatischen Evertebraten sind hier nicht diskutiert worden; es sollte aber erwähnt werden, daß Nahrungsuntersuchungen (d.h. Magenuntersuchungen), was immer die Zählmethode ist (Volumen, Anzahlen oder Energiegehalt der in Mägen befindlichen Tiere), ähnliche Nahrungsspektren liefern. Dies wurde auch kürzlich durch "principal component analysis" von MacDonald und Green (1983) festgestellt;
- iii) die "Production/Biomass Ratio" von Tieren, deren Wachstum durch die VBGF beschrieben werden kann und deren Sterblichkeit negativ exponentiell verläuft ist, unter stationären Bedingungen (wie sie bei Anwendung eines "Box"-Modells angenommen werden), gleich Z , wie im Kapitel 4 dieser Schrift definiert wird (Allen 1971);
- iv) die Nahrungskonsumption als Fraktion der Biomasse ist exakt gleich Q/B , wie im Kapitel 3 dieser Schrift definiert wird;
- v) die Fraktion der natürlichen Verluste, die von Räubern verursacht wird, kann generell auf einen Wert zwischen 0.75 und 0.95 gesetzt werden (Ricker 1969). Sie hat wenig Einfluß auf die von ECOPATH berechneten Biomassen; und
- vi) es dürfte letztlich Fischereibiologen nicht schwerfallen, Fangdaten für Tiere aus ihrem Untersuchungsgebiet zu identifizieren oder die Biomasse der Top-Predatoren zu bestimmen.

Somit zeigt sich, daß ein "Box-Modell" eines jeden Systems mittels der Methoden, die hier vorgestellt werden und dem ECOPATH Programm leicht konstruiert werden kann. Es ist wiederum eindeutig, daß ein Modell wie in Abb. 6.1 wesentlich zum Verständnis eines tropischen Ökosystems beiträgt. So ist indirekt gezeigt worden, daß die hier vorgestellten Methoden und Konzepte auch für den Bereich, der in der Fischereibiologie als "Grundlagenforschung" gilt, mit Erfolg eingesetzt werden können.

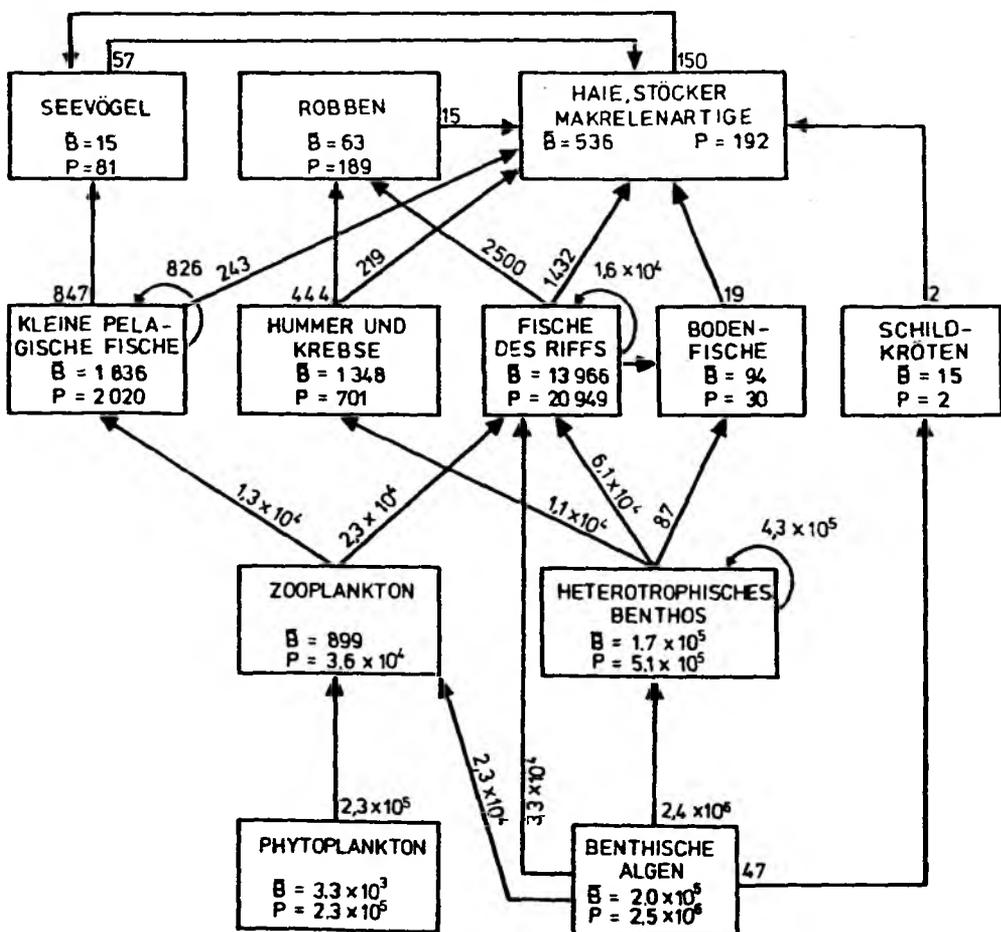


Abb. 6.1: Quantitatives Modell einer Riffgemeinschaft, mit Hilfe von ECOPATH konstruiert (aus Polovina 1984, verändert). Die wichtigsten Parameterwerte, die in ein solches Modell eingehen, können mit den Methoden bestimmt werden, die in Kap. 2, 3 und 4 dieser Schrift vorgestellt wurden (siehe Text)

