

Untersuchungen zu den Entwicklungsbedingungen  
des Europäischen Hummers *Homarus gammarus*  
bei Helgoland in Freiland und Labor





Untersuchungen zu den Entwicklungsbedingungen  
des Europäischen Hummers *Homarus gammarus* bei  
Helgoland in Freiland und Labor

Dissertation

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

vorgelegt von

FOLKE MEHRTENS

aus Lunestedt

Hamburg 2011

Diese Arbeit wurde angefertigt an der  
Biologischen Anstalt Helgoland  
in der Stiftung Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung  
in der Helmholtz-Gemeinschaft  
Titelbild: Udo Schilling

Genehmigt vom Department Biologie  
der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften  
an der Universität Hamburg  
auf Antrag von Professor Dr. F. BUCHHOLZ  
Weiterer Gutachter der Dissertation:  
Herr Professor Dr. M. BOERSMA  
Tag der Disputation: 01. Februar 2008

Hamburg, den 18. Januar 2008



A handwritten signature in black ink, appearing to read 'R. Lieberei'.

Professor Dr. Reinhard Lieberei  
Leiter des Departments Biologie

**1 ALLGEMEINE EINLEITUNG** **7**

---

1.1 Fischerei	7
1.2 Bestandsentwicklung	8
1.3 Freilanduntersuchungen	10
1.4 Laboruntersuchungen	11
1.5 Biologie von <i>Homarus gammarus</i>	12
1.6 Forschungsstandort Helgoland	16
1.7 Ziele	17
1.8 Gliederung der Arbeit	18

**2 BESTANDSANALYSE UND AUSSETZPROGRAMM VON *H. GAMMARUS***  
**AUF DEM HELGOLÄNDER FELSSOCKEL** **21**

---

2.1 Einleitung	21
2.2 Material und Methoden	27
2.3 Ergebnisse	34
2.4 Diskussion	54
2.5 Zusammenfassung	64

**3 LAUFAKTIVITÄT UND EXPLORATIONSVERHALTEN JUVENILER**  
**EUROPÄISCHER HUMMER (*HOMARUS GAMMARUS*) IM LABOR** **65**

---

3.1 Einleitung	65
3.2 Material und Methoden	67
3.3 Ergebnisse	70
3.4 Diskussion	76
3.5 Zusammenfassung	81

**4 WACHSTUM UND REPRODUKTION VON *HOMARUS GAMMARUS*-**  
**WEIBCHEN** **83**

---

4.1 Einleitung	83
4.2 Material und Methoden	88
4.3 Ergebnisse	94
4.4 Diskussion	117
4.5 Zusammenfassung	124

<b>5 BIOCHEMIE AN HUMMERLARVEN</b>	<b>127</b>
5.1 Einleitung	127
5.2 Material und Methoden	130
5.3 Ergebnisse	138
5.4 Diskussion	153
5.5 Zusammenfassung	161
<b>6 ALLGEMEINE DISKUSSION UND AUSBLICK</b>	<b>163</b>
<b>7 ALLGEMEINE ZUSAMMENFASSUNG</b>	<b>173</b>
<b>8 LITERATURVERZEICHNIS</b>	<b>177</b>
<b>9 DANKSAGUNG</b>	<b>183</b>

## 1 Allgemeine Einleitung

Das Verbreitungsgebiet des Europäischen Hummers, *Homarus gammarus* (L., 1758), erstreckt sich im Ostatlantik von Nordnorwegen über die gesamte Nordseeküste einschließlich der Britischen Inseln bis nach Marokko. Er besiedelt außerdem die westliche Ostsee und Teile des Mittelmeers bis in die Ägäis (Holthuis 1974, Williams 1988). Dabei ist die Verbreitung auf Hartsubstrat beschränkt, da diese nachtaktive Art sich tagsüber in Höhlen versteckt. In der von sandigen bis schlickigen Substraten dominierten Deutschen Bucht bietet nur der Felssockel um die Insel Helgoland den von Hummern bevorzugten Untergrund, so dass in diesem Seegebiet die einzige Hummerpopulation bei Helgoland anzutreffen ist. *Homarus gammarus* ist eine kommerziell bedeutende Art und hat auf Helgoland zusätzlich den Charakter eines Wappentieres.

### 1.1 FISCHEREI

Die Fischereisaison auf der Insel dauert mit Ausnahme der Schonzeit (15. Juli bis 31. August) von Anfang Mai bis Ende Oktober, in Einzelfällen wird jedoch auch im Winter gefischt. Fanggebiete sind der gesamte Felssockel der Insel und nahe gelegene Hartsubstrate bis zu einer Entfernung von 2 sm (3,8 km). Gefischt wird mit offenen, ungefähr 10 -12 m langen Holzbooten, die Besatzung dieser Börteboote besteht aus zwei Personen. Traditionelles Fanggerät sind rechteckige Hummerkörbe aus einem Stahlrahmen von 60\*60\*40 cm (Länge \* Breite \* Höhe), der mit einem Netz der Maschenweite 80 mm bespannt ist. Sie besitzen seitlich einen oder zwei reusenartige Eingänge von 25 \* 25 cm Größe, der die Tiere nach Betreten des Korbes in diesem zurückhalten soll. An den Körben ist eine Leine befestigt, die jeweils mindestens die doppelte Länge der Fangtiefe hat. Sie treibt durch eingebundene 8 \* 4 \* 3 cm große Auftriebskörper aus Kork an der Oberfläche. Jeweils zehn bis 20 Körbe werden an einem Fangort in Abständen von ca. zehn Metern auf den Grund gelassen. Sie werden in Wassertiefen zwischen 2 m und 30 m ausgebracht und mit Fischköpfen und -eingeweiden beködert, die beim Angeln und der Stellnetzfischerei abfallen oder von Fischkuttern aufgekauft werden. Der Fangort wird auf beiden Seiten über Flaggen gekennzeichnet, damit er aus größerer Entfernung geortet werden kann. Beim Einholen wird die treibende Leine aufgegriffen und über eine Rolle an Bord gehievt. Hier wird der Fang über eine

Klappe an der Oberseite des Korbes entnommen und in Plastikkörben gelagert. Neben Hummern werden hauptsächlich Taschenkrebse (*Cancer pagurus*, L.) gefangen, deren Scheren als Knieper ebenfalls vermarktet werden.

## 1.2 BESTANDSENTWICKLUNG

Derzeit bieten die offiziellen Fischereistatistiken die einzige Möglichkeit, die Entwicklung der Bestände abzuschätzen. Die Fangzahlen des Hummers bei Helgoland sind seit den 1940er Jahren stark zurückgegangen. Als mögliche Ursachen hierfür werden veränderte Umweltbedingungen wie Habitatzerstörung durch die Bombardierung der Insel nach dem Zweiten Weltkrieg, (Schnakenbeck 1953), ein hoher Fischereidruck (Goemann 1990) und die Verschmutzung durch Erdöl (Walter 2005) diskutiert. Der höchste Fangertag lag 1937 bei gut 40 t, das entspricht ca. 80.000 Tieren, im Mittel wurden zwischen 1930 und 1950 mehr als 20 t pro Jahr angelandet (Pape 1952). Seit Anfang der 1980er Jahre liegen die Erträge konstant bei wenigen hundert Kilogramm pro Jahr, wobei der Fischereiaufwand von ehemals bis zu 60 Fischereifahrzeugen auf heute nur noch weniger als zehn Boote zurückgegangen ist. Nach Jahrzehnten des Bestandsrückgangs sind die Fangzahlen heute also auf einem niedrigen Niveau stabil, die Population wächst aus eigener Kraft jedoch nicht wieder auf alte Stärke an.

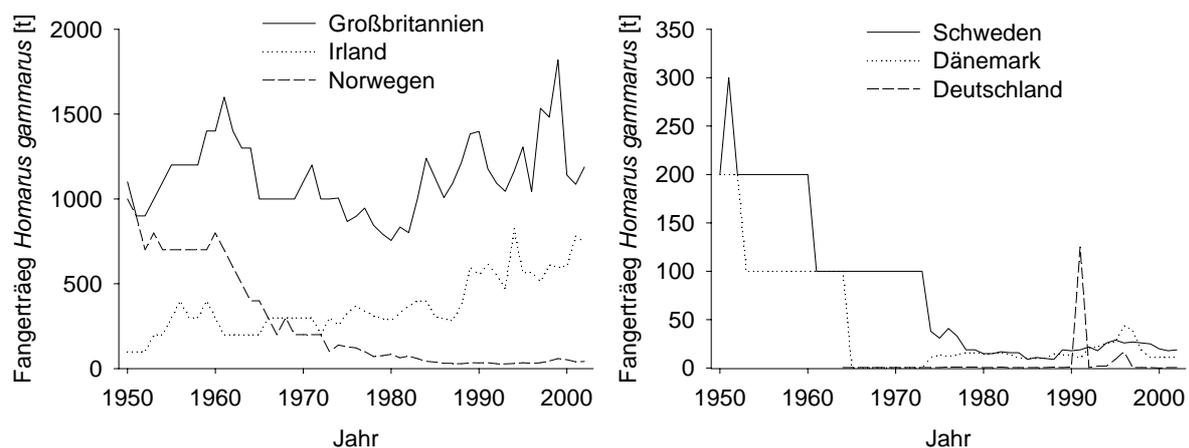


Abbildung 1: Jährliche Fangträge von *H. gammarus* verschiedener europäischer Staaten (Quelle: FAO)

Auch die Bestände anderer europäischer Hummerpopulationen sind im selben Zeitraum stark zurückgegangen (Abbildung 1). So nahmen die *H. gammarus*-Anlandungen in Schweden (1933: 299 t; 1980: 15 t) und Dänemark (1933: 198 t; 1980: 15 t) im oben genannten Zeitraum stark ab (Dow 1980). Im Gegensatz dazu blieben die Fischereierträge

in Großbritannien relativ stabil, d. h. sie schwankten zwar zwischen den Jahren jeweils ca. 50 % um den Mittelwert (Browne et al. 2001), eine zu- oder abnehmende Tendenz war über die Jahre jedoch nicht zu erkennen. Entgegen dieses Trends nahmen die Fangträge in Irland zwischen 1950 (100 t) und 2000 (606 t) zu (Browne et al. 2001).

In Abbildung 1 sind die Fischereistatistiken der FAO (2004) von 1950 bis 2003 aufgeführt, wo die o. a. Trends zu erkennen sind. Dabei fällt jedoch auf, dass die aufgeführten Fangträge für Deutschland, wo Hummerfischerei nur auf Helgoland betrieben wird, nicht mit den Daten vom Schleswig-Holsteinischen Landesamt übereinstimmen. So liegen die angegebene 125 t aus dem Jahr 1991 weit über dem bei Helgoland jemals erzielten Maximum (42 t im Jahr 1931, siehe Goemann 1990). Auch in anderen Ländern werden die Statistiken vorsichtig betrachtet. So geben van der Meeren & Tveite (1998) an, dass die Erträge aus der norwegischen Fischerei womöglich unterschätzt werden, da die Zahl der haupterwerbstätigen Fischer, die ihre Fänge den statistischen Ämtern melden müssen, zurückging, während die Zahl der Fischer im Nebenerwerb und der Hobbyfischer stieg. Die beiden letzteren Gruppen werden von den Statistiken nicht so zuverlässig wie bei den Haupterwerbsfischern oder überhaupt nicht erfasst, können aber trotzdem einen großen Anteil an den Gesamtanlandungen ausmachen, so dass die bei der FAO eingehenden Ertragsdaten fehlerbehaftet sein können. Teilweise ist die Anzahl der Fischer bzw. der eingesetzten Fischereifahrzeuge in bestimmten Gebieten bekannt. Die effektive Größe für den Fischereiaufwand ist jedoch die Anzahl der ausgebrachten Körbe, und diese kann z. B. bei Helgoland zwischen 20 und 80 pro Boot variieren. Um dieser Problematik Rechnung zu tragen, wurden in der vorliegenden Arbeit die Erträge einzelner Hummerfischer unter Berücksichtigung des exakten Fischereiaufwandes (Anzahl eingesetzter Körbe) zusammengetragen. Dies ermöglicht eine bessere Einschätzung der Bestandsentwicklung. Zusätzlich wurden erste Markierungs-Experimente durchgeführt, um den Hummerbestand bei Helgoland unabhängig von den Fischereierträgen abzuschätzen.

Im Vergleich zu seiner westatlantischen Schwesterart, dem Amerikanischen Hummer (*Homarus americanus*; Milne Edwards, 1873), der dieselben Habitate wie *H. gammarus* bewohnt, hat der Europäische Hummer viele Konkurrenten, die im Nahrungsnetz die Position des Top-Prädatoren einnehmen. Nach Mercer et al. (2001) ist die Anzahl an Prädatoren im Lebensraum des Hummers in Europa 30 bis 40 Mal höher als in Nordamerika. Viele dieser karnivoren Arten sind nicht nur Konkurrenten sondern gleichzeitig Fraßfeinde juveniler Hummer. Dementsprechend ist *H. americanus* an der

amerikanischen Ostküste wesentlich abundanter als *H. gammarus* in europäischen Gewässern und es gibt umfangreiche Untersuchungen dieser Art auf allen Gebieten der Biologie. Die Fangzahlen von *H. americanus* haben sich in den letzten 20 Jahren sowohl in Kanada als auch in den USA mehr als verdoppelt (Abbildung 2).

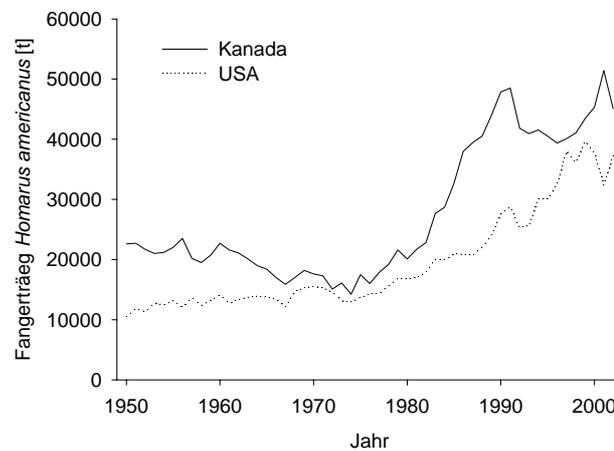


Abbildung 2: Jährliche Fangerträge von *H. americanus* an der Ostküste Nordamerikas (Quelle: FAO 2004)

Aufgrund der nahen Verwandtschaft von Amerikanischem und Europäischem Hummer weisen beide Arten viele Ähnlichkeiten auf. Beispielsweise sind Morphologie und Paarungsverhalten so ähnlich, dass es zur Hybridbildung kommt, wenn die geographische Grenze aufgehoben wird. Dementsprechend werden die in der vorliegenden Arbeit erzielten Ergebnisse nicht nur mit Untersuchungen an *H. gammarus* sondern auch mit *H. americanus* verglichen.

### 1.3 FREILANDUNTERSUCHUNGEN

Bereits zu Beginn des 20. Jahrhunderts gab es erste Bestrebungen, Hummerbestände durch den Besatz natürlicher Populationen mit Tieren aus der Zucht aufzustocken (Ehrenbaum 1894). Ende des 20. Jahrhunderts wurde eine Vielzahl von Wiederaufstockungsmaßnahmen in Europa durchgeführt, die bei Bannister et al. (1989) zusammengefasst sind. Dabei wurden teilweise Hummerlarven ausgesetzt, was jedoch keine Erfolge zeigte. Mittlerweile ist man dazu übergegangen, Junghummer ca. ein Jahr lang aufzuziehen und dann im Freiland auszusetzen. Frühere Programme (Tveite & Grimsen 1990, Burton et al. 1994, Bannister & Addison 1998) umfassten Größenordnungen von 250 Tieren (Schottland siehe Burton et al. 1994) bis zu 30.000 (Norwegen siehe Moksness et al. 1998) ausgesetzten Tieren jährlich in den verschiedenen Gebieten. Um den Erfolg einer Besatzmaßnahme abschätzen zu können, müssen wiedergefangene

Zuchttiere, nachdem sie im Freiland gewachsen sind, auch noch als solche erkannt werden können. Zunächst wurden morphologische Besonderheiten, die bei Zuchttieren häufig auftreten (z.B. die Ausbildung zweier Greifscheren anstatt einer Knack- und einer Greifschere) als Wiedererkennungsmerkmal genutzt (van der Meeren et al. 1990). Mittlerweile hat sich jedoch die Verwendung von Markierungen durchgesetzt, die in den Hummer eingebracht werden (Linnane & Mercer 1998).

Die Aufzucht von Hummern über mehrere Jahre im Labor ist sehr platz- und arbeitsintensiv, so dass nach einer extensiveren Möglichkeit gesucht werden soll, um die Population aufzustocken. Helgoland ist als Hartsubstrathabitat in der Deutschen Bucht geographisch von anderen potentiellen Hummerhabitaten stark isoliert. Erste verhaltensbiologische und populationsgenetische Untersuchungen (Ulrich et al. 2001) weisen darauf hin, dass es keine Wanderungen über große Entfernungen und keinen bedeutenden genetischen Austausch mit anderen Hummerpopulationen gibt, so dass man davon ausgehen kann, dass die Tiere standorttreu sind. Dementsprechend soll die Möglichkeit geprüft werden, den Felssockel um die Insel als Zuchtgebiet zu nutzen, denn hier ausgesetzte Tiere sollten das Gebiet um Helgoland nicht verlassen.

Es sollte nun mithilfe eines Pilotprojekts überprüft werden, ob eine große Wiederaufstockungsmaßnahme bei Helgoland Erfolg versprechend ist. Dazu wurden im Rahmen dieser Arbeit über mehrere Jahre jeweils mehrere hundert markierte Zuchthummer jährlich an verschiedenen Orten um die Insel herum ausgesetzt. Weiterhin wurden gesetzliche Schutzmaßnahmen für die Helgoländer Hummerpopulation eingeführt. Die vorliegende Arbeit stellt die wissenschaftliche Begleitung dieser vom Land Schleswig-Holstein finanzierten Artenhilfsmaßnahme dar. Wachstums-, Überlebens- und Wiederfangraten der ausgesetzten Tiere wurden bestimmt und mit denen anderer Studien verglichen. Über Wiederfangraten wurde eine erste Bestandsabschätzung der Population durchgeführt. Zusätzlich wurden Laborversuche durchgeführt, um kritische Entwicklungsphasen des Hummers zu erkennen und außerdem Hinweise auf möglichst optimale Bedingungen für die Aquakultur von Hummern zu finden.

#### 1.4 LABORUNTERSUCHUNGEN

Die Temperatur als abiotischer Faktor spielt eine wichtige Rolle in der Entwicklung des Hummers. Da die durchschnittliche Winterwassertemperatur bei Helgoland in der letzten Dekade signifikant über den Temperaturen der vorhergehenden lag (Franke et al. 1999), wird der Temperatur und ihrer Auswirkung auf die verschiedenen Stadien besondere

Bedeutung beigemessen. So beeinflusst die Temperatur die Dauer der Embryonalentwicklung und somit den Zeitpunkt des Larvenschlupfes. Dieser ist einerseits Ausgangspunkt für die Entwicklung der Larven, die ihrerseits temperaturabhängig ist, andererseits sind die weiteren Reproduktionsprozesse (Häutung und Paarung sowie Eiabgabe) der Hummerweibchen an die Larvenabgabe gekoppelt. Frühere Untersuchungen an *H. gammarus* und *H. americanus* zeigen, dass es vier verschiedene Reproduktionsschemata gibt (Bertran & Lorec 1986). Der Unterschied liegt dabei in der Dauer des Zyklus zwischen zwei Larvenabgaben (ein- oder zweijährig) und im Auftreten der Häutung (keine Häutung, Häutung im Jahr der Larvenabgabe oder im Folgejahr). Allerdings ist für *H. gammarus* bisher weitgehend ungeklärt, was diese unterschiedlichen Reproduktionsstrategien bedingt und wie sie aufeinander folgen. Außerdem sind die Effekte auf den Zustand und die Überlebensfähigkeit der abgegebenen Larven unbekannt (Ouellet & Plante 2004). Um über diese Zusammenhänge nähere Informationen zu erhalten, wurden adulte Hummerweibchen verschiedenen Alters und unterschiedlicher Größe im Labor unter verschiedenen kontrollierten Temperaturbedingungen über mehrere Jahre gehältert, die Reproduktionsabläufe dieser Tiere wurden beobachtet. Die Auswirkungen auf die unter diesen Bedingungen abgegebenen Larven wurden in Laborexperimenten untersucht.

### 1.5 BIOLOGIE VON *HOMARUS GAMMARUS*

Damit sich eine Population selbst erhalten bzw. anwachsen kann, müssen die Bedingungen für das Überleben aller Entwicklungsstadien einer Art gegeben sein. Im Folgenden werden die einzelnen Entwicklungsphasen des Europäischen Hummers mit ihren Ansprüchen an die Umgebung dargestellt.

#### *Eiabgabe*

Die Befruchtung des Eis findet während der Eiabgabe des Weibchens statt. Die Oocyten passieren das Receptaculum seminis, in dem die Spermien in Form einer Spermatophore seit der letzten Paarung gespeichert sind. Das Weibchen liegt während der Eiabgabe auf dem Rücken und klappt das Abdomen taschenförmig ein, so dass die Eier aufgefangen werden. Sind Oocyten und Spermien fertil, werden die Eier an die Pleopoden angeheftet. Ungefähr eine Stunde nach Beginn der Eiabgabe sind die dazu verwendeten Fäden soweit ausgehärtet, dass das Weibchen sich wieder umdrehen kann, ohne die Brut zu verlieren. Für eine erfolgreiche Eiabgabe sind also eine Höhle zum Schutz vor Störungen und

Prädation, fertile Oocyten und eine vom Weibchen gespeicherte Spermatophore mit fertilen Spermien notwendig.

### *Embryonalentwicklung*

Die meiste Zeit klappen Hummerweibchen ihr Abdomen nach ventral ein, ihre Brut wird somit vor mechanischen Belastungen und Prädation geschützt. Damit die Embryonen sich im Ei erfolgreich entwickeln können, benötigen sie neben den zum Wachstum nötigen eingelagerten Reservestoffen eine ausreichende Sauerstoffversorgung, die dadurch gewährleistet wird, dass das Muttertier regelmäßig die Pleopoden mit den angehefteten Eiern bewegt. Auch ein Berühren der Brut mit den Pereiopoden kann häufig beobachtet werden. Es dient sowohl einem korrigierenden Anheften der Eier, als auch dem Schutz vor Bakterien- und Pilzbefall. Damit der Schutz und die Pflege der Embryonen gewährleistet sind, darf sich das Weibchen während der Tragezeit nicht häuten, da die Brut sonst mit dem abgelegten Exoskelet vom Weibchen getrennt würde. Ein Zusammenspiel von Hormonsystemen, die Eireifung und Häutung koppeln, verhindert den Verlust der Brut durch eine Häutung während der Tragezeit. Die Dauer der Embryonalentwicklung ist stark temperaturabhängig und dauert neun bis elf Monate (Perkins 1972); sie wird mit Erreichen des Praelarvenstadiums abgeschlossen. Die Praelarve nimmt Wasser auf und sprengt damit die Eihülle, bleibt aber so lange mit dem Pleopoden des Weibchens verbunden, bis sie durch starkes Pleopodenschlagen aktiv vom Weibchen abgegeben wird. Direkt nach der Eiabgabe findet die Häutung zur Zoea I-Larve statt.

### *Larvalentwicklung*

Hummerlarven sind bedingt durch eine gekrümmte Haltung, relativ kurze Scheren und kurze zweite Antennen sowie Anhänge an den Pereiopoden gute Schwimmer und somit an ein Leben im Pelagial angepasst.

Die drei pelagischen Larvenstadien des Hummers ernähren sich von Phyto- und Zooplankton, wobei es Hinweise darauf gibt (Anger et al. 1985), dass die Häutung zur Zoea II auch ohne Nahrungsaufnahme stattfinden kann. In der Wassersäule sind die Larven einem hohen Prädationsdruck ausgesetzt. Zusätzlich besteht die Gefahr der Verdriftung, was die Larven zu einer empfindlichen Entwicklungsphase macht. Daher scheint eine möglichst kurze Larvalentwicklungszeit vorteilhaft. Wie die Dauer der Embryonalentwicklung ist auch die Entwicklungszeit der Larven stark

temperaturabhängig. Bei 18 °C Wassertemperatur benötigen *H. americanus*-Larven 15 Tage für die drei Zoea-Stadien (Aiken & Waddy 1980a), während die pelagische Phase bei 10 °C 54 Tage dauert. Bei 8 °C können sich *H. americanus*-Larven nicht erfolgreich zum vierten Stadium häuten. Hummerlarven treten bei Helgoland zwischen Anfang Mai und Mitte August auf (Ehrenbaum 1894), also über einen relativ langen Zeitraum, innerhalb dessen die Wassertemperatur von ca. 8 °C auf bis zu über 18 °C ansteigt. Somit hängt eine erfolgreiche Larvalentwicklung hauptsächlich vom Zeitpunkt der Larvenabgabe ab, denn dieser beeinflusst nicht nur das Nahrungsangebot sondern vor allem die Dauer der empfindlichen Larvenstadien.

### *Juvenile*

Die Häutung zum vierten Stadium stellt eine Metamorphose dar, denn die Morphologie der nach wie vor schwimmfähigen Postlarve ähnelt stark derjenigen adulter Hummer, weshalb die Postlarve auch als erstes Juvenil bezeichnet wird.

Nachdem sich eine Hummerlarve zum vierten Stadium gehäutet hat, beginnt die Erkundung des Untergrundes nach einem geeigneten Siedlungssubstrat. Dazu tauchen die Tiere zum Grund ab und suchen dort nach einem passenden Versteck. Wenn sie keines finden, schwimmen sie zurück in geringere Wassertiefen, lassen sich verdriften und beginnen die Suche von neuem. Als Versteck dienen Felsspalten, Höhlen oder auch größere Steine, unter denen dann ein passender Unterschlupf gegraben wird.

Mit der Häutung zum fünften Stadium beginnt eine sehr kryptische Lebensphase, die so genannte „early benthic phase“ (EBP, frühe benthische Phase), die ungefähr ein Jahr lang andauert. Während dieser Zeit ernähren sich die Junghummer carnivor von epibenthisch auf dem Siedlungssubstrat lebenden Organismen und von Copepoden, Mysidaceen und anderen larvalen Crustaceenstadien, die sich in oder sehr nahe der Umgebung zur Höhle aufhalten.

Die nächste Entwicklungsphase sind die vagilen Juvenilen, die sich durch eine Verhaltensänderung von den kryptischen EBP-Hummern unterscheiden. Ab einer Carapaxlänge von ca. 30 mm (das entspricht einer Gesamtlänge von ca. 75-80 mm) beginnen Junghummer weitere Ausflüge von ihrer Höhle, um nach Nahrung zu jagen. Sie fressen Mollusken, Polychaeten und andere Crustaceenarten und auch eigene Artgenossen. Das Verlassen der Höhle zu weiteren Ausflügen wird nötig, weil der Nahrungsbedarf der Tiere mit zunehmender Größe steigt. Die größeren Hummer sind

gleichzeitig selber einem geringeren Fraßdruck ausgesetzt, weil es weniger potentielle Prädatoren größerer Hummer gibt.

Das Wachstum von Hummern variiert individuell stark und ist u. a. von der vorherrschenden Temperatur, vom Nahrungs- und Höhlenangebot und von der Dichte inter- und intra-spezifischer Konkurrenten und Prädatoren abhängig. Auch Größe und Alter bei Eintritt in die Geschlechtsreife sind abhängig von diesen Faktoren. Hummermännchen wachsen schneller als Weibchen, und erreichen die bei Helgoland gültige Mindestfanggröße von 87 mm Carapaxlänge ohne Rosturm (das entspricht 110 mm Carapaxlänge inklusive Rostrum), mit der sie funktionell geschlechtsreif sind, mit vier bis fünf Jahren. Sie wiegen dann durchschnittlich knapp 500 g. Die Weibchen wachsen langsamer, so dass sie erst mit ca. sechs Jahren geschlechtsreif werden.

### *Adulte*

Die beiden Geschlechter unterscheiden sich morphologisch voneinander: Weibchen bilden ein Abdomen aus, das breiter wird als der Carapax, während die Männchen wesentlich größere Scheren anlegen. Außerdem sind die Abdominalsegmente bei den Weibchen lateral verbreitert, bei den Männchen laufen sie spitz aus.

Generell häuten sich Hummermännchen im Frühsommer, so dass sie Mitte Juli, wenn die Häutungsperiode bei den Weibchen beginnt, wieder komplett ausgehärtet sind. Die Paarung ist direkt an die Häutung des Weibchens gekoppelt. Ungefähr eine Woche vor der Ecdysis sucht das Weibchen ein ranghohes Männchen im Revier auf. Zu diesem Zeitpunkt beginnt die Ausschüttung von Sexualhormonen, die das Männchen veranlassen, das Weibchen als Geschlechtspartner anstatt als Konkurrenten oder Beute zu erkennen. Damit beginnt ein bis zu zwei Wochen andauerndes Paarungsritual: Beide Geschlechter bewohnen die Höhle des Männchens gemeinsam, bis sich das Weibchen häutet. Wenige Stunden danach findet die Paarung statt, die durch ein Abtasten der sich gegenüber stehenden Partner mit den zweiten Antennen und starkes Fächern mit den Maxillen eingeläutet wird. Das Weibchen dreht sich anschließend um und läuft rückwärts auf den Partner zu. Dieser klettert auf den Rücken des Weibchens und dreht es mit Hilfe der Pereiopoden um die Längsachse auf den Rücken. Anschließend kann das Männchen mit seinem zu Gonoporen umgebildeten letzten Pereiopodenpaar eine Spermatophore aus der eigenen Geschlechtsöffnung entnehmen und in die Geschlechtsöffnung des Weibchens übertragen, die auf der Dorsalseite zwischen den letzten beiden Abdominalsegmenten liegt. Dieser Vorgang ist entscheidend dafür, dass die Paarung nach der Häutung des

Weibchens stattfinden muss, denn der Chitinpanzer des Weibchens darf um die Geschlechtsöffnung nicht ausgehärtet sein. Die übertragene Spermatophore kann vom Weibchen im Receptaculum seminis bis zur nächsten Häutung (also über mehrere Jahre) gespeichert werden, so dass bei der Eiabgabe Spermien zur Befruchtung der Eier vorhanden sind. Nach der Häutung bleibt das Weibchen noch ca. eine Woche in der Höhle des Männchens. Es überdauert dort die Zeit, in der es noch sehr weich und nur eingeschränkt bewegungsfähig, also für Prädatoren leichte Beute ist.

Die Eiabgabe kann entweder noch im Jahr der Paarung oder erst im Folgejahr stattfinden. Außerdem tritt multiple Fertilisation auf, bei der mit einer Spermatophore mehrere Bruten befruchtet werden. Bisher ist sehr wenig darüber bekannt, welche Faktoren bei *H. gammarus* die Eiabgabe auslösen. Dem Zeitpunkt der Befruchtung kommt jedoch eine entscheidende Bedeutung zu, denn mit dem Start der Embryogenese wird der Zeitpunkt des Larvenschlupfes festgelegt, da die Dauer der Embryonalentwicklung, die zwischen neun und elf Monaten variieren kann, nun nur noch von der Temperatur abhängig ist.

Wie oben beschrieben hängt die Überlebenswahrscheinlichkeit der Larven stark vom Zeitpunkt des Schlupfes ab. Inwieweit sich eine Hummerpopulation durch Änderung der Reproduktionsschemata an sich ändernde Temperaturverhältnisse anpassen kann, ist fraglich, die Art scheint eher auf stabile Verhältnisse angewiesen zu sein.

Zusätzlich haben Hummer weitere Ansprüche an ihr Habitat: Neben ausreichender Nahrung sind alle benthischen Stadien des Hummers auf ausreichend große Höhlen angewiesen. Diese bieten Schutz während der empfindlichen Phase der Häutung, und da sich Hummer durch infinites Wachstum auszeichnen, sind sie auch im Alter von Jahrzehnten (sie wiegen dann mehrere Kilogramm), in dem sie im ausgehärteten Zustand keine natürlichen Feinde haben, von Versteckmöglichkeiten abhängig.

### 1.6 FORSCHUNGSSTANDORT HELGOLAND

Die Insel Helgoland (54°11' N, 07°53' E) liegt ca. 60 km von der niedersächsischen und schleswig-holsteinischen Küste entfernt in der Deutschen Bucht. Die Hauptinsel ist ca. 1 km<sup>2</sup> groß, die vorgelagerte Düne misst ca. 0,7 km<sup>2</sup>. Beide befinden sich auf einem Felssockel aus Buntsandstein bzw. Muschelkalk, der sich über eine Fläche von ca. 10 km<sup>2</sup> unter dem Meeresspiegel erstreckt. Bereiche im Nordosten und im Westen der Insel fallen regelmäßig trocken (Felswatt), die Wassertiefe reicht bis zu 20 m, in größeren Tiefen abseits des Felssockels wird das Substrat schlickig bis sandig. Im Vergleich zu anderen Felsküsten, die sich über tausende Kilometer erstrecken (z.B. Norwegen), ist dieses von

Hummern bevorzugte Ökosystem bei Helgoland sehr klein. Weiterhin ist es geographisch von anderen Felsküsten isoliert, was eine Abwanderung von Hummern weitgehend verhindert (Ulrich et al. 2001). Diese Situation bietet die Möglichkeit, Untersuchungen der gesamten Hummerpopulation anzustellen. Zusätzlich bedingt die lange Historie des Forschungsstandortes Helgoland (Gründung der Biologischen Anstalt Helgoland im Jahr 1892) mit den entsprechenden vielseitigen Beprobungsprogrammen im Freiland sehr gute Kenntnisse über beispielsweise die Topographie, Hydrographie und biologischen Wechselwirkungen im Ökosystem Helgoländer Felssockel. Diese Hintergrundinformationen konnten dahingehend für die vorliegenden Untersuchungen genutzt werden, dass die Aussetzorte für juvenile Zuchthummer sehr gezielt unter verschiedenen Aspekten (kleinräumige Substratverteilung, Exposition bzgl. Tidenstrom, Seegang, Vorkommen potentieller Fraßfeinde) ausgewählt werden konnten. Außerdem waren die Hälterungsbedingungen bzgl. Wassertemperatur und Salinität für Tiere aller Stadien den natürlichen sehr ähnlich, denn das genutzte Seewasser wurde direkt vor Ort gewonnen.

Die Biologische Anstalt Helgoland (BAH) ist eine moderne Forschungseinrichtung, die u. a. temperaturkonstante Klimaräume und eine Züchtungshalle zur Verfügung stellt, wo marine Organismen unter kontrollierten Bedingungen gehältert werden können. Diese Anlagen konnten für die Hälterung und Aufzucht von Hummern aller Stadien genutzt werden. So war es möglich, Tiere im Labor zu verpaaren, so dass sie in der Zucht ihre Eier abgaben, aus denen dann erfolgreich Larven schlüpften. In früheren Untersuchungen an *H. gammarus* (Bertran & Lorec 1986) gelang dies nur in seltenen Fällen, was darauf schließen lässt, dass die Bedingungen, unter denen die Tiere während der vorliegenden Arbeit gehältert wurden, sehr gut waren. Des Weiteren wurden in der Züchtungshalle massenhaft Hummerlarven und jährlich über 1.000 Junghummer aufgezogen, die dann für das Aussetzprogramm und verhaltensbiologische Experimente zur Verfügung standen. Zur Aufzucht von Hummerlarven unter kontrollierten Temperatur- und Futterbedingungen wurden die Möglichkeiten zur Einzelhälterung in den Klimakammern genutzt.

## 1.7 ZIELE

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es einerseits, die potentiellen Ursachen für die Abnahme bzw. das Ausbleiben einer Erholung des Bestandes zu ergründen, andererseits die Effektivität der Besatzmaßnahmen des Felssockels mit Junghummern zu untersuchen.

