

Die Reproduktion von Dorschen (*Gadus morhua* L. und *Gadus morhua callarias* L.) in der Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Arkonasee.

Teil II: Statistische Analysen zum Anteil reproduktiv aktiver Dorsche in Bezug auf gebietsspezifische Unterschiede und Gemeinsamkeiten, sowie deren mögliche Ursachen.

Reproduction of cod (*Gadus morhua* L. and *Gadus morhua callarias* L.) in the Baltic Sea with special reference to the Arkona Sea.

Part II: Statistical analyses of the spawning activities in relation to spawning areas and time of spawning

Martina Bleil; Rainer Oeberst

Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Institut für Ostseefischerei, An der Jägerbäk 2, 18069 Rostock, Germany
martina.bleil@ior.bfa-fisch.de

Im Zeitraum von 1993 bis 2003 wurden Untersuchungen durchgeführt um die Laichaktivitäten von Dorschen in der Ostsee zu analysieren. In Teil 1 der auf der Basis dieser Datenanalysen vorgestellten Ergebnisse wurde der generelle Ablauf der jährlich sich wiederholenden Reifeprozessen und Laichaktivitäten in der westlichen Ostsee, der Arkonasee und der Bornholmsee dokumentiert. Es wurden zwei Laichertypen unterschieden, Frühjahrslaicher der westlichen Ostsee und Sommerlaicher der Arkona- und Bornholmsee. Im vorliegenden Artikel wird diese Unterscheidung mit statistischen Analysen untermauert. In der Arkonasee finden regelmäßig Laichaktivitäten von Sommerlaichern und Frühjahrslaichern statt, wobei das Laichen der Sommerlaicher in diesem Gebiet sehr viel größere Bedeutung hat als das der Frühjahrslaicher. Im Mai/Anfang

Juni besteht die Möglichkeit, dass beide Laichtypen zeitgleich in diesem Gebiet laichen. Somit kann eine reproduktive Vermischung beider Dorschbestände nicht mehr ausgeschlossen werden, zumal auch die hydrographischen Bedingungen in 8 von 10 Jahren die erfolgreiche Reproduktion beider Bestände nicht begrenzen. Es zeigte sich auch, dass die Ausdehnung der Laichaktivitäten von Dorschen der östlichen Ostsee bis in die Arkonasee hinein in Zusammenhang mit der Größe des Laicherbestandes in der Bornholmsee steht.

Gegenwärtig wird die Situation des Dorsches, die wirtschaftlich bedeutendste Fischart in der Ostsee, als kritisch eingeschätzt (vergl. Teil I). Dafür gibt es mehrere Ursachen, die jedoch in den verschiedenen Seegebieten der Ostsee und damit für die verschiedenen Bestände unterschiedlich sind. Ziel der in diesem Teil diskutierten statistischen Analysen ist es zu prüfen, ob die in Teil I dargestellten Unterschiede im zeitlichen Ablauf der jährlichen Reifeentwicklungen und der Laichaktivitäten signifikant oder nur zufällig sind. Weiterhin wurden mögliche Ursachen für die Variabilität der zeitlichen Entwicklung untersucht und diskutiert.

Abstract

Reproduction of cod (*Gadus morhua* L. and *Gadus morhua callarias*) in the Baltic Sea with special reference to the Arkona Sea.

Part II: Statistical analyses of the spawning activities in relation to spawning areas and time of spawning

Surveys were conducted to analyse temporal and spatial aspects of the spawning activities of cod in the Baltic Sea from 1993 to 2003. Part I of the article describes the general maturity development and the spawning activities in the western Baltic Sea, the Arkona Sea and the Bornholm Sea. The studies suggest that two types of spawner can be distinguished, the spring spawner in the western Baltic Sea and the summer spawner in the Arkona Sea and the Bornholm Basin. The descriptive analysis is supported by statistical studies presented in this article. It is shown, that the proportion of spawning individuals is significantly higher in summer than in spring in the Arkona Sea and the Bornholm Sea. Furthermore, it is shown that reproductive mixing of both types of spawner is possible in the Arkona Sea in May/June due to the hydrographical conditions in the Arkona Sea which were suitable in 8 of 10 years for successful reproduction of both Baltic cod stocks, and that spatial expansion of spawning activities of the eastern Baltic cod stock into the Arkona Sea is positive correlated with the size of spawning stock in the Bornholm Sea.

Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet Arkonasee mit den angrenzenden Seegebieten Bornholmsee und westliche Ostsee (Beltsee) mit der Mecklenburger Bucht und der Kieler Bucht wurde bereits in Teil 1 dargestellt. Dort findet sich auch eine ausführliche Beschreibung der Methodik und des Datenmaterials. Die den Auswertungen zugrunde liegenden Datenserien wurden zwischen 1993 und 2003 gewonnen.

Die statistischen Analysen basieren ausschließlich auf Daten, die im Verlauf speziell durchgeführter Surveys jeweils in den Monaten März und Juni gewonnenen wurden. Die Analyse der Dorsche erfolgte entsprechend fischereibiologischem Standard. Die Bestimmung der Reifegrade wurde auf der Basis der 8-stufigen Skala (Maier 1908; Berner 1960; Bleil und Oeberst 2002) vorgenommen. Für die statistischen Auswertungen wurden die Reifegrade 1 und 2 (juvenil und Ruhephase) zu MSG12, die Reifegrade 3 bis 5 (reifend) zu MSG35 sowie Reifegrad 6 und 7 (Laichkondition) zu MSG67 zusammengefasst. MSG8 erfasst Dorsche, die bereits abgelaiht haben (Reifegrad 8). Die statistischen Analysen wurden auf der Basis der Totallängenverteilungen durchgeführt. Weiterhin wurden die Dorsche in zwei Längengruppen unterteilt (siehe Teil I). Einbezogen wurden ebenfalls die hydrographischen Parameter Temperatur [Tem (°C)], Salzgehalt [Sal (psu)] und Sauerstoffgehalt [Oxy (ml/l)], die nach jedem Fischereihol mit einer CTD-O-online-Sonde in der reproduktiven Schicht des Wasserkörpers gemessen wurden (Bleil und Oeberst 2002). Diese Daten wurden verifiziert und durch Messwerte des BSH und des IOW Warnemünde ergänzt.