DANKSAGUNG

Üblicherweise wird an dieser Stelle den Personen gedankt, die am Zustandekommen einer Veröffentlichung unterstützend beteiligt gewesen sind. Die hier vorliegende Schrift basiert im wesentlichen auf Gedanken, die in früheren Arbeiten des Verfassers und seiner Koautoren vorgestellt wurden. Es erscheint daher angebracht, diesen Koautoren hier zu danken; ihre Namen sind:

A.Bakun, J.Bayer, J.Caddy, H.Calumpong, E.Cruz, N.David, J.Floyd, G.Gaschütz, K.Hopkins, Htun Htein, J.Ingles, P.Martosubroto, A.Mines, J.Munro, G.Murphy, N.Navaluna, R.Neal, L.Palomares, H.Peters, J.Pope, L.Rijavec, Sann Aung, J.Saeger, G.Sharp, B.Skud, I.Smith, T.Sujastani, I.Tsukayama, J.van Weerd, M.Vakily, S.Venema und last, but not least, Sandra Wade-Pauly, meine Frau und einstige Mitautorin. Euch allen sei gedankt für die Mitarbeit!

Auch möchte ich hier den Herrn Professoren Dr.W.Nellen und Dr.D.Schnack für die Einladung nach Kiel und für ihren Einsatz bei der Umsetzung dieser Einladung in ein für alle Beteiligten nützliches Lehr- und Studiensemester an meiner alten Alma Mater. Letztlich möchte ich Frau Petra Lahmann, Frau Hiltrud Worthmann und den Herren Heinz von Bockelmann und Mark Prein für ihre Hilfe beim Zusammenstellen dieser Schrift danken.

REFERENZEN

- Abramson, N.J. 1971. Computer programs for fish stock assessments. FAO Fish. Tech. Paper 101, pag. var.
- Allen, K.R. 1966. Determination of age distribution from age-length keys and length distributions, IBM 7090, 7094, FORTRAN IV. Trans. Amer. Fish. Soc. 95: 230-231.
- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Board Can. 28: 1573-1581.
- Andersen, K.P. 1982. An interpretation of the stomach contents of fish in relation to prey abundance. Dana 2: 1-50.
- Andersen, K.P. und E. Ursin. 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Medd. Danm. Fisk. Havunders. (N.S.) 7: 319-435.
- Anon. 1982. Comparative study of three methods for total mortality estimation, p. 91-125. In: Report of the second technical consultation on stock assessment in the Balearic and Gulf of Lions statistical divisions, Casablanca, Morocco, 7-11 December 1981. FAO Fish. Tech. Rep. 263. 165 p.
- Armstrong, D.W., J.R.G. Hislop, A.P. Robb und M.A. Brown. 1983. A preliminary report on the analysis of whiting stomachs collected during the 1981 North Sea Stomach sampling Project. ICES. Doc. C.M. 1983/6: 59
- Arntz, W.E. 1971. Biomasse und Produktion des Makrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahr 1968. Kieler Meeresforsch. 27(1): 36-72.
- Bakun, A., J. Bayer, D. Pauly, J. G. Pope und G.V. Sharp 1982: Ocean Science in Relation to Living Resources. Can. J. of Fish. and Aqu. Sci. 39(7): 1059-1070
- Bakun, A. und R.H. Parrish. 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions, p. 67-104. In: G. Sharp (Rapporteur) Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Intergovernmental Oceanographic Commission Workshop Report No. 28, 323 p.
- Baranov, F.I. 1918. On the question of the biological basis of fisheries. Nauchn. Issled. Ikhtiologicheskii Inst. Izv. 1: 81-128. (In Russian).
- Baranov, F.I. 1927. (More about the poor catch of vobla). Byull. Rybn. Khoz. 7(7). (in Russian)
- Bardach, J.E., J.H. Ryther und W.O. Mc Learney. 1972. Aquaculture: the farming and husbandry of freshwater and marine organisms. Wiley-Inter-Science, New York, 868 p.

- Berg, C.J.R. und P. Atalo. 1984. Potential of chemosynthesis in molluscan aquaculture. *Aquaculture* 39: 165-179.
- Berry, R.J. 1970. Shrimp mortality rates derived from fishery statistics. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 22: 66-78.
- Bertalanffy, L. von. 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeiten des Wachstums I. Roux'. *Arch. Entwicklungsmech.* 131: 613-652.
- Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) *Hum. Biol.* 10(2): 181-213.
- Bertalanffy, L. von. 1951. *Theoretische Biologie. Zweiter Band: Stoffwechsel, Wachstum.* A. Franke A.G. Verlag, Bern.
- Beverton, R.J.H. und S.J. Holt. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special references to sources of bias in catch sampling. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 140: 67-83.
- Beverton, R.J.H. und S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. II Vol. 19*, 533 p.
- Beverton, R.J.H. und S.J. Holt. 1959. A review of the lifespan and mortality rates of fish in nature and the relation to growth and other physiological characteristics, p. 142-177. In: G.E.W. Wolsteholmen and M. O'Connor (eds.). *Ciba Foundation Colloquium on Ageing: the lifespan of animals. Vol. 5*, Churchill, London.
- Beverton, R.J.H. und S.J. Holt. 1966. *Manual of methods for fish stock assessment. Part 2. Tables of yield functions.* FAO Fish. Tech. Pap. 38. Rev. 1:67.
- Bhattacharya, C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23: 115-135.
- Blalock, H.M. 1972: *Social statistics.* McGraw-Hill Book Company, San Francisco, 583 p.
- Boonjabol, M. and S. Pramokchutina. 1984. Demersal trawling in the Gulf of Thailand. *ICLARM Transl. No. 4*, 12 p.
- Brothers, E.B. 1980. Age and growth studies on tropical fishes, p. 119-136. In: S.B. Saila and P. Roedel (eds.) *Stock assessment for tropical small-scale fisheries. Proceedings on an international workshop held 19-21 September 1979 at the University of Rhode Island.* Int. Cent. Mar. Resource Dev., University of Rhode Island, Kingston.
- Brouard, F., R. Grandperrin, M. Kulbicki und J. Rivaton. 1984. Notes on observations of daily rings in deepwater snappers. *ICLARM Translations* 3, 8 p.
- Cascalho, A.R. und I. Arrobas. 1984. *Parapenaeus longirostris* (Lucas, 1846) from South Portuguese Coast: data on its fishery and observations on some biological characteristics. ICES, C.M. 1984/K: 29, Shellfish Cttee, 20 p.