Hierzu wurde ein Verfahren entwickelt, das die Datenverarbeitung der Fangstatistiken einzelner Fischer, Experimente zur Ermittlung von kritischen Phasen im Leben eines Hummers, und Freilanduntersuchungen zu Wachstums- und Überlebensraten der im Rahmen dieses Programms ausgesetzten Hummer kombiniert. Die Fischereistatistiken werden dargestellt, um einen ausführlichen Überblick über die Bestandsentwicklung zu erhalten. Erste Aussetzexperimente mit einjährigen Junghummern wurden unternommen, damit eingeschätzt werden kann, wie die Überlebenschancen und die Wiederfangraten der Zuchttiere im Freiland sind. Neben den Freilanduntersuchungen wurden Experimente zum Explorationsverhalten juveniler Hummer im Labor durchgeführt, um mehr Informationen über die Lebensweise dieser kritischen Stadien zu erhalten. Außerdem sollen Laboruntersuchungen empfindliche Phasen in der Entwicklung des Hummers aufzeigen. Hierbei wird vor allem auf die Reproduktion von Hummerweibchen und die frühen Larvenstadien eingegangen.

Die Kombination aus Labor- und Freilanduntersuchungen zur Bestimmung kritischer Phasen von *H. gammarus* und die zusätzlich Auswertung historischer und aktueller Fangdaten führt zu einem besseren Verständnis der notwendigen Voraussetzungen für die erfolgreiche Bestandserhaltung und –aufstockung der Helgoländer Hummerpopulation.

### 1.8 GLIEDERUNG DER ARBEIT

Die historischen Fischereistatistiken von *H. gammarus* bei Helgoland sind in Kapitel 2 zusammengefasst und werden durch die Auswertung der Fischereierträge zweier ortsansässiger Hummerfischer ergänzt. Unter Berücksichtigung des Fischereiaufwandes werden die aktuellen Bestandentwicklungen analysiert. Die im Rahmen der „Artenhilfsmaßnahme für den Helgoländer Hummer“ eingeführten gesetzlichen Schutzmaßnahmen werden beschrieben und das Aussetzprogramm wird vorgestellt. Über die Wiederfangdaten markierter Hummer wird eine erste Bestandsabschätzung der Population durchgeführt. Wachstums- Wiederfang- und Überlebensraten für Zuchthummer, die als Einjährige im Freiland ausgesetzt wurden, sind für verschiedene Gebiete bei Helgoland dargestellt. Sie werden im Zusammenhang mit Wachstumsraten im Labor und in anderen Studien diskutiert. Weiterhin werden die Erfolgsaussichten eines großen Wiederaufstockungsprogramms der Helgoländer Hummerpopulation auf der Basis der Wiederfangquoten im internationalen Vergleich abgeschätzt.

Laboruntersuchungen zum Lauf- und Explorationsverhalten juveniler *H. gammarus* in einem Labyrinth, in dem den Versuchstieren ein theoretisch unendlicher Laufweg zur Verfügung stand, werden in Kapitel 3 dargestellt. Dieses Kapitel basiert auf einer Publikation von Mehrtens et al. (2005). Aktivitätsunterschiede zwischen Hell- und Dunkelphasen und die räumliche Verteilung der Tiere im Labyrinth werden beschrieben. Häufigkeit und Dauer von Höhlenaufenthalten werden gemessen und im Zusammenhang mit einer Verhaltensänderung der Juvenilen mit zunehmender Größe diskutiert. Die Abhängigkeit der Junghummer von der Verfügbarkeit und Erreichbarkeit einer Höhle nimmt mit zunehmender Größe ab. Auch Distanz und Dauer von Exkursionen ändern sich mit der Größe der Hummer. Daraus werden Rückschlüsse auf die Größe des Territoriums und das Verhalten zur Erkundung der Höhlenumgebung von Hummern im Freiland gezogen. Aus diesen Verhaltensuntersuchungen ergeben sich Hinweise für die Aquakultur, die optimale Größe zum Aussetzen von Zuchthummern betreffend.

Wachstum und Reproduktion von Hummerweibchen unter verschiedenen, kontrollierten Temperaturbedingungen im Labor werden in Kapitel 4 untersucht. Die Zusammenhänge von Häutung und Paarung, Eiabgabe und Larvenabgabe werden durch die Einteilung verschiedener Reproduktionsschemata beschrieben. Die Auswirkungen, die eine konstante Sommer- bzw. Jahresdurchschnittstemperatur im Vergleich zum natürlichen Temperaturjahresgang auf die Abfolge und das zeitliche Auftreten der Reproduktionsprozesse haben, werden analysiert. Die daraus resultierenden unterschiedlichen Bedingungen beim Schlupf werden im Hinblick auf die ökologischen Ansprüche der Larven betrachtet. Der Zusammenhang zwischen Weibchengröße und Anzahl der Nachkommen wird dargestellt. Die Verteilung limitierter Energieressourcen zwischen somatischem Wachstum eines Weibchens und Anzahl der Nachkommen wird diskutiert. Daraus ergeben sich Rückschlüsse für die Hälterungsbedingungen in der Aquakultur, um möglichst viele Larven zu produzieren.

Die Larvenstadien stellen eine empfindliche Phase in der Entwicklung des Hummers dar, so dass in Kapitel 5 Untersuchungen an Hummerlarven vorgestellt werden. Die biochemische Zusammensetzung der Larven wurde untersucht, um Indikatoren für die Qualität von Hummerlarven zu finden. Solche Indikatoren konnten über Fütterungs- und Hungerexperimente an Zoea I-Larven ermittelt werden. Weiterhin wurden die Auswirkungen der Größe, des Reproduktionsschemas und der Hälterungstemperatur des

Muttertieres auf die Zusammensetzung der Larven überprüft. Die Temperatur beeinflusst die Dauer, die die Entwicklung der Eier benötigt, und es konnte eine untere Schwellentemperatur für die Embryonalentwicklung von *H. gammarus* beschrieben werden. Die Ergebnisse der Untersuchungen geben Hinweise auf die Bedingungen, unter denen Hummerweibchen in der Aquakultur gehältert werden sollten, um qualitativ möglichst hochwertige Larven zu produzieren. Zusätzlich liefern die ermittelten biochemischen Indikatoren ein Werkzeug, um die Kondition von Hummerlarven, die im Freiland gefangen oder in der Aquakultur aufgezogen wurden, einzuschätzen.

In Kapitel 6 folgen eine allgemeine Diskussion mit Bewertung des Schutzprogramms sowie Vorschläge zur Weiterführung dieses Projektes. Kapitel 7 fasst die gesamte Arbeit zusammen und die zitierte Literatur ist in Kapitel 8 aufgeführt.

Nachweis des Eigenanteils an der Publikation: Mehrtens F, Stolpmann M, Buchholz F, Hagen W, Saborowski R (2005) Locomotory activity and exploration behaviour of juvenile European lobsters (*Homarus gammarus*) in the laboratory. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 38:105-116

In Zusammenarbeit mit R. Saborowski habe ich das Experiment geplant, aufgebaut und gemeinsam mit M. Stolpmann durchgeführt. Umfangreiche Teile der Auswertung stammen von mir, die Diskussion fand mit allen Co-Autoren statt.

## 2 Bestandsanalyse und Aussetzprogramm von *H. gammarus* auf dem Helgoländer Felssockel

### 2.1 EINLEITUNG

Die Bestände des Europäischen Hummers sind bei Helgoland seit den 1940er Jahren stark zurückgegangen. Als mögliche Ursachen hierfür werden Habitatzerstörung durch die Bombardierung der Insel nach dem Zweiten Weltkrieg (Schnakenbeck 1953), ein hoher Fischereidruck (Goemann 1990) und veränderte Umweltbedingungen wie die Verschmutzung durch Erdöl (Walter 2005) und Konkurrenz mit *Cancer pagurus* (Binner 1999) diskutiert. Der höchste Fangertag lag 1937 bei gut 40.000 kg, das entspricht ca. 80.000 Tieren (Pape 1952). Seit Anfang der 1980er Jahre liegen die Erträge konstant bei wenigen hundert Kilogramm pro Jahr, wobei sich der Fischereiaufwand im Laufe der Zeit geändert hat. So bestand die Flotte Anfang des zwanzigsten Jahrhunderts aus bis zu sechzig Booten, heute sind es weniger als zehn und die Fischerei wird auch ausschließlich als Nebenerwerb betrieben. Jedoch bieten die Fangzahlen die einzige Grundlage, um den Hummerbestand bei Helgoland abzuschätzen, und sie zeigen einen drastischen Rückgang der Population. Um die *H. gammarus*-Population zu schützen, wurde 1998 die Artenhilfsmaßnahme für den Helgoländer Hummer initiiert. Vertreter des Ministeriums für Landwirtschaft und Fischerei des Landes Schleswig Holstein, der Helgoländer Hummerfischer, des örtlichen Naturschutzes sowie der Biologischen Anstalt Helgoland (BAH) verständigten sich auf gesetzliche Schutzmaßnahmen für die Population (Ministerium für Landwirtschaft 1999) und auf ein Aussetzprogramm markierter, gezüchteter Junghummer. Eine Analyse historischer Fangstatistiken, die detaillierte Betrachtung aktueller Datensätze einzelner Hummerfischer sowie die Auswertung des Anteils markierter Hummer am Gesamtfang sollen bessere Kenntnisse über Größe und Zusammensetzung der Population ermöglichen.

Die Schutzmaßnahmen umfassen die Einrichtung eines Hummerschutzgebietes, in dem jegliche Fischerei verboten ist, die Einführung einer Schonzeit vom 15. Juli bis 31. August, die Heraufsetzung der Mindestfanggröße auf 11 cm Carapaxlänge und ein komplettes Fangverbot für eiertragende Weibchen. Das Hummerschutzgebiet, in dem die Hummerfischerei vollständig verboten ist, erstreckt sich um die Helgoländer Düne (Abbildung 3). Es soll als Rückzugsgebiet dienen und somit zur Bestandserhaltung beitragen.

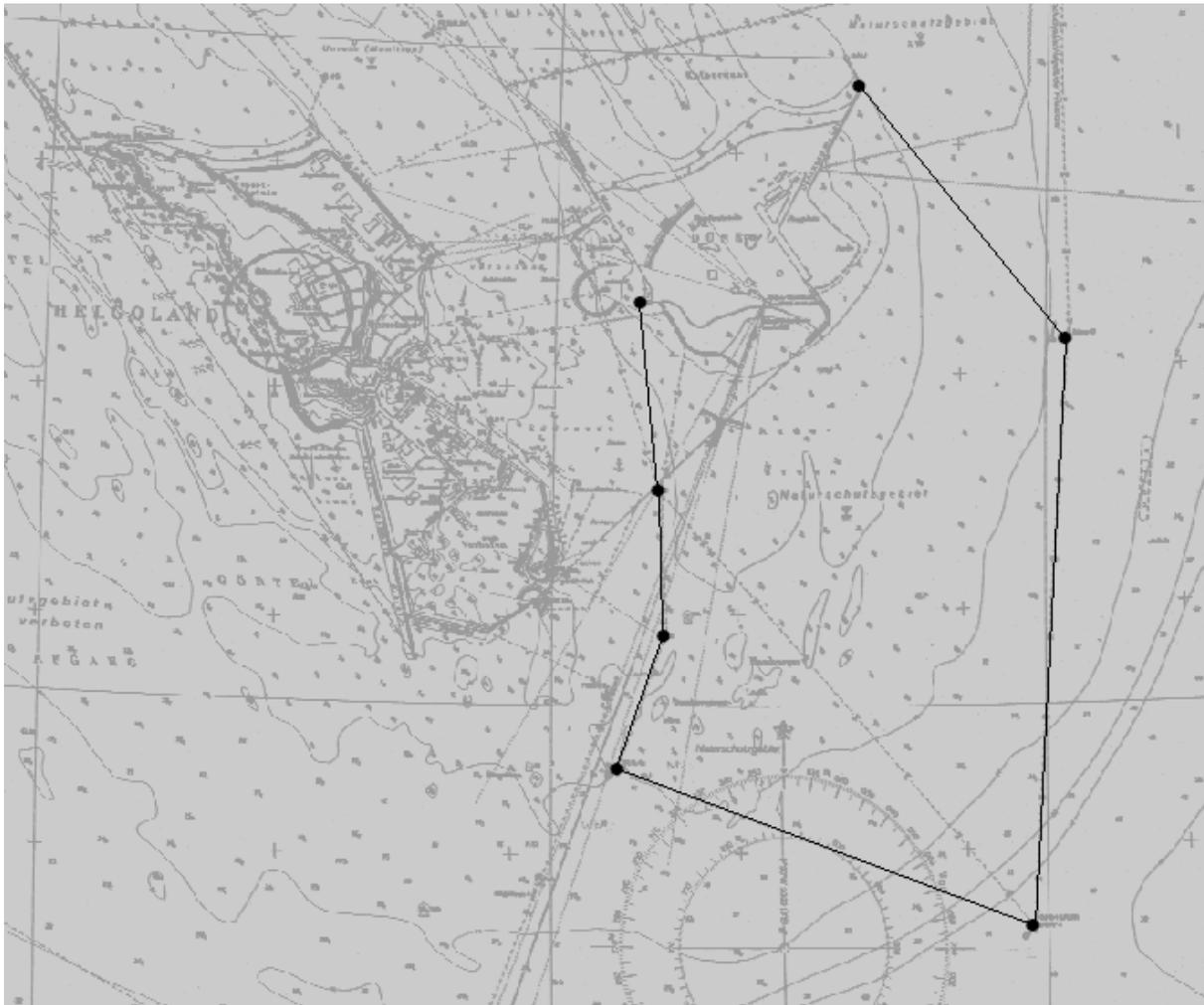


Abbildung 3: Lage des Hummerschutzgebiets um die Helgoländer Düne

Vom 15. Juli bis 31. August, wenn die Wassertemperatur und somit die Aktivität der wechselwarmen Tiere am höchsten ist, wurde eine Schonzeit eingeführt. Eine starke Aktivität erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass Hummer gefangen werden. Des Weiteren ist der Hochsommer auch die Zeit, in der sich die meisten Hummerweibchen häuten und paaren. In den 1,5 Monaten der Schonzeit traten bei den im Labor gehaltenen Weibchen über 50 % der Häutungen auf (Kapitel 4). Vor der Häutung, an die sich unmittelbar die Paarung anschließt, sind die Weibchen besonders aktiv, da sie sich auf die Suche nach einem Partner begeben. Während und kurz nach der Häutung halten sie sich in der Höhle des Männchens auf und werden dort von ihm beschützt. Nach ca. einer Woche verlassen *H. gammarus*-Weibchen die Höhle des Partners wieder. Zu dieser Zeit ist der neue Panzer dann soweit ausgehärtet, dass die Tiere sich wieder bewegen können, allerdings sind sie gegenüber mechanischen Belastungen noch sehr empfindlich. So wurde bei der Untersuchung von Hummerweibchen im Labor nach 1,5 Monaten noch registriert, dass sich der Carapax leicht eindrücken lässt (eigene Beobachtungen). Würden die Tiere

während dieser Phase im Hummerkorb gefangen, so wäre die Gefahr einer Verletzung des noch nicht voll ausgehärteten Panzers sehr hoch. Nach der Häutung müssen die Weibchen sehr viel Nahrung aufnehmen, um weiter zu wachsen, was wiederum die Aktivität erhöht. Deswegen sind die Tiere zu dieser Zeit besonderen Gefahren durch die Fischerei ausgesetzt und die oben genannte Schonzeit wurde beschlossen. Die Schonzeit schützt also einen Großteil der Weibchen in einer besonders empfindlichen Phase. Zusammen mit der Einführung des Schutzgebietes soll durch die Schonzeit der Fischereidruck auf die Population verringert werden, um damit eine Bestandszunahme zu unterstützen.

Weiterhin wurde die Mindestfanggröße für Hummer bei Helgoland auf 110 mm Carapaxlänge inklusive Rostrum (CL+: von der Rostrumspitze bis zum Ende des Kopfbrustpanzers) heraufgesetzt, was einer Carapaxlänge von 88 mm ohne Rostrum (CL-: von der Basis des Augenstiels bis zum Ende des Kopfbrustpanzers) entspricht. Im Folgenden wird durchgehend die Carapaxlänge ohne Rostrum verwendet, da dies die in der Literatur verwendete Größe ist. Diese Größe ist vergleichbar mit der Mindestfanggröße in anderen Europäischen Ländern (Browne et al. 2001). Durch diese Größe soll sichergestellt werden, dass jeder Hummer vor dem Fang mindestens einmal reproduziert hat. Bei Männchen liegt der Eintritt in die physiologische Geschlechtsreife deutlich unter der Mindestfanggröße. Die Größe, bei der die Tiere funktionell geschlechtsreif sind, wird jedoch diskutiert, da Hummerweibchen ihren Partner u. a. aufgrund seiner Größe auswählen. Die Größe, mit der Hummerweibchen geschlechtsreif werden, variiert sowohl zwischen den Standorten und auch zwischen den Untersuchungsjahren (Free 1995). Hummerweibchen aus kälteren Gewässern werden nach Simpson (1961) später geschlechtsreif als Tiere aus wärmeren Gewässern (91 mm Carapaxlänge für erstere und 77 mm für letztere). Die Anzahl der Nachkommen ist positiv mit der Größe eines Hummerweibchens korreliert (Hepper & Gough 1978, Latrouite et al. 1984, Bennett & Howard 1987, Tully et al. 2001). Weiterhin fanden Attard & Hudon (1987) heraus, dass die Eier großer *H. americanus*-Weibchen größer sind als die kleiner Muttertiere und einen höheren Energiegehalt aufweisen (Kapitel 4, 5). Auch bei *H. gammarus* gibt es eine positive Korrelation zwischen Weibchengröße und Eigröße (vergleiche Kapitel 4, Latrouite et al. 1984). Eine Heraufsetzung der Mindestfanggröße für Hummer sollte also zunächst sicherstellen, dass alle angelandeten Tiere vor dem Fang mindestens einmal reproduziert und somit zum Erhalt der Population beigetragen haben. Des Weiteren kann eine Heraufsetzung des Mindestmaßes evtl. auch die Überlebenschancen bzw. die Qualität der Nachkommen verbessern.

Zusätzlich zu diesen Schutzmaßnahmen wurde die Vermarktung eiertragender Hummerweibchen ganzjährig verboten. Befindet sich ein Weibchen mit Eiern im Korb, so muss es entweder direkt am Fangort zurückgesetzt oder bei der Biologischen Anstalt Helgoland zu Zuchtzwecken abgegeben werden. Somit soll die Anzahl geschlechtsreifer Hummerweibchen, die zur Erholung des Bestandes beitragen können, insgesamt erhöht werden. Die oben angesprochenen positiven Auswirkungen größerer Hummerweibchen auf Anzahl und Qualität der Nachkommen werden durch den ganzjährigen Schutz eiertragender Weibchen weitergehend unterstützt.

Die beschriebenen gesetzlichen Maßnahmen sollen also dem Erhalt und der Erholung der Hummerpopulation bei Helgoland dienen. Zusätzlich wurden erste Aussetzversuche unternommen, bei denen Junghummer im Labor aufgezogen, markiert und ausgesetzt wurden. Außerdem wurden zeitweise untermaßige Hummer der Fischer aufgekauft, markiert und wieder ausgesetzt. Aufwendige Zucht- und Aussetzprogramme mit *H. gammarus* wurden in anderen europäischen Ländern bereits durchgeführt. Bei Bannister (1998) sind die Ergebnisse von vier Studien der 1980er Jahre aus Großbritannien zusammengefasst, bei denen die Zahl ausgesetzter Junghummer zwischen 3.000 und 50.000 lag, von denen zwischen 0,2 % und 5,5 % wiedergefangen wurden. Des Weiteren wurden in Norwegen zwischen 1990 und 1994 über 125.000 einjährige Junghummer ausgesetzt. Die verschiedenen Jahrgänge wurden bis 1999 mit unterschiedlichem Erfolg wiedergefangen. Die niedrigste Wiederfangrate lag bei 2,4 %, die höchste bei 9,4 %, insgesamt wurden 5,1 % der markierten Hummer in diesem Projekt wiedergefangen (Svåsand et al. 2004). Im Gebiet des beschriebenen norwegischen Projekts machen die Zuchthummer mittlerweile über 50 % des kommerziellen Fangs aus. Lediglich ein Projekt in Frankreich, bei dem 1987-89 gut 25.000 Tiere ausgesetzt wurden, lag die Wiederfangrate weit unter einem Prozent (0,08 %), allerdings wurde dieses Projekt sehr schnell wieder eingestellt, so dass die ausgesetzten Tiere überhaupt nicht die Größe erreicht hatten, mit der sie hätten wiedergefangen werden können.

Im Gegensatz zu den anderen europäischen Studien stellt die Insel Helgoland einen räumlich eng begrenzten Untersuchungsort dar. Lokalisiert in der Deutschen Bucht, die aus schlickigem bis sandigem Substrat besteht, bietet der ca. 10 km<sup>2</sup> große Felssockel der Insel den einzigen Lebensraum für den Höhlenbewohner *Homarus gammarus*. Untersuchungen von Ulrich et al. (2001) zeigten eine genetische Isolierung der Helgoländer Hummerpopulation gegenüber Tieren anderer europäischer Standorte, die sie

auf die geographische Isolation in Kombination mit Standorttreue zurückführen. Bei Helgoland ausgesetzte Tiere sollten den Felssockel nicht verlassen, was diesen Ort für ein Aussetzprogramm prädestiniert. So wurde hier zunächst als Pilotprojekt zu einem größeren Wiederaufstockungsprogramm ein Bereich des südlichen Helgoländer Vorhafens als Aussetzgebiet gewählt, der sich durch folgende Gegebenheiten auszeichnet: An der Südwestmole des Hafens gibt es eine Schüttung aus losen Steinen, die in großer Zahl potentielle Höhlen bilden. Durch die Molen ist der Hafen vor starker Dünung geschützt, die Molen stellen zusätzlich eine Barriere dar, die verhindert, dass die Hummer verdriftet werden oder abwandern. Des Weiteren ist das Substrat in der Umgebung der Steinschüttung schlickig bis sandig, was eine Migration einschränken sollte; die Steinschüttung im Südhafen ähnelt also der Situation des Felssockels Helgolands in der Deutschen Bucht. In Absprache mit den Helgoländer Fischern und dem Wasser- und Schifffahrtsamt wurde der Vorhafen seit dem Aussetzen der Junghummer ausschließlich von der Biologischen Anstalt Helgoland befischt. Wiederfänge wurden sowohl durch Reusenfischerei als auch durch gezielte Tauchgänge erreicht. In diesem abgeschlossenen Bereich wurden im Jahr 1999 669 und im Jahr 2000 367 einjährige Zuchthummer ausgesetzt. Weiterhin wurden seit dem Jahr 2000 jährlich jeweils rund 1000 Junghummer auch auf dem Felssockel rund um die Insel ausgesetzt, damit Wiederfangquoten und Wachstumsparameter auch in exponierteren Gebieten bestimmt werden konnten. Hier findet die kommerzielle Fischerei statt, so dass der Anteil markierter Hummer am Gesamtfang erste Rückschlüsse auf die Populationsgröße ermöglicht.

Aufgrund der sehr hohen historischen Fangzahlen wird davon ausgegangen, dass die Habitatkapazität derzeit nicht ausgeschöpft wird und mehr Hummer auf dem Helgoländer Felssockel überleben können.

Die Analyse von Fangstatistiken, in die auch die Wiederfangquoten markierter Hummer eingehen, und die Darstellung von Wachstumsparametern gezüchteter Hummer im Freiland sollen zeigen, ob sich die Schutzmaßnahmen und die ersten Aussetzexperimente bereits auf die Hummerpopulation bei Helgoland auswirken. Wachstums- und Wiederfangraten des vorgestellten Projektes werden mit Literaturdaten anderer europäischer Projekte verglichen.

Dazu ergeben sich folgende Fragestellungen:

- Gibt es Hinweise, dass sich die gesetzlichen Schutzmaßnahmen positiv auf die Hummerpopulation bei Helgoland ausgewirkt haben?
- Welche Rückschlüsse lassen sich auf Größe und Zusammensetzung der Gesamtpopulation von *H. gammarus* bei Helgoland ziehen?
- Wie überleben gezüchtete Junghummer im Freiland?
  - Wie hoch sind die Wiederfangraten?
  - Wachsen die Tiere besser als im Labor?
- Wie sind die Wachstums- und Wiederfangraten im europäischen Vergleich einzuordnen?
- Welche zukünftigen Maßnahmen ergeben sich aus den vorliegenden Ergebnissen?
  - Aussetzzahlen für ein großes Wiederaufstockungsprogramm
  - Aussetzgrößen
  - Erfolgskontrolle der Wiederfänge

## 2.2 MATERIAL UND METHODEN

### *Fischereistatistiken*

Die Bestandsentwicklung von *Homarus gammarus* bei Helgoland bis 1996 ist bei Ulrich (1998) zusammengefasst. Für die Folgejahre wurden die Fangzahlen des statistischen Landesamtes Schleswig-Holstein (Das Fischerblatt) und die Daten einzelner Helgoländer Hummerfischer herangezogen. Ein Fischer (Fischer A) stellte seine jährlichen Gesamterträge an Taschenkrebsscheren (*Cancer pagurus*, „Knieper“) und Hummern von 1996 bis 2004 mit einer genauen Angabe der benutzten Anzahl an Körben zur Verfügung, so dass daraus der **Catch Per Unit Effort** (CPUE, Einheit: kg Fang pro eingesetztem Korb) berechnet werden konnte, also der Fischereiaufwand in die Darstellung der Erträge mit einberechnet wurde. Die Daten eines zweiten Fischers (Fischer B) beinhalteten für die Perioden 1994 bis 1996 und 2004 bis 2006 eine tagesgenaue Aufschlüsselung des Fischereiaufwandes und der Erträge an Taschenkrebsscheren und Hummern. Für den ersten Zeitraum waren zusätzlich die gefangenen Mengen an Speisefisch angegeben, denn in dieser Zeit wurde mit Stellnetzen hauptsächlich auf Dorsch und Seesunge gefischt, Krebstiere fielen als Beifang an. Aus diesem Datensatz wurde der CPUE (in kg pro Tag und Netz von 1994-1996 bzw. kg pro Tag und Korb von 2004-2006) berechnet und monatlich gemittelt, um über lineare Regressionen Zu- bzw. Abnahmen der Fangerträge zu ermitteln.

### *Aufzucht und Pflege juveniler H. gammarus*

Für das Aussetzprogramm wurden eiertragende Hummerweibchen von den ortsansässigen Fischern (zur Fangmethodik, s. Kap. 4) aufgekauft und bis zur Larvenabgabe in der Züchtungshalle der Biologischen Anstalt Helgoland (BAH) gehältert. Die abgegebenen Larven wurden ca. ein Jahr lang aufgezogen, markiert und in verschiedenen Gebieten ausgesetzt. Frisch geschlüpfte Hummerlarven wurden in Planktonkreisel (Hughes et al. 1974) bis zum vierten Stadium (Übergang zur Bodenlebensweise) aufgezogen. Anschließend wurden die Juvenilen in Einzelhälterung überführt. Ein Hälterungseinsatz mit 200 Unterteilungen, die jeweils eine Grundfläche von 52 cm<sup>2</sup> hatten, wurde in einem Becken der Größe 150\*100\*35 cm gestellt, der Wasserstand im Einsatz betrug 5,5 cm. Der Untergrund des Einsatzes bestand aus einer Gaze von 300 µm Maschenweite. Für ausreichende Wasserqualität wurde durch ein Durchflusssystem (vorfiltriertes Seewasser, Durchflussrate ca. 3 l/min) und eine Berieselung der einzelnen Käfige gesorgt. Jeden

zweiten Tag wurden die Becken gereinigt und die Tiere im Wechsel mit Asseln (*Idotea spec.*) bzw. zerkleinerten Strandkrabben (*Carcinus maenas*) gefüttert. Eine Kontrollgruppe von 36 Junghummern wurde bis zu einem Alter von drei Jahren im Labor gehalten. Die Tiere wurden als Einjährige in größere Hälterungseinsätze umgesetzt (24 Käfige pro Becken), jedem Tier stand dann eine Grundfläche von 360 cm<sup>2</sup> zur Verfügung. Die Einsätze befanden sich in den gleichen Becken wie die für die kleineren Tiere benutzten, so dass die Wasserversorgung gleich blieb, der Wasserstand betrug 10 cm. Gereinigt und gefüttert wurde auch in diesem Fall alle zwei Tage, als Futter dienten *Crangon crangon* und *Carcinus*-Stücke im Wechsel.

### *Aussetzprogramm*

Mit einem Alter von 1 Jahr wurden die Junghummer vermessen, gewogen und mit einem Fluoreszenzfarbstoff (Visible Implant Elastomer -VIE- der Firma Northwest Marine Technology Inc.) intramuskulär auf der Ventralseite des Abdomens markiert (Linnane & Mercer 1998). Je nach Jahrgang und Aussetzort wurde eine Seite, ein bestimmtes Segment und eine Farbe für den Farbstoff definiert (Abbildung 4).



Abbildung 4: Markierung eines einjährigen Zuchthummers mit einem Fluoreszenzfarbstoff auf der Ventralseite des Abdomens

Das Aussetzen der Tiere fand im Dunkeln von Bord de MB „Aade“ statt, damit die nachtaktiven Hummer schnell eine geeignete Höhle finden konnten und dadurch möglichst gut vor Prädatoren wie benthischen Fischen und anderen Crustaceen (Linnane et al. 2001) geschützt waren. Im Sommer 2000 wurden 670 einjährige Hummer in einem Bereich des südlichen Helgoländer Vorhafens ausgesetzt (Abbildung 5: Position 1), der besonders geschützt und für die Fischerei gut zugänglich ist. Wiederfänge in diesem

Bereich wurden sowohl durch Reusenfischerei vom institutseigenen Schiff MB „Aade“ als auch durch gezielte Tauchgänge erreicht.

Im Jahr 2001 wurden weitere Einjährige ebenfalls in der Schüttung im Südhafen ausgesetzt<sup>370</sup> (Abbildung 5: Position 1). Eine weitere Gruppe von 270 Tieren wurde auf der Westseite der Insel ausgesiedelt (Abbildung 5: Position 2). Die Umgebung ist weniger durch Schifffahrt und andere anthropogene Faktoren beeinflusst. Allerdings ist das Gebiet auch viel weitläufiger als das erste Aussetzgebiet, so dass der Wiederfang nicht so gezielt stattfinden konnte. Zusätzlich zur institutseigenen Fischerei wurden markierte Hummer, die aus kommerziellen Fängen von den örtlichen Fischern stammten, an der BAH abgeliefert.

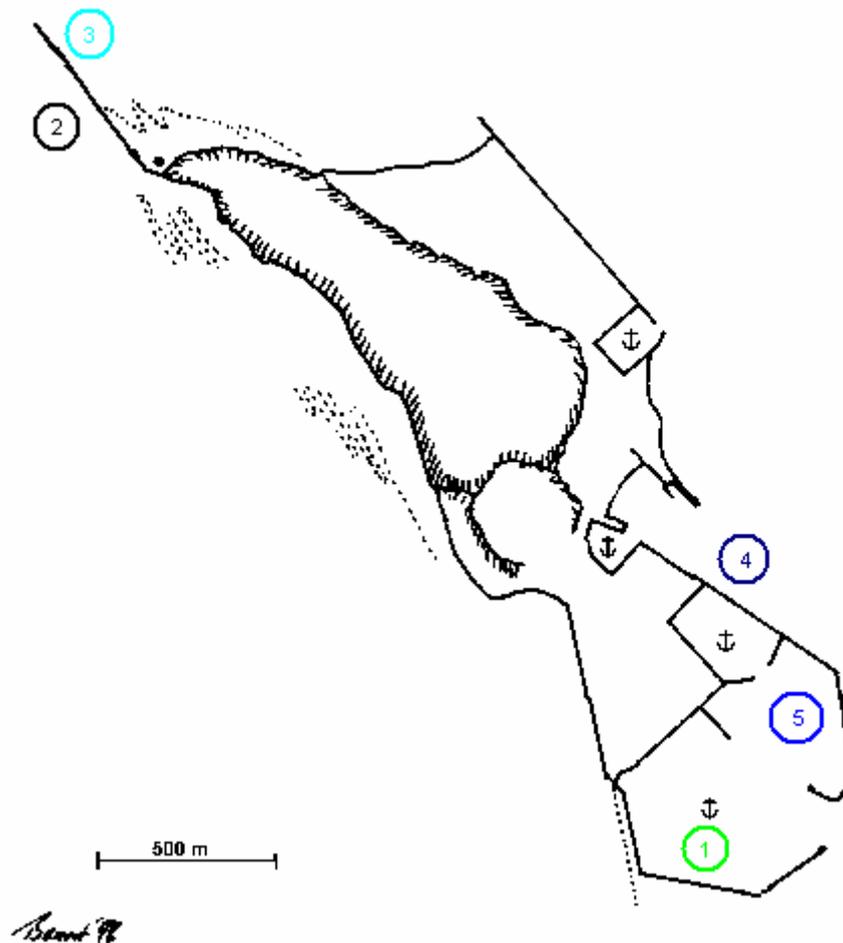


Abbildung 5: Aussetzorte einjähriger *Homarus gammarus*: 1: Schüttung Südhafen, 2: Westseite, 3: Weiße Rinne, 4: Hausmole, 5: Nebelhorn (Benoit 1998)

Der 2001er Jahrgang wurde 2002 zum Teil (600 Tiere) in der Weißen Rinne (Abbildung 5: Position 3) und zum Teil (430 Tiere) an der Hausmole (Abbildung 5: Position 4) ausgesetzt. Die Weiße Rinne liegt im Norden Helgolands östlich der Nordmole der Insel. Der Untergrund besteht aus Muschelschill. Diese Schillflächen werden von

Schichtköpfen aus Buntsandstein unterbrochen, die parallel zur Mole von Süden nach Norden verlaufen. Die Kanten der Schichtköpfe und größere Buntsandsteinbrocken bieten viele Versteckmöglichkeiten für Hummer. Dieses Gebiet ist stark von Tidenströmungen beeinflusst. Durch die westlich liegende Mole ist die Weiße Rinne bei einer Hauptwindrichtung von Westen vor starkem Wellengang geschützt, die Wassertiefe beträgt zwischen 2 m und 6 m. Das Aussetzgebiet Hausmole befindet sich an der Außenkante der Südostmole Helgolands. An der Mole befinden sich größere Steinbrocken als Befestigung, nach Osten wird das Substrat Richtung Reede sandig. Unter Steinen und in der Mole befinden sich potentielle Höhlen. Das Gebiet ist mäßig strömungsexponiert und durch die Mole vor starkem Wellengang geschützt. Die Wassertiefe beträgt ca. 8 m.

Im Jahr 2003 wurden 1000 einjährige Junghummer an einer weiteren Stelle im südlichen Vorhafen, dem Nebelhorn (Abbildung 5: Position 5), ausgesiedelt. Dieses Aussetzgebiet bietet im Hinblick auf geschützte Lage und Erreichbarkeit dieselben Vorteile wie die Schüttung im Südhafen. Auch hier gibt es diverse Höhlen unter kleinen und großen Steinen, die Wassertiefe liegt zwischen 3 m und 8 m.

Die rund 1000 Tiere des 2003er Jahrgangs wurde jeweils zur Hälfte am Nebelhorn und an der Schüttung im Südhafen (Abbildung 5: Position 5 bzw. 1) ausgesetzt.

### *Wiederfänge*

Für die kommerzielle Hummerfischerei werden bei Helgoland so genannte Hummerkörbe benutzt (s. Kapitel 4: Beschaffung der Versuchstiere). Die hier verwendete Maschenweite von 80 mm ermöglicht es kleinen Tieren, den Körben zu entkommen. Da in der vorliegenden Arbeit jedoch das Wachstum der ausgesetzten Junghummer im Freiland möglichst lückenlos untersucht werden sollte, wurde vom Personal der BAH zusätzlich mit Reusen gefischt. Jeweils sechs Doppelreusen, die 7 m lang sind, wurden miteinander verbunden, so dass das Fanggerät insgesamt knapp 50 m lang war. Der vordere Bereich der Reusen war mit einem Netz von 30 mm Maschenweite bespannt, im hinteren Bereich waren es 22 mm, so dass auch juvenile *H. gammarus* in den Reusen gefangen werden konnten.

Die Dauer, die die Reuse draußen blieb, variierte je nach Jahreszeit zwischen einem Tag im Sommer und drei Tagen im Winter, weil davon ausgegangen wurde, dass die Aktivität der Tiere bei niedrigen Temperaturen geringer ist, bei hohen Temperaturen dagegen mehr Tiere gefangen werden. Teilweise verlängerte sich die Fischereizeit noch dadurch, dass

die Reusen wetterbedingt nicht eingeholt werden konnten, so dass sie bis maximal neun Tage draußen blieben. Um eine Vergleichbarkeit der Daten zu gewährleisten, wurde der Ertrag in Relation zum Fischereiaufwand (CPUE) als Anzahl gefangener Hummer pro Tag, den die Reuse draußen stand, berechnet.