Die Schätzungen der Laicherbestandsbiomassen der westlichen Ostsee (SSB22/24) und der östlichen Ostsee (SSB 25-30) basieren auf den Angaben der *Baltic Fisheries Assessment Working Group* des ICES aus dem Jahr 2003 (ICES 2003). Für die statistischen Auswertungen wurden *generalisierte lineare Modelle* (GLM) genutzt, um die Wirkung verschiedener Faktoren auf die jährliche Reifeentwicklung und den Anteil der am Laichen teilnehmenden Tiere zu schätzen. Als Modelle wurden verwendet:

$$\text{Logit}(E[y]) = I + M_i + S_i + L_i \quad (1)$$

$$\text{Logit}(E[y]) = I + A_i + M_i + S_i + L_i \quad (2)$$

wobei: $E[y]$ = geschätzter Anteil von Tieren innerhalb der Reifegruppen 3–5 und 6–7, ausgedrückt als Anteil aller Tiere innerhalb der unabhängigen Variablen,

I = Absolutwert und M_i , S_i , L_i , A_i = geschätzter Wert für die Variablen Monat (3 = März, 6 = Juni), Geschlecht (1 = männlich, 2 = weiblich), Längengruppe (1 = LG1, 2 = LG2) und Gebiet (1 = Kieler Bucht, 2 = Mecklenburger Bucht, 3 = Arkonasee, 4 = Bornholmsee).

Der Reifegrad wurde binär verschlüsselt mit den Werten 1, wenn der Reifegrad des Tieres innerhalb der gewählten Gruppe der Reifegrade lag, andernfalls mit 0. Weiterhin wurden multiple lineare Regressionsmodelle verwendet, die Größe und Struktur der Laicherbestände sowie die vorhandenen hydrographischen Parameter einbeziehen, um deren Einfluss auf die Variabilität von MSG35 und MSG67 im März und Juni zu untersuchen.

Ergebnisse

Statistische Analyse der gebietspezifischen Unterschiede im Anteil von Laichern (MSG67) und vorlaichreifen Dorschen (MSG35)

Die Auswertungen des GLM (Gleichung 1) zeigt, dass zwischen 25 % und 52 % der Variabilität des Anteils von vorlaichreifen Tieren (MSG35) für den Zeitraum 1993 bis 2003 durch die Parameter Monat, Geschlecht und Längengruppe erklärt werden (Tab. 1).

In allen Gebieten ist im Zeitraum der Untersuchungen eine signifikante Abnahme von vorlaichreifen Dorschen (MSG35) von März bis Juni zu verzeichnen. Weiterhin wird deutlich, dass große Dorsche (LG2) mit einer höheren Wahrscheinlichkeit Geschlechtsprodukte bis zur Vollreife entwickeln als kleinere Tiere. Die geschätzten Werte für L_i (Kieler Bucht = -4,17, Mecklenburger Bucht = -7,32, Arkonasee = -12,18, Bornholmsee = -17,10) zeigen, dass die Unterschiede in der Reifeentwicklung zwischen kleinen und großen Dorschen in der Arkonasee und der Bornholmsee stärker ausgeprägt sind als in der westlichen Ostsee. Weiterhin wird deutlich, dass die Entwicklung der vorlaichreifen Dorsche für beide Geschlechter gleich ist.

Die Schätzungen von MSG35 unterscheiden sich demgegenüber signifikant in den untersuchten Gebieten (GLM Gleichung 2, P-Wert von $A_i = 0,00$) unabhängig vom Geschlecht (Tab. 2). Der Anteil der Dorsche mit Reifegrad 3 bis 5 in der Arkonasee und in der Bornholmsee im März und im Juni war signifikant höher als

Tabelle 1: Abschätzung zum Anteil MSG35 mit dem GLM Modell (1) nach Gebieten – *Estimates of GLM model (1) of MSG35 with p-values of ANOVA (Type III) test and the fitted parameter for the class variables by area.*

Gebiet	P-Werte der Variablen				Geschätzte Werte der Variablen			
	M_i	S_i	L_i	R^2 [%]	I	$I1(1)$	$I2(1)$	$I3(1)$
KB	0,00	0,60	0,03	25	11,18	8,19	-0,97	-4,17
MB	0,00	0,26	0,00	52	14,92	8,64	-1,37	-7,32
AS	0,00	0,36	0,00	30	42,83	7,72	2,30	-12,18
BS	0,00	0,02	0,00	48	49,97	7,46	7,46	-17,10

mit $E[y] = I + M_i \times I1(1) + S_i \times I2(1) - L_i \times I3(1)$

wenn $I1(1) = 1$ wenn $M_i = 3$, -1 wenn $M_i = 6$, 0
oder $I2(1) = 1$ wenn $S_i = 1$, -1 wenn $S_i = 2$, 0
oder $I3(1) = 1$ wenn $L_i = 1$, -1 wenn $L_i = 2$, 0

Tabelle 2: Analyse zu den Varianzen von MSG35 in Beziehung zu den Parametern M_i , S_i , L_i und A_i .

Analysis of variance for MSG35 - Type III.

Haupteffekt	Summe der Quadrate	Anzahl der Freiheitsgrade	Mittlere Quadrate	F-Quotient	P-Wert
M_i	21 156,2	1	21 156,2	56,74	0,00
S_i	1 184,4	1	1 184,4	3,18	0,08
L_i	34 992,6	1	34 992,6	93,85	0,00
A_i	94 397,8	3	31 465,9	84,39	0,00
Rest	121 182,0	325	372,9		
Gesamt (korr.)	271 684,0	331			

Tabelle 3: Analyse von MSG67 nach Gebieten mit dem GLM Modell (1).

Estimates of GLM model (1) of MSG67 with P values of ANOVA (Type III) test and the fitted parameter for the class variables by area.