- Cassie, R.M. 1954. Some use of probability paper in the analysis of frequency distributions. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.* 5: 513-522.
- Chatterjee, S. und B. Price. 1977. *Regression analysis by example.* John Wiley and Sons, New York.
- Cloern, J.E. und F.H. Nichols. 1978. A von Bertalanffy growth model with a seasonally variable coefficient. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1479-1482.
- Conan, G.Y. 1984. Do assumptions commonly used for modelling populations of finfish apply to shellfish species? ICES C.M. 1984/K: 49. Shellfish Cttee, 20 p.
- Csirke, J. und J.F. Caddy. 1983. Production modelling using mortality estimates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 43-51. (With errata in *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 255-256).
- Cushing, D.H. 1981. *Fisheries biology: a study in population dynamics.* 2nd ed. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 295 p.
- Cushing, D.H. 1983. The outlook for fisheries research in the next ten years. p. 263-277 In: B.J. Rothschild (ed.) *Global Fisheries: Perspectives for the 1980s.* Springer Verlag, 289 p.
- Cushing, D.H. and J.G.K. Harris. 1973. Stock and recruitment and the problem of density dependence. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 164: 142-155.
- Daan, N. 1973. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod (*Gadus morhua*). *Neth. J. Sea Res.* 6: 279-517.
- Daan, N. 1983. Analysis of the cod data collected during the 1981 stomach sampling project. ICES, Doc. C.M. 1983/6: 61.
- Daget, J. und J.M. Ecoutin. 1976. Modèles mathématiques de production applicables aux poissons tropicaux subissant un arrêt prolongé de croissance. *Cah. O.R.S.T.O.M. Ser. Hydrobiol.* 10: 59-69.
- Dalzell, P. 1983. Raw data and preliminary results for an analysis of the population dynamics of PNG bait-fish. Dept. Prim. Industry, Fish. Survey Branch, Rep. No 83-04, Port Moresby Papua-NewGuinea, 59 p.
- Dalzell, P. 1984. The population biology and management of bait-fish in Papua New Guinea waters. Dept. of Primary Industry. Fish. Res., Survey Branch. Report 84-05, Port Moresby, Papua New Guinea, 59 p.
- Druzhihin, A.D. 1970. Indian mackerel, *Rastrelliger* spp. in Burma waters. *Proc. Indo-Pac. Fish. Counc.* 13(II): 59-81.
- FAO, 1983. *Yearbook of Fishery Statistics, 1981.* Vol. 52, Rome, 357 p.
- Figueredo, M.J. 1984. Attempts to estimate growth and natural mortality of *Nephrops norvegicus* off the Portuguese coast. ICES C.M. 1984/K: 28, Shellfish Cttee, 19 p.

- Fox, W.W. 1970. An exponential yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 99: 80-88.
- Fridrikson, A. 1934. On the calculation of age-distribution within a stock of cod by means of relatively few age determinations as a key to measurements on a large scale. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 86: 1-14.
- Garfield, E. 1980. The literature of marine biology. *Biol. Morya* (3): 3-20. (Vom Russischen 1982 durch Plenum Publ. Corp. übersetzt.)
- Gaschütz, G., D. Pauly und N. David 1980: A versatile BASIC program for fitting weight and seasonally oscillating length growth data. *ICES CM 1980/D:6 Statistics Cttee*, 14 p.
- George, K. und S.K. Banerji. 1964. Age and growth studies on the Indian mackerel, Rastrelliger kanagurta (Cuvier) with special reference to length-frequency data collected at Cochin. *Indian J. Fish.* 11 (2): 621-638.
- Gjøsaeter, J. und M.I. Sousa. 1983 a. Reproduction, age and growth of the kelee shad, Hilsa kelee (Cuvier 1829) (Pisces: Fam. Clupeidae) with informations on its fishery in Maputo Bay, Mozambique. *Rev. Invest. Pesqu. (Maputo)* No 8: 53-80.
- Gjøsaeter, J. und M.I. Sousa. 1983 b. Reproduction, age and growth of the Russel's scad, Decapterus russellii (Rüppel, 1829) (Carangidae) from Sofala Bank, Mozambique. *Rev. Invest. Pesqu. (Maputo)* No 8: 83-108.
- Goeden, G.B. 1978. A monograph of the coral trout, Plectropomus leopardus (Lacépède). *Queensland Fish. Serv. Bull.* (1), 42 p.
- Comperz, B. 1825. On the nature of the function expressive of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Phil. Trans.* (B) 115: 513-585.
- Grant, C.J., R.L. Sandland und A.M. Olsen. 1979. Estimation of growth, mortality and yield per recruit of the Australian School Shark Galeorhinus australis (MacLeay) from tag recoveries. *Austr. J. Mar. Freshwat. Sci.* 30: 625-637.
- Guilford, J.P. und B. Fruchter. 1978. *Fundamental statistics in psychology and education.* McGraw Hill, New York.
- Gulland, J.A. 1965. Estimation of mortality rates. Annex to Rep. Arctic. Fish. Working Group, ICES C.M. 1965. Nachdruck in: Cushing, D.H., 1983: *Key papers on fish populations.* IRL Press, Oxford - Washington, 405 p.
- Gulland, J.A. 1966. *Manual of sampling and statistical methods for fisheries biology.* Part I. Sampling methods. *FAO Man. Fish. Sci.* 3. pag. var.
- Gulland, J.A. 1983. *Fish stock assessment. A manual of basic methods,* John Wiley and Sons, New York, 223 p.