Für die Ermittlung der Wiederfangquoten wurden einerseits die Daten aus der institutseigenen Reusenfischerei herangezogen, andererseits gingen auch sämtliche markierten Tiere in die Berechnungen mit ein, die von den Helgoländer Fischern abgeliefert wurden. Weiterhin wurden von der institutseigenen Tauchgruppe einige Hummer gefangen. Da der Fangerfolg hier jedoch von vielen Faktoren (z. B. Erfahrung des Tauchers, Sichtverhältnis) abhängig ist und viele verschiedene Taucher bei variablen Bedingungen eingesetzt wurden, wurden diese Daten nicht quantitativ ausgewertet. Alle Wiederfänge ausgesetzter markierter Junghummer wurden jedoch für die Ermittlung von Wiederfangquoten (Anteil [%] wiedergefangener Tiere an der Anzahl ausgesetzter Tiere) genutzt. Die Wiederfangquoten konnten durch die Verwendung unterschiedlicher Markierungen für die einzelnen Jahrgänge und Aussetzgebiete ermittelt werden.

#### *Populationsabschätzungen*

Über die Mehrfachfänge im Aussetzgebiet Schüttung Südhafen wurde nach der Lincoln-Peterson-Methode (Hart & Gorfine 1997) die Anzahl der *H. gammarus* bestimmt, die in diesem Gebiet überlebt haben:

$$N = \left( \frac{(n_1 + 1) * (n_2 + 1)}{(m + 1)} \right) - 1$$

$$Var(N) = \left( \frac{(n_1 + 1) * (n_2 + 1) * (n_1 - m) * (n_2 - m)}{(m + 1)^2 * (m + 2)} \right)$$

$N$  = geschätzte Populationsgröße

$n_1$  = Gesamtzahl gefangener Tiere zu Zeitpunkt 1

$n_2$  = Gesamtzahl gefangener Tiere zu Zeitpunkt 2

$m$  = Anzahl Tiere, die zu Zeitpunkt 2 von den Tieren von Zeitpunkt 1 wiedergefangen wurden

Nach derselben Methode wurde weiterhin eine Bestandsabschätzung für den gesamten Helgoländer Felssockel vorgenommen. Als Gesamtzahl gefangener Tiere zum

Zeitpunkt 1 ( $n_1$ ) wurden in diesem Fall alle markierten ausgesetzten Hummer definiert, die mindestens 55 mm Carapaxlänge hatten (Alter: ca. drei Jahre), denn sie sind ausreichend groß, um mit Hummerkörben gefangen zu werden. Dies waren nicht nur Zuchthummer, sondern auch Wildfänge, die von den Fischern angeliefert wurden. Die Gesamtzahl gefangener Tiere zum Zeitpunkt 2 ( $n_2$ ) waren alle Tiere, die von einem bestimmten Hummerfischer gefangen wurden. Die wiedergefangenen Tiere ( $m$ ) waren diejenigen desselben Fischers, die eine Markierung aufwiesen.

### *Wachstum*

Wiedergefangene Tiere wurden gewogen, die Gesamtlänge und die Carapaxlänge mit Rostrum (CL+, Maß für die Marktreife in Deutschland) und ohne Rostrum (CL-, Maß für den internationalen Vergleich) wurden bestimmt. In der vorliegenden Arbeit wurde, wenn nicht explizit ein anderes Maß genannt wird, durchgehend die Carapaxlänge ohne Rostrum als Längenparameter verwendet. Vor dem neuerlichen Aussetzen wurde jeder Hummer mit zusätzlichen Farbmarkierungen versehen, sodass die Tiere anschließend individuell voneinander unterschieden werden konnten.

Die Carapaxlänge der wiedergefangenen Junghummer nahm im untersuchten Bereich proportional zum Alter zu. Anschließend wurde mithilfe einer ANCOVA (Kovariablen: Alter) untersucht, ob das Aussetzjahr einen Effekt auf das Wachstum hatte, indem die Jahrgänge 99 und 00, die beide in der Schüttung des Südhafens ausgesetzt wurden, miteinander verglichen wurden. Da dies nicht der Fall war, wurden die Daten für beide Geschlechter und die verschiedenen Aussetzgebiete auf Homogenität der Steigungen überprüft. Hierbei traten keine signifikanten Unterschiede auf, so dass eine ANCOVA (Kovariablen: Alter) für das Wachstum von weiblichen und männlichen Wiederfängen aus den unterschiedlichen Aussetzgebieten durchgeführt werden konnte. Das Wachstum von Hummern der beiden Geschlechter bzw. der verschiedenen Aussetzgebiete wies signifikante Unterschiede auf, so dass mit einem Folgetest (Tukey-Test) ermittelt wurde, welche Gruppen sich unterschieden. Die Datensätze der Aussetzgebiete, die keine signifikanten Unterschiede aufwiesen, wurden zu einer gemeinsamen linearen Regression herangezogen, über die dann das Alter bei Erreichen der Mindestfanggröße von 87 mm Carapaxlänge bestimmt wurde.

Zusätzlich wurden aus dem umfangreichsten Datensatz (99er Junghummer, Aussetzgebiet Schüttung) nach Geschlechtern getrennte jährliche Wachstumsraten ermittelt und mit den

Wachstumsraten einer Gruppe von 36 Juvenilen verglichen, die im Labor aufgezogen wurden. Aus technischen Gründen konnten die Tiere nicht länger als drei Jahre im Labor gehalten werden, so dass nur für diesen Zeitraum Freiland- und Labordaten verglichen werden konnten.

2.3 ERGEBNISSE

2.3.1 Fischereistatistiken

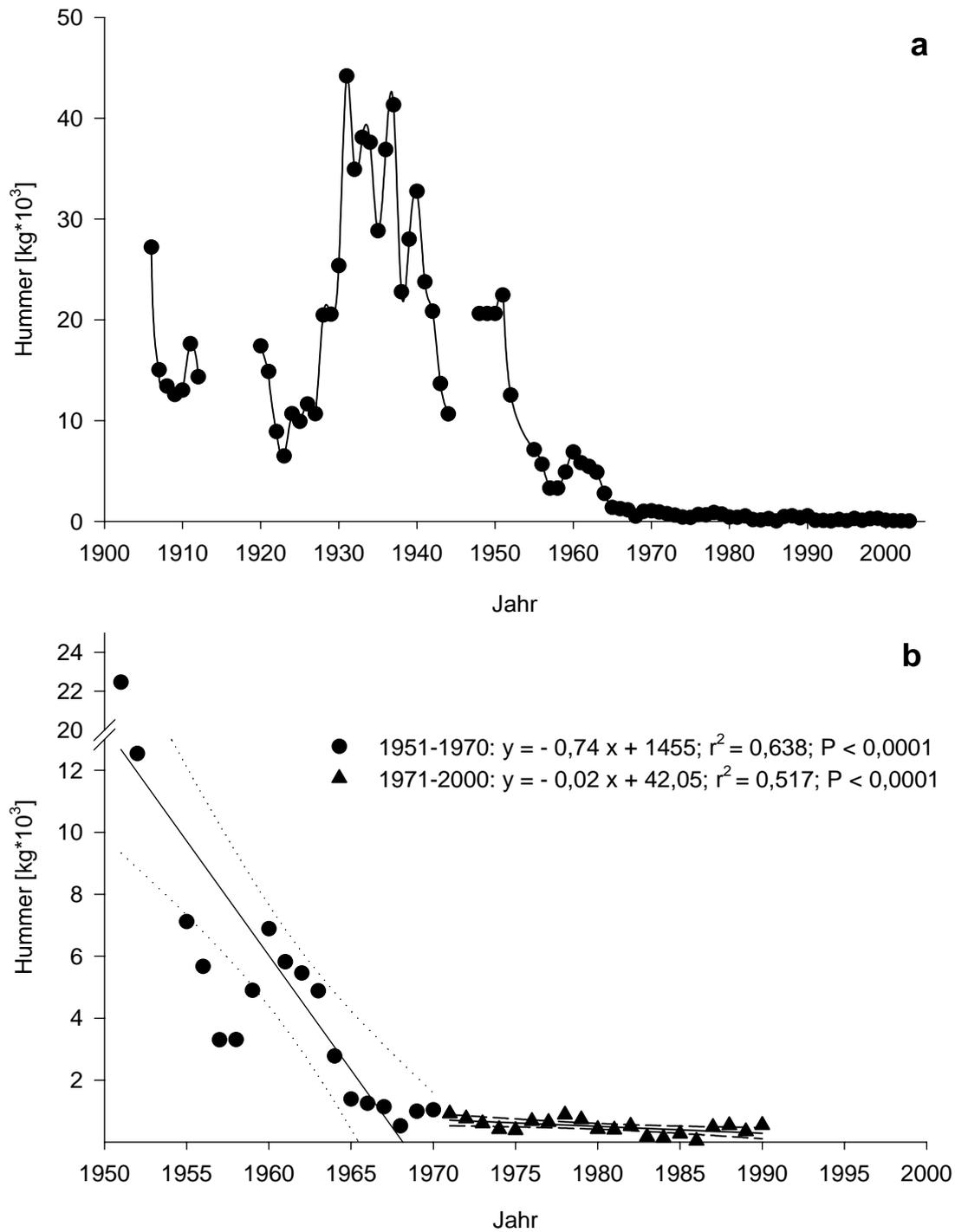


Abbildung 6: Fangerträge von *H. gammarus* bei Helgoland. a) 1900 bis 2003, b) 1951 bis 2000 (Quellen: Pape 1952, Klimpel 1965, Deutscher Fischereiverband und die ihm angeschlossenen Organisationen in Schleswig-Holstein 1980-2004, Goemann 1990)

Im Folgenden werden zunächst die Fischereistatistiken von Beginn des 20. Jahrhunderts bis Anfang des 21. Jahrhunderts dargestellt, um die historische Bestandsentwicklung zu verdeutlichen. Bis auf eine Phase Anfang der 1920er Jahre lagen die Erträge bis 1952 über 10 t/Jahr (Abbildung 6 b). Zwischen 1951 (22,4 t Fangertag) und 1970 (10,4 t) sanken die Erträge dann mit einer Rate von durchschnittlich 740 kg pro Jahr auf unter 1 t/Jahr ab. Nach 1970 verringerten sich die Fangertäge mit einer verminderten Rate von 20 kg jährlich weiter, bis 1990 erstmalig weniger als 100 kg/Hummer pro Jahr angelandet wurden. Seither sind die Fangertäge auf einem niedrigen Niveau von wenigen hundert Kilogramm pro Jahr stabil.

Um die jüngste Bestandsentwicklung der Hummerpopulation bei Helgoland näher zu analysieren, werden im Folgenden die Fangdaten einzelner Fischer dargestellt. Hier kann der Fischereiaufwand als Anzahl eingesetzter Körbe eindeutig nachvollzogen werden. Dies ist ein eindeutiger Vorteil gegenüber den oben dargestellten Statistiken, wo maximal die Anzahl der eingesetzten Fischerboote, jedoch nicht die der bearbeiteten Körbe, die ja letztlich der entscheidende Faktor für den Fischereierfolg sind, bekannt ist.

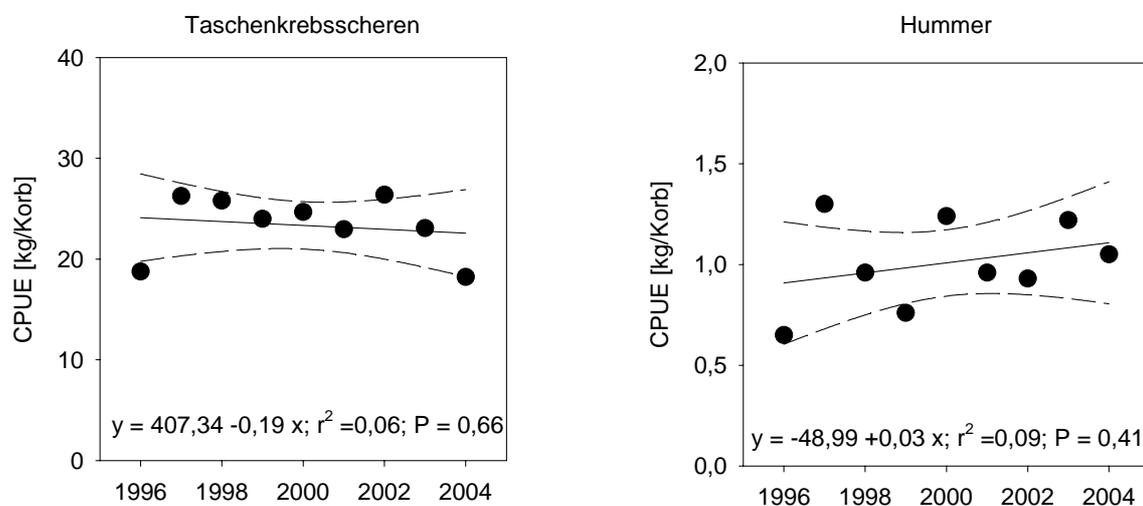


Abbildung 7: Jährliche Fangertäge (CPUE) der Jahre 1996-2004 an Taschenkrebsscheren und Hummern von Fischer A

In Abbildung 7 sind die jährlichen Fangertäge an Scheren des Taschenkrebsses (Knieper) und Hummern pro eingesetztem Hummerkorb des Fischers A als **Catch per Unit Effort** (CPUE) dargestellt. Für den Zeitraum von 1996 bis 2004 gibt es bei den Fangertägen von Kniepern Schwankungen von 18,2 kg/Korb im Jahr 2004 bis 26,4 kg/Korb im Jahr 2002. Eine signifikante Veränderung der Erträge über die Zeit lag nicht vor (lineare Regression:

P = 0,66). Im selben Zeitraum variierten die Erträge an Hummern zwischen 0,7 kg/Korb (1996) und 1,3 kg/Korb (1997). Der leichte Aufwärtstrend, der in Abbildung 7 zu erkennen ist, war auch nicht signifikant (lineare Regression: P = 0,41).

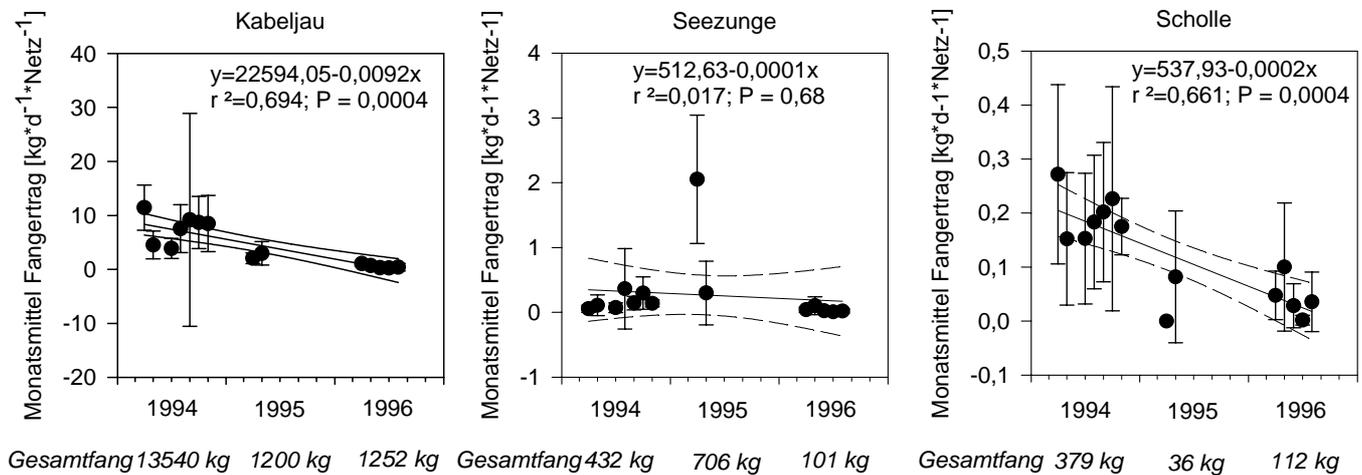


Abbildung 8: Monatsmittel des CPUE von Kabeljau, Seezunge und Scholle der Jahre 1994-1996 aus der Stellnetzfisherei (Mittelwerte ± Standardabweichungen) von Fischer B

Der Datensatz, der von Fischer B zur Verfügung gestellt wurde, umfasst die zwei Fischereiperioden 1994 bis 1996 und 2004 bis 2006. Im ersten Zeitraum wurde mit Stellnetzen gefischt und neben Hummern und Taschenkrebse wurden damals auch noch Speisefische in wirtschaftlich bedeutenden Mengen angelandet. Den Hauptanteil an den Speisefischerträgen machte dabei der Kabeljau aus, der ein potentieller Prädator junger *H. gammarus* ist. Abbildung 8 zeigt die monatlichen Mittelwerte der Anlandungen (Menge pro Tag und Stellnetz) der Jahre 1994 bis 1996 an Kabeljau, Seezunge und Scholle, die aus der täglichen Dokumentation der Erträge und des Fischereiaufwandes berechnet wurden. Zunächst fällt auf, dass im Jahr 1995 insgesamt wenig gefischt wurde, es gab nur 38 Fischereitage, die alle in den Monaten April und Mai lagen. Der CPUE von Kabeljau fiel von April 1994 (11,4 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup>) bis August 1996 (0,4 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup>) signifikant ab (lineare Regression: P < 0,001; r<sup>2</sup> = 0,694), was einer jährlichen Reduktion des CPUE von 3 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup> entspricht. Die absoluten Mengen angelandeten Kabeljaus des Fischers betragen 1994 13,5 t, 1995 1,2 t und 1996 1,3 t. Die Erträge an Seezungen schwankten in diesem Zeitraum stark und waren bis auf einen Monat (April 1995) mit durchschnittlich 0,2 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup> gering. Zwischen 1994 und 1996 waren keine statistisch signifikanten Änderungen im CPUE bei Seezungen zu erkennen. Auch der Fang von Schollen lag im Jahr 1994 bei lediglich 0,2 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup>, nahm dann aber sogar noch weiter ab, so dass letztlich Mitte 1996 nur noch

0,02 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup> gefangen wurden. Dies bedeutete auch einen statistisch signifikanten Abfall über die Zeit (P < 0,001 bei einem Korrelationskoeffizienten von r<sup>2</sup> = 0,661).

Mit den verwendeten Stellnetzen wurden neben Speisefisch auch Hummer und Taschenkrebse gefangen, die Erträge pro Fischereiaufwand sind in Abbildung 9 dargestellt. Im beobachteten Zeitraum schwankten sie bei den Taschenkrebsscheren von 0 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup> im April 1995 bis 1,1 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup> im September 1994, wobei keine statistisch signifikanten Veränderungen über die Zeit auftraten (lineare Regression: P = 0,57). Ebenfalls unverändert blieben die Fangerträge an Hummer (P = 0,22). Hier trat der maximale Ertrag mit 0,13 kg \* Tag<sup>-1</sup> \* Netz<sup>-1</sup> ebenfalls im September 1994 auf, im April 1995 und im August 1996 wurden keine Hummer in den Stellnetzen gefangen.

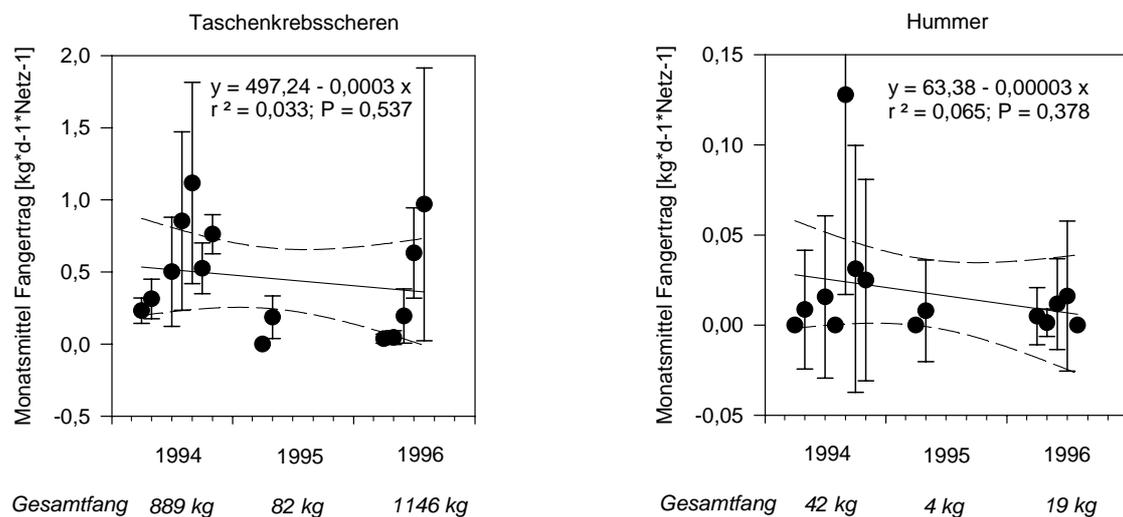


Abbildung 9: Monatsmittel der Fangerträge an Taschenkrebsscheren und Hummern der Jahre 1994-1996 des Fischers B aus der Stellnetzfisherei (Mittelwerte ± Standardabweichungen). \* Der obere Wert der Standardabweichung vom September 1994 ist nicht dargestellt, er betrug 0,24.

Aufgrund der drastischen Rückgänge bei den Erträgen aus der Stellnetzfisherei wurde diese von Fischer B, der die Daten zur Verfügung stellte, aufgegeben. Er verwendete stattdessen später Körbe, mit denen Hummer und Taschenkrebse gefangen werden. Eine tagesgenaue Auflistung der Anzahl der ausgebrachten Körbe und der Mengen gefangener Hummer und Knieper wurde von diesem Fischer für den Zeitraum 2004 bis 2006 zur Verfügung gestellt. Dabei lagen die Erträge an Kniepern und Hummern, die pro Korb erzielt wurden, im selben Größenmaßstab wie die Werte, die in den 1990er Jahren pro Stellnetz erreicht wurden. Da jedoch viel mehr Körbe als Stellnetze eingesetzt wurden, bedeutet dies für die Gesamtfänge eine erhebliche Zunahme. So wurden von 1994 bis

1996 durchschnittlich 705 kg Knieper und 21 kg Hummer pro Jahr angelandet, zwischen 2004 und 2006 waren es 7780 kg bzw. 245 kg pro Jahr.

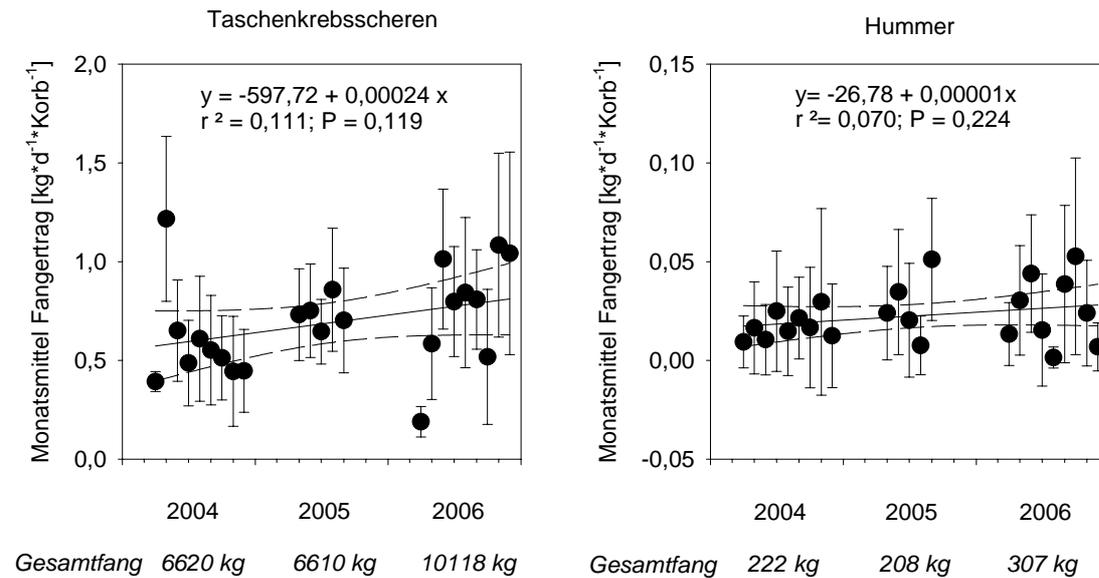


Abbildung 10: Fangerträge an Taschenkrebsscheren und Hummern der Jahre 2004-2006 des Fischers B aus der Fischerei mit Hummerkörben (Mittelwerte ± Standardabweichungen), der Gesamtfang jeden Jahres ist kursiv gedruckt

Betrachtet man den CPUE (Abbildung 10) an Kniepern, so zeigten die Erträge zwischen Anfang 2004 und Ende 2006 eine leicht ansteigende Tendenz, die jedoch nicht signifikant war (lineare Regression:  $P = 0,119$ ). Durchschnittlich wurden  $0,7 \text{ kg} \cdot \text{Tag}^{-1} \cdot \text{Korb}^{-1}$  gefangen. Ähnlich verhielt es sich mit den Fangzahlen beim Hummer, die im Mittel bei  $0,02 \text{ kg} \cdot \text{Tag}^{-1} \cdot \text{Korb}^{-1}$  lagen. Auch hier war der leichte Anstieg der Fangzahlen über die Zeit nicht signifikant ( $P = 0,224$ ).

Aus den Gesamtfängen des Fischers B, der auch regelmäßig markierte Wiederfänge anlieferte, wurde außerdem eine Bestandsabschätzung der Hummerpopulation auf dem Helgoländer Felssockel nach der Methode von Lincoln und Peterson vorgenommen. Dazu wurden als  $n_1$  die Anzahl aller markierten Hummer, die größer als 55 mm Carapaxlänge waren ( $n_1 = 578$ ), angenommen, denn diese werden in Hummerkörben gefangen. Als  $n_2$  wurden alle Hummer, die von Fischer B gefangen wurden, definiert ( $n_2 = 523$ ) und die Mehrfachfänge ( $m$ ) waren die markierten Wiederfänge des Fischers B ( $m = 10$ ). Daraus ergibt sich nach der Lincoln-Petersen-Methode 
$$N = \left( \frac{(n_1 + 1) \cdot (n_2 + 1)}{(m + 1)} \right) - 1$$
 eine

Populationsgröße ( $N$ ) von rund 28.000 Tieren. Dies ist allerdings nur ein sehr grober Orientierungswert, denn die Schätzung der Varianz ergibt einen Fehler von über  $10^6$ .

### 2.3.2 Wiederfänge von ausgesetzten Zuchthummern

Im Rahmen des Aussetzprogramms wurden seit dem Jahr 2000 jährlich mehrere hundert einjährige Hummer aufgezogen, markiert und in verschiedenen Gebieten bei Helgoland ausgesetzt. Im Folgenden werden die Wiederfänge dieser Tiere für die einzelnen Aussetzgebiete dargestellt und miteinander verglichen.

#### *Schüttung Südhafen*

Der erste markierte Junghummer trat nach knapp einem Jahr im Freiland in den Reusen auf. Von da an konnten regelmäßig Tiere im Südhafen gefangen werden. Abbildung 11 zeigt die Wiederfangquoten dreier in der Schüttung ausgesetzter Jahrgänge Junghummer. Die ersten 99er Zuchthummer wurden im Jahr 2001 gefangen. Die Wiederfangquote stieg mit zunehmender Untersuchungsdauer an. Beim 99er Jahrgang sind nach sechs Jahren 12,9 % der ausgesetzten Hummer wiedergefangen worden.

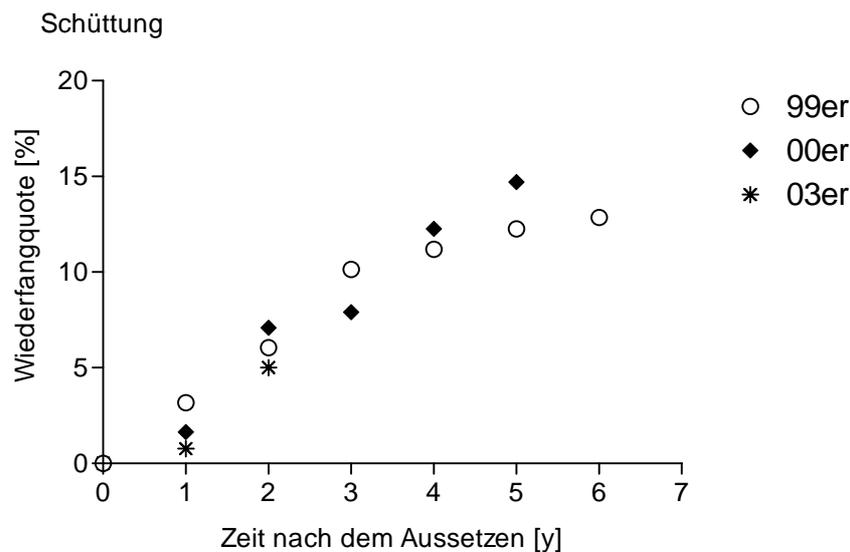


Abbildung 11: Anstieg der Wiederfangquoten von Zuchthummern im Aussetzgebiet Schüttung Südhafen im Verlauf des Projekts

Im Jahr 2001 wurde ebenfalls in der Schüttung ein Teil des gezüchteten 00er Jahrgangs (370 Tiere) ausgesetzt. Auch hier traten im Folgejahr die ersten Wiederfänge auf. Die Wiederfangquote betrug nach fünf Jahren 14,7 % (Abbildung 11). Im Jahr 2004 wurden weitere 520 markierte Zuchthummer des Jahrgangs 03 in der Schüttung ausgesetzt. Auch hier trat der erste Wiederfang ein Jahr nach dem Aussetzen auf, insgesamt wurden von diesem Jahrgang bisher 5,0 % wiedergefangen.

Zusätzlich wurde der Fangertag im Verhältnis zum Fischereiaufwand (Catch per Unit Effort: CPUE) betrachtet. In Abbildung 12 ist der CPUE als Anzahl gefangener Hummer pro Tag Reuseneinsatz in Abhängigkeit von der Zeit, die seit dem Aussetzen der Hummer vergangen ist, dargestellt. Wurden im Aussetzjahr 2000 keine Hummer in der Schüttung gefangen, so betrug der durchschnittliche CPUE im Folgejahr 0,28 Hummer/Tag Reuseneinsatz. Er stieg im Verlauf der Untersuchung linear mit einer Steigung von 0,21 pro Jahr an, so dass sechs Jahre nach dem Aussetzen durchschnittlich 1,44 Hummer \* Tag<sup>-1</sup> Reuseneinsatz gefangen wurden.

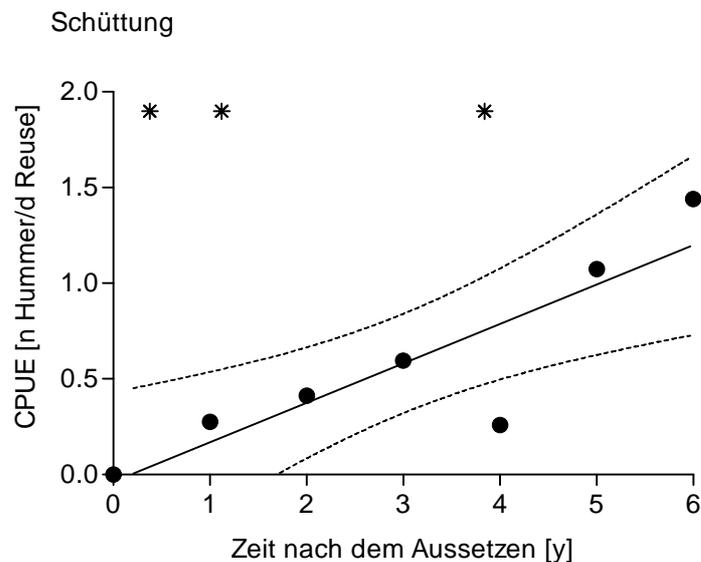


Abbildung 12: CPUE Schüttung Südhafen. \* Zeitpunkt des Aussetzens einjähriger Junghummer. Lineare Regression:  $y = 0,21 x - 0,04$ ;  $r^2 = 0,77$ ;  $P = 0,01$

Da im Südhafen in drei verschiedenen Jahren eine unterschiedliche Zahl von Junghummern ausgesetzt wurde, ist in Abbildung 13 der CPUE auch in Relation zur Anzahl ausgesetzter Tiere dargestellt. Je mehr Hummer im Untersuchungsgebiet ausgesetzt wurden, desto höher war der Fangertag der Reusen, auch dieser Zusammenhang war linear. Insgesamt lässt sich also feststellen, dass die in der Schüttung des Südhafens ausgesetzten Junghummer im Freiland überlebten, mit einer maximalen Quote von bisher knapp 15 % wiedergefangen werden konnten und erheblich zum Fangertag beitrugen. Während der bisher sieben Untersuchungsjahre des Projektes traten in diesem Aussetzgebiet insgesamt 223 Fangereignisse auf, lediglich 6 davon waren unmarkierte Hummer, das entspricht 2,7 % des Gesamtfangs.

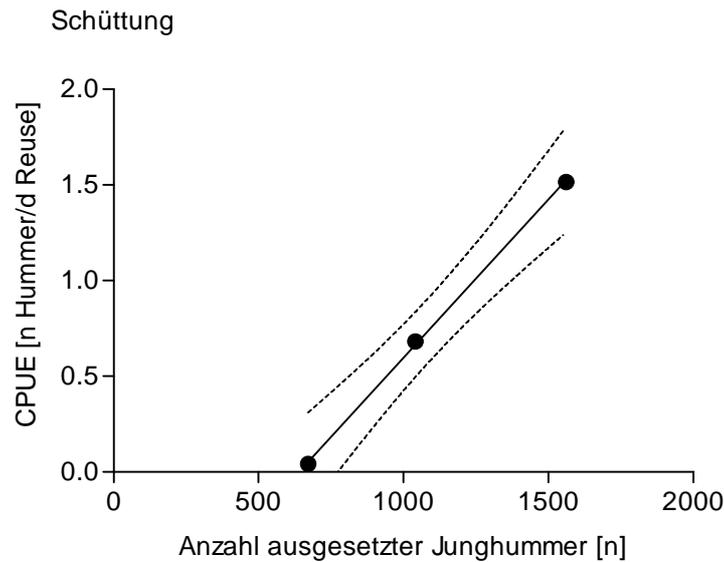


Abbildung 13: CPUE Schüttung in Abhängigkeit von der Anzahl ausgesetzter Junghummer. Lineare Regression:  $y = 0,0021 x - 1,06$ ;  $r^2 = 0,997$ ;  $P = 0,014$

Der 99er Datensatz wurde zusätzlich dazu verwendet, eine Populationsabschätzung nach der Lincoln-Peterson-Methode durchzuführen (Tabelle 1). Über das Verhältnis von Mehrfach- zu Wiederfängen ergaben sich für die einzelnen Untersuchungsjahre Populationsabschätzungen von minimal  $101 \pm 126$  Tieren und maximal  $203 \pm 0$  Tieren. Im Mittel wurde eine Populationsgröße von  $148 \pm 37$  Junghummer berechnet, was eine Überlebensrate von  $22,1 \pm 5,6$  % der ausgesetzten 670 Tiere des Jahrgangs 99 bedeutet.

Tabelle 1: Populationsabschätzung nach Lincoln und Peterson aufgrund der Wiederfänge in den Jahren 2001 bis 2005 in der Schüttung im Südhafen.

	2001	2002	2003	2004	2005	Mittelwert	STABW
Wiederfänge	33	29	41	8	6		
Mehrfachfänge	-	9	18	4	2		
Populationsgröße	-	101	140	190	160	<b>147,82</b>	<b>37,2</b>
Varianz		$\pm 126$	$\pm 16$	$\pm 0$	$\pm 0$		
Überlebensrate [%]		15,1	21,0	28,3	23,9	<b>22,1</b>	<b>5,6</b>

### *Nebelhorn*

Im Aussetzgebiet Nebelhorn wurden im Jahr 2003 670 einjährige markierte Zuchthummer ausgesetzt, weitere 520 kamen 2004 hinzu. Alle bisher aufgetretenen Wiederfänge sind Tiere des 02er Jahrgangs, so dass nur für diesen die Entwicklung der Wiederfangquote in diesem Gebiet in Abbildung 14 dargestellt ist. Auch am Nebelhorn

ist ein Anstieg der Wiederfangquote mit der Untersuchungsdauer zu verzeichnen. Im Jahr 2005, als die Tiere also seit drei Jahren im Freiland lebten, sind 3,0 % der ausgesetzten Tiere wiedergefangen worden. Dabei wurden drei Tiere mehrfach gefangen und in diesem Gebiet traten während des Untersuchungszeitraums vier Freifänge auf. Somit waren 10,1 % der am Nebelhorn gefangenen Hummer Wildfänge, der Rest bestand aus Zuchthummern.