Gebiet	P-Werte der Variablen				R^2 [%]	Geschätzte Werte der Variablen		
	M_i	S_i	L_i	I		M_i I1(1)	S_i I2(1)	L_i I3(1)
KB	0,00	0,00	0,00	51	19,22	11,04	11,60	-8,88
MB	0,00	0,00	0,00	49	17,08	8,35	7,28	-8,46
AS	0,00	0,00	0,00	52	11,23	-6,61	7,22	-4,12
BS	0,00	0,00	0,10	33	9,23	-8,69	4,41	-2,63

mit $E[y] = I + M_i \times I1(1) + S_i \times I2(1) - L_i \times I3(1)$
 wenn $I1(1) = 1$ wenn $M_i = 3$, -1 wenn $M_i = 6$, 0
 oder $I2(1) = 1$ wenn $S_i = 1$, -1 wenn $S_i = 2$, 0
 oder $I3(1) = 1$ wenn $L_i = 1$, -1 wenn $L_i = 2$, 0

in der Kieler Bucht und in der Mecklenburger Bucht in diesen Monaten. Der Vergleich der Laichintensität in verschiedenen Gebieten und Monaten wurde ebenfalls mit Hilfe von GLM durchgeführt.

Die Unterschiede im Anteil von Laichern (MSG67) in den verschiedenen Gebieten sind in Tabelle 3 dargestellt. R^2 variiert zwischen 33 % und 52 %. Die

Tabelle 4: P-Werte der Varianzanalyse (ANOVA) für die Abschätzung der Signifikanz von A_i , L_i und S_i in Beziehung zu MSG67 nach Gebieten und Monaten.

P values of ANOVA which estimated the significance of A_i , L_i and S_i related to MSG67 by compared areas and months.

Monat	Gebiete					
	KB - MB		MB - AS		AS - BS	
	3	6	3	6	3	6
A_i	0,21	0,85	0,00	0,00	0,00	0,98
L_i	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
S_i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Parameter Monat, Geschlecht und Längengruppe beeinflussen signifikant den Anteil Laicher (p-Werte). Eine Ausnahme bildet die Bornholmsee. Hier scheint der Parameter Längengruppe (L_i) den Anteil Laicher (MSG67) nicht zu beeinflussen. Der positive Wert von S_i gibt an, dass der Anteil laichender Männchen in allen Gebieten signifikant höher als der Anteil laichender Weibchen ist. Weiterhin wird deutlich, dass der Anteil Laicher (MSG67) bei größeren Tieren (LG2) signifikant höher ist als bei kleineren Tieren (negatives Vorzeichen von L_i). Die Bornholmsee bildet auch hier bezüglich der Längengruppen eine Ausnahme.

Die unterschiedlichen Vorzeichen von M_i (KB und MB positiv, AS und BS negativ) deuten daraufhin, dass der Anteil von Laichern in der Kieler und Mecklenburger Bucht im März deutlich höher liegt als im Juni (Abb. 1). Im Gegensatz dazu ist MSG67 in der Arkonasee im März signifikant geringer als im Juni. Analysiert man weiterhin die Varianz von MSG67 (ANOVA) in Beziehung zu den Parametern Monat und Jahr (Tab. 4) zeigt sich erwartungsgemäß, dass der Anteil Laicher in den Monate März und Juni in KB und MB gleich ist. Es besteht aber ein deutlicher Unterschied zwischen diesen Gebieten und der Arkonasee. Dies gilt sowohl für den März wie auch für den Juni. Wird die Bornholmsee in

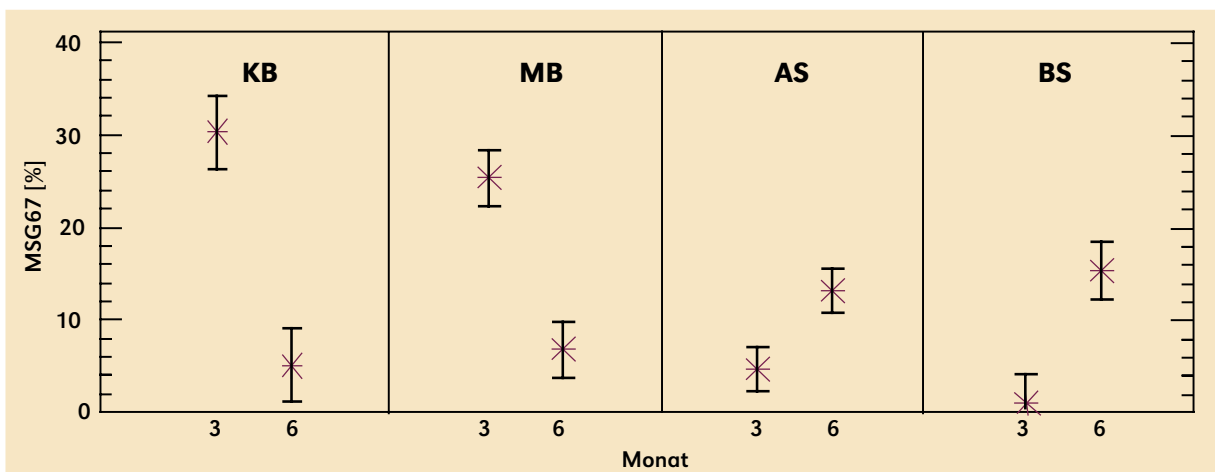


Abbildung 1: Anteile von MSG67 (Durchschnittswerte mit 95%-Konfidenzintervallen) nach Gebieten und Monaten.

Proportion of MSG67 (means and 95% confidence intervals) by month and area.

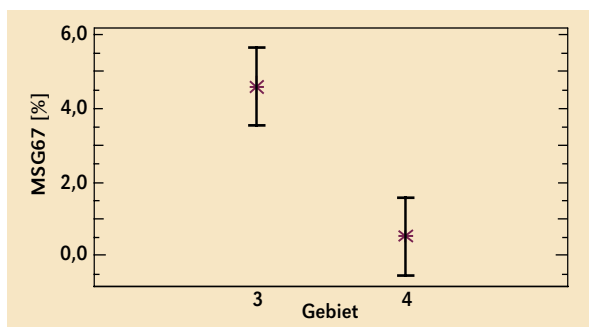


Abbildung 2: Berechnungen von Durchschnitt und Konfidenzintervallen für MSG67 in der Arkonasee ($A_i = 3$) und in der Bornholmsee ($A_i = 4$) im März - Means and confidence intervals of MSG67 in March in the Arkona Sea ($A_i = 3$) and the Bornholm Sea ($A_i = 4$).

die Betrachtung einbezogen, werden für beide Monate ebenfalls Differenzen zwischen Arkonasee und Bornholmsee deutlich. Im März war der Anteil Laicher (MSG67) in der Arkonasee signifikant höher als in der Bornholmsee (Abb. 2), im Juni dagegen unterscheidet sich der Anteil der Laicher in beiden Gebieten kaum.