- Gulland, J.A. und S.J. Holt. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. int. Explor. Mer* 25(1): 215-222.
- Harding, J.P. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 28: 141-153.
- Hartje, V. 1983. Theorie und Politik der Meeresnutzung: eine ökonomisch-institutionelle Analyse. Arbeitsberichte des Wissenschaftszentrums Berlin. Campus Verlag, 584 p.
- Hederström, J. 1759. Rön om fiskars alder. *Svensk. Vet. Akad. Hand.* 1759, p. 222.
- Hederström, J. 1762. De aetate piscium. *Kgl. Schwed. Akad. Abh.* 1759 Bd. 21, p. 215 (Deutsche Ausgabe: "Vom Alter der Fische", Berlin, Samml. 1776, Bd. 8, 349).
- Helgason, T. und H. Gislason. 1979. VPA-Analysis with species interactions due to predation. *ICES C.M.* 1979/G:52.
- Hixon, R.F., R.T. Hanlon und W.H. Hulet. 1981. Growth and maximal size of the long-finned squid *Loligo pealei* in the Northwestern Gulf of Mexico. *J. Shellfish Res.* 1(2): 181-185.
- Hoening, J.M. 1984. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fish. Bull. (US)* 81(4): 898-903
- Hoening, J.M. und W.D. Lawing. 1982. Estimating the total mortality rate using the maximum-order statistic for age. *ICES C.M.* 1982/D: 7. Statistics Cttee, 13 p.
- Hubold, G. und M.V. Mazetti. 1982. Growth, morphometry and aspects of the life-history of the scaled sardine *Harengula jaguana* Poey 1885 in the Guanabara Bay (Brazil). *Meeresforsch.* 29(2): 80-88.
- Ingles, J. und D. Pauly 1984: An atlas of the growth, mortality and recruitment of Philippine fishes. *ICLARM Tech. Rep. No. 13*, Manila, 127 p.
- Johannes, R.E. 1978. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Env. Biol. Fish.* 3: 65-84.
- Jones, R. 1976. Growth of fishes, p. 251-279. In: D.H. Cushing and J.J. Walsh (eds.) *The ecology of the seas.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Jones, R. 1979. An analysis of a *Nephrops* stock using length composition data. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 175: 259-269.
- Jones, R. 1982. Ecosystems, food chains and fish yields. p. 195-239. In: D. Pauly and G.I. Murphy (eds.). *Theory and Management of Tropical Fisheries.* ICLARM Conference Proceedings 9, 360 p.

- Kennedy, W.A. 1963. Growth and mortality of whitefish in three unexploited lakes in northern Canada. *J. Fish. Res. Board Can.* 20: 265-272.
- Kimura, D.L. 1977. Statistical assessment of the age-length key. *J. Fish. Res. Board Can.* 34(3): 317-324.
- Knight, W. 1968. Asymptotic growth: an example of nonsense disguised as mathematics. *J. Fish. Res. Board Can.* 25: 1303-1307.
- Kristensen, T.K. 1980. Periodical growth patterns in cephalopod statoliths. *Dana* 1: 39-52.
- Krüger, F. 1964. Neuere mathematische Formulierung der biologischen Temperaturfunktion und des Wachstums. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 9: 108-124.
- Kühlmorgan-Hille, G. 1977. Preliminary study on the life history of the flatfish *Psettodes erumei* from the Gulf of Thailand p. 261-268. In: K. Tiews (ed.) *Fisheries Resources and their Management in Southeast Asia*. DSE/BFA Fish. / FAO Berlin (West) 1977, 522 p.
- Larkin, P.A. und W. Gazey. 1982. Applications of ecological simulation models to management of tropical multispecies fisheries, p. 123-140. In: D. Pauly and G.I. Murphy (eds.) *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM Conference Proceedings 9, 360 p.
- Lee, C.K. G. 1972. The biology and population dynamics of the common dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea. PhD Thesis, Univ. of East Anglia, 105 p.
- Li, C.C. 1975. Path analysis - a primer. The Boxwood Press, Pacific Grove, USA, 347 p.
- MacDonald, J.S. und R.H. Green. 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 635-637.
- Majkowski, J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management, p. 149-165. In: D. Pauly and G.I. Murphy (eds.) *Theory and Management of tropical fisheries*. ICLARM Conference Proceedings 9, 360 p.
- McNew, R.W. und R.C. Summerfeldt. 1978. Evaluation of a maximum-likelihood estimator for analysis of length-frequency distributions. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 107(5): 730-736.
- Manooch, C.S. und G.R. Huntsman. 1977. Age, growth and mortality of the red porgy *Pagrus pagrus*. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 106 (1): 26-33.
- Marten, G.G. 1979a. The impact of fishing on the inshore fishery of Lake Victoria (East Africa). *J. Fish. Res. Board* 36: 891-900.
- Marten, G.G. 1979 b. Predator removal: its impact on fish yields in Lake Victoria (East Africa). *Science* 203: 646-647.