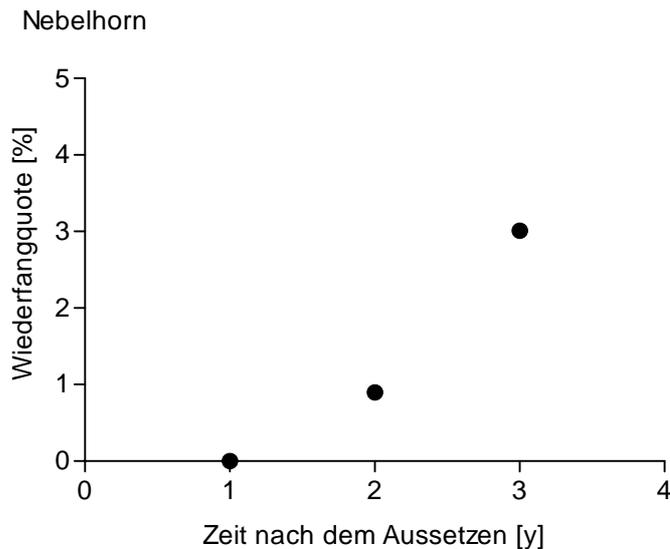


Abbildung 14: Anstieg der Wiederfangquote von Zuchthummern im Aussetzgebiet Nebelhorn im Verlauf des Projekts

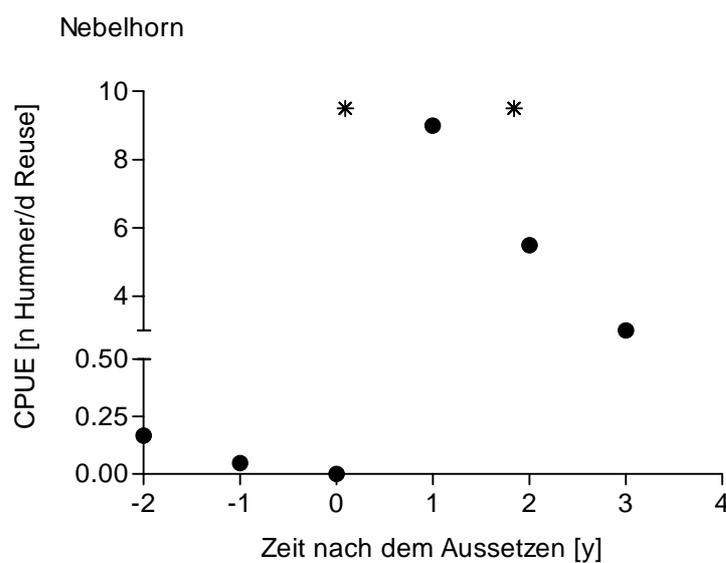


Abbildung 15: CPUE Nebelhorn. \* Zeitpunkt des Aussetzens einjähriger Junghummer.

Auch für das Aussetzgebiet Nebelhorn wurde eine Berechnung des CPUE durchgeführt (Abbildung 15). Da hier schon vor dem ersten Aussetztermin gezüchteter Hummer Wildfänge auftraten, beginnt die Kurve nicht bei Null. Im Jahr nach dem ersten Aussetzen nahmen die Fangträge auch hier deutlich zu, ein linearer Anstieg war jedoch nicht zu verzeichnen, da der Fischereiaufwand aus technischen Gründen insgesamt gering war und die Anzahl gefangener Hummer stark variierte.

### *Hausmole*

Im Jahr 2003 wurden 430 Zuchthummer des Jahrgangs 02 ausgesetzt. Hier stieg die Quote mit zunehmender Untersuchungsdauer der an, es wurden bislang 18 Tiere wiedergefangen, was einer Quote von 4,2 % entspricht (Abbildung 16). Neben den Zuchthummern traten 5 Wildfänge auf, so dass 21,7 % der Hummer aus den Reusen nicht aus der Zucht stammten.

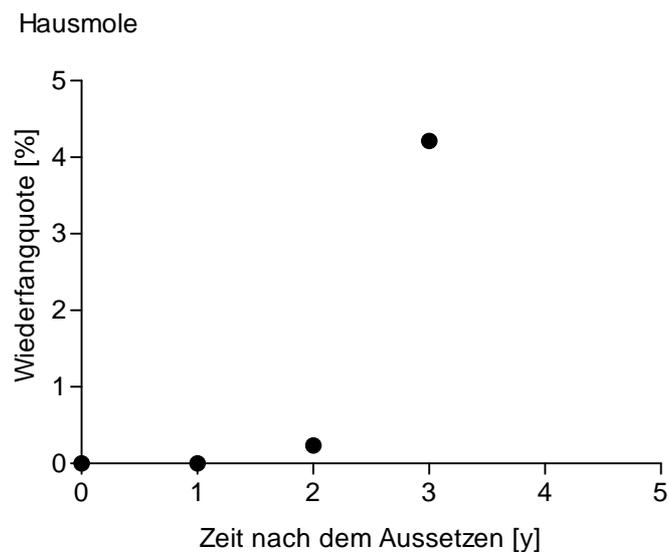


Abbildung 16: Anstieg der Wiederfangquote von Zuchthummern im Aussetzgebiet Hausmole im Verlauf des Projekts

Betrachtet man den CPUE in Abhängigkeit von der Zeit, die nach dem Aussetzen vergangen ist (Abbildung 17), so stieg der Fangenerfolg jährlich mit einer Rate von 0,34 Hummern/Tag Reusenfischerei. Im dritten Jahr nach dem Aussetzen wurde pro Tag, den die Reuse draußen war, durchschnittlich 1 Hummer gefangen.

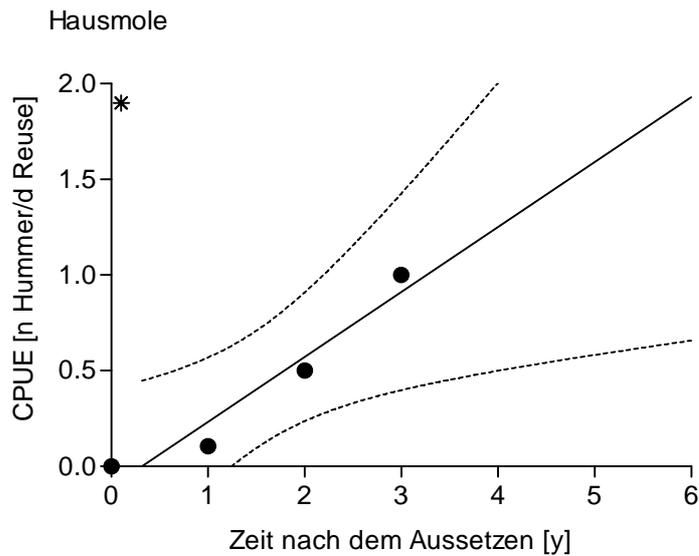


Abbildung 17: CPUE Hausmole. \* Zeitpunkt des Aussetzens einjähriger Junghummer.  
 Lineare Regression:  $y = 0,34 x - 0,11$ ;  $r^2 = 0,93$ ;  $P = 0,003$

*Weißer Rinne*

Auch im Gebiet Weiße Rinne wurden im Jahr 2002 einjährige Zuchthummer ausgesetzt. Von den 600 Tieren wurden in den Folgejahren 10 Tiere wiedergefangen (Abbildung 18), eines davon zweimal. Das entspricht einer Wiederfangquote von 1,7 % der ausgesetzten Tiere. Bei den Reuseneinsätzen wurde auch ein unmarkierter Hummer gefangen, so dass der Anteil Wildfänge am Gesamtfang 9,1 % betrug. Drei der markierten Hummer wurden nicht vom institutseigenen Schiff sondern von Tauchern bzw. zwei Helgoländer Fischern gefangen und abgeliefert, so dass diese Tiere nicht in die Berechnung des CPUE einfließen.

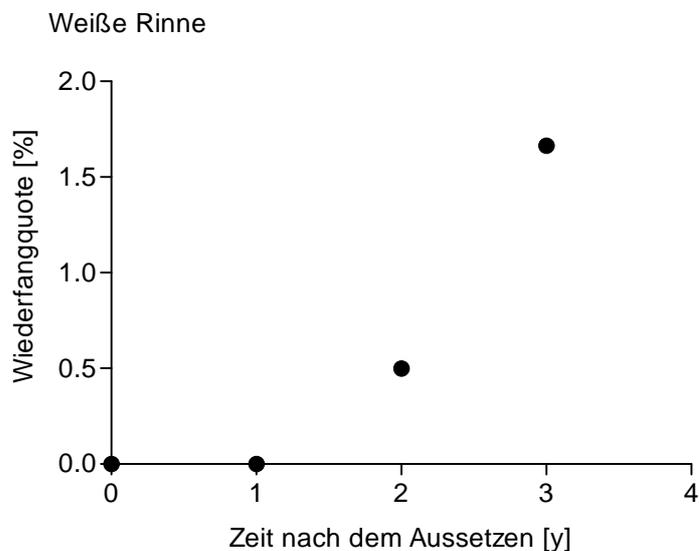


Abbildung 18: Anstieg der Wiederfangquote von Zuchthummern im Aussetzgebiet Weiße Rinne im Verlauf des Projekts

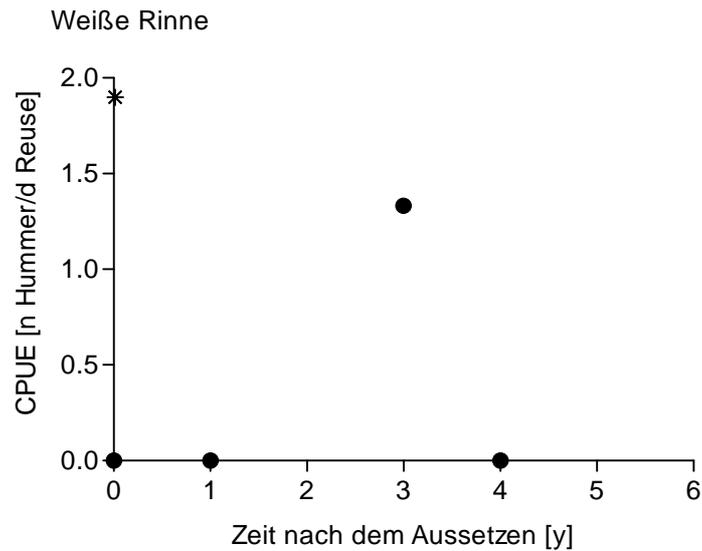


Abbildung 19: CPUE Weiße Rinne. \* Zeitpunkt des Aussetzens einjähriger Junghummer

Der Fischereiaufwand im Aussetzgebiet Weiße Rinne war insgesamt gering, so dass z. B. im Jahr 2004 hier überhaupt nicht gefischt wurde. Lediglich 2005, also drei Jahre nach dem Aussetzen, gab es Wiederfänge aus der Reusenfischerei, der CPUE betrug 1,3 Hummer pro Tag Reusenfischerei (Abbildung 19).

#### *Vergleich der Aussetzgebiete*

Die bis heute erzielten Wiederfangquoten ausgesetzter Junghummer der Jahrgänge 99 bis 03 in den vier untersuchten Aussetzgebieten zeigt Abbildung 20. Hier fällt auf, dass die Quoten der älteren Jahrgänge höher als die der jungen Jahrgänge sind. Das hängt damit zusammen, dass die Wiederfänge hier über einen längeren Zeitraum stattfinden konnten. Der Wiederfängerfolg lag im Aussetzgebiet Schüttung, das im Hafen liegt, deutlich über dem in den Aussetzgebieten auf dem Felssockel (Hausmole und Weiße Rinne). Lediglich der 02er Jahrgang (Nebelhorn) weicht von dieser Beobachtung ab, denn auch dieses Aussetzgebiet liegt im südlichen Vorhafen.

Auch bei der Betrachtung der Wildfänge am Gesamtfang stellt das Gebiet Nebelhorn mit einem Anteil von 10 % Wildfängen eine Ausnahme dar, denn in der Schüttung des Südhafens lag dieser Anteil bei knapp 3 % (Abbildung 21). Dementsprechend stammten über 97 % der Hummer, die an der Schüttung gefangen wurden, aus der Zucht. Obwohl die Gesamtzahl der Fänge juveniler Hummer in den Aussetzgebieten, die außerhalb des Hafens liegen, gering war, lässt sich die Tendenz beobachten, dass die Zuchthummer hier

einen geringeren Anteil am Fang ausmachten. So waren 10 % der Tiere, die in der Weißen Rinne gefangen wurden, Wildfänge, an der Hausmole betrug ihr Anteil sogar 25 %.

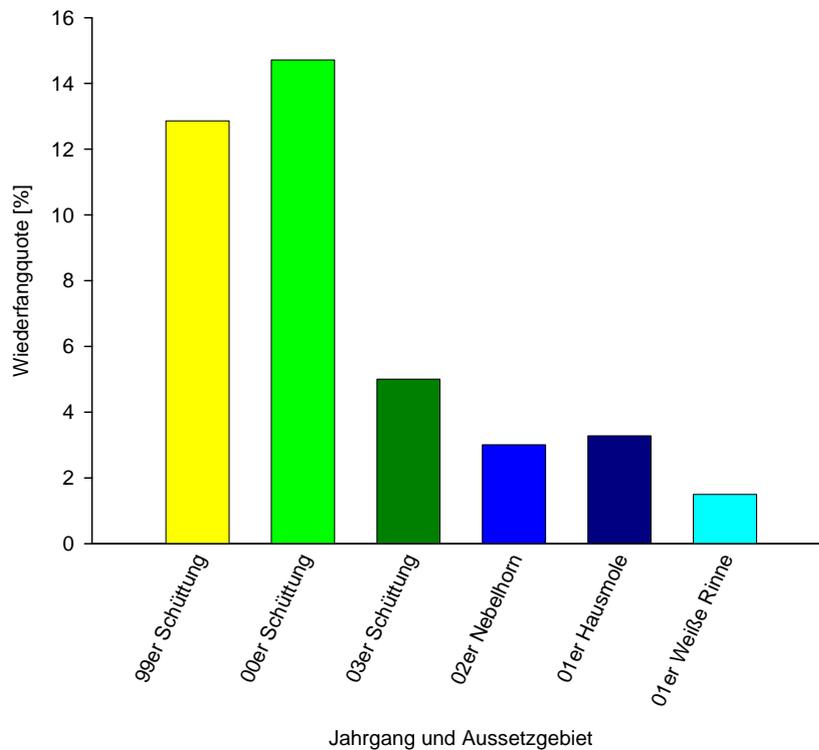


Abbildung 20: Wiederfangquoten bis zum Ende der Projektphase fünf unterschiedlicher Jahrgänge Zuchthummer in vier Aussetzgebieten.

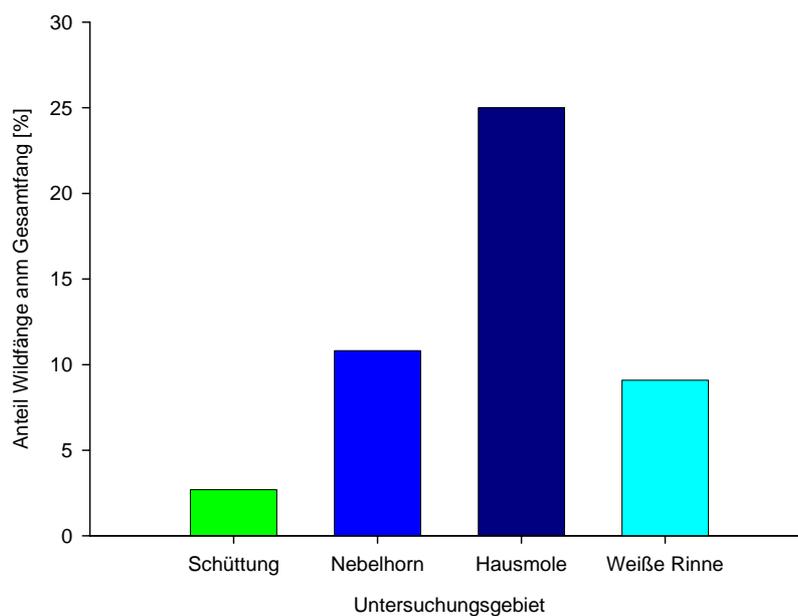


Abbildung 21: Anteil Wildfänge am Gesamtfang bei der Reusenfischerei in vier verschiedenen Aussetzgebieten.

### 2.3.3 Wachstum juveniler *H. gammarus*

#### *Wachstum gezüchteter Junghummer im Freiland*

Neben den Wiederfangquoten soll im Folgenden das Wachstum der ausgesetzten *H. gammarus* näher betrachtet werden. Dazu wurden die Carapaxlängen wiedergefangener Tiere gegen das Alter aufgetragen (Abbildung 22). Es wurde zwischen Männchen und Weibchen und den verschiedenen Aussetzgebieten und –jahrgängen unterschieden. Insgesamt lässt sich feststellen, dass die Männchen generell schneller wuchsen als die Weibchen, die einzige Ausnahme bildeten hier die Tiere des Jahrgangs 2003, die in der Schüttung im Südhafen ausgesetzt wurden. Allerdings war der Untersuchungszeitraum auch sehr kurz, denn die Datenaufnahme des hier vorgestellten Teilprojekts dauerte nach dem Aussetzen 2004 nur noch zwei Jahre an. Die Untersuchungsdauer limitierte auch das Wiederfangalter und damit die Größe in den anderen Aussetzgebieten. Im untersuchten Größenbereich verhielt sich die Carapaxlänge proportional zum Alter der Tiere, so dass in Abbildung 22 für alle Aussetzgebiete die linearen Regressionen der Hummer beider Geschlechter dargestellt sind. Zusätzlich ist das gesetzliche Mindestmaß von 87 mm Carapaxlänge für *H. gammarus* bei Helgoland eingezeichnet.

Die ersten 99er Männchen, die in der Schüttung des Südhafens ausgesetzt wurden, wurden im Alter von vier Jahren marktreif, ebenso das erste Weibchen. Bis zu einem Alter von gut fünf Jahren (Männchen) bzw. gut sechs Jahren (Weibchen) wurden jeweils noch untermaßige Tiere dieses Jahrgangs gefangen (Abbildung 22 a). Von diesem Jahrgang wurde auch bereits ein eiertragendes Weibchen wiedergefangen (Pfeil in Abbildung 22 a), das mit gut fünf Jahren bei einer Carapaxlänge von 97 mm geschlechtsreif war. Erste marktreife Männchen des 00er Jahrgangs wurden mit fünf Jahren wiedergefangen, Weibchen brauchten sechs Jahre bis sie 87 mm maßen. Alle sechsjährigen Männchen waren marktreif, während sechsjährige Weibchen teilweise noch untermäßig waren. Im Alter von drei Jahren hatte noch kein Tier des 03er Jahrgangs die Marktreife erreicht, ältere Hummer konnten nicht wiedergefangen werden. Im Aussetzgebiet Nebelhorn (ebenfalls im Südhafen) wurde das erste marktreife Männchen im Alter von drei Jahren gefangen, in diesem Jahr gab es aber auch noch viele untermäßige Wiederfänge von Hummermännchen. Ebenso hatte noch kein Weibchen mit drei Jahren das Mindestmaß erreicht. Außerhalb des Hafens, an der Hausmole und in der

Weißer Rinne, wurden im Jahr 2002 Junghummern des 01er Jahrgangs angesiedelt. An der Hausmole waren auch die ältesten Wiederfänge beider Geschlechter mit vier Jahren noch nicht marktreif.

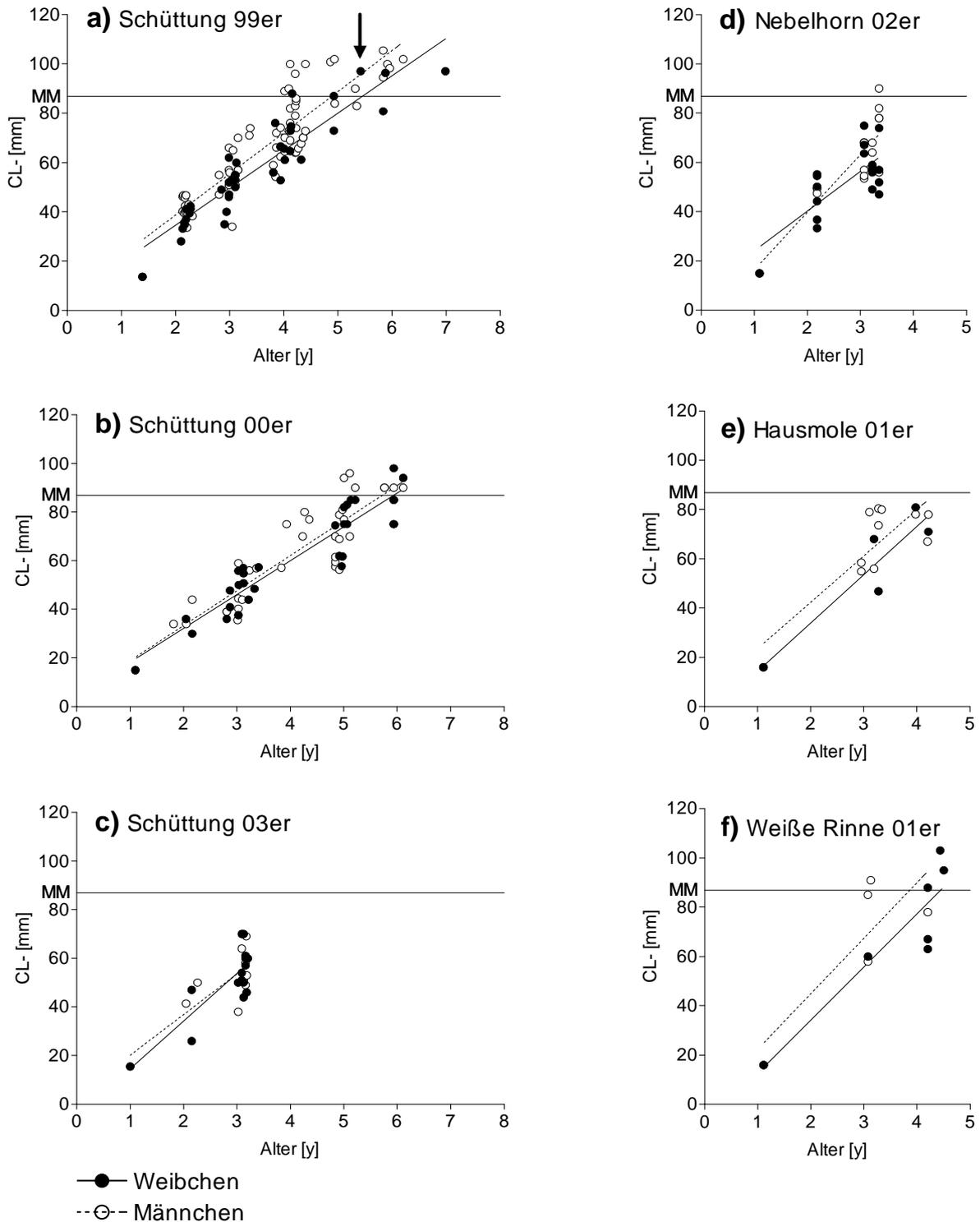


Abbildung 22: Wachstum juveniler *H. gammarus* der Jahrgänge 1999 bis 2003, die als einjährige Zuchthummern in verschiedenen Gebieten ausgesetzt wurden. a) 99er Schüttung Südhafen; b) 00er Schüttung Südhafen; c) 03er Schüttung Südhafen; d) 02er Nebelhorn; e) 01er Hausmole; f) 01er Weiße Rinne. Abkürzungen: CL: Carapaxlänge; MM: Mindestmaß. Der Pfeil markiert ein eiertragendes Weibchen.

Im Vergleich dazu wuchsen die Tiere in der Weißen Rinne viel schneller, das erste Männchen erreicht 87 mm Carapaxlänge mit drei Jahren, das erste Weibchen mit vier Jahren. Tiere beider Geschlechter wurden allerdings auch zum spätesten Untersuchungstermin mit vier Jahren als Untermaßige gefangen.

*Vergleich des Wachstums verschiedener Jahrgänge und Aussetzgebiete*

Um das Wachstum der ausgesetzten Junghummer der verschiedenen Jahrgänge, Aussetzorte und Geschlechter miteinander vergleichen zu können, wurden die Alters-Längen-Datensätze zunächst auf Homogenität der Steigungen der linearen Regressionen überprüft. Es lagen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen vor ( $P = 0,102$ ;  $F = 1,591$ ;  $FG: 247$ ), so dass die Daten anschließend mithilfe einer Kovarianzanalyse (ANCOVA) miteinander verglichen werden konnten. Zunächst wurde getestet, ob das Aussetzjahr einen Effekt auf das Wachstum hatte, um zu sehen, ob Unterschiede zwischen den Gebieten bestimmt werden können. Dazu wurden die Carapaxlängen der Jahrgänge 1999 und 2000 miteinander verglichen, die beide in der Schüttung im Südhafen ausgesetzt wurden, der Ort also gleich war. Es traten keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Aussetzjahrgängen auf ( $P = 0,162$ ;  $F = 21,624$ ;  $FG = 177$ ). Dies erlaubte einen Vergleich der verschiedenen Gebiete, obwohl die Tiere in verschiedenen Jahren ausgesetzt wurden.

Tabelle 2: Wachstum gezüchteter Junghummer, die in verschiedenen Gebieten ausgesetzt wurden. Ergebnisse der Kovarianzanalyse FG: Freiheitsgrade; MS: mittlerer quadratischer Fehler

	FG	MS	F	P
Geschlecht	1	1045,14	10,497	<b>0,0014</b>
Ort	3	1527	15,337	<b>&lt; 0,0001</b>
Geschlecht*Ort	3	39,95	0,401	0,752
Fehler	257	99,57		

Um zu untersuchen, ob die Hummer in den verschiedenen Aussetzgebieten unterschiedlich schnell wuchsen, d. h. ob die Achsenabschnitte der linearen Regressionen der Carapaxlänge in Abhängigkeit vom Alter der Tiere unterschiedlich waren, wurden diese Daten mithilfe einer ANCOVA (Kovariable: Alter) analysiert. Es gab einen signifikanten Zusammenhang zwischen Alter und Größe, und außerdem signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern und den Aussetzgebieten (Tabelle 2), jedoch keine Interaktion zwischen diesen Faktoren. Der anschließende Folgetest (Tukey-Test) zeigte, dass die Tiere in der Schüttung signifikant langsamer wuchsen als die an der Hausmole ( $P = 0,019$ ) und in der Weißen Rinne ( $P < 0,001$ ). Auch das Wachstum der

Tiere, die am Nebelhorn ausgesetzt wurden, unterschied sich signifikant von dem an der Hausmole ( $P < 0,001$ ) und in der Weißen Rinne ( $P < 0,001$ ) (Tabelle 3). Weiterhin unterschied sich das Wachstum der Tiere weder zwischen den beiden Aussetzgebieten im Hafen (Schüttung und Nebelhorn:  $P = 0,055$ ), noch zwischen den beiden Gebieten außerhalb des Hafens (Hausmole und Weiße Rinne:  $P = 0,300$ ) (Tabelle 3).

Tabelle 3: Unterschiede im Wachstum gezüchteter Junghummer aus unterschiedlichen Aussetzgebieten. Folgetest zur ANCOVA: Tukey-Test

Aussetzgebiet	Schüttung	Nebelhorn	Hausmole
Schüttung	-		
Nebelhorn	0,0548	-	
Hausmole	<b>0,0188</b>	<b>0,0003</b>	-
Weiße Rinne	<b>&lt; 0,0001</b>	<b>&lt; 0,0001</b>	0,2998

Dementsprechend wurden für einen Vergleich der Aussetzgebiete die Daten für die Tiere aus dem Hafen und vom Felssockel jeweils kombiniert und es wurden gemeinsame Regressionen (nach Geschlechtern getrennt) ermittelt (Abbildung 23). Mithilfe der Regressionsgleichungen wurde das Alter berechnet, in dem die Tiere eine Carapaxlänge von 87 mm erreicht hatten, denn dies ist das Mindestmaß für die Marktreife von *H. gammarus* bei Helgoland.

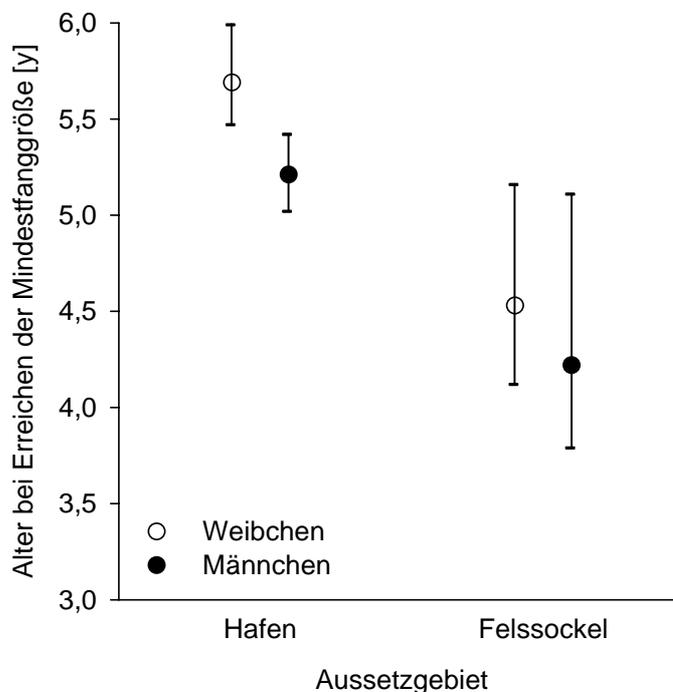


Abbildung 23: Alter, in dem ausgesetzte Junghummer der Jahrgänge 1999 bis 2003 im Hafen bzw. auf dem Felssockel das Mindestmaß von 87 mm Carapaxlänge erreicht haben. Mittelwerte (Punkte), 5 % und 95 % Konfidenzintervalle (Striche)

Weibchen, die im Hafen aufwuchsen, hatten nach durchschnittlich 5,7 Jahren die Marktreife erreicht. Das Alter variierte von 5,47 Jahre bis 5,99 Jahre (95 % Konfidenzintervalle). Die Männchen aus dem Hafen wuchsen signifikant schneller und brauchten im Mittel 5,2 Jahre (5,02 bis 5,42 Jahre) bis zum Erreichen des Mindestmaßes. Außerhalb des Hafens auf dem freien Felssockel wurden die Weibchen nach durchschnittlich 4,5 Jahren marktreif (4,12 bis 5,16 Jahre). Am schnellsten wuchsen die Männchen auf dem Felssockel. Durchschnittlich benötigten sie lediglich 4,2 Jahre (3,79 bis 5,11 Jahre), bis sie 87 mm Carapaxlänge maßen.

*H. gammarus* des ersten ausgesetzten Jahrgangs 1999 konnten über einen Zeitraum von sechs Jahren regelmäßig wiedergefangen werden. Der so erhobene Datensatz ermöglicht eine weitergehende Wachstumsanalyse. Insgesamt gab es 52 Mehrfachfänge, wobei sich 14 Tiere zwischen zwei Fangereignissen nicht gehäutet hatten, 13 Weibchen und 14 Männchen hatten sich einmal gehäutet. Neun Mal ließen der zeitliche Abstand zwischen den Wiederfängen und der Carapaxlängenzuwachs darauf schließen, dass zwei Häutungen aufgetreten waren und bei zwei Tieren waren es mehr als zwei Häutungen. In Abbildung 24 ist das Wachstum der Mehrfachfänge als Carapaxlänge vor und nach einer Häutung dargestellt. Es bestand ein linearer Zusammenhang zwischen beiden Größen, die Regressionsgleichung lautet für die Weibchen  $y = 1,11 x + 2,60$  ( $r^2 = 0,982$ ;  $P < 0,0001$ ) und für die Männchen  $y = 1,10 x + 4,44$ ;  $r^2 = 0,981$ ;  $P < 0,0001$ ). Dies bedeutet einen durchschnittlichen Carapaxlängenzuwachs pro Häutung von 14,9 % der Ausgangslänge bei den Weibchen und 16,6 % bei den Männchen.

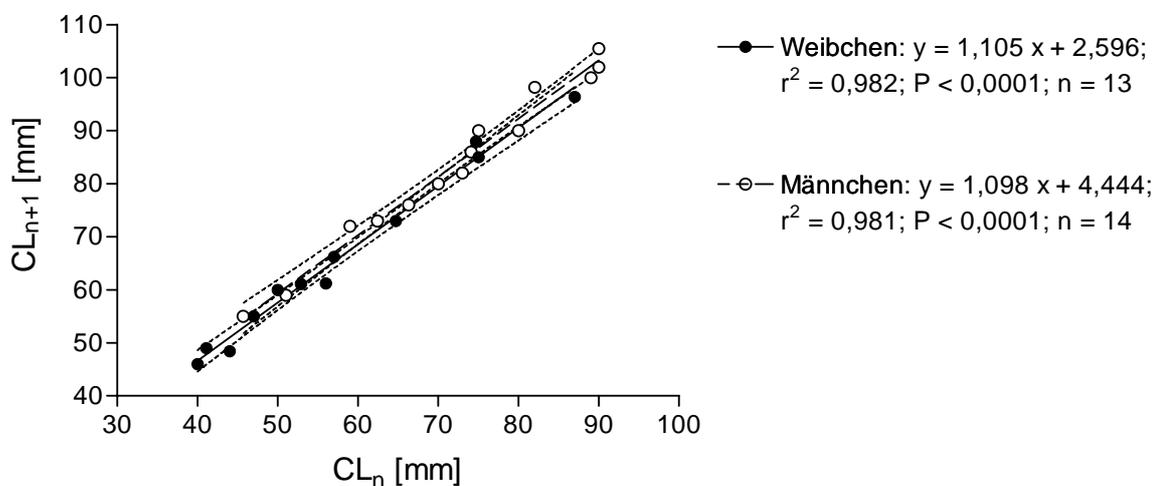


Abbildung 24: Carapaxlänge vor und nach einer Häutung juveniler *H. gammarus* des Jahrgangs 99 aus der Zucht, die im Südhafen ausgesetzt und wiedergefangen wurden.

Anschließend wurden die jährlichen Wachstumsraten als  $\frac{\ln(L_t) - \ln(L_0)}{t}$  ( $L_t$  = Carapaxlänge zum Zeitpunkt der Messung;  $L_0$  = Carapaxlänge zum Zeitpunkt des Aussetzens) für Männchen und Weibchen getrennt ermittelt (Abbildung 25) und den Raten einer Gruppe von 43 Junghummern gegenübergestellt, die im Labor aufgezogen wurden. Aus technischen Gründen konnten die Tiere im Labor nur bis zu einem Alter von drei Jahren gehältert werden, so dass die Freiland- und Labordaten nur bis zu diesem Alter verglichen werden konnten.