Die Analysen unterstreichen somit die bereits in Teil 1 herausgearbeitete Bedeutung der Arkonasee als Laichgebiet für Dorsch. Sie zeigen aber auch, dass dieses Gebiet in erster Linie für die Sommerlaicher der östlichen Ostsee von Bedeutung ist. Dieses Ergebnis wird unterstützt von zwei weiteren Beobachtungen: Einerseits durch den Vergleich des durchschnittlichen CPUE für Dorsch ($L_t > 37$ cm) der Baltic International Trawl Surveys für die verschiedenen Gebiete und andererseits durch die Analyse der hydrographischen Bedingungen in den Laichgebieten im Verlauf der Laichzeiten. Die Gegenüberstellung des CPUE zeigt für die Arkonasee und für die Bornholmsee vergleichbare Trends (Abb. 3). Dieses beachtliche Vorkommen von Dorsch in der Arkonasee, in Kombination mit MSG67 Werten von bis zu 23 % für große Weibchen und 16 % für kleine Weibchen, sowie bis zu 80 % für große männliche Tiere und bis zu 39 % für kleine Männchen, darüber hinaus einem Anteil an potenziellen Laichern (MSG35) zwi-

Tabelle 5: Hydrographische Bedingungen für die erfolgreiche Reproduktion von Dorsch nach Laicherbeständen, Jahren und Monaten für die Arkonasee (SP = Frühjahrslaicher, SU = Sommerlaicher; 1 = hydrographische Bedingungen für eine erfolgreiche Reproduktion geeignet, 0 = hydrographische Bedingungen für eine erfolgreiche Reproduktion nicht geeignet, nd = keine Daten) - Conditions of hydrography for the successful reproduction of cod according spawning units, years and months for the area Arkona Sea.

Monat Laicher- bestand Jahr	März		Mai		Juni		Juli/Aug.	
	SP	SU	SP	SU	SP	SU	SP	SU
1993	1	1	1	1	0	1	0	0
1994	1	1	1	1	nd	nd	0	0
1995	1	1	1	1	nd	nd	0	0
1996	1	1	1	1	nd	nd	0	0
1997	1	1	1	1	0	1	0	0
1998	1	1	1	1	1	1	1	1
1999	0	1	0	1	0	1	0	0
2000	1	1	0	1	1	1	1	1
2001	1	1	1	1	1	1	0	1
2002	0	1	0	1	0	1	0	0
2003	1	1	1	1	1	1	0	0

schen 24 % und 95 % im Juni, stellt ein beträchtliches Potenzial an Sommerlaichern in der Arkonasee dar. Demgegenüber ist mit maximal 8 % für große und 1 % für kleine Weibchen sowie 27 % für große männliche Dorsche und 7 % für kleine Männchen das Vorkommen an Laichern im März deutlich geringer.

In die Analysen wurden weiterhin die verfügbaren Daten zu den hydrographischen Bedingungen im Hauptlaichgebiet der Arkonasee einbezogen (Tab. 5). Dazu wurden die Messwerte für die Wasserschicht in der Nähe des Bodens, in der die reproduktiven Aktivitäten stattfinden, ausgewertet. Im Mai und Juni lag das Minimum des Salzgehaltes im Untersuchungszeitraum bei 12,1 PSU. In einigen Jahren wurden bis zu 19,8 PSU gemessen. Für die Monate Juli und August waren nur wenige Daten verfügbar. Diese unterschritten jedoch ebenfalls nicht das Minimum von 12,1 PSU. Die Sauerstoffgehalte variierten zwischen 2,7 und 8,7 ml/l und

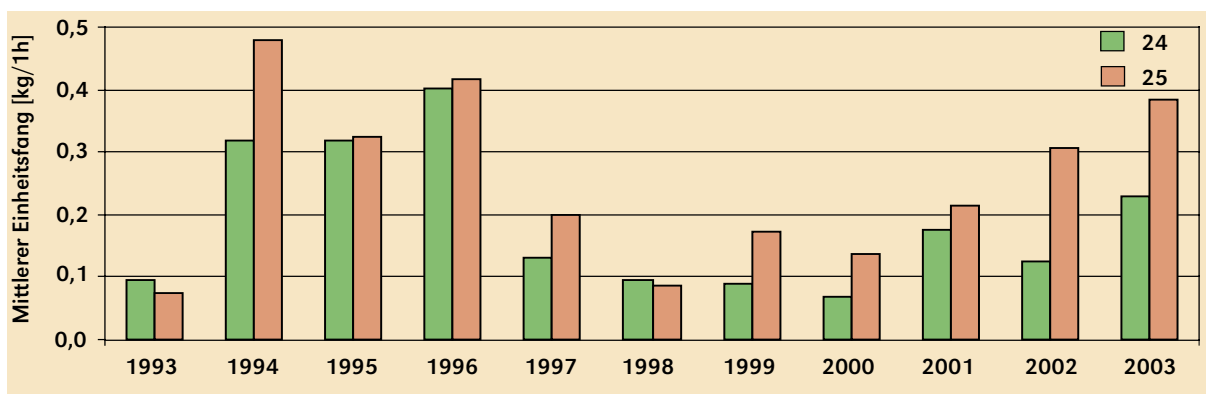


Abbildung 3: Mittlerer Einheitsfang von Dorsch ($L_t > 37$ cm) in den ICES-Gebieten 24 und 25 nach Jahren, auf der Basis der Datenserien des Baltic International Trawl Survey.