- May, R.M., J.R. Beddington, C.W. Clark, S.J. Holt und R.M. Laws. 1979. Management of multispecies fisheries. *Science (Wash.)* 205 (4403): 267-277.
- Menon, M.D. 1953. The determination of age and growth of fishes of tropical and subtropical waters. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 51 (3): 623-635.
- Menzel, D.W. 1958. Utilization of algae for growth by the Angelfish Holacanthus bermudensis. *J. Cons. int. Explor. Mer* 24: 308-313.
- Menzel, D.W. 1960. Utilization of food by a Bermuda reef fish, Epin-
ephelus guttatus. *J. Cons int. Explor. Mer* 25: 216-222.
- Merett, N. 1971. Aspects of the biology of billfish (Istiophoridae) from the equatorial Indian Ocean. *J. Zool. Soc. London* 163: 35-399.
- Mohr, E. 1923. Altersbestimmung bei tropischen Fischen. *Zool. Anz.* 53: 87-95.
- Mohr, E. 1927. Bibliographie der Alters- und Wachstums-Bestimmung bei Fischen. *J. Cons. int. Explor. Mer* 2(2): 236-258.
- Mohr, E. 1930. Bibliographie der Alters- und Wachstums-Bestimmung bei Fischen. II Nachträge und Fortsetzung. *J. Cons. int. Explor. Mer* 5(1): 88-100.
- Mohr, E. 1934. Bibliographie der Alters- und Wachstums-Bestimmung bei Fischen. III Nachträge und Fortsetzung. *J. Cons. int. Explor. Mer* 9(2): 377-391.
- Morgan, G.R. 1983. Application of length-based stock assessments to Kuwait's fish stocks. *ICLARM Newsletter* 6(4): 3-4.
- Morgan, G.R. Incorporating age data into length-based stock assessment methods. In D. Pauly and G.R. Morgan (eds.), *Theory and application of length-based methods in fisheries research*. ICLARM Conf. Proc. (im Druck).
- Munro, J.L. 1982. Estimation of biological and fishery parameters in coral reef fisheries p. 71-82. In: D. Pauly and G.I. Murphy (eds.) *Theory and Management of Tropical Fisheries*. ICLARM Conference Proceedings 9, 360 p.
- Munro, J.L. 1983. Caribbean coral reef fishery resources. *ICLARM Stud. a. Rev.* 7, 276 p.
- Munro, J. und D. Pauly 1983: A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte*. 1(1): 5-6
- Munro, J.L. und R. Thompson. 1973. The biology, ecology, exploitation and management of Caribbean reef fishes. Part II. The Jamaican fishing industry, the area investigated and the objectives and methodology of the ODA/UWI Fisheries Ecology Research Project. *Res. Rep. Zool. Dept., Univ. West Indies* 3(11): 44 p.

- Murphy, G.I. 1982. Recruitment of tropical fishes, p. 141-148. In: D. Pauly and G.I. Murphy (eds.) Theory and Management of Tropical fisheries. ICLARM Conference Proceedings 9, 360 p.
- Navaluna, N.A. und D. Pauly. Seasonality in the recruitment of Philippine fishes as related to wind patterns. Paper presented at the 3rd International Symposium on the Early Life History of Fishes, Vancouver, 7-9 May 1984 (im Druck).
- Nzioka, R.M. 1983. Biology of the small-spotted grunt Pomadasys opercularis (Playfair 1866) (Pisces: Pomadasydae) around Malindi in Kenya. Kenya J. Sci. Techn. 15(3): 69-81.
- Paloheimo, J.E. und L.M. Dickie. 1970. Production and food supply p. 499-527. In: J.H. Steele (ed.) Marine Food Chains. Oliver and Boyd, Edinburgh, 552 p.
- Pandian, T.J. 1967. Intake, ingestion, absorption and conversion of food in the fishes Megalops cyprinoides and Ophiocephalus striatus. Mar. Biol. 1(1): 16-32.
- Pandian, T.J. 1970. Intake and conversion of food in the fish Limanda limanda exposed to different temperatures. Mar. Biol. 5(1): 1-17.
- Pannella, G. 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Science (Wash.) 137 (4002): 1124-1127.
- Pannella, G. 1980. Growth patterns in fish sagittae p. 15, p. 519-560. In: D.C. Rhoads and R.A. Lutz (eds.). Skeletal growth in aquatic organism. Plenum Press, New York.
- Pauly, D. 1978a. A preliminary compilation on fish length growth parameters. Ber. Inst. f. Meeresk. Univ. Kiel, No. 55, 200 p.
- Pauly, D. 1978b. A discussion of the potential use in fish population dynamics of the interrelationships between mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 122 fish stocks. ICES 1978/G:21. Demersal Fish Cttee, 36 p.
- Pauly, D. 1979a. Theory and Management of Tropical Multispecies Stocks: a Review, with Emphasis on the Southeast Asian Demersal Fisheries. ICLARM Stud. Rev. No. 1, Manila, 35 p.
- Pauly, D. 1979b. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. Ber. Inst. f. Meeresk. Univ. Kiel. No. 63, 156 p. (Dissertation)
- Pauly, D. 1980a. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer 39(3): 175-192
- Pauly, D. 1980b. A selection of simple methods for the assessment of tropical fish stocks. FAO Fisheries Circular No. 729, 54 p.