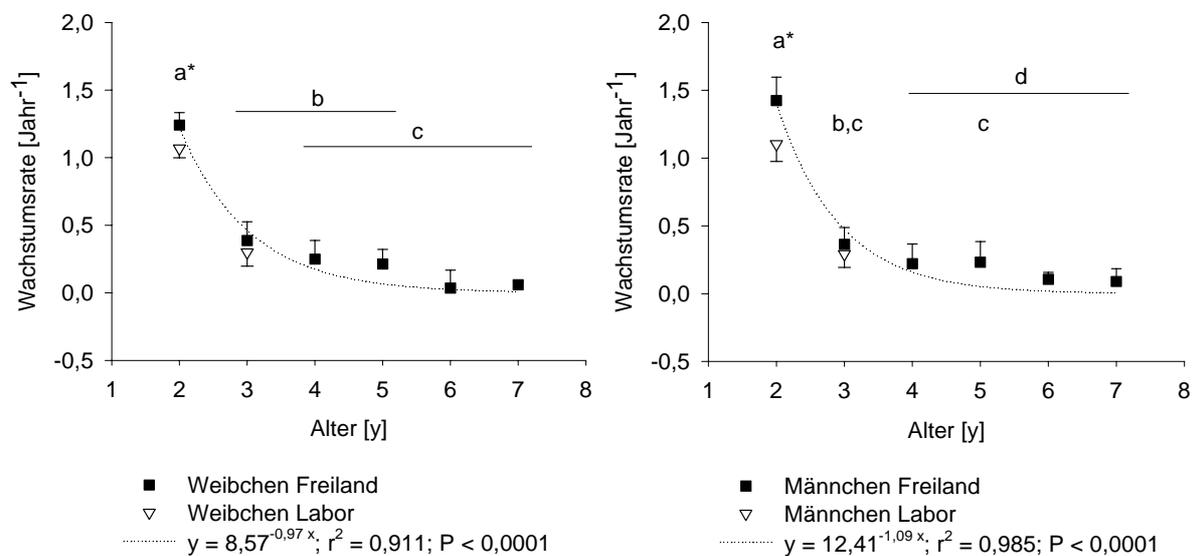


Abbildung 25: Wachstumsraten (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen) pro Jahr von Zuchthummern des Jahrgangs 1999. Juvenile, die im südlichen Vorhafen Helgolands (Schüttung) wiedergefangen wurden (Kreise, Regression), bzw. Tiere, die im Labor aufgezogen wurden (Dreiecke). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Altersklassen (Einweg-ANOVA, Folgetest: Tukey Test;  $P < 0,05$ ), \* kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen Freiland und Labor (t-Test;  $P < 0,05$ )

*H. gammarus*-Weibchen wuchsen zwischen dem ersten und zweiten Lebensjahr mit einer Rate von 1,24 pro Jahr, das heißt sie waren in Jahr zwei mehr als doppelt so groß wie in Jahr eins. Diese Wachstumsrate war signifikant größer als alle anderen, die gemessen wurden. Zwischen den Wachstumsraten von Jahr drei bis fünf gab es keine signifikanten Unterschiede, durchschnittlich betrug die Wachstumsrate in diesem Alter 0,30 pro Jahr und war bei den dreijährigen Tieren mit 0,39 pro Jahr am höchsten. Dieser Wert lag signifikant über den Wachstumsraten der sechs- und siebenjährigen Hummerweibchen. Ab einem Alter von vier Jahren gab es bis zum Ende der Untersuchung, als die Tiere sieben Jahre alt waren, keine signifikanten Unterschiede in den Wachstumsraten der Hummerweibchen mehr, durchschnittlich wuchsen sie mit einer Rate von 0,20 pro Jahr.

Die Wachstumsrate pro Jahr nahm exponentiell mit steigendem Alter ab und kann durch die Funktion:  $y = 8,57^{-0,97x}$  beschrieben werden ( $r^2 = 0,910$ ;  $P < 0,0001$ ). Die Wachstumsrate der Weibchen, die bis zu einem Alter von drei Jahren im Labor gehalten wurden, war bei den zweijährigen Tieren mit 1,07 signifikant kleiner als im Freiland. Auch im Labor nahm das Wachstum im dritten Jahr signifikant ab, die Rate lag bei 0,30 und unterschied sich somit nicht von der der Freilandtiere.

Bei den Männchen lag die Wachstumsrate mit 1,43 pro Jahr bei den zweijährigen Tieren ebenfalls signifikant über der aller anderen Altersklassen. Dreijährige Tiere wuchsen mit einer Rate von 0,36 pro Jahr, womit sie sich von den vier- sechs- und siebenjährigen Hummern unterschieden, jedoch nicht von den Fünfjährigen, die mit einer Rate von 0,23 pro Jahr wuchsen. Die mittlere Wachstumsrate im Alter zwischen vier und sieben Jahren betrug bei den untersuchten Hummermännchen 0,19 pro Jahr. Die Abnahme der Wachstumsrate mit zunehmendem Alter verlief bei den Männchen ebenfalls exponentiell ( $y = 12,41^{-1,09x}$ ;  $r^2 = 0,895$   $P < 0,0001$ ). Im Vergleich zu den Labortieren war auch bei den Männchen die Wachstumsrate der zweijährigen Freilandtiere signifikant höher, die Rate betrug im Labor 1,10. Bei den dreijährigen Männchen aus dem Labor fiel die Wachstumsrate auf 0,29; dieser Wert unterschied sich nicht von der Rate, die in diesem Alter im Freiland auftrat.

### 2.4 DISKUSSION

Die Fangerträge von *H. gammarus* sind nach dem Zweiten Weltkrieg drastisch zurückgegangen. Die großen Schwankungen Anfang und Mitte des 20. Jahrhunderts sind auf mehrere Ursachen zurückzuführen: Niedrigere Fangerträge können u. a. durch den Ersten bzw. Zweiten Weltkrieg erklärt werden, weil dadurch einerseits das Personal für die Fischerei fehlte, andererseits nach dem Zweiten Weltkrieg die Insel evakuiert wurde, so dass große Anfahrtswege vom Festland her auf sich genommen werden mussten. Außerdem könnten veränderte Umweltbedingungen wie die Verschmutzung durch Erdöl (Walter 2005) ein Grund für den Populationsrückgang sein, weil Hummer stark geruchsorientiert sind und ihre chemische Kommunikation beeinträchtigt wird. So reagierten *H. gammarus*, die einer Verschmutzung durch wasserlösliche Erdölkohlenwasserstoffe ausgesetzt waren, aggressiver als eine Kontrollgruppe, und benötigten höhere Geruchskonzentrationen, um erfolgreich auf Nahrungssuche gehen zu können. Diese Faktoren können eine geringere Fitness eines Individuums bedingen, da es einerseits weniger frisst und andererseits häufiger kämpft. Innerhalb einer Hummerpopulation gibt es strenge Hierarchien, das rangniedrigere Tier weicht dem Überlegenen aus. Erdölbelastung des Wassers führt dazu, dass die Tiere sich untereinander nicht erkennen, die Hierarchie also immer neu ausgekämpft wird. Zusätzlich führt die Steigerung des Aggressionspotentials zu länger anhaltenden Kämpfen und gegebenenfalls zu Verletzungen.

Weiterhin werden Habitatzerstörung durch die Bombardierung der Insel nach dem Zweiten Weltkrieg (Schnakenbeck 1953) und ein hoher Fischereidruck (Goemann 1990) als mögliche Ursachen des Populationsrückgangs angenommen. Insgesamt werden heute weniger als ein Zehntel der früheren Erträge erreicht, wobei sich jedoch auch die Anzahl an Fischern von ehemals ca. 60 auf unter zehn reduziert hat (Goemann 1990). Parallel dazu hat sich zusätzlich die Art der Fischerei geändert: während ursprünglich noch mit Ruderbooten gearbeitet wurde, schritt die Motorisierung später immer weiter voran, so dass neue Fanggründe erschlossen werden konnten. Des Weiteren gibt es keine verlässlichen Angaben darüber, wie viele Körbe von den einzelnen Fischern bearbeitet wurden, und dies ist letztlich die entscheidende Einheit für den Fischereierfolg. So stellen die absoluten Fangzahlen die zuverlässigste Größe für die historische Betrachtung der Populationsentwicklung dar. Einen ebenso starken Rückgang, wie er bei Helgoland beobachtet wurde, gab es zwischen 1930 und 1980 in Norwegen (van der Meeren &

Tveite 1998). Hier sanken die Fangerträge von 1300 t auf unter 100 Tonnen pro Jahr, was ebenfalls eine Reduktion auf ein Zehntel der historischen Erträge bedeutet. Allerdings gehen die Autoren davon aus, dass diese Zahlen fehlerbehaftet sind, weil einerseits die Haupterwerbsfischerei abnahm, während viele Menschen im Nebenerwerb oder als Hobby Hummer für den Eigenbedarf fangen, was dann nicht in die offiziellen Statistiken eingeht. Auch die *H. gammarus*-Anlandungen in Schweden (1933: 299 t; 1980: 15 t) und Dänemark (1933: 198 t; 1980: 15 t) nahmen im oben genannten Zeitraum stark ab (Dow 1980). Im Gegensatz dazu blieben die Fischereierträge in Schottland, England und Wales relativ stabil, d. h. sie schwankten zwar zwischen den Jahren jeweils ca. 50 % um den Mittelwert (Browne et al. 2001), eine zu- oder abnehmende Tendenz war über die Jahre jedoch nicht zu erkennen. In Irland hingegen waren zwischen 1950 und 2000 sogar Zunahmen zu verzeichnen, die Erträge stiegen von 135 t 1940 auf maximal 715 t im Jahr 1994 (Browne et al. 2001).

Zusätzlich zu den offiziellen Fangstatistiken wurden für diese Arbeit die Datensätze zweier Helgoländer Hummerfischer zur Verfügung gestellt, die den genauen Fischereiaufwand (als Anzahl eingesetzter Netze bzw. Körbe) und die Erträge an Scheren des Taschenkrebsses (Knieper) und an Hummern beinhalteten. Der Fischer A gab dabei die Jahreserträge von 1996 bis 2004 an, der Fischer B die täglichen Erträge von 1994 bis 1996 und von 2004 bis 2006. Die Daten von 1994 bis 1996 beinhalteten außerdem die angelandeten Mengen an Speisefisch, da in dieser Zeit noch hauptsächlich auf Kabeljau (*Gadus morhua*, Rafinesque 1810), Scholle (*Pleuronectes platessa*, L. 1758) und Seezunge (*Solea solea*, L. 1758) gefischt wurde und Krebstiere lediglich Beifang darstellten. Dabei nahmen die Erträge an Kabeljau und Scholle im untersuchten Zeitraum signifikant ab, während die Erträge an Hummern und Kniepern gleich bleibend waren. Da sich die Stellnetzfisherei auf Speisefisch nicht länger rentierte (Deutscher Fischereiverband und die ihm angeschlossenen Organisationen in Schleswig-Holstein 1980-2004), wurde zum Ende der 1990er Jahre auf Korbfischerei umgestellt, so dass nur noch Knieper und Hummer vermarktet wurden. Dabei wurden pro Korb ähnliche Mengen Krebse gefangen, wie zuvor pro Stellnetz. Weil ein Fischer jedoch viel mehr Körbe als Stellnetze bearbeiten kann, gingen die Gesamtfänge an Hummern und Kniepern zwischen 2004 und 2006 im Vergleich zu den Erträgen von 1994 bis 1996 in die Höhe. Bei Hummern wurde ein CPUE von ca.  $0,02 \text{ kg} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{Korb}^{-1}$  erzielt, was in derselben Größenordnung wie die Erträge in Norwegen im Jahr 1979 liegt (Tveite & Rørvik 1982). Allerdings war nach den genannten Autoren der CPUE in den 1950er Jahren, als dort

auch die Gesamtanlandungen viel höher waren, noch bei  $0,2 \text{ kg} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{Korb}^{-1}$ , also zehnmal so hoch. Eine signifikante Zunahme der Fangzahlen lässt sich in den Daten des Fischers A, der ausschließlich Daten aus der Korbfischerei von 1996 bis 2004 zur Verfügung stellte, nicht erkennen, so dass man davon ausgehen muss, dass sich die Gesamtpopulation in diesem Zeitraum nicht wesentlich verändert hat.

Der Kabeljau ist ein Fraßfeind juveniler Hummer und Taschenkrebse (Lawton & Lavalli 1995, van der Meeren 2000), so dass ein großer Dorschbestand eine Hummerpopulation klein hält. Obwohl der Prädationsdruck durch Kabeljau stark abgenommen hat, scheint sich dies bislang nicht positiv auf die Bestände an Hummern und Taschenkrebsen auszuwirken. Möglicherweise nehmen andere Arten die Stellung des Kabeljaus im Nahrungsnetz ein. Dies könnten Pollack (*Pollachius pollachius*, L. 1758) oder Köhler (*Pollachius virens*, L. 1758) sein, die bei Helgoland regelmäßig gefangen werden, über deren Bestandsentwicklungen es jedoch keine Daten gibt, da sie nicht kommerziell befischt werden.

Zusätzlich konkurrieren Taschenkrebse und Hummer um Höhlen (Binner 1999) und Nahrung und große *Cancer pagurus* fressen juvenile Hummer und sind somit auch Prädatoren. Entgegen den persönlichen Eindrücken der Fischer (mündl. Mitteilungen) nahmen auch die Fangzahlen an Taschenkrebsen in Relation zum Fischereiaufwand (CPUE) in den untersuchten Zeiträumen nicht zu. Außerdem lagen sie mit ca.  $0,5 \text{ kg} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{Korb}^{-1}$  unter den Erträgen, die an der Norwegischen Westküste erzielt wurden (ca.  $2 \text{ kg} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{Korb}^{-1}$ , Woll et al. 2003). Das deutet darauf hin, dass die Habitatkapazität für Top-Prädatoren auf dem Helgoländer Felssockel nicht ausgeschöpft ist. Dieser Eindruck von den sehr hohen historischen Fangzahlen von *H. gammarus* noch unterstützt. Eine Ursache dafür, dass der Hummerbestand nicht wieder anwächst, könnte sein, dass die Population mittlerweile zu klein ist, um ausreichend Nachkommen zu produzieren (Allee-Effekt, siehe Allee 1950). Durch die pelagische Lebensweise der Larven ist die Gefahr der Verdriftung sehr groß, so dass sich möglicherweise nur wenige Postlarven erfolgreich auf dem Helgoländer Felssockel ansiedeln können. Eine insgesamt geringe Anzahl an Junghummern würde so verhindern, dass die Populationsgröße zunimmt, obwohl Lebensraum für viel mehr Tiere vorhanden ist. Wenn die Habitatkapazität aufgrund unzureichender Rekrutierung nicht ausgeschöpft wird, bietet sich die Möglichkeit, die Population durch Besatzmaßnahmen aufzustocken (Howard 1988). Zucht- und Markierungsprogramme mit *H. gammarus* sind bereits in anderen europäischen Ländern aufgelegt worden (Tveite & Rørvik 1982, Burton 1994, Bannister

& Addison 1998). In der hier vorgestellten Arbeit wurde ein Pilotprojekt zur Wiederaufstockung der helgoländer Hummerpopulation durchgeführt, um Wachstumsdaten und Wiederfangraten zu gewinnen. Diese wurden dann im internationalen Vergleich betrachtet, um abschätzen zu können, ob eine groß angelegte Besatzmaßnahme Erfolg versprechend ist. Dazu wurden seit dem Jahr 2000 jährlich jeweils mehrere hundert einjährige Zuchthummer markiert und im Vorhafen der Insel bzw. an verschiedenen Standorten auf dem Felssockel ausgesetzt. Mit zunehmender Zeit nach dem Aussetzen konnten immer bessere Wiederfangquoten dieser Zuchthummer erreicht werden, da die Quote das Verhältnis von wiedergefangenen zu ausgesetzten Tieren ist und die Anzahl der Wiederfänge natürlich mit steigender Projektdauer zunimmt.

Tabelle 4: Europäische Aussetzprogramme von *H. gammarus* im Vergleich. \* die Autoren verdoppelten für die Berechnung der Quote die Anzahl Wiederfänge, da sie nur die Hälfte des Fangs kontrollierte

Gebiet	Aussetz-jahr	ausgesetzte Hummer[n]	Zeitraum Studie [y]	Wiederfänge [n]	Quote [%]	Quelle
Bridlington, Ostengland	1983	2390	11	39	1,6	(Bannister & Addison 1998)
	1984	8616	10	215	2,5	
	1985	7979	9	162	2	
	1986	11562	8	73	0,6	
	1987	12629	7	135	1,1	
	1988	5952	6	29	5	
	gesamt	49128		653	1,3	
Aberystwyth, Wales	1984	1250	9	42	3,4	Cook, 1995 (zitiert bei (Bannister & Addison 1998))
	1985	6760	8	188	5	
	1986	2438	7	64	2,6	
	1987	5079	6	61	1,2	
	1988	6706	5	98	1,5	
	gesamt	19233		453	2,4	
Ardtoe, Westschottland	1984	451	9	25	5,5	(Burton et al. 1994)
	1985	1268	8	14	1,1	
	1986	513	7			
	1987	553	6	18	1,6	
	1990	259	4	1	0,3	
	gesamt	3044		58	1,9	
Scapa Flow, Orkney-Inseln, Nordschottland	1984	4469	10	216	4,8	(Burton et al. 1994)
	1985	3800	9	27	0,7	
	1986	2356	8	5	0,2	
	1987	3610	7	42	0,8	
	1988	2260	6	13	2,6	
	1989	3025	5	1	0	
gesamt	19520		304	1,6		
Mandal, Südnorwegen	1985-1987	22000	7	574*	5	(Tveite & Grimsen 1990)
Kvitsoy, Südwestnorwegen	1990-1994	130000			6	(Moksness et al. 1998)
Helgoland, Deutschland	2000	670	7	86	12,9	dieses Projekt
	2001	370	6	54	14,7	
	2002	1030	5	28	2,8	
	2003	1000	4	30	3	
	2004	500	3	25	5	

Vor allem in einer Steinschüttung des südlichen Vorhafens der Insel konnten für die Wiederfänge sehr gezielt Reusen ausgebracht werden, so dass hier fünf Jahre nach dem Aussetzen Wiederfangquoten von bis zu 15 % erreicht wurden. Im europäischen Vergleich ist dies ein einmalig hoher Wert (s. Tabelle 4), der jedoch durch die abgeschlossene Lage dieses seminatürlichen Gebiets bedingt ist. Betrachtet man die Aussetzgebiete auf dem freien Felssockel, so sind die Verhältnisse denen anderer Studien ähnlicher, da das Gebiet größer ist und die Migration der Tiere hier nicht durch Barrieren verhindert wird.

In Tabelle 4 sind die Ergebnisse dieser Arbeit im Kontext mit anderen europäischen Aussetzprogrammen zusammengefasst, wobei auf Helgoland lediglich im Jahr 2002 Tiere außerhalb des Vorhafens ausgesetzt wurden. Hier wurde bisher eine Wiederfangquote von knapp 3 % erzielt, die leicht über den Quoten liegt, die in Großbritannien erreicht wurden. So nennen Bannister & Addison (1998) von Bridlington, Ostengland, eine Wiederfangquote von 1,3 % aus einer Studie, bei der knapp 50.000 Junghummer ausgesetzt wurden und über einen Zeitraum von bis zu zehn Jahren wiedergefangen wurden. Außerdem zitieren diese Autoren ein Projekt aus Aberystwyth, Wales, wo der Wiederfangerfolg bei 2,4 % von 20.000 ausgesetzten Tieren lag. Vom Aufwand her sind die Ergebnisse von Helgoland am ehesten mit denen aus Ardtoe, Westschottland, zu vergleichen (Burton et al. 1994), wo in einem neunjährigen Projekt 1,9 % der 3044 ausgesetzten Zuchthummer wiedergefangen wurden. Ähnliche Wiederfangquoten (1,6 %) fanden dieselben Autoren in einem Aussetzgebiet bei den Orkney-Inseln. Des Weiteren berichten Tveite & Grimsen (1990) aus einem Projekt vor Mandal, Südnorwegen, wo 22.000 Junghummer ausgesetzt wurden, von 574 Wiederfängen und schließen auf eine Wiederfangquote von 5 %, da sie lediglich die Hälfte der angelandeten Tiere auf Markierungen hin untersucht hatten. In Norwegen gab es ein weiteres Großprojekt, in dem zwischen 1990 und 1994 mehrere 10.000 juvenile *H. gammarus* bei Kvitsøy, Südwestnorwegen, ausgesetzt wurden (van der Meeren 1994). Leider gibt es zu diesem Projekt keine genauen Wiederfangzahlen, Moksness et al. (1998) nennen allerdings eine Wiederfangquote von rund 6 %. Weiterhin beschreiben van der Meeren & Næss (1993), dass im Aussetzgebiet mittlerweile bis zu 50 % des kommerziellen Fangs aus Zuchthummern besteht.

Die Daten der Wiederfänge wurden nun genutzt, um für den frühesten Aussetzjahrgang (99er) die Populationsgröße abzuschätzen und dadurch die Überlebensrate der Zuchthummer im Freiland zu bestimmen. Nach der Fang-Wiederfang-Methode von

Lincoln und Peterson (Hart & Gorfine 1997) wurde im Aussetzgebiet Schüttung Südhafen eine Populationsgröße von ca. 150 Zuchthummern errechnet. Das bedeutet eine Überlebensrate von ca. 22 % der 670 ausgesetzten Tiere nach sechs Jahren im Freiland. Nimmt man diese Berechnung zur Grundlage, so lässt sich annehmen, dass sich von den knapp 4500 bei Helgoland ausgesetzten einjährigen Junghummern gut 950 Tiere erfolgreich angesiedelt haben. Neben den einjährigen Zuchthummern wurden im Rahmen dieses Projektes auch ältere Tiere markiert und ausgesetzt. Über deren Wiederfänge wurde die Größe der *H. gammarus*-Population auf dem Helgoländer Felssockel auf ca. 28.000 Tiere geschätzt, die größer als 55 mm Carapaxlänge sind (denn nur diese werden quantitativ mit Hummerkörben gefangen und gingen in die Analyse ein). Dies stellt jedoch nur einen ersten vorsichtigen Orientierungswert dar, weil lediglich die Daten eines Fischers einbezogen wurden. Des Weiteren ist das verwendete Markierungssystem, ein Fluoreszenzfarbstoff, der unter die Cuticula injiziert wird, nicht immer mit bloßem Auge zu erkennen, so dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass nicht alle Zuchthummer von dem Fischer als solche erkannt werden konnten. Nimmt man die ermittelte Populationsgröße als Ausgangswert, so wäre der Anteil der Zuchthummer an der Gesamtpopulation mit ca. 3 % sehr gering, was die wenigen Wiederfänge von Zuchthummern durch die kommerzielle Fischerei erklären kann. Um diesen Datensatz zu verbessern, wurde das Projekt mittlerweile dahingehend erweitert, dass alle kommerziellen Fänge kontrolliert werden. Weiterhin wurde eine detaillierte Meldepflicht für die Fischerei bei Helgoland wieder eingeführt, die eine Dokumentation der Fangtage, des Fanggeräts und der Fischereierträge beinhaltet (Schmalenbach, pers. Mitteilung). Dies ermöglicht eine bessere Analyse der Fangerträge, denn eine aufwandsbereinigte statistische Auswertung, wie sie in dieser Arbeit für einzelne Fischer vorgenommen wurde, kann somit für die gesamte Fischerei stattfinden, wodurch die Bestandsentwicklung besser untersucht werden kann. Ein zusätzlicher Ansatz für eine weitergehende Beschreibung der Population wäre ein bezüglich Aufwand, Fangort und -dauer standardisierte Fischerei durch das institutseigene Personal, um von den kommerziellen Fischern unabhängig ganzjährig Daten über die Populationszusammensetzung und den Anteil markierter Tiere zu erheben.

Im Gegensatz zu den o. g. europäischen Studien, in denen die Zuchthummer erst als marktreife bzw. gerade noch untermaßige Tiere wiedergefangen wurden, war es ein Ziel des hier vorgestellten Projektes, das Wachstum der Juvenilen im Freiland zu beobachten. Aus diesem Grunde wurden in den Aussetzgebieten gezielt Reusen ausgebracht, mit

denen auch kleine *H. gammarus* gefangen werden können, und Tauchgänge zum Wiederfang unternommen. So konnten bereits im ersten Jahr nach dem Aussetzen die ersten Zuchttiere wiedergefangen werden und der Datensatz der Wachstumsparameter wurde im Verlauf des Projekts erweitert, so dass es möglich war, jährliche Wachstumsraten für *H. gammarus* im Freiland zu bestimmen.

Der Zuwachs betrug im untersuchten Größenbereich von 40 mm bis 107 mm Carapaxlänge bei den Weibchen pro Häutung 14,9 % der Carapaxlänge vor der Häutung, bei den Männchen 16,6 %. Ganz ähnliche Werte sind für andere europäische Hummerpopulationen beschrieben. So fanden Conan & Gundersen (1979) bei Markierungsexperimenten einen Zuwachs von 13,2 % pro Häutung bei Weibchen und 16,7 % bei Männchen im Freiland. Hepper (1967) nennt 13,7 % (Weibchen) und 15,7 % (Männchen) für Tiere einer Population in Yorkshire und 13,2 % (Weibchen) und 15,7 % Zuwachs pro Häutung (Männchen) einer Walisischen Population (Hepper 1970).

Bei beiden Geschlechtern trat eine exponentielle Abnahme der Wachstumsrate von zweijährigen bis sechsjährigen Tieren auf, ab einem Alter von vier Jahren lag sie bei rund 0,2 pro Jahr. Hummermännchen werden früher geschlechtsreif als die Weibchen (Free 1995), so dass das verringerte Längenwachstum der vierjährigen Tiere darauf hinweisen könnte, dass die Tiere der Helgoländer Population in diesem Alter geschlechtsreif werden. Mit vier Jahren hatten die Männchen durchschnittlich eine Carapaxlänge von 81 mm. Lizarraga-Cubedo et al. (2003) nennen eine Größe von 70 bis 80 mm Carapaxlänge für den Eintritt in die Geschlechtsreife bei Hummermännchen von der Firth of Forth (Südostschottland) bzw. 80 bis 110 mm für Tiere von den Hebriden (Nordwestschottland), was in den Größenbereich der verringerten Wachstumsrate der Helgoländer Hummermännchen fällt. *H. gammarus*-Weibchen werden je nach geographischer Herkunft zwischen 70 bis 74 mm (Irische See, Gibson 1969) und 91 mm (Wales, Free 1995) geschlechtsreif. Lizarraga-Cubedo et al. (2003) fanden geschlechtsreife Weibchen ab 98 mm auf den Hebriden und mit 79 mm Carapaxlänge in Südostschottland. Nimmt man ähnliche Wachstumsbedingungen wie in der Firth of Forth an, so würden die Helgoländer Weibchen ebenfalls mit ca. 80 mm geschlechtsreif werden, diese Carapaxlänge erreichten die Tiere mit durchschnittlich fünf Jahren. Tatsächlich konnte bereits ein eiertragendes Weibchen wiedergefangen werden, das als einjähriges Tier aus der Zucht ausgesetzt wurde. Es war beim Wiederfang fünfeinhalb Jahre alt und wies eine Carapaxlänge von 97 mm auf. Im weiteren Verlauf des Projekts sollte die Zahl eiertragender Weibchen in den Wiederfängen weiter ansteigen. Zusätzlich werden

mittlerweile in Zusammenarbeit mit den ortsansässigen Fischern Daten über die Größenzusammensetzung und die Geschlechterverteilung der Population erhoben. Das Verhältnis von eiertragenden Weibchen zu solchen ohne Eier in Abhängigkeit von der Größe der Tiere wird in Zukunft genauere Aussagen über den Zeitpunkt der Geschlechtsreife ermöglichen. Die Mindestfanggröße beträgt bei Helgoland 87 mm Carapaxlänge (Ministerium für Landwirtschaft 1999) und liegt damit 2 mm über der von *H. gammarus* in England. Bannister & Addison (1998) stellen die Größe von wiedergefangenen Hummern in Bridlington (Ostengland), die als Einjährige ausgesetzt wurden, dar und fanden die ersten marktreifen Tiere beider Geschlechter in einem Alter von fünf Jahren (Aussetzjahrgänge 1983 und 1984) bzw. vier Jahren (Aussetzjahrgänge 1985-1988). Dies entspricht den im vorliegenden Projekt erzielten Ergebnissen im Aussetzgebiet Schüttung Südhafen, wo es ebenfalls Unterschiede zwischen zwei Aussetzjahrgängen gab und bei einem Jahrgang Männchen und Weibchen mit vier Jahre marktreif wurden, während dies beim zweiten mit fünf Jahren der Fall war. Außerhalb des Hafens wuchsen die hier vorgestellten *H. gammarus* teilweise sogar noch schneller, die ersten Männchen, die mit Mindestmaß in der Weißen Rinne wiedergefangen wurden, waren erst drei Jahre alt, das erste Weibchen vier. Insgesamt ergaben die Wachstumsanalysen in den verschiedenen Aussetzgebieten, dass die Tiere außerhalb des Hafens schneller wuchsen als im Vorhafen. Der Vorhafen stellt eine seminaturliche Umgebung dar. Im Vergleich zum freien Felssockel ist die Artenvielfalt und somit das Nahrungsspektrum in den anthropogen entstandenen Steinschüttungen eingeschränkt. Die Molen begrenzen den Lebensraum und auch den Austausch von Wasser durch den Tidenstrom und somit möglicherweise zusätzlich die Zufuhr von Nahrungsorganismen. Außerdem sind die potentiellen Hummerhabitate im Vorhafen sowohl an der Südwestmole als auch am Nebelhorn räumlich beschränkt, da die künstlichen Steinschüttungen von sandigen bis schlickigen Substraten umgeben sind. Diese Faktoren könnten intraspezifische Konkurrenz um Nahrung und Platz bedingen, die sich negativ auf das Wachstum auswirken können (Wahle & Fogarty 2006). Solche Beschränkungen bestehen auf dem freien Felssockel nicht, wo die Siedlungshabitate höchstens von kleinräumigen Sand- oder Schillflächen unterbrochen werden. Diese messen keine zehn Meter, was eine Strecke darstellt, die von den Tieren leicht zurückgelegt werden kann (vgl. Kapitel 3). Raumkonkurrenz sollte hier also keine Rolle spielen, und auch die Nahrungsverfügbarkeit ist dadurch größer, dass die Verbreitung der angesiedelten Hummer nicht eingeschränkt wird.

Sowohl die Weibchen als auch die Männchen wuchsen als Zweijährige im Freiland signifikant schneller als im Labor. Das Wachstum von juvenilen *H. americanus* ist extrem platzabhängig. So wachsen Junghummer, die auf kleiner Fläche gehältert werden, innerhalb der ersten 14 Monate nur halb so schnell wie Tiere, denen viel Platz zur Verfügung steht (Van Olst et al. 1980). Das große Platzangebot in Kombination mit einem abwechslungsreicheren Nahrungsangebot im Freiland schlug sich bei den ausgesetzten Hummern also in höheren Wachstumsraten nieder.

Insgesamt ist das Wachstum von Hummern extrem variabel. Sheehy et al. (1999) untersuchten die Altersstruktur einer *H. gammarus*-Population in Bridlington, Ostengland, mithilfe der Lipofuscin-Methode. Hierbei wird die Konzentration des mit zunehmendem Alter vermehrt eingelagerten Pigments Lipofuscin im Augensiel gemessen, das eine gute Korrelation mit dem Alter aufweist. Die genannten Autoren fanden heraus, dass die Tiere, die in einem Jahr marktreif werden (also 85 mm Carapaxlänge erreichen) aus mindestens sieben verschiedenen Jahrgängen stammen, was im Umkehrschluss bedeutet, dass das Alter nicht mit der Carapaxlänge korreliert ist. Bei einer Wachstumsstudie einer Hummerpopulation der Orkney-Inseln (Nordschottland) von Sheehy et al. (1996) gab es ebenfalls keine Korrelation zwischen Alter und Carapaxlänge, wobei jedoch ausschließlich Tiere zwischen 80 mm und 100 mm Carapaxlänge untersucht wurden, d. h. dass der untersuchte Längenbereich beschränkt war. Andererseits fanden Uglem et al. (2005) heraus, dass das Alter in einer von ihnen untersuchten norwegischen *H. gammarus*-Population nicht nur über die Lipofuscin-Konzentration sondern auch über die Carapaxlänge gut bestimmt werden kann. Hier war also die Alters-Längen-Korrelation hoch und das Wachstum somit weniger variabel als bei den Untersuchungen aus Großbritannien.

Tabelle 5: Berechnetes Alter bei Eintritt von *H. gammarus* verschiedener Gebiete in die Marktreife

Gebiet	Carapaxlängen untersuchter Hummer [mm]	Alter bei Marktreife [y]		Quelle
		Weibchen	Männchen	
Bridlington, England	50-170	9,3	7,7	(Sheehy et al. 1999)
Norwegen	35-150		5,7	(Uglem et al. 2005)
Helgoland Hafen	28-120	5,3	4,9	dieses Projekt
Helgoland Felssockel	33-103	4,6	4,1	dieses Projekt

In Tabelle 5 sind die Ergebnisse zweier Wachstumsstudien denen der vorliegenden Arbeit gegenübergestellt. Sheehy et al. (1999) berechneten über ein logistisches Wachstumsmodell ein Alter bei Erreichen des Mindestmaßes von 7,7 Jahren für Männchen und 9,3

Jahren für Weibchen in Bridlington, Ostengland. Nach Uglem et al. (2005) werden Tiere einer norwegischen Hummerpopulation nach 5,7 Jahren marktreif, wobei nicht zwischen den Geschlechtern unterschieden wurde. In der vorliegenden Arbeit wurden für die Tiere bei Helgoland im Hafen aufgewachsene Weibchen nach 5,3 Jahren und Männchen nach 4,9 Jahren marktreif. Außerhalb des Hafens erreichten die Tiere die Marktreife bereits nach 4,6 Jahren (Weibchen) bzw. 4,1 Jahren (Männchen). Dabei muss beachtet werden, dass die hier untersuchten Tiere nur eine sehr kleine Phase in der Lebensspanne von Hummern abdecken, denn *H. gammarus* kann über 70 Jahre alt werden. Weil die Tiere der hier vorgestellten Arbeit wegen der Projektdauer maximal 7 Jahre alt waren, fehlen Daten zu Längen-Alters-Korrelationen, die sich den maximalen Werten annähern. Dadurch konnten auf der vorliegenden Datenbasis bisher keine logistischen Wachstumsmodelle berechnet werden, im untersuchten Längenbereich verhielt sich die Carapaxlänge als Wachstumsparameter proportional zum Alter. Die Interpolation kann somit jedoch tendenziell dazu führen, dass die Wachstumsgeschwindigkeit überschätzt wird. Vergleicht man die Rohdaten aus den Graphiken der genannten Literatur mit den hier dargestellten Ergebnissen, so scheinen die Hummer der Helgoländer Population aber tatsächlich schneller zu wachsen als die in Ostengland und Norwegen. Mit fortlaufender Projektdauer werden Alter und Größe der wiedergefangenen *H. gammarus* zunehmen. Eine Kombination dieser Daten mit den Wachstumsdaten einer initiierten Fang-Wiederfangstudie größerer Tiere werden zukünftig Messpunkte liefern, die näher am maximalen Alter liegen, was zuverlässigere Wachstumsmodelle für die Helgoländer Population ermöglichen wird. Zusätzlich könnten Altersbestimmungen über die Lipofuscin-Konzentration großer helgoländer Hummer eine sinnvolle Ergänzung der Datengrundlage solcher Modelle bieten.

### 2.5 ZUSAMMENFASSUNG

In diesem Kapitel wurden die offiziellen Fangstatistiken der Fischerei bei Helgoland dargestellt und um die aufwandsbezogenen Datensätze einzelner örtlicher Hummerfischer ergänzt. Nachdem die Fangzahlen seit Mitte des 20. Jahrhunderts stark zurückgegangen sind, haben sich die Erträge an Hummern in den letzten zehn Jahren nicht mehr verändert. Obwohl die Bestände des Kabeljaus, der ein Fraßfeind des Hummers ist, zusammengebrochen sind, und die des Taschenkrebsses als Konkurrent und Fraßfeind gleich bleibend waren, haben die Fangerträge jedoch auch nicht wieder zugenommen. Dies deutet darauf hin, dass die Habitatkapazität des Helgoländer Felssockels eine größere Hummerpopulation tragen würde. Somit bestehen gute Voraussetzungen für ein groß angelegtes Aussetzprojekt. Erste Markierungs- und Wiederfangstudien zeigen, dass Zuchthummer im Freiland gut überleben (Überlebensrate des ersten Aussetzjahrgangs: 22 %) und besser wachsen als im Labor. Ein Vergleich von Aussetzgebieten im Helgoländer Vorhafen und auf dem freien Felssockel der Insel zeigt bessere Wiederfangquoten im Hafen (bis zu 15 %), da hier gezielter gefischt werden konnte und die Ausbreitung der Tiere durch Barrieren verhindert wurde. Die geringeren Wiederfangquoten auf dem Felssockel mit 3 % der ausgesetzten Tiere stellen im internationalen Vergleich immer noch einen guten Wert dar. Das Wachstum der Zuchthummer war auf dem freien Felssockel wesentlich schneller als im Vorhafen. Die Tiere erreichten die Marktreife von 87 mm Carapaxlänge im Hafen nach 5,3 Jahren (Weibchen) bzw. 4,9 Jahren (Männchen) und auf dem Felssockel nach 4,6 Jahren (Weibchen) bzw. 4,1 Jahren (Männchen). Damit wuchsen sie auch wesentlich schneller als Junghummer in vergleichbaren Studien in England (9,3 Jahre bis zur Marktreife bei Weibchen; 7,7 Jahr bei Männchen) und Norwegen (beide Geschlechter: 5,7 Jahre). Eine erste grobe Populationsabschätzung ergab eine Bestandsgröße von 28.000 Tieren, die größer als 55 mm Carapaxlänge sind. Soll der Bestand aufgestockt werden, so dass der Anteil Zuchthummer an der Gesamtpopulation beispielsweise 10 % (also 3000 Tiere) ausmachen soll, so müssten dafür ca. 15.000 einjährige Junghummer ausgesetzt werden, wenn man die hier ermittelte Überlebensrate von 22 % als Grundlage nimmt. Die mittlerweile angelaufenen Kontrollen der kommerziellen Fänge und die Meldepflicht von Erträgen und Fischereiaufwand sind für die Erfolgskontrolle eines solchen groß angelegten Aussetzprogramms weiterhin notwendig. Ein zusätzlicher Ansatz für eine weitergehende Beschreibung der Population wäre eine bezüglich Aufwand, Fangort und -dauer standardisierte Fischerei durch das institutseigene Personal.