Mean CPUE values of cod ($L_t > 37$ cm) in ICES Sub-division 24 and 25 based on Baltic International Trawl Survey in spring by years.

die Wassertemperaturen bewegten sich im Bereich von 3,0 bis 9,4 °C während der Laichaktivitäten im Mai und Juni. Für Juli waren keine Daten vorhanden. Im August lagen die Wassertemperaturen in den meisten Jahren in einem Bereich, der eine erfolgreiche Reproduktion nicht mehr ermöglichte. Vergleichbares wurde auch für die Sauerstoffgehalte beobachtet.

Werden in die Auswertungen die März-Daten einbezogen, dann zeigt sich, dass der Salzgehalt in den Jahren 1993 bis 1998, 2001 und 2003 in einem Bereich von 15,3 bis 24,9 PSU lag. In den Jahren 1999 und 2002 wurden lediglich Werte zwischen 11 und 15,6 PSU bzw. 14,2 und 15,1 PSU erreicht. Der Sauerstoffgehalt lag im gesamten Zeitraum der Untersuchungen zwischen 3,7 und 11,2 ml/l. Die Wassertemperaturen bewegten sich zwischen 1,9 und 4,4 °C, wobei das Jahr 1996 mit Temperaturen von minimal 1,1 °C eine Ausnahme bildete.

Nach Westernhagen (1970), Westin und Nissling (1991), Nissling et al. (1994, 1997), Vallin et al. (1999 a, b; 2000) sind die hydrographischen Bedingungen für eine erfolgreiche Reproduktion von Dorschen in der Ostsee für beide Bestände unterschiedlich. Dies betrifft speziell die Anforderungen an den Salzgehalt. Der Salzgehalt wird von Vallin et al. (1999 a) als der „Schlüsselfaktor“ für die Verbreitung mariner Organismen in der Ostsee bezeichnet. Experimentelle Untersuchungen haben gezeigt, dass die untere Grenze für die Aktivierung der Spermien und damit einer erfolgreichen Befruchtung von Eiern des Dorsches der östlichen Ostsee, bei 11 PSU liegt (Westin und Nissling 1991; Nissling und Westin 1997). Tiere des westlichen Bestandes dagegen benötigen hierfür einen Salzgehalt von mindestens 15 PSU (Westernhagen 1970). Die Anforderungen bezüglich Temperatur und Sauerstoffgehalt sind für beide Bestände gleich, die Grenzen werden mit 1,5 °C bis 10 °C und > 2 ml/l (Westin und Nissling 1991; Wieland et al. 1994; Vallin et al. 1999 a) angegeben.

Die Auswertungen der Messreihen zeigen somit, dass Befruchtung und Entwicklung von Eiern, die von Dorschen des östlichen Bestandes (Sommerlaicher) in der Arkonasee im Mai und Juni gelaicht wurden, im Untersuchungszeitraum in keinem Jahr durch hydrographische Faktoren begrenzt wurde. In allen Jahren lagen Salzgehalt und Sauerstoffgehalt in der reproduktiven Wasserschicht über dem erforderlichen Limit von 11 PSU bzw. 2 ml/l und die Wassertemperatur unter 10 °C. Darüber hinaus wird deutlich, dass im Mai der Jahre 1993 bis 1998, 2001 und 2003 sowie im Juni der Jahre 1998, 2000, 2001 und 2003 auch eine erfolgreiche Reproduktion von Dorschen des westlichen Bestandes (Frühjahrs-laicher) in der Arkonasee möglich war (Tab. 5). In diesen Jahren wurden Salzgehalte von > 15 PSU im Laichgebiet gemessen. Die hydrographischen Daten für März zeigen, dass in den Jahren 1996, 1999 und 2002 eine erfolgreiche Reproduktion von

Dorschen in der Arkonasee von niedrigen Wassertemperaturen oder zu geringen Salzgehalten begrenzt wurde. In allen weiteren Jahren des Untersuchungszeitraumes wurde die Reproduktion durch die hydrographischen Bedingungen nicht begrenzt.

Ursachen für die zeitliche Variabilität von MSG67 in den verschiedenen Gebieten

Da aus der Literatur Hinweise bekannt sind, dass eine hohe Bestandsdichte und/oder ungünstige hydrographische Bedingungen zu einer Abwanderung und damit zu einer räumlichen Verlagerung der Laichaktivitäten führen können (Baranova 1995), sollte in weiteren Schritten geprüft werden, ob:

- die Laicherbestandsbiomassen der verschiedenen Bestände in den Jahren 1993 bis 2003 in Beziehung stehen zur zeitlichen Ausdehnung der Laichaktivitäten innerhalb eines Laichgebietes,
- es Zusammenhänge zwischen den Laicherbestandsbiomassen und dem Anteil MSG35 und MSG67 in der Arkonasee gibt,
- die Variabilität der hydrographischen Bedingungen in den verschiedenen Gebieten in Beziehung steht zum Anteil MSG67 in diesem Gebiet und ob und inwieweit sie reproduktionsbegrenzend wirken.

Laicherbestandsbiomasse

Für die Analysen wurde ein multiples lineares Regressionsmodell genutzt. Die Ergebnisse zeigen, dass die Größe der Laicherbestände (SSB22/24 und SSB25-30) den Anteil MSG67 in MB im Juni und MSG67 in BS im März nicht signifikant beeinflussen (nur drei Werte von MSG67 in der Bornholmsee lagen über 0). Die zeitliche Ausdehnung der Laichaktivitäten im Jahresverlauf innerhalb eines Gebietes steht somit nicht in Zusammenhang mit der Größe des jeweiligen Laicherbestandes. Im Gegensatz dazu zeigt sich jedoch ein Zusammenhang zwischen MSG67 in der Arkonasee (AS) im Juni und SSB25–30. Die Gleichung:

$$\log[\text{MSG67}(\text{AS}/\text{Juni})] = -52,6 + 4,67 \times \log[\text{SSB25-30}]$$

mit $N = 8$ und $R^2 = 82\%$ sowie einem p-Wert für $\log[\text{SSB25-30}]$ von 0,01 stellt dies dar. Eine Zunahme des Laicherbestandes in der östlichen Ostsee und damit vor allem im gegenwärtigen Hauptlaichgebiet dieses Bestandes (Bornholmsee) steht somit in unmittelbarem Zusammenhang mit der Zunahme von Laichaktivitäten (MSG67) in der Arkonasee im Juni. Man kann somit schlussfolgern, dass der Laicherbestand der östlichen Ostsee seine Laichaktivitäten bis in die Arkonasee hinein und somit in westliche Richtung ausdehnt, wenn er sich auf einem vergleichsweise hohen Niveau befindet oder wenn sich in der Bornholmsee als dem gegenwärtig einzigen verbliebenen Laichgebiet für die Dorsche der östlichen Ostsee der Laicherbestand verstärkt konzentriert.