- Pauly, D. 1980c. A new methodology for rapidly acquiring basic information on tropical fish stocks: growth, mortality and stock recruitment relationships. p. 154-172. In: S. Saila and P. Roedel (eds.) Stock Assessment for Tropical Small-Scale Fisheries. Proceedings of an International Workshop, Sept. 19 - 21, 1979, University of Rhode Island. International Center for Marine Resources Development, Kingston, R.I. 198 p.
- Pauly, D. 1981b. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Meeresforsch.* 28(4): 251-282
- Pauly, D. 1982c. Studying single-species dynamics in a multispecies context. p. 33-70. In: D. Pauly and G. Murphy (eds.) Theory and Management of Tropical Fisheries. ICLARM Conference Proceedings 9, 360 p.
- Pauly, D. 1982d. Notes on tropical multispecies fisheries, with a short bibliography on the food and feeding habits of tropical fish. p. 30-35 and 92-98. In: Report of the regional training course on fisheries stock assessment, Samutprakarn, Thailand, 1 Sept. - 9 Oct. 1981, Part II, Vol. 1. SCS/GEN/82/41. South China Sea Fisheries Development and Coordinating Program, Manila, 238 p.
- Pauly, D. 1982e. A method to estimate the stock-recruitment relationships of shrimps. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 111(1): 13-20.
- Pauly, D. 1982f. Further evidence for a limiting effect of gill size on the growth of the fish: the case of the Philippine goby (Mistichthys luzonensis). *Kalikasan, Phil. J. of Biol.* 11(2-3): 379-383.
- Pauly, D. 1984a. Fish Population Dynamics in Tropical Waters: a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Stud. a. Rev.* 8, 325 p.
- Pauly, D. 1984b. Reply to comments on prerecruit mortality in Gulf of Thailand shrimp stocks. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 113: 404-406.
- Pauly, D. 1984c. A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fishes. *Journ. Cons. int. Explor. Mer* 41: 280-284
- Pauly, D. 1984d. The population dynamics of short-lived species, with emphasis on squids. Special Session of the Scientific Council of Northwest Atlantic Fisheries Organization, Dartmouth, Nova Scotia, Canada. 5 - 7 Sept. 1984. NAFO SCR Doc. 84/18/106, 24 p. (revised version in NAFO Scient. Conn. Stud. (9), 1985)
- Pauly, D., und J. Caddy 1985. A modification of Batthcharya's method for the separation of normal distributions. *FAO Fish. Circ.* 78, Rome, 26 p.
- Pauly, D. und H. Calumpong 1981. Growth and mortality of the sea-hare Dolabella auricularia (Gastropoda: Aplysiidae) in the Central Visayas. Philippines. *Mar. Biol.* 79: 289-293.

- Pauly, D. und N. David 1980. An objective method for determining growth from length-frequency data. ICLARM Newsletter 3(3): 13-15
- Pauly, D. und N. David 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. Meeresforsch. 28(4): 205-211.
- Pauly, D., N. David und J. Ingles 1980. ELEFAN I: User's Instruction and Program Listing. Mimeo., pag. var.
- Pauly, D., N. David und J. Ingles 1981. ELEFAN II: User's Instruction and Program Listings. Mimeo., pag. var.
- Pauly, D. und G. Gaschütz 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculator. ICES CM 1979/G:24. Demersal Fish Ctee, 26 p.
- Pauly, D. und J. Ingles 1981. Aspects of the growth and mortality of exploited coral reef fishes. p. 89-98. In: E. Gomez, C.E. Birke-land, R.W. Buddemeyer, R.E. Johannes, J.A. Marsh, Jr. und R.T. Tsuda (eds.) Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila, Philippines. Vol. 1, 725p.
- Pauly, D., J. Ingles und R. Neal 1984. Application to shrimp stocks of objective methods for the estimation of growth, mortality and recruitment related parameters from length-frequency data (ELEFAN I and II). p. 220-234. In: J.A. Gulland und B.I. Rothschild (eds.) Penaeid shrimps - their biology and management. Fishing News Books, Farnham, England, 312 p.
- Pauly, D. und G.R. Morgan (eds.) Theory and application of length-based methods in fisheries research. ICLARM Conference Proceedings (im Druck)
- Pauly, D. und J.L. Munro 1982. On the development and dissemination of new methodologies for tropical stock assessment. p. 79-87 (Annex 3). In: Indo-Pacific Fishery Commission. Report of the Third Session of the Standing Committee of Resources Research and Development, Sydney, Australia, 28 April to 4 May 1982. FAO Fisheries Report No. 275, Rome, 135 p.
- Pauly, D. und N.A. Navaluna 1983. Monsoon-induced seasonality in the recruitment of Philippine fishes. p. 823-833. In: G.D. Sharp und J. Csirke (eds.) Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica 18 - 29 April 1983. FAO Fisheries Report No. 191, Vol. 3.
- Pauly, D. und I. Tsukayama 1983. On the seasonal growth, monthly recruitment and monthly biomass of the Peruvian anchoveta from 1961 to 1979. p. 987-1004. In: G.D. Sharp und J. Csirke (eds.) Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica 18 - 29 April 1983, FAO Fisheries Report No. 291, Vol. 3.