### 3 Laufaktivität und Explorationsverhalten juveniler Europäischer Hummer (*Homarus gammarus*) im Labor

#### 3.1 EINLEITUNG

Der Europäische Hummer (*Homarus gammarus*) kommt an der gesamten europäischen Westküste vor (Holthuis 1974, Williams 1988). Hummer sind Höhlenbewohner und bevorzugen daher Hartsubstrate, die Versteckmöglichkeiten bieten. In der Nordsee ist die Verbreitung hauptsächlich auf die Britischen Inseln und die Norwegische Küste beschränkt. In der Deutschen Bucht, die von sandigen bis schlickigen Substraten dominiert wird, ist die einzige Hummerpopulation auf dem Felssockel der Insel Helgoland zu finden (Ulrich et al. 2001).

Bei Helgoland war der Hummer vom 19. Jahrhundert (Ehrenbaum 1894) bis in die 1930er Jahre eine der Hauptquellen der Fischerei, die Fangerträge betragen durchschnittlich 40.000 kg (das entspricht ca. 80.000 Tieren) pro Jahr (Goemann 1990). Die Fangzahlen nahmen in den letzten Jahrzehnten stark ab, in den 1990er Jahren wurden nur noch minimal 50 kg (100 Individuen) pro Jahr gefangen (Ulrich 1998). Auf diesem geringen Niveau sind die Fangzahlen mittlerweile stabil (Ulrich 1998). Mögliche Ursachen für den Zusammenbruch der Population könnten eine Kombination von hohem Fischereidruck (Harms et al. 1995), Wasserverschmutzung (Lozán et al. 1990) und interspezifischer Konkurrenz mit dem Taschenkrebs *Cancer pagurus* (Ulrich 1998) sein.

Die Helgoländer Hummerpopulation ist weitgehend von anderen Populationen isoliert (Ulrich et al. 2001), so dass ein Ansteigen der Bestandszahlen durch Zuwanderung aus anderen Gebieten unwahrscheinlich ist. Neben gesetzlichen Schutzmaßnahmen, die die Anzahl adulter Hummer erhöhen soll, kann eine Besatzmaßnahme mit juvenilen Hummern die Population aufstocken (van der Meeren & Næss 1991). Die Überlebensrate ausgesetzter Junghummer hängt davonab, wie gut sie sich gegenüber Fraßfeinden und Konkurrenten durchsetzen können. Während die Biologie adulter Hummer umfassend untersucht ist, ist das Wissen über die ökologischen Ansprüche und das Verhalten juveniler *H. gammarus* begrenzt (Linnane et al. 2001).

Aus diesem Grund wurden in der vorliegenden Arbeit Experimente zum Explorationsverhalten und zur Laufaktivität von Junghummern im Labor durchgeführt. Weiterhin wurde die Variation dieser Verhaltensweisen in Abhängigkeit von der Größe der Tiere untersucht. Ein weiteres Ziel war es, den Zusammenhang zwischen der Größe der Tiere und ihrem Verhalten zu finden, damit die Überlebensrate ausgesetzter

Junghummer im Freiland verbessert werden kann. Frühere Arbeiten zeigten, dass Hummer sich thigmotaktisch orientieren, was dazu führt, dass sie am Rand ihres Hälterungsbeckens entlanglaufen (Ulrich, persönliche Mitteilung). Darum wurde ein Labyrinthsystem entwickelt, das gleich bleibende thigmotaktische Reize bei unendlichem Laufweg bietet. Die Versuchstiere wurden auf Video aufgezeichnet und ihr Laufverhalten, die Laufwege und die Häufigkeiten und Dauern von Höhlenaufenthalten wurden analysiert.

## 3.2 MATERIAL UND METHODEN

*Versuchstiere und Aufbau des Experiments*

Alle Versuchstiere stammten aus der Zuchtanlage der Biologischen Anstalt Helgoland. Für die Experimente wurden juvenile *H. gammarus* zwischen 26 mm und 41 mm Carapaxlänge verwendet, was einer Gesamtlänge zwischen 68 mm und 115 mm entspricht (Tabelle 6).

Tabelle 6: Name, Alter, Gesamt- und Carapaxlänge (ohne Rostrum: -R; mit Rostrum: +R) und Gewicht der juvenilen Hummer, die für die Experimente eingesetzt wurden

Name [ID]	Alter [Monate]	Gesamtlänge [mm]	Carapaxlänge [mm]		Gewicht [g]
			-R,	+R	
64/00	23	68	27	32	7,7
259/00	22	71	26	32	8,8
69/00	23	72	27	34	9,7
141/00	22	77	27	33	11,6
977/99	32	81	33	38	13,8
963/99	32	84	34	37	15,3
1237/99	32	97	35	47	26,1
987/99	32	107	36	46	30,6
1411/99	31	115	41	52	38,5

Vor einem Experiment wurde jedes Tier zunächst für 24 Stunden einzeln in einem 10 l Aquarium in 9-10 °C warmem, belüftetem Seewasser akklimatisiert. Während dieser Zeit wurden sie ad libitum mit Fisch gefüttert. Danach wurden sie in das Labyrinth überführt, an das sie sich weitere 24 Stunden gewöhnen konnten, bevor der Versuch gestartet wurde. Die Grundfläche des Versuchsbeckens betrug 150 \* 95,5 cm, die Wasserhöhe betrug 12-15 cm. Das Becken wurde so durch Plexiglaswände unterteilt, dass 150 10 \* 10 cm große virtuelle Quadrate entstanden. (Abbildung 26). Um tote Enden zu vermeiden, wurden einige dieser Quadrate am Rand des Beckens abgedeckt, damit sie nicht begehbar waren. Dadurch wurde erreicht, dass das Labyrinth einen kontinuierlichen Laufweg bot. An beiden Seiten des Labyrinths wurde jeweils eine längliche Höhle angeboten, die aus Beton bestand und 3 \* 6 \* 12 cm groß war.

Mit einer Durchflussrate von ca. 1,5 l min<sup>-1</sup> wurde den Becken kontinuierlich temperiertes Seewasser von 9-10 °C zugeführt. Diese Durchflussrate war ausreichend hoch, um einen Wasseraustausch zu gewährleisten, aber doch so gering, dass keine Strömung entstand, die das Verhalten der Tiere im Labyrinth hätte beeinflussen können. Für das Experiment wurden zwei identische Labyrinthbecken eingesetzt, die wechselweise als Versuchs- bzw. Akklimatisierungsbecken genutzt wurden. Der Raum war durch Neonröhren mit 300-350

Lux beleuchtet und es herrschte ein Lichtregime von 12 : 12 Stunden (Licht : Dunkelheit). Die Dunkelphase begann um 18:00 Uhr und endete um 6:00 Uhr.

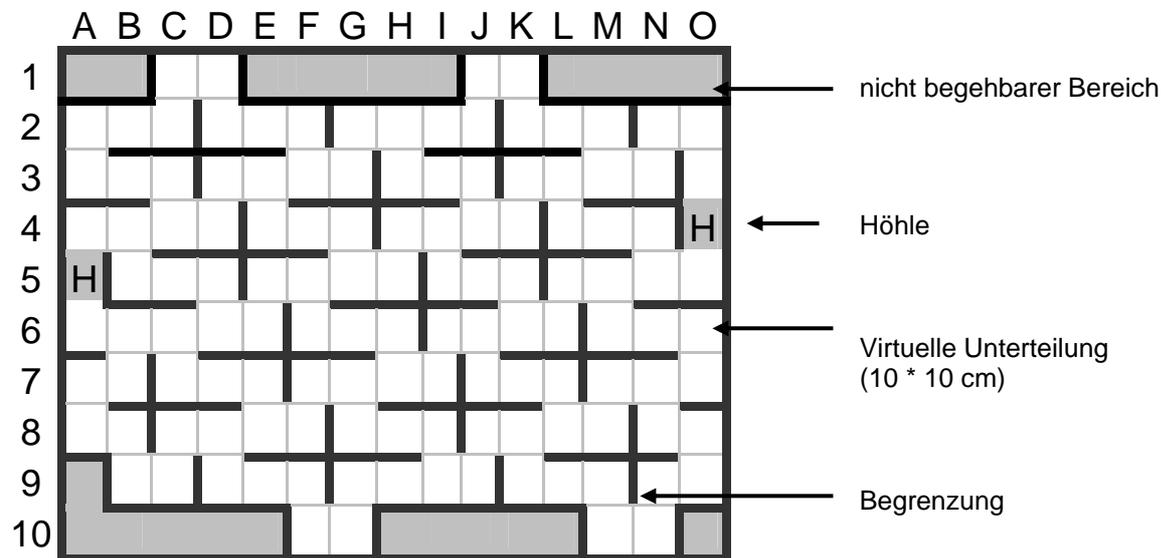


Abbildung 26: Schematische Darstellung des Labyrinths. Grundfläche: 1 \* 1,5 m; die dick gedruckten schwarzen Linien sind die Begrenzungen des Laufweges, dünne graue Linien zeigen die virtuelle Unterteilung in 10 \* 10 cm Quadrate. Jedes Quadrat wird über Buchstabe und Zahl definiert. Die Schattierungen zeigen abgedeckte Bereiche, die nicht begehbar waren, die Höhlen sind mit „H“ gekennzeichnet.

Nach der Akklimatisierungsphase wurde eine Infrarotkamera (Simrad OE 1232, Großbritannien) zusammen mit zwei Infrarotscheinwerfern über das Versuchsbecken gehängt. Die Videoaufzeichnung begann um 15:00 Uhr und endete am Folgetag um 9:00. Mithilfe zweier Videorekorder, die nacheinander geschaltet waren, konnten im „longplay“ Modus mit 300 Minuten Tapes (Sony E 300 VHS) 18 Stunden aufgezeichnet werden. Die Aufzeichnung beinhaltete drei Stunden Licht, die komplette Dunkelphase und anschließend wiederum drei Stunden Licht. Jedes der neun Versuchstiere wurde für eine Nacht beobachtet.

#### *Auswertung der Videoaufzeichnungen*

Die zurückgelegte Strecke wurde bestimmt, indem die durchquerten Quadrate gezählt wurden. Jedes Quadrat entsprach einer Strecke von 10 cm. Um Die Datenmenge überschaubar zu halten und trotzdem einen repräsentativen Datensatz zu erheben, wurde alle zehn Minuten eine Minute der Videoaufzeichnungen analysiert. Pro Untersuchungszeitraum (18 Stunden) wurden also 108 Minuten für die Ermittlung der Laufgeschwindigkeit ausgewertet. Neben der absoluten Laufgeschwindigkeit in Metern

pro Stunde ( $m * h^{-1}$ ) wurde auch die Geschwindigkeit relativ zur Körperlänge berechnet ( $KL * min^{-1}$ ).

Der Aufenthaltsort eines Tieres im Labyrinth wurde alle zwei Minuten festgehalten, indem das Quadrat notiert wurde, in dem sich das Tier zu diesem Zeitpunkt befand. Der zeitliche Abstand zwischen diesen Aufnahmen wurde in einem Vorversuch definiert, bei dem die durchschnittliche Laufgeschwindigkeit der juvenilen Hummer ermittelt wurde. Sie betrug  $2 m min^{-1}$ , so dass ein Tier innerhalb von zwei Minuten das gesamte Labyrinth durchlaufen und zu seinem Ausgangsort zurückkehren konnte. Somit konnten die Hummer zwischen zwei Aufnahmen jedes Quadrat erreichen und die Daten wurden als unabhängig betrachtet.

Für jede Exkursion (vom Verlassen einer Höhle bis zum erneuten Aufsuchen einer Höhle) wurde die Strecke bestimmt und die Dauer der Exkursion wurde über eine im Video mitlaufende Uhr aufgenommen. Diese zurückgelegten Laufstrecken wurden in zehn Klassen eingeteilt. Die erste Klasse beinhaltete alle Exkursionen bis zu einer Entfernung von 0,5 m. Darin waren alle Gebiete enthalten, die direkt an die Höhle grenzten und auf geradem Wege erreicht werden konnten. Die folgenden Klassen der Laufstrecken wurden durch die Multiplikation mit dem Faktor zwei festgelegt, so dass die zweite Klasse alle Exkursionen bis zu einem Meter enthielt, die dritte bis zu zwei, die vierte bis zu vier usw. Schließlich wurden die Anzahl und die Dauern der Höhlenaufenthalte gemessen.

## 3.3 ERGEBNISSE

## 3.3.1 Lokomotorisches Verhalten

Während der dreistündigen Tagesbeobachtungen bevor das Licht abgeschaltet wurde (15:00 bis 18:00 Uhr) hielten sich alle Tiere inaktiv in ihren Höhlen auf. Nach Abschalten des Lichts verließen alle Junghummer innerhalb der ersten fünf Minuten ihre Höhle und begannen, das Labyrinth zu erkunden. Die durchschnittliche lokomotorische Aktivität stieg innerhalb der ersten Nachtstunde auf  $92 \text{ m h}^{-1}$  signifikant an (Abbildung 27). Während der Dunkelphase (18:00-6:00 Uhr) lag die durchschnittliche Aktivität zwischen  $92 \text{ m h}^{-1}$  und  $127 \text{ m h}^{-1}$ , wobei die maximal Laufaktivität  $165 \text{ m h}^{-1}$  für ein Tier betrug. Vergleicht man die Laufaktivitäten der verschiedenen einzelnen untersuchten Stunden, so ergaben sich signifikante Unterschiede. In der Hellphase vor der Nacht (15:00 bis 18:00 Uhr) war die Aktivität geringer als in allen anderen Zeiträumen. Innerhalb der Dunkelphase gab es keine Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Zeiträume von 20:00 Uhr bis 6:00 Uhr.

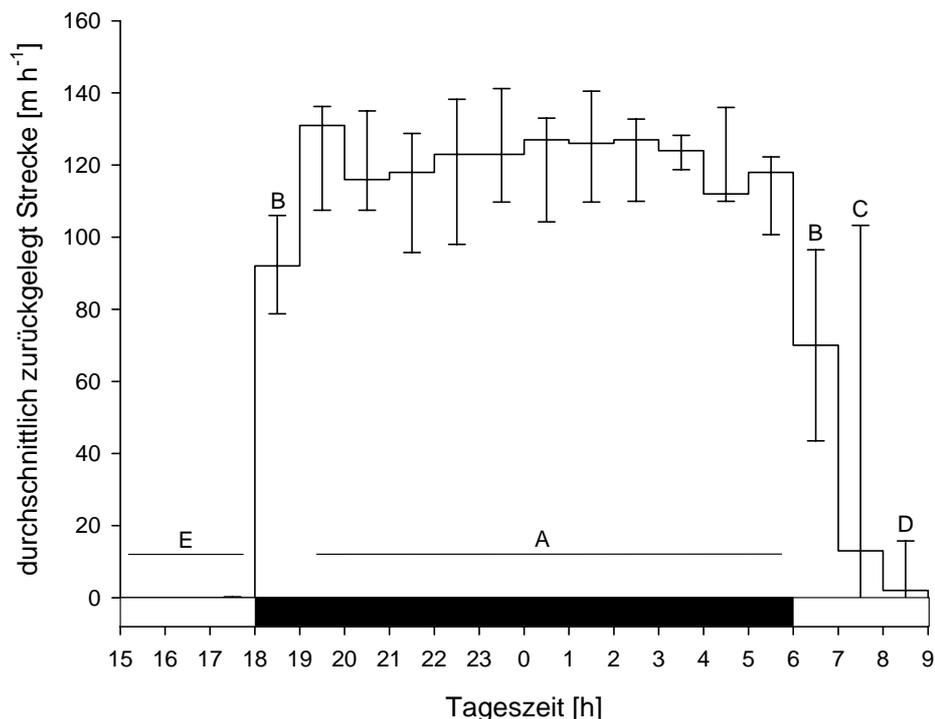


Abbildung 27: Durchschnittlich zurückgelegte Strecke pro Stunde (Mediane, 25. und 75. Perzentile;  $n = 9$ ). Die Dunkelphase zwischen 18:00 und 6:00 Uhr ist durch die schwarze Markierung unter der Zeitachse dargestellt. Datenpunkte, die mit verschiedenen Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant voneinander (Kruskal-Wallis Rangsummentest mit anschließendem paarweisen Vergleich durch Student-Newman-Keuls-Test,  $P < 0,05$ )

Nach Einschalten des Lichts nahm die Laufaktivität kontinuierlich ab, wobei größere Hummer ihre Höhlen schneller aufsuchten als kleinere Tiere. Einige Juvenile blieben bis in die dritte Stunde nach Tagesbeginn aktiv, d. h. sie verließen ihre Höhle auch bei Licht. Dieses individuell unterschiedliche Verhalten spiegelt sich in den hohen Standardabweichungen in Abbildung 27 in der Zeit von 6:00 Uhr bis 9:00 Uhr wider. Schließlich kehrten jedoch alle Junghummer in eine Höhle zurück, wobei sie überwiegend das Versteck aufsuchten, in dem sie sich auch zu Beginn des Experiments aufgehalten hatten. Durchschnittlich legten die Hummer 1400 m h<sup>-1</sup> zurück. Betrachtet man jetzt die Laufaktivität relativ zur Körperlänge (Abbildung 28), so lag diese zwischen 15,2 KL min<sup>-1</sup> und 27,4 KL min<sup>-1</sup>. Die relative Aktivität verhielt sich umgekehrt proportional zur Gesamtlänge der Hummer. Der kleinste *H. gammarus* legte 25 KL min<sup>-1</sup> zurück, der größte 15 KL min<sup>-1</sup>.

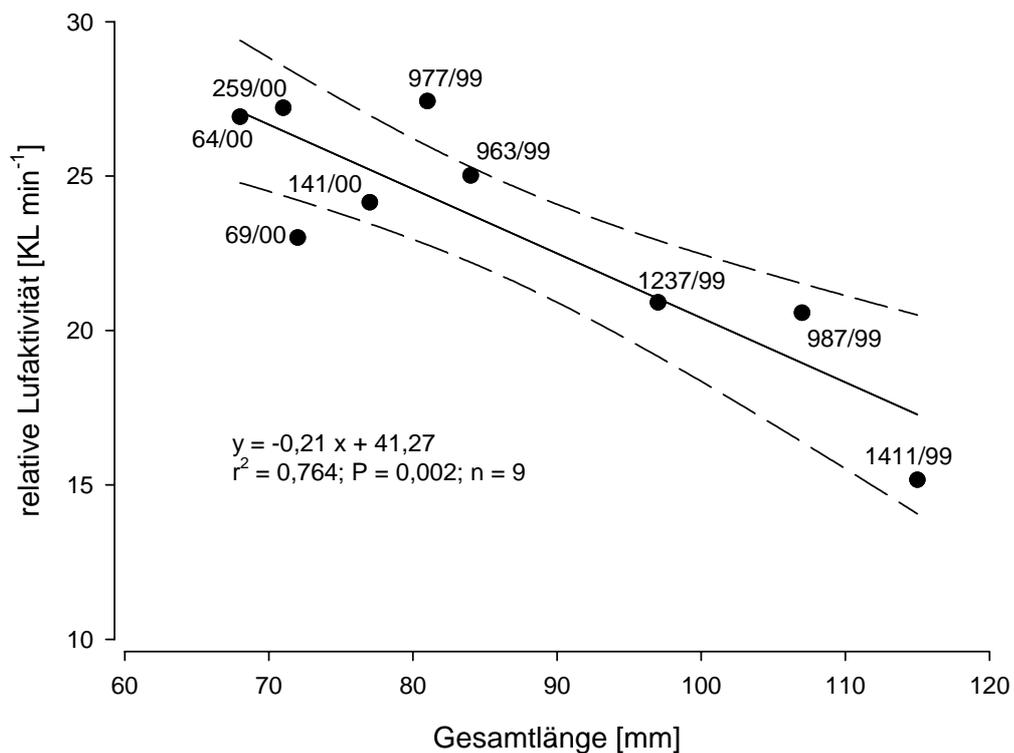


Abbildung 28: Abhängigkeit der relativen Laufaktivität juveniler *H. gammarus* von der Gesamtlänge in der Dunkelphase. Die einzelnen Individuen sind namentlich gekennzeichnet. Die lineare Regression (durchgezogene Linie) und die 95 % Konfidenzintervalle (gestrichelte Linie) sind dargestellt.

### 3.3.2 Räumliche Verteilung im Labyrinth

Alle untersuchten Hummer durchwanderten das gesamte Labyrinth, allerdings traten dabei individuell unterschiedliche Verteilungsmuster auf. Beispielhaft sind die

Aufenthaltsorte zweier Tiere (1237/99 und 987/99), die alle zwei Minuten ermittelt wurden, in Abbildung 29 dargestellt. Der Hummer 1237/99 hielt sich während der Nacht überwiegend in der Nähe der beiden Höhlen A 5 und O 4 auf. Außerdem wurde dieses Tier häufig auf einer Strecke zwischen den Quadraten B 7/B 8 und der gegenüberliegenden Seite des Beckens (O 4) beobachtet. Eine weitere Strecke, die von dem Tier häufig zurückgelegt wurde, führte von der Höhle A 5 Richtung H 2 und I 2 und weiter zur Umgebung der gegenüberliegenden Höhle (O 4). Während der Hellphase hielt sich 1237/99 ausschließlich in der Höhle O 4 auf.

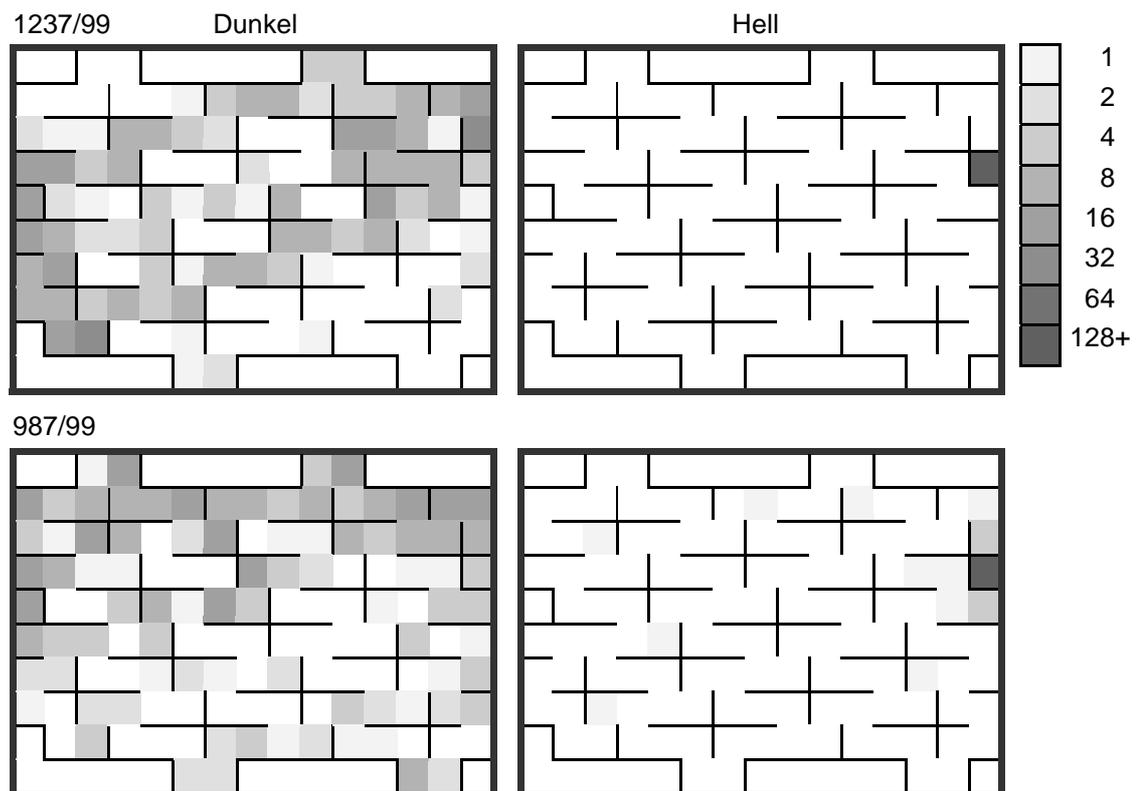


Abbildung 29: Räumliche Verteilung zweier juveniler *H. gammarus* (1237/99: oben; 987/00: unten) im Labyrinth während der Dunkel- (links) und der Hellphase (rechts). Der Aufenthaltsort wurde alle zwei Minuten aufgenommen. Die Schattierungen (s. Legende) kennzeichnen die Häufigkeit der Besuche eines jeden Quadrats. Weiße Quadrate wurden nicht aufgesucht, auch die nicht begehbaren Bereiche des Labyrinths sind weiß.

Tier 987/99 wanderte während der Nacht ebenfalls zwischen den beiden Höhlen hin und her, es hielt sich dabei jedoch überwiegend am Rande des Beckens in den Quadraten der Spalten A, B und C auf. Nach Einschalten des Lichts bewohnte auch dieser Hummer die Höhle O 4, im Gegensatz zu dem anderen dargestellten Tier verließ er dieses Versteck jedoch auch während der Hellphase für wenige kurze Exkursionen.

Der  $\chi^2$ -Test zeigte, dass sich die Verteilung der Aufenthaltsorte jedes Hummers im Labyrinth signifikant von einer gleichmäßigen Verteilung unterschied (Tabelle 7).

Tabelle 7: Bevorzugte Höhlen und Ergebnisse des  $\chi^2$ -Tests auf Gleichheit der Verteilung einzelner Hummer während der Dunkel- und Hellphase, Freiheitsgrade: 126,  $\chi^2_{0,05, 126} = 153,8$

Tier	bevorzugte Höhle	$\chi^2$ (Dunkelphase)	$\chi^2$ (Hellphase)
64/00	links	962,9	13320
259/00	links	234,8	16626
69/00	links	526,9	9747
141/00	rechts	902,9	18826
977/99	beide	309,6	8813
963/99	links	206,1	12914
1237/99	rechts	564,3	20738
987/99	rechts	507,1	18816
1411/99	rechts	312,2	18150

### 3.3.3 Exkursionen

Die durchschnittlichen Häufigkeiten und Dauern der Exkursionen von neun Junghummern in Abhängigkeit von der zurückgelegten Strecke sind in Abbildung 30 aufgetragen.

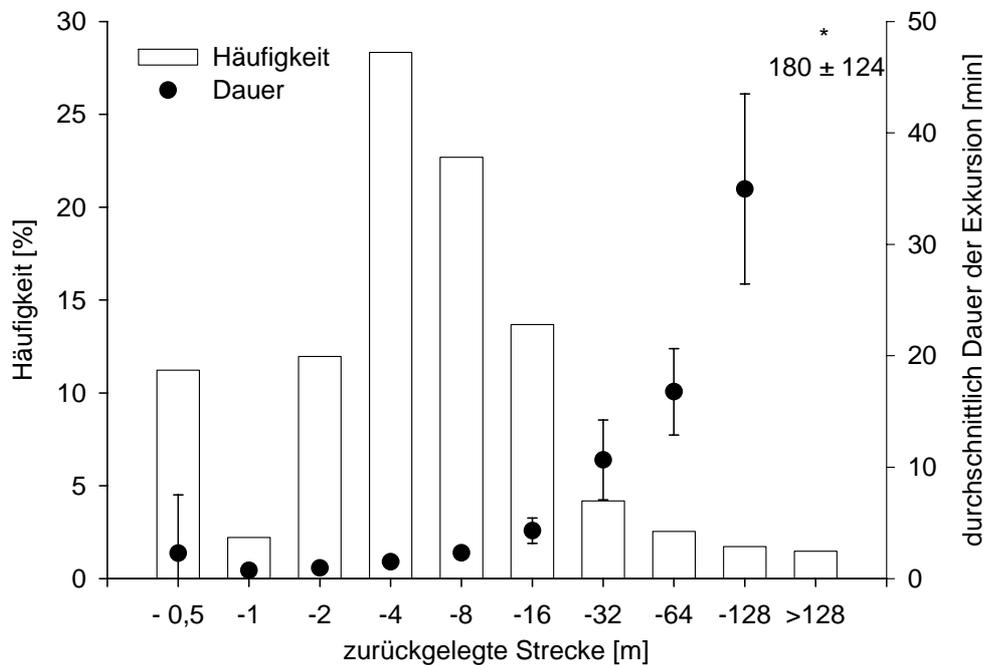


Abbildung 30: Relative Häufigkeit (linke y-Achse) und durchschnittliche Dauer (rechte y-Achse) der nächtlichen Exkursionen von neun juvenilen *H. gammarus* in Abhängigkeit von der zurückgelegten Strecke. Die mittlere Dauer von Exkursionen, die weiter als 128 m waren, betrug  $180 \pm 124$  min (\* Datenpunkt nicht dargestellt)

Ungefähr 11 % aller Exkursionen waren kürzer als 0,5 m, wobei sich die Tiere 0,2 m bis 0,3 m von der Höhle entfernten und direkt wieder zurückkehrten. Diese Ausflüge dauerten durchschnittlich 2,3 Minuten. Lediglich 2 % aller Exkursionen waren 0,5 m bis 1 m lang, während die Tiere häufiger (12 % der Beobachtungen) Strecken zwischen ein und zwei Metern zurücklegten. Hierfür benötigten die Hummer durchschnittlich weniger als eine Minute. Die meisten Exkursionen lagen im mittleren beobachteten Bereich: 28 % zwischen zwei und vier Metern (Dauer: 1,5 Minuten); 23 % zwischen vier und acht Metern (2,3 Minuten) und 14 % zwischen acht und 16 Metern (4,3 Minuten). Die Häufigkeit von längeren Strecken als 16 Meter nahm von 4 % auf 1 % ab und die Dauer dieser Ausflüge stieg exponentiell bis auf einen Mittelwert von 180 Minuten für Exkursionen, die länger als 128 Meter waren, an. Insgesamt waren 90 % der zurückgelegten Strecken kürzer als 16 Meter, die Tiere benötigten dafür weniger als fünf Minuten pro Exkursion.

### 3.3.4 Höhlenaufenthalte

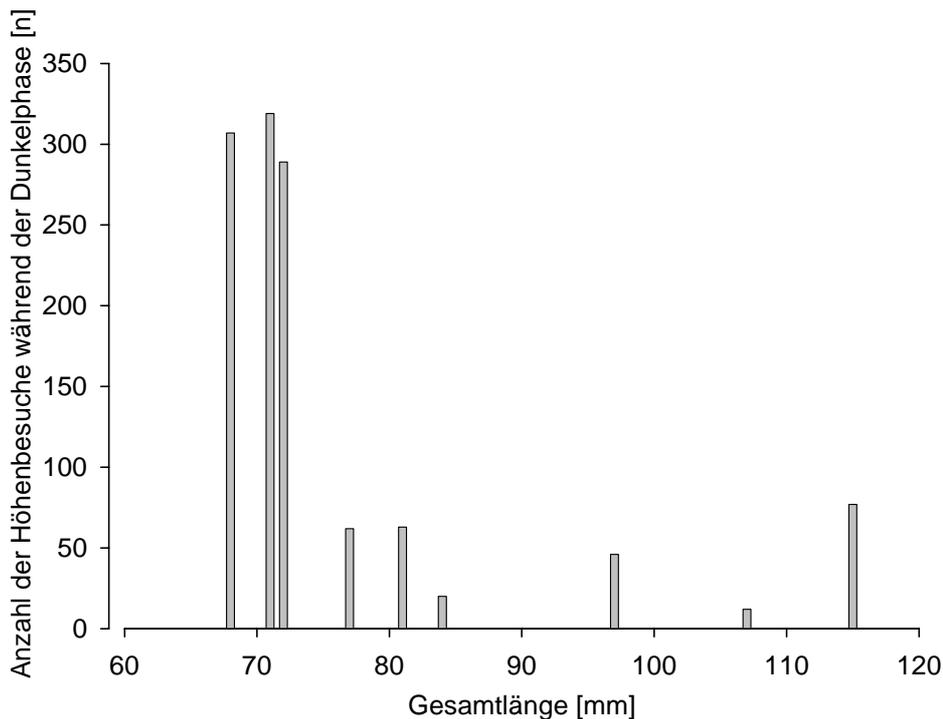


Abbildung 31: Häufigkeit von Höhlenbesuchen juveniler Hummer in Abhängigkeit der Gesamtlänge

Kleine Hummer suchten ihre Höhlen häufiger auf als große (Abbildung 31). Kleine Tiere waren ungefähr 300 Mal pro Nacht in einer Höhle, größere nur durchschnittlich 50 Mal. Dabei wurden jeweils beide Höhlen aufgesucht, jedoch wurde in den meisten Fällen eins

der beiden Verstecke wesentlich häufiger besucht. Dieser Heimathöhle galten 60 bis 90 % der Besuche, wobei das Verhältnis von Heimathöhlen- zu Fremdhöhlenbesuchen nicht mit der Größe der Tiere in Verbindung zu bringen ist.

Weiterhin verbrachten kleine Hummer auch mehr Zeit in einer Höhle als große (Abbildung 32). Die Dauer des Aufenthalts nahm mit zunehmender Größe exponentiell ab und betrug zwischen 10 % und 1 % der Dunkelphase.

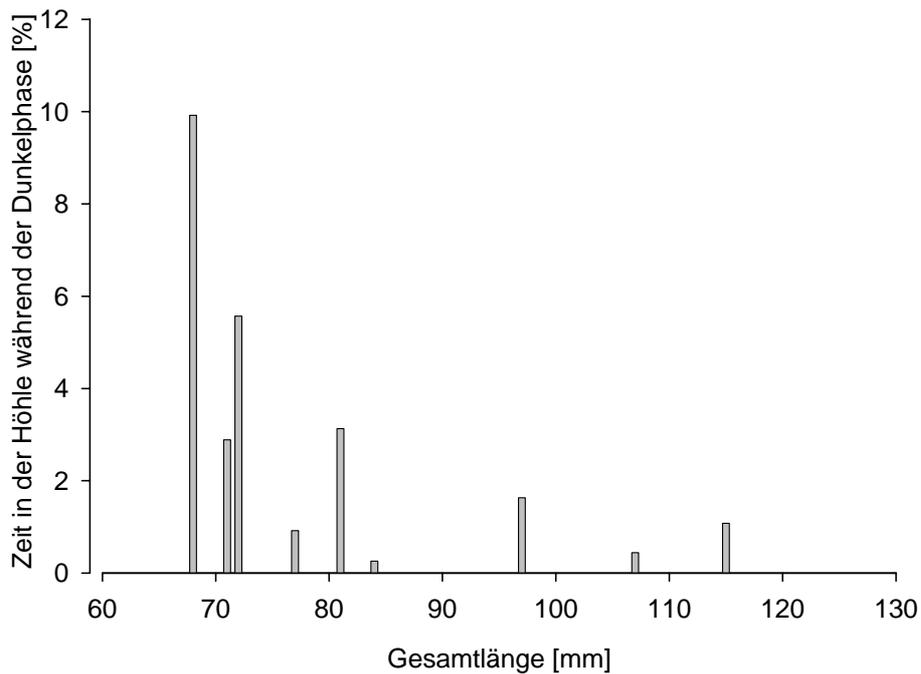


Abbildung 32: Zeit, die juvenile Hummer während der Dunkelphase in einer Höhle verbrachten, in Abhängigkeit der Gesamtlänge.