Es zeigt sich aber auch, dass im Zeitraum der Untersuchungen SSB25-30 und SSB 22/24 hoch korreliert sind ($r = 0,74$); mit einem signifikant positiven Anstieg (p -Wert 0,01) des linearen Regressionsmodells:

$$\text{SSB}_{25-30} = 14687,4 + 4,29 \times \text{SSB}_{22/24}.$$

Das bedeutet, dass sich SSB25-30 und SSB 22/24 gegenseitig beeinflussen.

Hydrographie

In einem weiteren Schritt werden die verfügbaren hydrographischen Daten in die statistischen Analysen einbezogen. Die Daten für die Mecklenburger Bucht (MB) zeigen, dass MSG67 in der MB im Juni signifikant beeinflusst wird von MSG35 und vom Salzgehalt im Laichgebiet im März. Die Gleichung:

$$\text{MSG67}(\text{MB}/\text{Juni}) = -187,9 + 0,37 \times \text{MSG35}(\text{MB}/\text{März}) + 3,5 \times \text{Sal} + 15,2 \times \text{Oxy}$$

mit $N = 10$ und $R^2 = 87,7\%$ beschreibt diesen Zusammenhang für weibliche Dorsche ($L_t > 35$ cm). Für alle Parameter dieser Gleichung waren die p -Werte kleiner als 0,02. Die zeitliche Ausdehnung der Laichaktivitäten in der Mecklenburger Bucht bis in den Juni hinein steht somit in direktem Zusammenhang zur hydrographischen Situation im Gebiet in der Hauptlaichzeit. Sal und Oxy in der MB im März beeinflussen 72 % der Variabilität von MSG67 in der MB im Juni. Die Gleichung:

$$\text{MSG67}(\text{MB}/\text{Juni}) = -201,6 + 4,1 \times \text{Sal} + 17,6 \times \text{Oxy}$$

mit $N = 10$ und $R^2 = 72,6\%$ stellt diesen Zusammenhang dar.

In der Arkonasee gibt es diesen Zusammenhang nicht. Der Anteil von Laichern (MSG67) im Juni ist nicht abhängig von der Hydrographie im März im Laichgebiet. Die in den verschiedenen Jahren immer wieder beobachteten geringen Laichaktivitäten in der Bornholmsee im März sind nicht mit den hydrographischen Parametern oder/und der Größe des Laicherbestandes im Gebiet korreliert.

Diskussion

Mit verschiedenen Methoden wie Markierungsexperimenten in den 50er und 60er Jahren (Berner 1974, 1981; Otterlind 1985; Bagge et al. 1994; Aro 1989), Analysen von meristischen und morphometrischen Merkmalen (Kändler 1944; Fender 1961; Berner 1962; Birjukov 1969; Berner und Vaske 1985; Berner und Müller 1989, 1990; Müller 1994, 1998, 2002; Oeberst 2001) sowie genetischen Methoden (Sick 1965; Jamieson und Otterlind 1971; Moth-Poulsen 1982; Nielsen et al. 2003) ist der Nachweis geführt worden,

dass adulte und juvenile Dorsche (Hinrichsen et al. 2001, 2003) der westlichen Ostsee bis in das eigentliche Verbreitungsgebiet der Dorsche der östlichen Ostsee wandern und umgekehrt. Diese Wanderung/Drift ist schwer zu quantifizieren. Der Umfang und die Richtung der Austauschprozesse wird als variabel beschrieben (Hinrichsen et al. 2001, 2003; Oeberst 2001). Für die Arkonasee wird eine lediglich mechanische Vermischung beider Bestände von Kändler (1944), Berner und Borrmann (1977) sowie Bagge et al. (1994) für historische Zeiträume diskutiert. Die Arkonasee wird deshalb allgemein als „Vermischungsgebiet“ charakterisiert. Ein derartige mechanische Vermischung kann auf der Basis der Analysen der vorliegenden Daten für den Untersuchungszeitraum nicht ausgeschlossen aber auch nicht sicher bestätigt werden, da die Analyse von Einzelindividuen bezüglich ihrer Bestandszugehörigkeit nicht möglich war.

Die Ergebnisse der statistischen Analysen in der vorliegenden Untersuchung zu den zeitlichen Laichaktivitäten weisen nach, dass Laichen im Sommer und auch im Frühjahr in der Arkonasee stattfindet (vergl. Teil I). Werden die in Teil I vorgeschlagenen Begriffe „Sommerlaicher“ und „Frühjahrslaicher“ genutzt, so zeigt sich, dass überwiegend Dorsche der östlichen Ostsee (Sommerlaicher) in der Arkonasee laichen. Es konnte aber auch das Laichen von Frühjahrslaicher der westlichen Ostsee beobachtet werden, dies jedoch in deutlich geringerem Umfang. Die Untersuchungen zeigen somit, dass in der Arkonasee Dorsche beider Bestände laichen.