- Pauly, D. und Sann Aung, 1984: Population dynamics of some marine fishes of Burma. BUR/77/003/FAO Field Document No. 7, FAO, Rome, 22 p.
- Pella, J.J. und P.K. Tomlinson. 1969. A generalized stock production model. Inter.-Am. Trop. Tuna Comm., Bull. 13: 419-496.
- Pennington, M. 1984. Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach contents data. ICES, Doc. C.M. 1984/H:28, Pelagic Fish Cttee.
- Pereiro, J.A. 1984. Estimation of fishing mortality in the northern stock of hake from length distribution analysis (R. Jones, 1982) using six years' average catch per length class (1977-82). ICES C.M. 1984/G:62, Demersal Fish Cttee, 7 p.
- Petersen, C.G.J. 1891. Eine Methode zur Bestimmung des Alters und des Wuchses der Fische. Mitt. Dtsch. Seefischerei Ver. 11: 226-235.
- Petersen, C.G.J. 1892. Fiskebiologiske forhold i Holbek Fjord, 1890-91. Beretning fra de Biologiske Danske Station for 1890(91), 121-183.
- Pitcher, T.J. and P.D.M. MacDonald. 1973. Two models for seasonal growth in fishes. J. App. Ecol. 10: 599-606.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs. 3: 1-11
- Polovina, J.J. and M.D. Ow. 1983. ECOPATH: a user's manual and program listings. Southwest Fish Cent. Admin. Rep. H 82-23, NMFS, Honolulu, 46 p.
- Pope, J. A., A.R. Margetts, J.M. Hamley und E.F. Akyüz. 1975. Manual of methods for fish stock assessments, Part III: Selectivity of fishing gears. FAO Fish. Tech. Pap. 41, Rev.1, 65 p.
- Pope, J.G. 1979. Stock assessment in multispecies fisheries, with special reference to the trawl fisheries in the Gulf of Thailand. SCS/DEV/79/19. South China Sea Fisheries Development and Coordinating Programme, Manila, 106 p.
- Qasim, S.Z. 1973. Some implication of the problem of age and growth in marine fisheries from the Indian Waters. Indian J. Fish. 20 (2): 351-371.
- Ralston, S. und G.T. Miyamoto. 1981. Estimation of the age of a tropical fish using the density of daily growth increments. p. 83-88. In: E.D. Gomez, C.B. Birkeland, R.W. Buddemeyer, R.E. Johannes, J.A. Marsh Jr. and R.T. Tsuda (eds.). Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Vol. 1. Mar. Sci. Center, Univ. of the Philippines, Quezon City, Philippines. 725 p.
- Randall, J.E. 1962. Tagging reef fishes in the Virgin Islands. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 14: 201-241.

- Randall, J.E. 1968. Caribbean Reef Fishes. TFH Publications, Neptune City, New Jersey.
- Rasch, D. (ed.) 1983. Biometrie: Einführung in die Biostatistik. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin, 276 p.
- Reck, G.K. 1983. The coastal fisheries in the Galapagos Islands, Ecuador: Description and consequences for management in the context of marine environmental protection and regional development. Dissertation, Universität Kiel, 231 p.
- Richards, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. J. Exp. Bot. 10(29): 290-300.
- Ricker, W.E. 1948. Methods for estimating vital statistics of fish populations. Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. 15: 101
- Ricker, W.E. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board Can. 11: 559-623.
- Ricker, W.E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. 119: 300 p.
- Ricker, W.E. 1969. Food from the sea. p. 87-108. In: Resources and Man - the Report of the Committee on Resources and Man to the U.S. National Academy of Science. W.H. Freeman and Co, San Francisco, 259 p.
- Ricker, W.E. 1973. Linear regression in fishery research. J. Fish. Res. Board Can. 30: 409-434.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. (191), 382 p.
- Rikhter, V.A. und V.N. Efanov. 1976. On one of the approaches to estimates of natural mortality of fish population. ICNAF Res. Doc. 76/VI, 8: 12 p.
- Robson, D.S. und D.G. Chapman. 1961. Catch curves and mortality rates. Trans. Amer. Fish. Soc. 90(2): 181-189.
- Rodriguez, A. 1977. Contribution to the knowledge of the biology and fishing of the prawn, *Penaeus kerathurus* (Forskål 1775) from the Cadiz Gulf (Spanish South Atlantic Region). Invest. Pesq. 41(3): 603-637.
- Roff, D.A. 1980. A motion for the retirement of the von Bertalanffy Function. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 127-129.
- Rohde, J. 1982. Wachstumsuntersuchungen an Nordseefischen. Diplomarbeit, Universität Kiel, 133 p.
- Russel, E.S. 1931. Some theoretical considerations on the overfishing problem. J. Cons. int. Explor. Mer 6(1): 3-20.