## 3.4 DISKUSSION

In Laborexperimenten lassen sich die komplexen Begebenheiten von Freilandsituationen nur sehr begrenzt nachstellen. Daher können die hier ermittelten Werte nicht unmittelbar auf das Freiland übertragen werden. Dies gilt insbesondere für das sehr komplexe Verhaltensrepertoire von Hummern. Trotzdem können die hier vorgestellten Ergebnisse wichtige Hinweise auf zukünftige Freilandexperimente liefern. Auch im Hinblick auf die Hälterung von Hummern lassen sich Rückschlüsse aus diesen Untersuchungen ziehen.

Postlarvale Hummer, die gerade zur Bodenlebensweise übergehen (**early benthic phase**, EBP), befinden sich in einer besonders empfindlichen Phase, da sie viele Fraßfeinde wie Fische und andere Crustaceen haben. Verhaltensuntersuchungen am Amerikanischen Hummer (*H. americanus*) zeigten, dass Postlarven des Stadiums IV Tag und Nacht in ihren Höhlen bleiben. Sie ernähren sich von dem, was sie im Eingangsbereich ihrer Höhlen finden und Plankton, das sie durch Pleopodenschläge in die Höhle fächern (Barshaw & Bryant-Rich 1988). Je größer die Tiere werden, desto mehr prägt sich ihr nachtaktives Verhalten aus. Cooper & Uzman (1980) beobachteten, dass diese nachtaktive Verhaltensweise ab einer Carapaxlänge von ca. 45 mm auftrat. Alle in der vorliegenden Arbeit untersuchten *H. gammarus*, die zwischen 27 mm und 41 mm Carapaxlänge maßen, zeigten bereits ein ausgesprochenes nächtliches Explorationsverhalten. Innerhalb der ersten fünf Minuten, nachdem das Licht ausgeschaltet wurde, verließen sie ihre Höhle und begannen, das gesamte Labyrinth zu erkunden. Die während der zwölf Stunden andauernden Nachtphase zurückgelegten Strecken waren überraschend groß, die Tiere liefen zwischen 1200 m und 1600 m. Dabei gab es keinen signifikanten Zusammenhang zwischen der Größe eines Hummers und der von ihm zurückgelegten Gesamtstrecke. Betrachtet man jedoch die relative Laufaktivität in Körperlängen pro Minute, so war diese negativ mit der Körpergröße der Versuchstiere korreliert. Dementsprechend war die relative Aktivität kleiner Hummer höher als die der größeren Tiere.

Die Versuchstiere waren während der ganzen Nacht aktiv. Im Gegensatz dazu sind adulte *H. gammarus* in der ersten Nachthälfte besonders laufaktiv (Smith et al. 1998). Diese Autoren vermuten, dass dies auf eine erhöhte Fraßaktivität zurückzuführen ist, nachdem die Tiere tagsüber nicht gefressen hatten. Wickins et al. (1996) fanden, dass juvenile Hummer umso längere Zeit außerhalb ihrer Höhle verbrachten, je länger sie vorher nicht gefressen hatten. Allerdings fanden diese Autoren bei ihren zehntägigen Untersuchungen

keine signifikante Aktivitätszunahme innerhalb der ersten zwei Tage. Die Tiere der hier vorgestellten Untersuchungen wurden vor der Akklimatisierung gefüttert, jedoch nicht während des Experiments. Dementsprechend hungerten die Tiere nicht länger als zwei Tage, so dass eine zunehmende Laufaktivität wegen langer Hungerphasen in diesem Experiment nicht wahrscheinlich ist.

Während der Hellphase blieben die Hummer in ihren Höhlen und verließen sie nur selten. Diese Ergebnisse stimmen mit denen von Ulrich et al. (1998) überein, in deren Untersuchungen zweijährige Junghummer 82 % des Tages aber nur 5 % der Nacht in ihren Höhlen verbrachten. Ein endogener Aktivitätsrhythmus kann deshalb ausgeschlossen werden, weil Ulrich (1998) fand, dass *H. gammarus* bei 54 Stunden Dauerlicht 95 % der Zeit in ihrer Höhle verbrachten. Andererseits verbrachten sie lediglich 1 % der Zeit während einer 89 Stunden dauernden Dunkelphase in ihren Höhlen. Sowohl für Amerikanische als auch Europäische Hummer ist das Bewohnen einer „Heimathöhle“ beschrieben (Ennis 1984b, Karnofsky et al. 1989, Smith et al. 1998). Die Größe einer Höhle ist entscheidend für das Verhalten von Hummern (Cobb 1971) im Freiland und im Labor. Nach Cobb (1971) bevorzugten Hummer Höhlenprofile mit einem Verhältnis von 1:2 Höhe:Breite. Kleine Tiere von 36 mm bis 46 mm Carapaxlänge nutzen Höhlen von 5 \* 10 bis 7,5 \* 15 cm (Richards & Cobb 1986). Dementsprechend sollte die hier verwendete Höhlengröße von 3 \* 6 cm den Ansprüchen der Versuchstiere zwischen 27 mm und 41 mm Carapaxlänge genügen. Tatsächlich etablierte jeder Junghummer eine „Heimathöhle“, die er regelmäßig aufsuchte und in die nach Einschalten des Lichts früher oder später zurückkehrte, um dort tagsüber zu bleiben.

Sowohl die Häufigkeit als auch die Länge der Höhlenaufenthalte nahm exponentiell mit steigender Größe der Versuchstiere ab. Die kleinsten beobachteten Werte lagen 20 bis 50 Höhlenbesuchen pro Nacht bei größeren Hummern, sie verbrachten ein bis zwei Prozent der Dunkelphase in den Verstecken. Der exponentielle Abfall beider Werte mit steigender Größe der Tiere lässt darauf schließen, dass kleinere Hummer stärker von der Anwesenheit und schnellen Erreichbarkeit eines Verstecks abhängig sind. In Freilanduntersuchungen hielten sich kleine Hummer vorzugsweise in Höhlen und Spalten zwischen Felsen und Steinen auf. Dies ist wahrscheinlich der Grund dafür, dass juvenile *H. gammarus* sehr selten im Freiland gefangen oder beobachtet werden können (Linnane et al. 2001, Mercer et al. 2001, van der Meeren 2001). Andererseits zeigten größere Hummer ein viel aktiveres Explorationsverhalten. Dies stimmt mit den Ergebnissen von Cobb & Wahle (1994) überein, die eine Vergrößerung des Bewegungsraumes von

Junghummern innerhalb der ersten Lebensjahre mit einer entwicklungsbiologisch bedingten Verhaltensänderung begründen. Sie stellen die Hypothese auf, dass ein erhöhter Nahrungsbedarf mit zunehmender Größe die Tiere zwingt, sich weiter von der Höhle zu entfernen, da sie in der direkten Umgebung nicht mehr ausreichend Nahrung finden. Da der Nahrungsbedarf mit zunehmender Größe kontinuierlich zunimmt, sollte auch die Dauer der Exkursionen kontinuierlich zunehmen. Die hier vorgestellten Ergebnisse deuten jedoch einen ziemlich schnellen Verhaltenswechsel bezüglich der Höhlenbesuche in einem ziemlich kleinen Längenbereich bei 75 mm Gesamtlänge an. Es scheint so, als wechselten die Juvenilen von einem eher defensiven Verhalten zu einem offensiven aktiveren Verhalten. Dieser Verhaltenswechsel verbessert die Möglichkeit, sich gegenüber Prädatoren und Konkurrenten durchzusetzen. Allerdings müssen mögliche physiologische oder morphologische Ursachen für diesen Verhaltenswechsel noch untersucht werden.

Die zwischen zwei Höhlenbesuchen im Labyrinth zurückgelegte Strecke variierte zwischen den untersuchten Individuen. Dabei zeigte alle Versuchstiere ein stufenweise abgrenzbares, ungleichmäßiges Explorationsverhalten, das sich in drei Kategorien einteilen lässt. Ungefähr 10 % der Exkursionen führten in die unmittelbare Umgebung der Höhle und erlaubten eine schnelle direkt Rückkehr. Nur 5 % der Ausflüge traten bis zu einem Meter Entfernung von der Höhle auf. Diese Ergebnisse stimmen mit denen von Lawton & Lavalli (1987) überein, in deren Untersuchung juvenile *H. americanus* von 20 mm bis 46 mm Carapaxlänge, also der gleichen Größenordnung wie in der vorliegenden Arbeit, die meiste Zeit in der Höhle oder in einem Bereich von 20 cm bis 30 cm um die Höhle verbrachten. Bei den hier untersuchten Hummern traten häufiger (63 %) längere Exkursionen zwischen zwei und acht Metern auf, während nur 10 % der Ausflüge länger als 16 Meter waren. Die juvenilen *H. gammarus* scheinen zwischen „Kurzausflügen“ und mittellangen „Feldausflügen“ zu unterscheiden. Weiterhin traten bei einigen Tieren ausgedehnte „Märsche“ von mehr als 250 Metern auf. Die „Kurzausflüge“ könnten dazu dienen, den Höhleneingang einzurichten (Karnofsky et al. 1989) und die Umgebung nach Feinden und Konkurrenten abzusuchen. van der Meeren (2001) beobachtete, dass kleine Hummer (CL 55 mm) ihre Höhlen gegen Konkurrenten verteidigen. Weiterhin sind kleine Hummer empfindlicher gegenüber Fraßfeinden, so dass sie mehr Zeit in ihrer Höhle verbringen, um potentiellen Prädatoren zu entgehen. Da in der vorliegenden Untersuchung keine Prädatoren anwesend waren, wurde das Explorationsverhalten nicht eingeschränkt und die Versuchstiere unternahmen

„Feldausflüge“, um nach Nahrung und besseren Höhlen zu suchen. Die „Märsche“ könnten, will man dieses Verhalten auf das Freiland übertragen, kleinräumige Migration in ein anderes Habitat darstellen. So legte der größte untersuchte Junghummer in fünf Stunden, in denen er zu keiner Höhle zurückkehrte, eine Strecke von 750 Metern im Labyrinth zurück.

Die untersuchten Junghummer hielten sich nicht in allen Bereichen des Labyrinths gleich häufig auf, sondern zeigten individuelle räumliche Verteilungsmuster. Die Tiere waren am häufigsten im Bereich der Höhlen zu finden. Zusätzlich bevorzugte jeder Hummer bestimmte Gebiete im Labyrinth. Dies könnte darauf hinweisen, dass die Junghummer bereits begannen, bestimmte Bereiche als Territorien auszubilden. Von der Länge der Exkursionen um die Höhle könnte man auf die Größe eines solchen Territoriums im Freiland schließen. Über 75 % der Exkursionen waren kürzer als acht Meter, 90 % lagen unter 16 Meter. Berechnet man die Abstände von der Höhle als Hälfte des zurückgelegten Laufweges, so entfernten sich die Tiere in 75 % der Fälle weniger als vier Meter von der Höhle, in 90 % der weniger als acht Meter. Vorausgesetzt, die Tiere laufen überwiegend geradeaus und bewegen sich zwischen vier und acht Metern von der Höhle fort und wieder zurück, könnten sie ein maximales Territorium von 12 m<sup>2</sup> bis 50 m<sup>2</sup> etablieren. Allerdings bestimmen im Freiland die topographischen Begebenheiten, die Verteilung von Barrieren wie Steinen oder Felsen und die individuellen Vorlieben eines Tieres die Größe und Form des bewohnten Territoriums (Karnofsky et al. 1989, Jensen et al. 1994). Dementsprechend ist die Größe eines Hummerterritoriums von 12 m<sup>2</sup> bis 50 m<sup>2</sup> eher als theoretische, maximal abzudeckende Fläche denn als tatsächlich eingenommener Bereich anzusehen.

Zusammenfassend betrachtet zeigten die juvenilen Hummer in dieser Studie im Labor ein ausgeprägtes nachtaktives Lauf- und Explorationsverhalten. Die Häufigkeit der Höhlenaufenthalte nahm mit zunehmender Größe stark ab. Eine gleich bleibende Anzahl von Höhlenbesuchen trat ab einer Größe von 75 mm Gesamtlänge auf. Offensichtlich sind größere Hummer weniger abhängig von der Anwesenheit und Erreichbarkeit einer Höhle und können somit ihre Umgebung effektiver erkunden und beispielsweise zur Nahrungssuche nutzen. Daraus ergeben sich Hinweise für die Planung und Durchführung von Aussetzprogrammen. So sollten Junghummer bis zur Ansiedelung im Freiland bis zu einer Gesamtlänge von 75 mm bis 80 mm (Carapaxlänge ca. 30 mm) im Labor aufgezogen werden, um die Überlebenschancen im Feld zu erhöhen. Unter guten

Vorraussetzungen können Hummer diese Größe mit zwei Jahren in der Züchtungshalle der BAH erreichen (eigene Beobachtungen). Ist die Aufzucht über einen so langen Zeitraum aus technischen Gründen nicht möglich, ist es wichtig, Zuchthummer im Freiland dort auszusetzen, wo ein großes Angebot an Höhlen zur Verfügung steht. Weiterhin sollte versucht werden, die ermittelte Größenschwelle für die Aktivität durch Freilanduntersuchungen bestätigen.

### 3.5 ZUSAMMENFASSUNG

Über das Verhalten juveniler *H. gammarus* im Feiland ist wenig bekannt. Allerdings sind Verhaltensexperimente im Feld sehr aufwändig, so dass in der vorliegenden Arbeit ein Labyrinthsystem im Labor aufgebaut wurde. Es bot einen theoretisch unendlichen Laufweg mit denselben thigmotaktischen Reizen im gesamten System. Juvenile Hummer zwischen 68 mm und 115 mm Gesamtlänge wurden als Versuchstiere eingesetzt. Sie zeigten ein ausgeprägtes nachtaktives Laufverhalten. Sie etablierten Heimathöhlen, die sie tagsüber bewohnten, und liefen während der Nacht zwischen 1200 und 1600 Meter. Durchschnittlich unternahmen die Tiere 136 Exkursionen pro Nacht, von denen 10 % nur in die unmittelbare Umgebung der Höhle führten. Insgesamt 90 % der Exkursionen waren kürzer als 16 m. In einzelnen Ausnahmen wurden Distanzen von mehreren Hundert Metern zwischen zwei Höhlenbesuchen zurückgelegt. Kurze Exkursionen unter 16 m dauerten durchschnittlich weniger als fünf Minuten. Kleine Tiere suchten die Höhlen mit 300 Besuchen pro Nacht wesentlich häufiger auf als große (50 Höhlenbesuche). Die Zeit, die ein Tier in der Dunkelphase in der Höhle verbrachte, nahm mit zunehmender Größe von 10 % der Nacht bis auf 2 % der Nacht ab. Dabei gab es einen deutlichen Wechsel des Verhaltens bei einer Gesamtlänge von 75 mm bis 80 mm (Carapaxlänge: 30 mm). Kleinere Hummer verhielten sich defensiv und suchten den Schutz der Höhlen. Größere Hummer waren weniger abgänglich von dem Schutz, den die Höhle bot, und konnten ihre Höhlen daher häufiger verlassen und die Umgebung nutzen. Als Folgerung für Aussetzprogramme ergibt sich, dass Zuchthumme vor dem Aussetzen 75 mm bis 80 mm Gesamtlänge erreicht haben und dort angesiedelt werden sollten, wo Höhlen in ausreichender Zahl zur Verfügung stehen.



## 4 Wachstum und Reproduktion von *Homarus gammarus*-Weibchen

### 4.1 EINLEITUNG

Eine stabile Populationsgröße einer Art ist dann gewährleistet, wenn jedes Weibchen zwei Nachkommen hervorbringt, die sich erfolgreich reproduzieren (Pollock 1997). Um dies zu erreichen, gibt es unterschiedliche Strategien. Die beiden Extreme sind entweder die Produktion sehr vieler, wenig weit entwickelter oder weniger, sehr weit entwickelter Nachkommen (Roff 1992).

Die Anzahl von Larven, die ein *Homarus*-Weibchen in seinem Leben produziert, hängt davon ab, wie oft es wie viele Nachkommen hervorbringt. Dabei ist gefunden worden, dass größere Weibchen mehr und gegebenenfalls auch qualitativ hochwertigere Larven produzieren (siehe Kapitel 5, Attard & Hudon 1987), was auf einer evolutionären Zeitskala bewirken sollte, dass ein Weibchen nicht nur in Reproduktion sondern auch gleichzeitig in eigenes Wachstum investiert. Das Weibchen kann dementsprechend Energie in die Produktion von Nachkommen oder in somatisches Wachstum investieren. Letzteres bedingt, dass ein größeres Weibchen später mehr Nachkommen produzieren kann. Andererseits kann es sein, dass unter bestimmten Bedingungen (niedriges Prädationsrisiko für kleinere Tiere, geringe Kosten für Reproduktion relativ zu Wachstum) die lebenslange Eiproduktion umso höher ist, je früher das Weibchen mit der Reproduktion beginnt, je kleiner es also geschlechtsreif wird. Wie diese Prozesse zusammenhängen ist noch nicht geklärt. Interessanterweise scheint es so zu sein, dass beim Hummer die ‚Entscheidung‘ wachsen oder reproduzieren bei jedem Reproduktionszyklus erneut getroffen werden muss, denn es gibt innerhalb der Art unterschiedliche Reproduktionsschemata (Abbildung 33) mit jährlicher oder zweijährlicher Eiabgabe bzw. Häutung.

Die mit der Reproduktion verbundenen Prozesse sind die Häutung und die direkt darauf folgende Paarung, die Eiabgabe und die Larvenabgabe. Alle Reproduktionsprozesse finden zwischen Frühjahr und Herbst statt und die Tragezeit der Eier dauert ein knappes Jahr. Geschlechtsreife *Homarus*-Weibchen häuten sich unter natürlichen Bedingungen nicht öfter als einmal jährlich. Die zeitliche Abfolge der Reproduktionsprozesse kann variieren, so dass unterschiedliche Reproduktionsschemata beschrieben werden können (Bertran & Lorec 1986). Die Reproduktion ist nicht nur durch die anschließende Paarung an die Häutung gekoppelt, sondern auch dadurch, dass die Häutung während der

Tragezeit der Eier unterdrückt werden muss, denn sonst ginge die Brut verloren. So muss also in jeder Saison entschieden werden, ob in somatisches Wachstum, Reproduktion oder in beide Prozesse investiert wird. Geht man davon aus, dass einem Weibchen nur eine begrenzte Menge an Energie zur Verfügung steht, so kann diese folglich aufgewendet werden, um selbst zu wachsen und im Folgejahr mehr Larven zu produzieren, alternativ kann sie in die Brut investiert werden oder muss zwischen Wachstum und Reproduktion aufgeteilt werden.

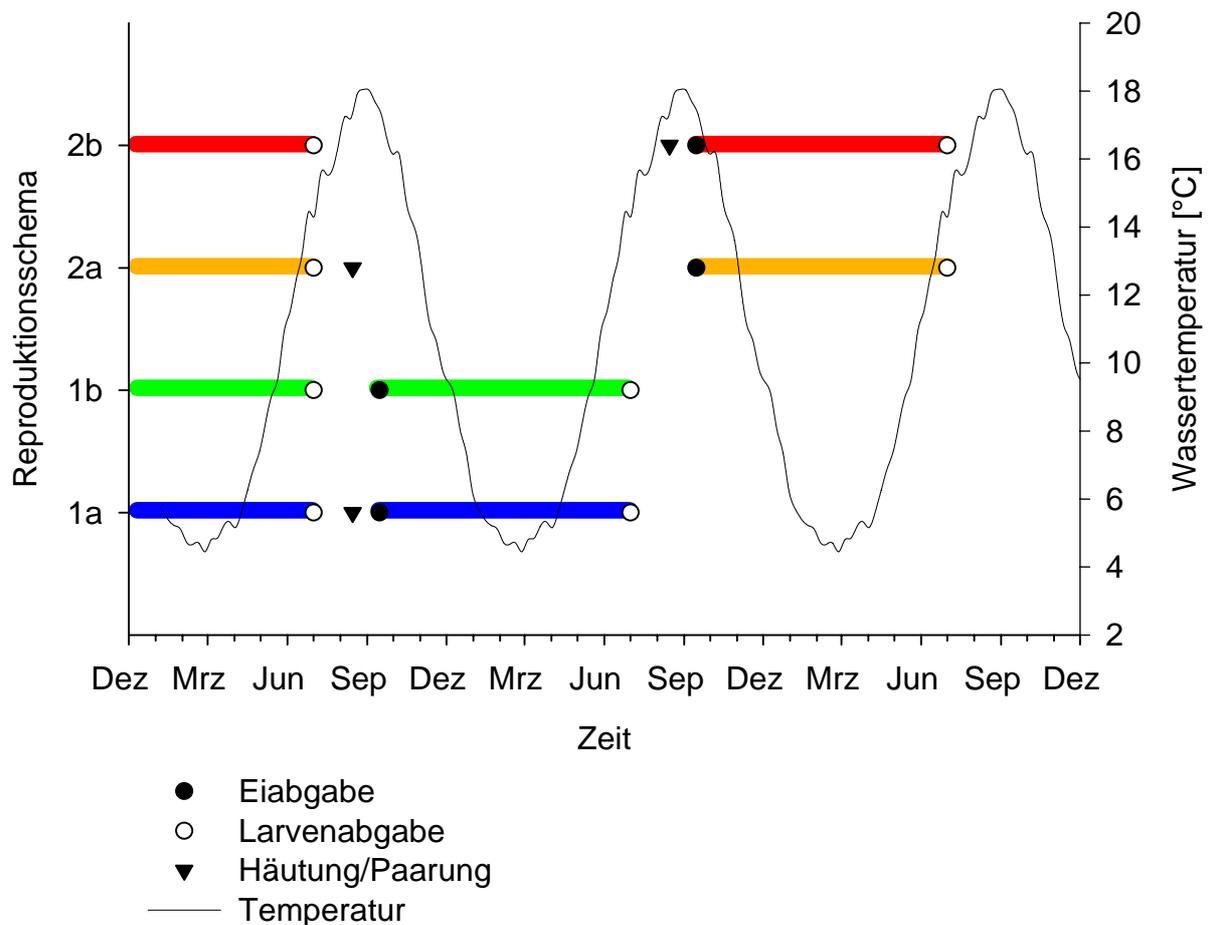


Abbildung 33: Schematische Darstellung des zeitlichen Auftretens der Reproduktionsprozesse Häutung/ Paarung, Eiabgabe und Larvenabgabe bei *H. gammarus*-Weibchen im Temperaturjahresgang. Die Tragezeit der Eier ist für die vier verschiedenen Reproduktionsschemata farblich unterschiedlich gekennzeichnet.

Bei *H. gammarus* wird prinzipiell zwischen ein- und zweijährigen Zyklen unterschieden, wobei zwischen zwei Larvenabgaben eine Häutung stattfinden oder ausbleiben kann (Bertran & Lorec 1986). Die vier auftretenden Reproduktionsschemata sind in Abbildung 33 dargestellt, dabei werden für die vorliegende Arbeit folgende Symbole festgelegt:

- Reproduktionsschema 1a: Einjähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe, Häutung, Paarung und Eiablage finden in einem Jahr statt, im folgenden Jahr werden erneut Larven abgegeben.
- Reproduktionsschema 1b: Einjähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe und anschließende Eiabgabe ohne Häutung, die Eier werden mit Samen aus einer Spermatophore, die seit der letzten Paarung im Receptaculum seminis gespeichert wurde, befruchtet, ohne dass es zu einer Häutung kommt. Wiederum kommt es im Folgejahr zum erneuten Larvenschlupf.
- Reproduktionsschema 2a: Zweijähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe, Häutung und Paarung in einem Jahr, die Abgabe der Eier findet jedoch erst im nächsten Jahr statt, so dass der zweite Larvenschlupf zwei Jahre nach dem ersten auftritt.
- Reproduktionsschema 2b: Zweijähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe in einem Jahr, Häutung, Paarung und Eiabgabe im nächsten und zweiter Larvenschlupf dementsprechend im übernächsten Jahr.

Aiken & Waddy (1980b) nennen für *Homarus americanus* das Schema 2 a (zweijährig mit Häutung nach der Larvenabgabe) die Regel und beobachteten nur bei sehr kleinen Weibchen, dass Larvenabgabe, Häutung/ Paarung und Eiabgabe in einer Saison (Schema 1 a) stattfinden. Sie gehen davon aus, dass lediglich Tiere, die gerade geschlechtsreif werden, nach dem Schema 1 a reproduzieren. Des Weiteren trat der einjährige Reproduktionszyklus ohne Häutung (Schema 1 b) in ihren Untersuchungen ausschließlich bei großen Hummerweibchen auf. Comeau & Savoie (2002) hingegen fanden auch bei größeren *H. americanus*-Weibchen aus dem südlichen St. Lorenz Golf das Schema 1 a und führen dies auf die warmen Temperaturen im Untersuchungsgebiet zurück. Die Tiere können nach diesen Autoren im Sommer ausreichend Energie akkumulieren, um sowohl in eigenes Wachstum als auch in die Eientwicklung zu investieren. Die Auswirkung der Reproduktion auf das Wachstum von *H. americanus* beschreiben Nelson et al. (1988b): Trägt ein Hummerweibchen Eier, was unter natürlichen Temperaturbedingungen 9-11 Monate dauert, sollte es sich nicht häuten, da ansonsten die Brut verloren ginge. Dies hat Auswirkungen auf das Wachstum, das von Häutungsintervall und Größenzunahme bei einer Häutung bestimmt wird. Während die Dauer zwischen zwei Häutungen normalerweise positiv mit der Größe eines Hummers korreliert ist (Hartnoll 1982), geht

dieser Zusammenhang verloren, wenn eine Eiabgabe stattfindet (Nelson et al. 1988b). Ob sich die Larven eines Weibchens erfolgreich entwickeln können, hängt nicht nur von ihrer Größe und Zusammensetzung ab, die gegebenenfalls mit dem Reproduktionsschema des Muttertieres variieren (Kap. 5), sondern auch vom Zeitpunkt der Larvenabgabe. Die Dauer und der Erfolg der Larvalentwicklung sind stark temperaturabhängig. Bei 18 °C Wassertemperatur benötigen *H. americanus*-Larven 15 Tage für die drei Zoea-Stadien (Aiken & Waddy 1980a), während die pelagische Phase bei 10 °C 54 Tage dauert. Unter 8 °C können sich Hummerlarven nicht erfolgreich bis zum vierten Stadium häuten. Larven von *H. gammarus* treten zwischen Anfang Mai und Mitte August auf (Ehrenbaum 1903), also über einen relativ langen Zeitraum, innerhalb dessen die Wassertemperatur von ca. 8 °C auf bis zu über 18 °C ansteigt.

Fazit der bisherigen Untersuchungen ist also, dass die externen Bedingungen die Reproduktionszyklen maßgeblich steuern. Da vergleichende Untersuchungen fehlen, ist nicht klar ob die Unterschiede zwischen den unterschiedlichen Schemata genotypischen oder phenotypischen Ursprungs sind. Ersteres wäre eine Anpassung, die darauf schließen ließe, dass jedes Reproduktionsschema unter bestimmten Bedingungen Vorteile bietet, während letzteres darauf hindeutete, dass bestimmte Reproduktionsprozesse durch die Umgebungsbedingungen gesteuert werden. Ohne auslösende Faktoren sollte dann ausschließlich nur ein Schema auftreten. Deswegen wurden in dieser Arbeit das Wachstum und das Auftreten der Reproduktionsprozesse geschlechtsreifer Weibchen der Helgoländer Hummerpopulation über mehrere Jahre unter definierten Bedingungen untersucht. Eine Gruppe von Tieren wurde im natürlichen Temperaturjahresgang gehältert, damit beschrieben werden konnte, welche Reproduktionsschemata in der untersuchten Population auftreten und wie diese sich auf das Wachstum auswirken. Eine zweite Gruppe wurde einer konstanten Temperatur von 12 °C ausgesetzt, was etwas über der Jahresdurchschnittstemperatur bei Helgoland liegt, um zu sehen, wie sich ein Fehlen saisonaler Änderungen der Temperatur auf die beobachteten Parameter auswirkt. Schließlich wurde eine dritte Gruppe Hummerweibchen bei konstant 18 °C gehältert, was der Sommertemperatur im Untersuchungsgebiet entspricht, so dass die Weibchen nicht durch niedrige Winterwassertemperaturen im Wachstum und in der Reproduktion limitiert wurden. Diese Untersuchungen lassen Rückschlüsse auf den Wachstums- und Reproduktionserfolg von *H. gammarus* im Freiland zu. Weiterhin werden die Ergebnisse im Hinblick auf eine möglichst effektive Zucht von Hummern diskutiert, denn die

vorliegende Arbeit umfasst auch ein Aussetzprogramm von juvenilen *H. gammarus* (s. Kap. 2). Um dafür Junghummer in möglichst großer Zahl und guter Kondition zur Verfügung zu stellen, sollen die Bedingungen für die Aquakultur optimiert werden.

Konkret wurden in diesem Kapitel folgende Fragestellungen bearbeitet:

- Beeinflussen sich Wachstum und Reproduktion gegenseitig?
  - Ist der Zuwachs größer, wenn der Abstand zwischen zwei Häutungen zunimmt?
  - Ist das Wachstum geringer, wenn ein Weibchen im Jahr der Häutung auch Eier abgibt?
  - Hängt die Anzahl der Eier vom somatischen Wachstum des Weibchens ab?
  - Wirkt sich die Größe des Weibchens auf die Anzahl der Eier aus?
- Wann häutet sich ein Hummerweibchen, wann produziert es Nachkommen, also welche Reproduktionsschemata treten auf?
  - Gibt es eine bestimmte Abfolge der Reproduktionsschemata?
  - Unterscheidet sich das zeitliche Auftreten der Reproduktionsprozesse bei den verschiedenen Reproduktionsschemata?
  - Hängt das Reproduktionsschema von der Größe des Weibchens ab?
- Sind Wachstum und Reproduktionsschema abhängig von der Hälterungstemperatur?
- Lässt sich definieren, welches Schema zur erfolgreichsten Reproduktion führt?
- Welche Bedingungen erlauben eine möglichst effektive Aquakultur?

### 4.2 MATERIAL UND METHODEN

#### *Beschaffung der Versuchstiere*

Alle Versuchstiere stammen von den ortsansässigen Fischern bzw. wurden von institutseigenen Schiffen rund um die Insel gefangen. Die Fischereisaison dauert mit Ausnahme der Schonzeit (15. Juli bis 31. August) von Anfang Mai bis Ende Oktober, in Einzelfällen wird jedoch auch im Winter gefischt. Fanggebiete sind der gesamte Felssockel der Insel und nahe gelegene Hartsubstrate bis zu einer Entfernung von 2 km (3,8 km). Gefischt wird mit offenen, ungefähr 10 m langen Holzbooten, die Besatzung dieser Börteboote besteht aus zwei Personen. Traditionelles Fanggerät sind rechteckige Hummerkörbe aus einem Stahlrahmen von 60\*60\*40 cm (Länge \* Breite \* Höhe), der mit einem Netz der Maschenweite 80 mm bespannt ist. Sie besitzen seitlich einen oder zwei reusenartige Eingänge von 25 \* 25 cm Größe, der die Tiere nach Betreten des Korbes in diesem zurückhalten soll. An den Körben ist eine Leine befestigt, die jeweils mindestens die doppelte Länge der Fangtiefe hat. Sie treibt durch eingebundene 8 \* 4 \* 3 cm große Auftriebskörper aus Kork an der Oberfläche. Jeweils zehn bis 20 Körbe werden an einem Fangort in Abständen von ca. zehn Metern auf den Grund gelassen. Sie werden in Wassertiefen zwischen 2 m und 30 m ausgebracht und mit Fischköpfen und -eingeweiden beködert, die beim Angeln und der Stellnetzfisherei abfallen oder von Fischkuttern aufgekauft werden. Der Fangort wird auf beiden Seiten über Flaggen gekennzeichnet, damit er aus größerer Entfernung geortet werden kann.

Beim Einholen wird die treibende Leine aufgegriffen und über eine Rolle an Bord gehievt. Hier wird der Fang über eine Klappe an der Oberseite des Korbes entnommen und in Plastikkörben gelagert. Neben Hummern werden hauptsächlich Taschenkrebse (*Cancer pagurus*) gefangen, deren Scheren als Knieper ebenfalls vermarktet werden. Eiertragende Weibchen, die ganzjährig unter Schutz stehen, werden vom Fischer aus dem Hummerkorb genommen und unter feuchten Tüchern aufbewahrt, bis der Fang angelandet wird. Tagsüber können die Tiere direkt an der BAH abgegeben und dort in die Hälterungsanlage eingesetzt werden. Ansonsten ist auf dem Gelände der BAH ein 100 \* 60 \* 50 cm (Länge \* Breite \* Höhe) großes Becken installiert, das mit fließendem Seewasser versorgt wird. Dieses Wasser hat Umgebungstemperatur, der Durchfluss wird täglich kontrolliert, die Durchflussrate beträgt 5 l/min. Den Weibchen werden die Scheren mithilfe von Kabelbindern zugebunden, damit die Tiere sich nicht verletzen, wenn an

einem Tag mehrere Individuen angeliefert werden. Dieses Becken wird täglich kontrolliert, um eingesetzte Tiere zu erfassen und in die Hälterungsanlage zu überführen.

### *Hälterung*

Alle adulten Versuchstiere wurden während des gesamten Untersuchungszeitraumes einzeln gehältert. Hierzu dienten PVC-Becken mit den Abmessungen 80\*50\*30 cm (Länge \* Breite \* Höhe), die halbseitig mit einem Deckel versehen waren, um den nachtaktiven Tieren tagsüber eine Rückzugsmöglichkeit zu bieten. Der Wasserstand lag ca. 5 cm unter dem Beckenrand, so dass jedem Tier etwa 100 l Wasser zur Verfügung standen. Je nach Hälterungstemperatur lief die Wasserversorgung über halboffene oder offene Systeme.

Die Becken mit konstant 12 °C und 18 °C waren jeweils zu viert an einen halboffenen Kreislauf angeschlossen, weil das Wasser nur in eingeschränkten Mengen erwärmt bzw. gekühlt werden konnte. Die Temperierung des Wassers erfolgte über einen Durchlauf-Wärmetauscher (Firma Carbone). Das Rohr, durch das das zu temperierende Wasser strömt, ist von einem Zylinder umgeben, durch den eine Soleflüssigkeit fließt. Diese Sole hatte bei Kühlfunktion eine Temperatur von 2 °C, beim Heizen 35 °C. Die Temperatur wird durch den Durchfluss der Sole geregelt. An der Steuereinheit (INT 2000 HK der Firma Kriwan Industrie-Elektronik GmbH, Forchtenberg, Deutschland) des Wärmetauschers kann eine Solltemperatur eingestellt werden, die mittlere Abweichung betrug  $\pm 0,2$  °C.

Das so temperierte vorfiltrierte Seewasser lief in diesen Kreislaufsystemen mit einer Zuflussrate von ca. 5 l/min in einen Tiefbehälter. Aus diesem wurde das Wasser mit Hilfe einer Teichpumpe (Firma Eheim) gleichmäßig auf die vier angeschlossenen Becken verteilt (Durchflussrate 1,8 l/min pro Becken), die auf einem Tisch standen. Fünf Zentimeter unter dem Beckenrand war ein Schlauch eingelassen, der das Wasser in eine Sammelrinne am Tisch leitete, über die das Wasser zurück in den Tiefbehälter gelangte. Dieser hatte einen Oberflächenabfluss, über den ebenso viel Wasser das Kreislaufsystem verlassen konnte, wie über den Zufluss nachgeliefert wurde.

Während der Larvenabgabe eines Weibchens wurde das aus dem Hälterungsbecken abfließende Wasser über ein Sieb geleitet, das in einem Behälter mit Abfluss stand, so dass die Larven aufgefangen werden konnten. Das Wasser gelangte über den Abfluss des Auffangbehälters zurück in die Rinne und den Tiefbehälter.

Unter natürlichen Temperaturbedingungen lief vorfiltriertes Seewasser direkt mit einer Durchflussrate von 3 l/min in die Becken und über einen Ablauf 5 cm unter der oberen Beckenkante wieder hinaus (offenes System). Auch hier wurden während der Larvenabgabe Auffangsiebe aufgestellt.