Die Auswertungen der hydrographischen Daten für dieses Gebiet im Untersuchungszeitraum ergaben, dass eine erfolgreiche Befruchtung und Entwicklung der Eier von Sommerlaichern in allen Jahren möglich war. Das trifft für die Frühjahrslaicher nicht in diesem Umfang zu (Tab. 5). Die Bedingungen für eine erfolgreiche Reproduktion für beide Bestände waren in den Jahren 1993 bis 1998, 2001 und 2003 vorhanden. Bezogen auf den Untersuchungszeitraum bedeutet das, dass in 8 von 10 Jahren die erfolgreiche Reproduktion von Dorschen beider Bestände in der Arkonasee möglich war. Die Daten zeigen weiterhin, dass die Frühjahrslaicher in ihren endemischen Laichgebieten die Laichaktivitäten bis in den Mai hinein, in einigen Jahren sogar bis Anfang Juni ausdehnen. Da in diesem Zeitraum auch bereits die Laichaktivitäten der Sommerlaicher beginnen, ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, dass im Mai/Juni in der Arkonasee eine reproduktive Vermischung beider Bestände stattfindet. Hierzu würden auch die Aussagen von Borrmann und Berner (1987) passen, die in der Arkonasee für den Zeitraum 1965 bis 1981 eine „indigene“ Einheit beschreiben, die nach ihren meristischen Charakteristika weder dem westlichen Bestand noch dem östlichen Bestand zugeordnet werden konnte. Auch Nielsen et al. (2003) spricht von einem hybrid swarm im Seegebiet um die Insel Bornholm. Seine Angaben beruhen auf genetischen Analysen von Probenmaterial

der Jahre 1996 bis 1999. Endgültige Klarheit könnten hier weiterführende Untersuchungen bringen, die meristische und morphometrische Untersuchungen mit zeitgleichen genetischen Analysen an den Laichern des Gebietes kombinieren.

Nach Kändler (1944), Berner und Borrmann (1977) sowie Bagge et al. (1994) war, wie bereits in Teil 1 beschrieben, die Arkonasee in historischen Zeiträumen ein Gebiet mit geringer Bedeutung für die Reproduktion des Dorsches. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen jedoch, dass hier Veränderungen stattgefunden haben. Es ist davon auszugehen, dass die Bedeutung dieses Gebietes für die Reproduktion von Dorschen vermutlich zugenommen hat. Zurückzuführen ist dies auf anhaltend ungünstige hydrographische Bedingungen im Hauptlaichgebiet (Bornholmsee) des Bestandes der östlichen Ostsee (Pliksh et al. 1993; Köster et al. 2003). Die hydrographischen Bedingungen in der Arkonasee waren im Untersuchungszeitraum demgegenüber vergleichsweise gut (Tab. 5). Dies könnte dazu geführt haben, dass Dorsche der östlichen Ostsee ihre Laichaktivitäten verstärkt in die Arkonasee hinein verlagern und somit in westliche Richtung ausdehnen. Ähnliches wurde bereits von Baranova (1989, 1995) beschrieben, die feststellt, dass die Dorsche der Gotlandsee ihre endemischen Laichgebiete verlassen und zum Laichen westwärts wandern, wenn der Laicherbestand anwächst und/oder das reproduktive Volumen des Laichgebietes abnimmt.

Bezieht man in die Betrachtungen die in einigen Jahren beobachteten März-Laichaktivitäten in der Bornholmsee ein sowie die Ergebnisse von Oeberst (2001), der auf der Basis von Analysen der Längenverteilungen verschiedener Altersklassen nachweist, dass in der Bornholmsee ein beträchtlicher Anteil von in der westlichen Ostsee gelaichten Dorschen vorkommt, dann wird die Dynamik dieser Prozesse deutlich. Es stellt sich die Frage ob es möglich ist Methoden zu entwickeln und in die Routine des Bestandsmanagements einzubeziehen, die es erlauben, diese Bestandskomponenten quantitativ zu erfassen und zuzuordnen.

Zitierte Literatur

Aro, E., 1989: A review of fish migration patterns in the Baltic. Rapp. P. – v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 190: 72–96.

Bagge, O.; Thurow, F.; Steffensen, E.; Bay, J., 1994: The Baltic cod. Dana, 10: 1–28.

Baranova, T., 1989: Some parameters of the eastern Baltic cod population in Subdivision 26 and 28: growth and ripening in connection with abundance dynamics. Rap P. – v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer., 190: 97–101.

Baranova, T., 1995: The structure of spawning cod stock in the eastern Baltic during 1972–1995. ICES Counc. Meet. Pap./J 9: 6 pp.

Berner, M., 1960: Untersuchungen über den Dorschbestand der Bornholm- und Arkonasee 1953–1955. Z. . Fisch. Hilfswiss. 9: 481–602.

Berner, M., 1962: Der Dorschbestand (*Gadus morhua* L.) der Mecklenburger Bucht, verglichen mit dem Dorschbestand auf Adlergrund. Z. Fisch. Hilfswiss. 11(7/8): 617–633.

Berner, M.; Borrmann, H., 1977: Die fischereibedingte Entwicklung der Ostseedorschbestände in den ICES- Untergebieten 22 (Beltsee) und 24 (Arkonasee) in den Jahren 1965–1976, dargestellt mittels VPA. Fischerei-Forschung 15 (1): 68–74.

Berner, M., 1981: Dislocation parameters of tagging experiments on cod in the Baltic (SD 22-25) from 1959–1975. ICES Counc. Meet. Pap./J 15: 16 pp.

Berner, M., 1985: Die periodische Veränderung der Gonadenmasse und der Laichzyklus des „Ostsee-“ und „Beltseedorsches“ (*G. morhua callarias* L. *G. morhua morhua* L.) in verschiedenen Regionen der Ostsee. Fischerei-Forschung 23 (4): 49–57.

Berner, M.; Vaske, B., 1985: Morphometric and meristic characters of cod stocks in the Baltic Sea. ICES Counc. Meet. Pap./J 11 : 12 pp.

Berner, M.; Müller, H., 1989: Discrimination between „Baltic cod“ (*Gadus morhua callarias* L.) and „Belt Sea cod“ (*Gadus morhua morhua* L.) by means of morphometric and meristic characters. ICES Counc. Meet. Pap./J 13: 15 pp.

Berner, M.; Müller, H., 1990: Zur Trennung von eigentlichem Ostseedorsch (*Gadus morhua callarias* L.) und „Beltseedorsch“ (*Gadus morhua morhua* L.) mittels Diskriminanzanalyse. Fischerei-Forschung 28 (3): 46–49.