- Sachs, L. 1974. *Angewandte Statistik*. Springer Verlag, Berlin, 545 p.
- Sainsbury, K.J. 1984. Optimal mesh size for tropical multispecies trawl fisheries. *J. Cons. int. Explor. Mer* 41(2): 129-139.
- Sakurai, T. 1974. Squid and cuttlefish fisheries in Thailand. *Proc. Indo-Pac. Fish. Counc.* 15(III): 496-511.
- Samuel, M. und G.R. Morgan. A comparison of length-related and age-related stock assessments of newaiby (*Otolithes argenteus*) in Kuwait waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* (in Druck).
- Schaefer, M.B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* 1(2): 27-56.
- Schaefer, M.B. 1957. A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* 2: 247-268.
- Schnute, J. 1977. Improved estimates from Schaefer Production Model: theoretical considerations. *J. Fish. Res. Board Can.* 34(5): 583-603.
- Shapovalov, L. und A.C. Taft. 1954. The life histories of the steelhead trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Wadell Creek, California, and recommendation regarding their management. *Fish. Bull. No 98.* 375 p. Dept. Fish. and Games, Sacramento.
- Sharp, G. 1980. Report of the workshop on the effects of environmental variation on survival of larval pelagic fishes, p. 15-59. In: G. Sharp (Rapporteur). Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Intergovernmental Oceanographic Commission Workshop Report No. 28. 323 p.
- Shubnikov, D.A. 1976. Some problems in the study of commercial Ocean ichthyofauna in low latitudes. *J. Ichthyol.* 16(2): 190-194.
- Shul'man, G.E. 1974. Life cycles of fish; physiology and biochemistry. *Isr. Progr. Sci. Transl.* John Wiley and Sons, New York.
- Sigurdsson, T. 1984. A new method for smoothing length distribution of fish and for sharpening peaks due to different year classes. *ICES C.M. 1984/D: 7. Statistics Cttee.*, 29 p.
- Silvert, W.L. 1981. Principles of ecosystem modelling. p. 651-676. In: A.R. Longhurst (ed.). *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press, London, 741 p.
- Sinoda, M., S.M. Tan, Y. Watanabe und Y. Meemeskul. 1979. A method for estimating the best cod-end mesh size in the South China Sea area. *Bull. Choshi Marine Lab., Chiba University* 11: 65-80.

- Sparre, P. 1984. A computer program for estimation of food suitability coefficient from stomach content data and multispecies VPA. ICES C.M. 1984/6:25 Demersal Fish Cttee, 60 p.
- Spratt, J.D. 1978. Age and growth of the market squid, Loligo opalescens Berry, in Monterey Bay from statoliths. p. 35-44. In: C.W. Recksiek and H.W. Frey (eds.). Biological, oceanographic and acoustic aspects of the market squid, Loligo opalescens Berry. Calif. Fish. and Game, Fish. Bull. No. 169.
- Stanley, C.A. 1978. Area of distribution, movements, age composition and mortality rates of the Australian salmon population in Tasmania, Victoria and New South Wales. Austr. J. Mar. Freshwat. Sci. 29: 417-433.
- Tanaka, S. 1956. A method for analysing the polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, Taius tumifrons (T. & S.). Bull. Tokai Reg. Res. Lab. 14: 1-12.
- Tanaka, S. 1960. Studies on the dynamics and the management of fish populations. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 28: 1-200.
- Thompson, R. und J.L. Munro. 1977. Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Serranidae (hinds and groupers). J. Fish. Biol. 12: 115-146.
- Thurow, F. 1982. Sustained fish supply: an introduction to fishery management. Arch. Fischereiwiss. 33(1/2): 1-42.
- Ursin, E. 1963. On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. Medd. fra Danmarks Fiskeri - og Havunderogelser 4: 1-16.
- Ursin, E. 1984. The tropical, the temperate and the arctic seas as media for fish production. Dana 3: 43-60
- Ursin, E. 1967. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality. J. Fish. Res. Board Can. 24: 2355-2453.
- Vooren, C.M. 1977. Growth and mortality of Tarakihi (Pisces: Cheilodactylidae) in lightly exploited populations. New Zealand J. Mar. Freshwat. Res. 11: 1-22.
- Weber, W. 1976. The influence of hydrographical factors on the spawning time of tropical fish. p. 269-281. In: K. Tiews (ed.) Fisheries Resources and their Management in South East Asia. West Berlin, 522 p.
- Went, A.E.J. 1972. Seventy years agrowing: a history of the International Council for the Exploration of the Sea, 1902-1972. Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer 165, 252 p.

- White, T.F. 1982. The Philippine tuna fishery and aspects of the population dynamics of tuna in Philippine waters. WP/114. South China Sea Fisheries Development and Coordinating Programme, SCS/82 Manila, 64 p.
- Worthmann, H.O. 1982. Aspekte der Biologie zweier Sciaenidenarten, der Pescada Plagoscion squamosissimus (Heckel) und Plagoscion monti (Soares) in verschiedenen Gewässertypen Zentralamazoniens. Dissertation, Universität Kiel, 176 p.
- Yong, M.Y. und R.A. Skillman. 1971. A computer program for analysis of polymodal frequency distributions (ENORMSEP), FORTRAN IV. US. Fish. Bull. 73(3): 681.