Birjukov, N.P., 1969: Spawning communities of Baltic cod and the extent of their mixing. ICES Counc. Meet. Pap./F 7: 6 pp.

Bleil, M.; Oeberst, R., 2002: Spawning areas of the cod stock in the western Baltic Sea and minimum length at maturity. Arch. Fish. Mar. Res. 49 (3): 243–258.

Borrmann, H.; Berner, M., 1987: Zur Berechnung von Dauertragskurven für den Dorschbestand des ICES Untergebieten 24 (Arkonasee) über zwei unterschiedliche Bestands-Rekruten-Beziehungen. Fischerei-Forschung 25 (2): 66–73.

Fender, K., 1961: Beiträge zum Rassenproblem des Ostseedorsches. Fischerei-Forschung 4, 6/7: 13–57.

Hinrichsen, H.-H.; Böttcher, U.; Oeberst, R.; Voss, R.; Lehmann, A., 2001: The potential for advective exchange of the early life stages between the western and eastern Baltic cod (*Gadus morhua* L.) stocks. Fish. Oceanogr. 10 (3): 249–258.

ICES, 2003: Advisory Committee on Fishery Management. Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group. ICES Counc. Meet. Pap./ACFM 21: 522 pp

Jamieson, A.; Otterlind, G., 1971: The use of cod blood protein polymorphisms in the Belt Sea, the Sound and the Baltic Sea. Rapp. Proc. Verb. 161: 55–63.

Kändler, R., 1944: Untersuchungen über den Ostseedorsch während der Forschungsfahrt mit dem R.F.D. „Poseidon“ in den Jahren 1925 – 1938. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. N.F. 9 (2): 137–255.

Köster, F. W.; Hinrichsen, H.-H.; Schnack, D.; John, M.-St.; MacKenzie, B. R.; Tomkiewicz J.; Möllman, C.; Kraus, G.; Pliksh, M.; Makarchouk, A.; Aro, E., 2003: Recruitment of Baltic cod and sprat stocks: identification of critical life stages and incorporation of environmental variability into stock-recruitment relationships. Scientia Marina 67 (1): 129–154.

Maier, H. N., 1908: Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. I. Allgemeines. Die Altersbestimmung nach den Otolithen bei Scholle und Kabeljau. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland, 8.

- Moth-Poulsen, T., 1982: Genetic variation of cod from the Danish Sound: Interrelation of stocks from adjacent waters. ICES Counc. Meet. Pap. 1982/G 46: 19 pp.
- Müller, H., 1994: Recruitment of Western Baltic Cod. ICES Counc. Meet. Pap. 1994/J: 14 pp.
- Müller, H., 1999: The appropriate date of sampling for estimating the proportion of spawners at age of Baltic cod. WG Document, ICES WG on Baltic fisheries assessment. 5 pp.
- Müller, H., 2002: The distribution of "Belt Sea cod" and „Baltic cod“ in the Baltic Sea from 1995 to 2001 estimated by discriminant analysis of the number of dorsal fin rays. ICES Counc. Meet. Pap./L 16: 23 pp.
- Nielsen, E.E.; Hansen, M.M.; Ruzzante, D. E.; Meldrup, D.; Grønkvær, P., 2003: Evidence of a hybrid-zone in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Baltic and the Danish Belt Sea revealed by individual admixture analysis. *Mol. Ecol.* 12: 1497–1508.
- Nissling, A.; Kryvi, H.; Vallin, L., 1994: Variationen in egg buoyancy of Baltic cod *Gadus morhua* and the implications for egg survival in prevailing conditions in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 67–74.
- Nissling, A.; Westin, L., 1997: Salinity requirements for successful spawning of Baltic and Beltsea cod and the potential for cod stock interactions in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152: 261–271.
- Oeberst, R., 2001: The importance of the Belt Sea cod for the eastern Baltic cod stock. *Arch. Fish. Mar. Res.* 49 (2): 83–102.
- Oeberst, R.; Bleil, 2003: Early estimates of recruitment of the Belt Sea cod stock. *Scientia Marina* 67 (Suppl. 1): 181–190.
- Otterlind, G., 1985: Cod migration and transplantation experiments in the Baltic. *J. Appl. Ichthyol.* 1(1): 3–16.
- Pliksh, M.; Kalejs, M.; Graumann, G., 1993: The influence of the environmental conditions and spawning stock size on the year class strength of the Eastern Baltic cod. ICES Counc. Meet. Pap./J 22: 19 pp.
- Sick, K., 1965: Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and the Danish Belt Sea. *Hereditas*, 54 (2): 19–48.
- Vallin, L.; Nissling, A.; Westin, L., 1999 b: Maternal effects on egg size in cod, *Gadus morhua*, with implications for reproductive success in the Baltic Sea. *Nordic Res. Coop. on Reprod. Disturb. in Fish. Report Redfish project*, Vol. 530: 129–141.
- Vallin, L.; Nissling, A.; Westin, L., 1999 a: Potential factors influencing reproductive success of Baltic cod, *Gadus morhua*: a review. *Ambio* 28(1): 92–99.
- Vallin, L.; Nissling, A., 2000: Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*. Implications for stock structure effects on recruitment. *Fish. Res.* 49: 21–37.
- Westin, L.; Nissling, A., 1991: Effect of salinity on spermatozoa motility, percentage of fertilized eggs and egg development of Baltic cod (*Gadus morhua*), and implications for cod stock fluctuations in the Baltic. *Mar. Biol.* 108: 5–9.
- Westernhagen, H. von, 1970: Erbrütung der Eier von Dorsch (*Gadus morhua*), Flunder (*Pleuronectes flesus*) und Scholle (*Pleuronectes platessa*) unter kombinierten Temperatur und Salzgehaltsbedingungen. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 21: 21–102.
- Wieland, K.; Waller, U.; Schnack, D., 1994: Development of Baltic cod at different levels of temperature and oxygen content. *Dana*, 10: 16 pp.
- Wieland, K.; Jarre-Teichmann, A.; Horbowa, K., 2000: Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes and implications for recruitment. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 452–464.