Um die Hälterunskapazitäten zu erhöhen, wurden weitere 20 Becken an ein Kreislaufsystem angeschlossen. Diese 20 Becken waren auf 1 m hohen Böcken aufgestellt. Der Tiefbehälter dieses Kreislaufsystems befindet sich im Keller des Ökolabors und hat eine Kapazität von 100 m<sup>3</sup>. Das Wasser wurde über einen Wärmeaustauscher mit einer Durchflussrate von 1,3 l/min pro Becken gleichmäßig in die einzelnen Becken geleitet. Über einen Abfluss, der wiederum 5 cm unter der Beckenkante angebracht war, floss es in eine unter den Hälterungsbecken aufgestellte Sammelrinne und von dort zurück in den Tiefbehälter. In der Rinne war unter jedem Beckenabfluss ein Sieb aufgestellt, in dem abgegebene Larven aufgefangen wurden. Der Wärmeaustauscher kühlte das Seewasser um ca. 1 °C, damit der Erwärmung, die in der Kreislaufanlage auftrat, entgegengewirkt werden konnte.

In allen Hälterungssystemen wurde die Temperatur mithilfe von Minimum-Maximum-Thermometern täglich kontrolliert und protokolliert, die Wärmeaustauscher wurden entsprechend der gewünschten Temperatur  $\pm 0,5$  °C nachgeregelt. Alle Weibchen waren während der gesamten Untersuchungszeit dem natürlichen Lichtregime ausgesetzt, denn die Decke und eine Seitenwand der Züchtungshalle sind gläsern.

### *Fütterung*

Hummer sind überwiegend karnivor, ernähren sich aber auch von Makroalgen und totem organischen Material. Da die Tiere exotherm sind, ändert sich die Aktivität und somit auch das Fraßverhalten im Jahresverlauf mit der Temperatur. Die Fütterung wurde dementsprechend angepasst, so dass im Sommer jeden zweiten Tag gefüttert wurde, im Winter jedoch nur ein bis zwei Mal wöchentlich. Die Tiere aus den konstanten Hälterungstemperaturen wurden das ganze Jahr über alle zwei Tage (18 °C) bzw. alle drei Tage (12 °C) gefüttert. Es wurde darauf geachtet, dass zu jeder Zeit Nahrung zur Verfügung stand, so dass von einer Nahrungsversorgung ad libitum ausgegangen werden kann.

Als Nahrung diente dabei überwiegend Fisch, der von den institutseigenen Schiffen MB Aade und FK Uthörn rund um Helgoland gefangen wurde. Das Futter (hauptsächlich Wittling, diverse Plattfischarten und Holzmakrele) wurden direkt nach dem Fang bei -

20 °C eingefroren, um die Nahrungsqualität zu erhalten. Ca. eine Stunde vor der Fütterung wurde das Futter aus der Kühlung genommen und unter fließendem Seewasser aufgetaut. Der Fisch wurde zu Portionen von ca. 100 g zerschnitten und den Hummern als Nahrung angeboten. Ungefähr einmal monatlich wurde als Ergänzung mit Crustaceen gefüttert. Dabei bekam ein Weibchen ca. 50 g *Crangon crangon* (10-15 Individuen), einen *Carcinus maenas* ( $\pm 75$  g) oder einen halben *Cancer pagurus* (ca.  $\pm 75$  g). Auch diese Futterorganismen wurden von den institutseigenen Schiffen gefangen, eingefroren und vor der Fütterung aufgetaut. Durch diese Mengen wurde das Nahrungsbedürfnis der Hummer erfüllt, das mit ca. 1 % des eigenen Gewichts pro Tag angegeben wird (D'Abramo & Conklin 1985).

Am Tag der Fütterung wurden zunächst die Nahrungsreste mit Hilfe eines Keschers aus den Becken entfernt, einmal wöchentlich wurden die Becken durch Absaugen mit einem Schlauch von kleineren Nahrungsresten und abgelagerten Sedimenten gereinigt.

#### *Bestimmung von Wachstumsraten*

Nach der Anlieferung wurde jeder Hummer vermessen, gewogen und auf fehlende Gliedmaßen hin untersucht. Die Daten wurden in ein Protokoll eingetragen, in dem später auch die Zeitpunkte von Häutung, Paarung, Larven- und Eiabgabe sowie erneute Vermessungen aufgezeichnet wurden. Gemessen wurden die Carapaxlänge von der Spitze des Rostrums bis zum Ende des Carapax (CL+) und die Carapaxlänge ohne Rostrum (CL-), wobei an der Basis des Augenstiels mit der Messung begonnen wurde. Außerdem wurde die Gesamtlänge (TL) vom Rostrum bis zur Spitze des Telsons bei ausgeklapptem Abdomen bestimmt. Dies wurde auf einer Arbeitsfläche im Trockenen vorgenommen, so dass den Tieren beim anschließenden Wiegen nicht mehr viel Wasser anhaftete. Das Frischgewicht der Hummer wurde auf einer Waage der Firma TACHO-Berke (Duisburg) mit einer Genauigkeit von  $\pm 5$  g bestimmt.

Zunächst wurden die morphometrischen Zusammenhänge von Carapax- und Gesamtlänge und Frischgewicht dargestellt und mit Hilfe von linearen und exponentiellen Funktionen beschrieben.

Das Wachstum von Crustaceen setzt sich zusammen aus Häutungsintervall, also dem zeitlichen Abstand zwischen zwei Häutungen, und dem Größenzuwachs pro Häutung. In der vorliegenden Arbeit wurde die Carapaxlänge (CL-) als Messgröße verwendet. Der Größenzuwachs wurde als absoluter Zuwachs pro Häutung und als relativer Zuwachs

(prozentual zur Länge vor der Häutung) erhoben. Beide Größen wurden in Abhängigkeit von der Carapaxlänge des Weibchens aufgetragen und mit linearen Regressionen für die Weibchen aus den verschiedenen Hälterungstemperaturen beschrieben.

Die Häutungsintervalle wurden ebenfalls in Abhängigkeit von der Größe der Weibchen dargestellt, auch hier wurden lineare Regressionen angepasst. Allerdings wurde zwischen ein- und zweijährigen Häutungsabständen unterschieden, die wie folgt definiert wurden: War der Abstand zwischen zwei Häutungen kleiner als  $365 \text{ Tage} + 365/2 \text{ Tage} = 547,5 \text{ Tage}$ , so wurde ein einjähriger Häutungszyklus angenommen, war er größer als 547,5 Tage, wurde ein zweijähriger Zyklus vorausgesetzt. Die Carapaxlängen der Weibchen, die sich nach ein oder zwei Jahren häuteten wurden mit Hilfe eines t-Tests miteinander verglichen. Alle statistischen Auswertungen wurden mit dem Programm GraphPad Prism durchgeführt.

### *Datenaufnahme der Reproduktionsprozesse*

Alle Hummerweibchen wurden täglich auf Häutungen kontrolliert. Hatte sich ein Weibchen gehäutet, so wurde es am selben Tag verpaart. Damit das noch weiche Tier nicht verletzt werden konnte, wurde es im Wasser transportiert. Dazu wurde eine ausreichend große Schale in das Hälterungsbecken getaucht und das Weibchen in diesen Transportbehälter bugsiert. In dieser Schale wurde das Weibchen dann zu einem Männchenbecken gebracht, das dieselbe Hälterungstemperatur wie das Weibchenbecken hatte. Alle zur Paarung verwendeten Männchen hatten mit Kabelbindern verschnürte Scheren, damit sie die Weibchen nicht verletzen konnten. Zunächst wurde etwas von dem Wasser, in dem das Weibchen saß, in das Becken geschüttet, so dass das Männchen den Geruch aufnehmen konnte. Anschließend wurde die Schale mit dem Weibchen ins Männchenbecken getaucht und das Weibchen wurde so eingesetzt.

Bei vielen Tieren begann das Paarungsritual sofort nach Einsetzen des Weibchens, indem sich die Tiere gegenseitig mit den zweiten Antennen abtasteten, um den Geruch des Partners aufzunehmen. Das gesamte Paarungsverhalten bis hin zur Kopula war teilweise innerhalb von zehn Minuten abgeschlossen, in anderen Fällen nahmen die Tiere jedoch zunächst keine Notiz voneinander. Alle Weibchen wurden über Nacht im Männchenbecken gelassen, um den nachtaktiven Tieren ausreichend Zeit zur Paarung zu lassen, und am Folgetag in ihr Hälterungsbecken zurückgesetzt.

Wenige Weibchen gaben ihre Eier tagsüber ab, so dass die Eiabgabe beobachtet werden konnte. Bei den täglichen Kontrollen waren jedoch häufig einzelne Eier auf dem Boden des Beckens zu sehen, die protokolliert wurden. Zusätzlich wurden alle Weibchen wöchentlich aus ihren Becken genommen und das Abdomen wurde aufgeklappt, um bei allen Weibchen zu erfassen, ob sie Eier an die Pleopoden geheftet hatten. Außerdem konnte bei diesen wöchentlichen Kontrollen festgestellt werden, ob ein Weibchen eventuell ihre Eier verloren hatte, was durch ungenügendes Anheften der Eier, Parasitenbefall oder ausgebliebene Befruchtung passieren kann. In diesen Fällen ging die gesamte Brut verloren. Der Reproduktionserfolg der Tiere wurde zunächst bestimmt, indem festgehalten wurde, ob aus den abgegebenen Eiern auch Larven schlüpften. Traten Larven auf, so wurden sie mit den oben beschriebenen Siebgefäßen aufgefangen und spätestens 12 Stunden nach dem Schlupf entnommen. Die Larven wurden aus dem Sieb in einen 10 l Eimer mit Seewasser der Hälterungstemperatur der Weibchen gegeben. Die Nachkommen einiger Weibchen wurden während der Untersuchungen gezählt. Dazu diente ein ca. 3 m langer Schlauch von 8 mm Durchmesser, an den vorne ein 20 cm langes Plastikrohr desselben Durchmessers angebracht war. Der Eimer mit den Larven stand in ca. 1 m Höhe und das Schlauchende wurde in einen am Boden stehenden Eimer gelegt, so dass eine Sogwirkung entstand, wenn mit dem Schlauch Wasser angesaugt wurde. So konnten die Larven einzeln aus dem Eimer gesaugt und dabei gezählt werden. Befanden sich noch Tiere im Eimer, wenn das Wasser zur Neige ging, wurde Wasser nachgefüllt und der Ablauf in den nächsten leeren Behälter gehängt. Referenzzählungen ergaben eine Genauigkeit von  $\pm 50$  Larven bei vollen Eimern (ca. 500 Zoea I) und  $\pm 10$  Larven bei nicht vollbesetzten Eimern (bis 200 Zoea I). Nach dem Zählen wurden die Larven direkt für Experimente eingesetzt oder für die biochemischen Analysen (Kap. 5) bei  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  eingefroren. Dasselbe geschah mit Nachkommen, die nicht gezählt worden waren. Die restlichen Larven wurden zur weiteren Aufzucht in Planktonkreisel überführt.

## 4.3 ERGEBNISSE

Hummerweibchen wurden im Temperaturjahresgang und bei konstant 12 °C bzw. 18 °C gehältert. In diesem Kapitel werden zunächst die Morphometrie und das Wachstum der untersuchten Weibchen beschrieben. Anschließend werden die Reproduktionsprozesse dargestellt und in Schemata eingeteilt. Der zeitliche Verlauf dieser Schemata wird abschließend in Hinblick auf eine erfolgreiche Reproduktion näher betrachtet.

## 4.3.1 Morphometrie

Alle in die Untersuchungen eingegangenen Hummerweibchen waren geschlechtsreif und hatten eine Carapaxlänge zwischen 86 mm und 158 mm. Das entsprach Gesamtlängen zwischen 245 mm und 436 mm. Das kleinste Tier wog 455 g, das größte 2320 g.

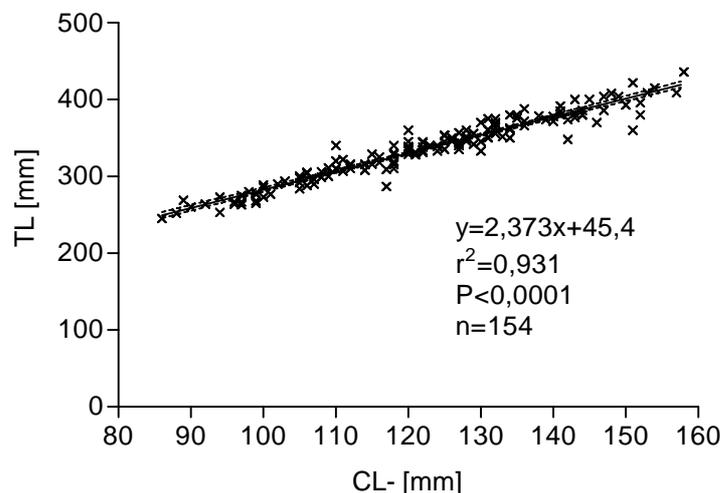


Abbildung 34: Abhängigkeit der Gesamtlänge (TL) von der Carapaxlänge (CL) bei geschlechtsreifen Hummerweibchen

Zwischen Carapaxlänge (CL) und Gesamtlänge (TL) bestand ein linearer Zusammenhang (Abbildung 34):  $TL = 45,4 + 2,37 \cdot CL$  ( $n=154$ ;  $r^2=0,931$ ;  $P<0,0001$ ). Die Beziehung zwischen Carapaxlänge und Frischgewicht (FW) kann durch die Potentialfunktion  $FW = 0,0044 \cdot CL^{2,61}$  ( $n=154$ ;  $r^2=0,924$ ) beschrieben werden (Abbildung 35). Für die anschließenden Analysen des Wachstums wurde die Carapaxlänge als Bezugsgröße gewählt, weil das Frischgewicht durch anhaftendes Wasser und die Gesamtlänge durch Beweglichkeit des Abdomens Schwankungen unterliegen können. Wachstum wird dementsprechend im Folgenden als die Zunahme der Carapaxlänge nach einer Häutung definiert.

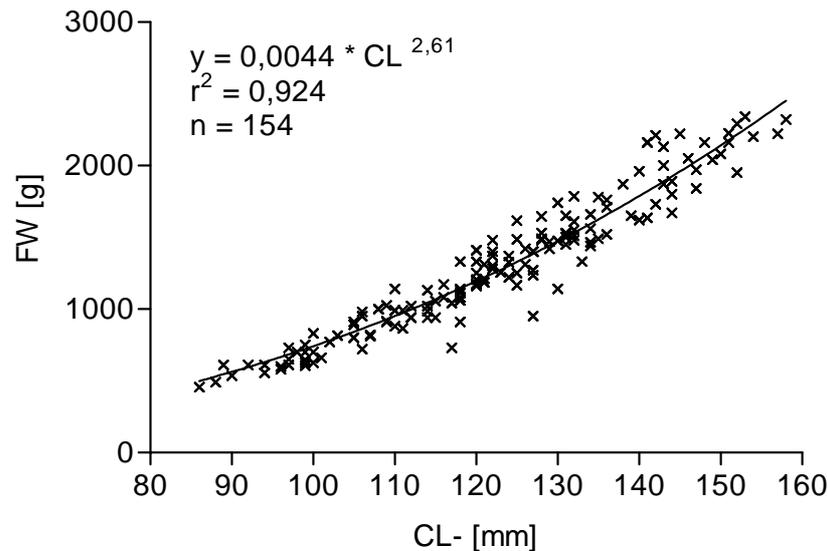


Abbildung 35: Abhängigkeit des Frischgewichts (FW) von der Carapaxlänge (CL) bei geschlechtsreifen Hummerweibchen

#### 4.3.2 Wachstum

Das Wachstum von Crustaceen wird durch den Zuwachs, den ein Tier bei der Häutung erfährt, und das Intervall zwischen den Häutungen (**Intermoult period: IMP**) bestimmt. Der Zuwachs kann in absoluten Werten (z. B. Millimeter Carapaxlänge) oder relativ zur Größe vor der Häutung (%) angegeben werden. Im Folgenden werden das relative Wachstum und die Häutungsintervalldauer von Hummerweibchen für die drei Temperaturregime: natürlicher Temperaturjahresgang, konstant 12 °C und konstant 18 °C dargestellt. Dabei wurde überprüft, wie sich Zuwachs und IMP mit der Größe des Weibchens änderten. Hummerweibchen, die natürlichen Temperaturen ausgesetzt sind, häuten sich im Allgemeinen nur während der Sommermonate. Daher wurde jeweils zwischen ein- und zweijährigen Häutungszyklen unterschieden, da sonst Unterschiede von diesen generellen Besonderheiten überlagert würden. Keines der gehälterten Hummerweibchen häutete sich während des Untersuchungszeitraumes erst nach mehr als zwei Jahren.

Betrachtet man zunächst den Größenzuwachs von *H. gammarus*-Weibchen von einer Häutung zur nächsten (Abbildung 36), so gibt es für jede Hälterungstemperatur einen klaren linearen Zusammenhang. Die Steigungen der Regressionen unterschieden sich zwischen den Temperaturen signifikant voneinander ( $P = 0,025$ ), die Zunahme war bei den Weibchen aus 18 °C mit 1,04 pro Häutung am größten, gefolgt von den Tieren aus dem Temperaturjahresgang mit 0,95 und denen aus 12 °C mit 0,83.

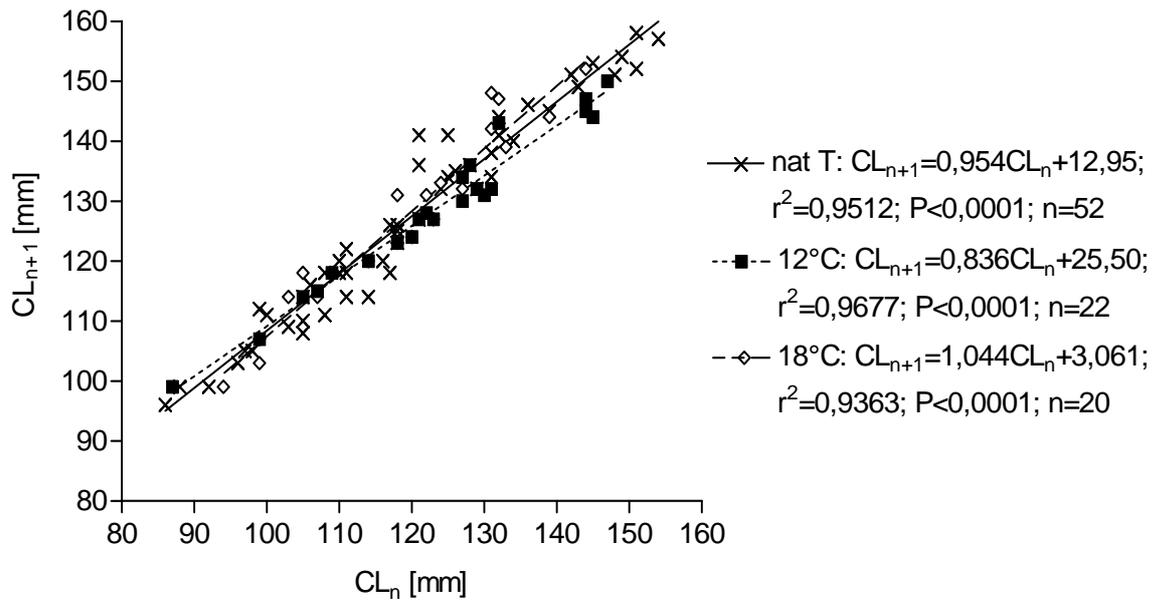


Abbildung 36: Verhältnis der Carapaxlängen (CL) vor und nach einer Häutung geschlechtsreifer Hummerweibchen, die bei verschiedenen Temperaturen gehältert wurden. Die Steigungen der Geraden unterscheiden sich signifikant voneinander ( $P = 0,025$ ). natT: natürlicher Temperaturjahresgang; 12 °C/18 °C: konstante Hälterungstemperaturen

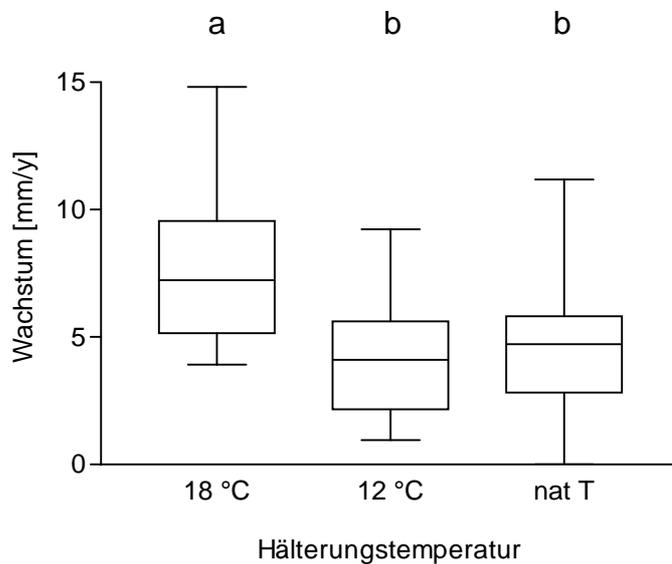


Abbildung 37: Jährliches Wachstum geschlechtsreifer *H. gammarus*-Weibchen aus verschiedenen Hälterungstemperaturen (Median, 25. und 75. Perzentil, Minimum und Maximum). nat T: natürlicher Temperaturjahresgang; 12 °C/18 °C: konstante Hälterungstemperaturen. Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede (Einweg-ANOVA, Tukey-Test)

Berechnet man das Wachstum pro Jahr (Abbildung 37), so betrug dieses bei den Weibchen aus 18 °C  $7,3 \pm 3,0$  mm/y und war damit signifikant größer als das aus

konstant 12 °C ( $4,2 \pm 2,2$  mm/y) und das von Weibchen aus dem natürlichen Temperaturjahresgang ( $4,5 \pm 2,5$  mm/y). Die beiden letztgenannten unterschieden sich nicht signifikant.

#### 4.3.3 *H. gammarus*-Weibchen aus dem Temperaturjahresgang

##### *Zuwachs pro Häutung*

Die 25 Hummerweibchen, die bei natürlichen Wassertemperaturen gehältert wurden, hatten eine Carapaxlänge zwischen 86 mm und 154 mm. Während des Untersuchungszeitraumes häuteten sie sich zwischen ein und drei Mal, je nachdem, wie lange sie gehältert wurden und wie lang der Abstand zwischen zwei Häutungen war. Insgesamt traten in dieser Versuchsgruppe 52 Häutungen auf. Die Hummerweibchen wuchsen pro Häutung zwischen 1 mm und 15 mm, der Zuwachs relativ zur Ausgangsgröße lag entsprechend zwischen 0,7 % und 12,8 %.

Betrachtet man das relative Wachstum der Tiere in Abhängigkeit von der Carapaxlänge nach ein- und zweijährigen Häutungsintervallen getrennt (Abbildung 38), so zeigten beide einen negativen Zusammenhang, der jedoch nur für die Tiere mit zweijährigem Häutungsabstand statistisch signifikant war. Außerdem unterschieden sich weder die Steigungen ( $P = 0,706$ ) noch die Achsenabschnitte ( $P = 0,874$ ) der Regressionsgeraden voneinander, so dass beide Datensätze zu einer gemeinsamen Regressionsanalyse herangezogen wurden. Hier ergab sich ein negativer linearer Zusammenhang, Hummerweibchen mit größerer Carapaxlänge hatten einen geringeren Zuwachs pro Häutung als kleine Tiere. Dieser Zusammenhang lässt sich durch folgende lineare Gleichung beschreiben:  $y = -0,085 x + 16,45$ ;  $r^2 = 0,256$ ;  $P = 0,0001$ ;  $n = 52$ . Kleinere Hummerweibchen zeigen also einen größeren Zuwachs als große, wobei es keine Rolle spielt, ob ein oder zwei Jahre zwischen zwei Häutungen liegen.

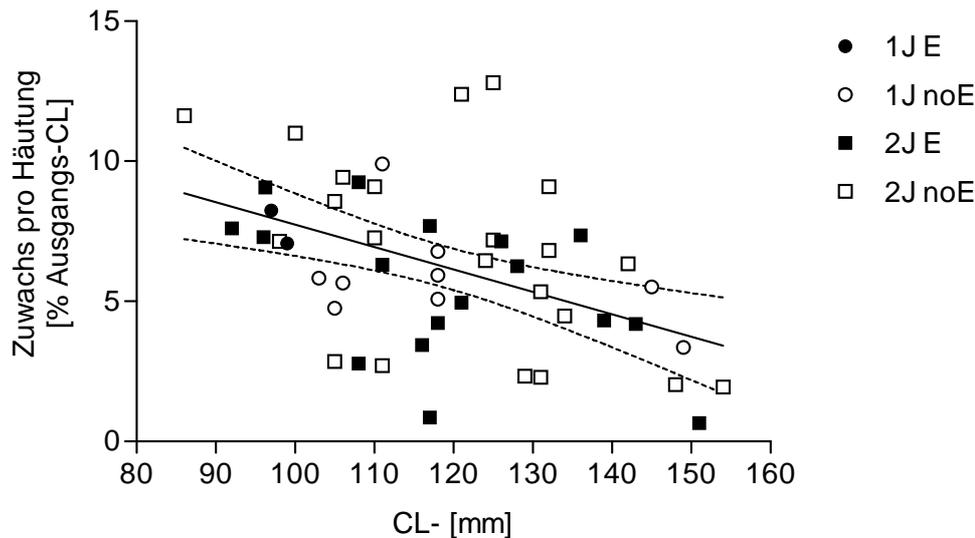


Abbildung 38: Abhängigkeit des prozentualen Carapaxlängenzuwachses pro Häutung geschlechtsreifer Hummerweibchen aus natürlichem Temperaturregime in Abhängigkeit von der Größe vor der Häutung. Gemeinsame Regression für ein- und zweijährigen Häutungsabstand mit und ohne Eiabgabe:  $y = -0,085x + 16,45$ ;  $r^2 = 0,256$ ;  $P = 0,0001$ ;  $n = 52$ . Abkürzungen: CL: Carapaxlänge, 1JE: einjähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 1JnoE: einjähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe, 2JE: zweijähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 2JnoE: zweijähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe

Ein weiterer Aspekt, den man beim Wachstum eines Weibchens betrachten muss, ist, ob das Tier sich im Jahr seiner Häutung reproduziert. Die Produktion von Oozyten ist ein energieaufwändiger Prozess, so dass Weibchen, die im Jahr der Häutung Eier produzieren, ihre Energie nur zum Teil in somatisches Wachstum investieren können. Zieht man für die Wachstumsanalyse in Betracht, ob das Weibchen im Jahr der Häutung Eier abgibt, so gilt der negative Zusammenhang zwischen Weibchengröße und relativem Wachstum nach wie vor, beide Gruppen unterscheiden sich jedoch nicht signifikant voneinander (Vergleich der Steigungen:  $P = 0,967$ ; Vergleich der Achsenabschnitte:  $P = 0,142$ ).

Geschlechtsreife Hummerweibchen wachsen also unabhängig davon, ob zwischen zwei Häutungen ein oder zwei Jahre liegen und auch unabhängig davon, ob sie im Jahr der Häutung auch Eier abgeben oder nicht. Der Carapaxlängenzuwachs hängt einzig von der Größe bei der Häutung eines Tieres ab, kleine *H. gammarus*-Weibchen wachsen stärker als große. Bezogen auf eigenes Wachstum bedeutet dies, dass es für ein Weibchen keine Vorteile bringt, sich nicht zu reproduzieren. Weiterhin gibt es im Folgejahr auch kein größeres Wachstum, wenn ein Tier sich in einem Jahr nicht häutet, es werden also keine zusätzlichen Reserven aufgebaut.

*Dauer des Häutungsintervalls*

In die Analyse der Häutungsintervalle gehen weniger Daten ein als in die des Wachstums, da diese Abstände erst nach der zweiten beobachteten Häutung bestimmt werden konnten. Im Temperaturjahresgang traten bei den untersuchten Tieren elf Häutungen in einjährigem und 16 Häutungen in zweijährigem Abstand auf.

Einjährige Häutungsabstände gab es bei Tieren zwischen 97 mm und 149 mm (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung: 115,4 mm  $\pm$  17,33 mm), zweijährige bei Weibchen zwischen 96 mm und 154 mm Carapaxlänge (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung: 124,88 mm  $\pm$  17,37 mm) (siehe Abbildung 39). Die beiden Gruppen unterschieden sich in der Größe nicht signifikant voneinander (t-Test:  $P = 0,177$ ). Das bedeutet, dass sich nach einem Jahr kleine Hummerweibchen nicht signifikant häufiger als große häuten.

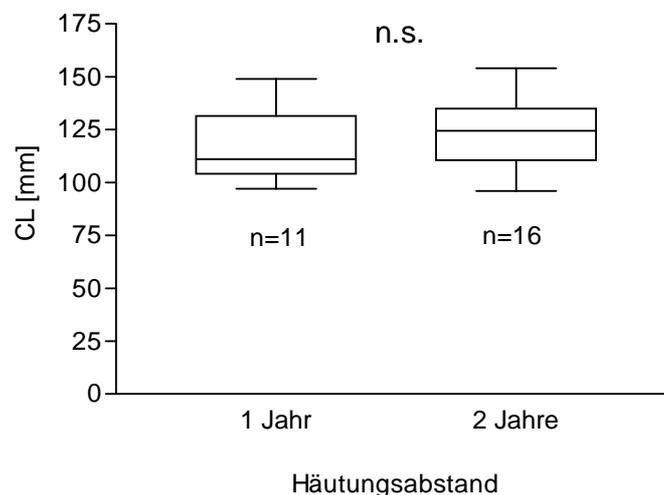


Abbildung 39: Carapaxlängen (Median, 25. und 75. Percentil, Minimum und Maximum) geschlechtsreifer Hummerweibchen aus natürlichem Temperaturregime, die sich im Abstand von ein oder zwei Jahren häuteten. Beide Gruppen unterschieden sich nicht signifikant voneinander (t-Test:  $P = 0,177$ ), n.s.: nicht signifikant

Abbildung 40 zeigt den Zusammenhang zwischen der Carapaxlänge im Temperaturjahresgang gehälterter *H. gammarus*-Weibchen und den Abständen zwischen zwei Häutungen. Die Dauer des Häutungsintervalls bei einjährigem Häutungsabstand nahm mit der Weibchengröße leicht zu ( $y = 1,83 x + 194,5$ ;  $r^2 = 0,364$ ;  $P = 0,049$ ;  $n = 11$ ), während dies bei Tieren, die sich nach zwei Jahren häuteten nicht der Fall war ( $y = -0,03 x + 699,7$ ;  $r^2 = 0,0001$ ;  $P = 0,969$ ;  $n = 16$ ). Die Steigungen der linearen Regressionen unterschieden sich dabei nicht signifikant voneinander ( $P = 0,086$ ), die y-Achsenabschnitte sehr wohl ( $P < 0,0001$ ). Bei einjährigem Häutungsabstand lagen im

Mittel  $406 \pm 53$  Tage ( $n = 11$ ) zwischen zwei Häutungen, bei zweijährigem Abstand waren es  $696 \pm 42$  Tage ( $n = 16$ ).

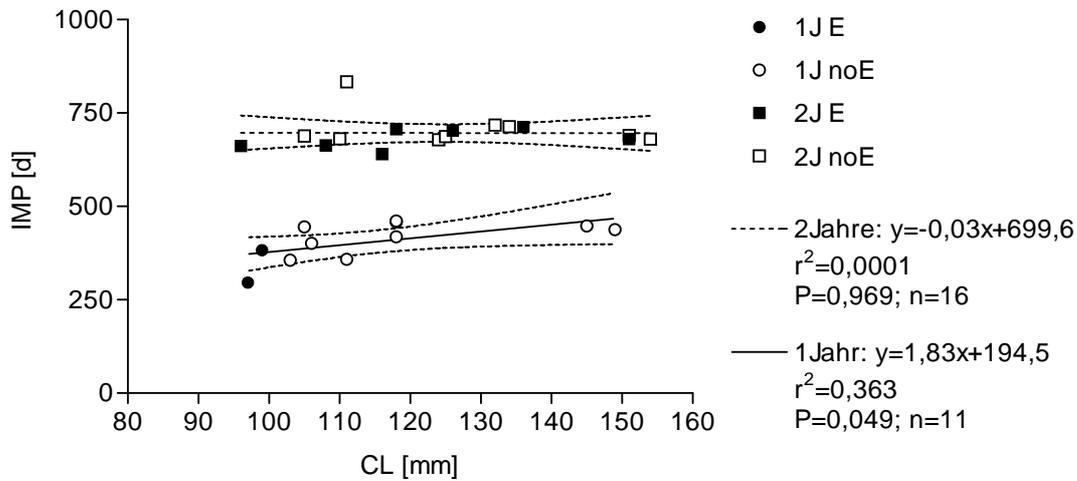


Abbildung 40: Häutungsintervalle (IMP) von Hummerweibchen, die unter natürlichen Temperaturbedingungen gehältert wurden, in Abhängigkeit von der Carapaxlänge (CL). Abkürzungen: 1 J E: einjähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 1 J noE: einjähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe, 2 J E: zweijähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 2 J noE: zweijähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe

Betrachtet man auch hier die Gruppen separat, je nachdem ob die Weibchen nach der Häutung Eier abgaben oder nicht, so ändert sich nichts an den Ergebnissen der Regressionsanalyse, da keine weiteren signifikanten Unterschiede auftraten.

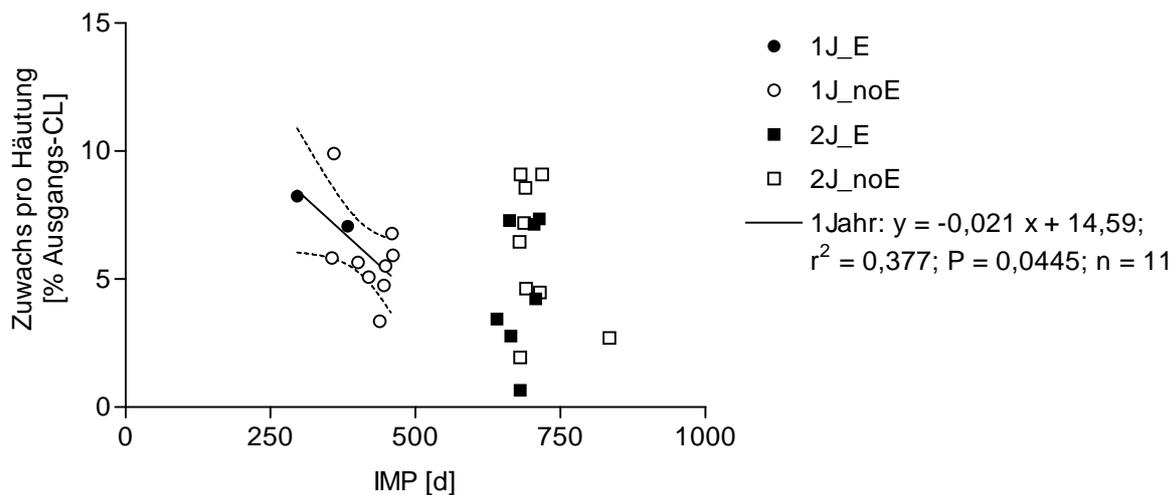


Abbildung 41: Relativer Carapaxlängenzuwachs in Abhängigkeit von der Dauer des Häutungsintervalls bei geschlechtsreifen Hummerweibchen aus dem Temperaturjahresgang

In Abbildung 41 ist der relative Zuwachs der Carapaxlänge in Abhängigkeit von der Dauer zwischen zwei Häutungen aufgetragen. Auch hier wurde unterschieden, ob ein

Weibchen im Jahr der Häutung Eier abgab oder nicht. Allerdings hatte eine Eiabgabe nach der Häutung keine statistisch signifikanten Auswirkungen auf das Wachstum, so dass die Daten für die Regressionen wieder kombiniert werden konnten. Während die Zuwächse bei zweijährigen Häutungsabständen sehr stark variierten und keine Zusammenhänge mit der Dauer des Häutungsintervalls erkennen ließen, waren beide Größen bei den einjährigen Häutungsabständen korreliert ( $r^2 = 0,377$ ,  $n = 11$ ). Tiere, bei denen mehr Tage zwischen zwei Häutungen lagen, wuchsen deutlich weniger als jene, deren Häutungsintervall kürzer war ( $y = -0,021 x + 14,59$ ;  $P = 0,0445$ ).

### Reproduktionserfolg

Geht man davon aus, dass die Energiereserven, die einem Weibchen zur Verfügung stehen, zwischen somatischem Wachstum und der Produktion von Nachkommen aufgeteilt werden, so müssen diese neben dem Wachstum ebenfalls abgeschätzt werden. Hierzu wurden die Larven gezählt, die ein Weibchen hervorgebracht hat.

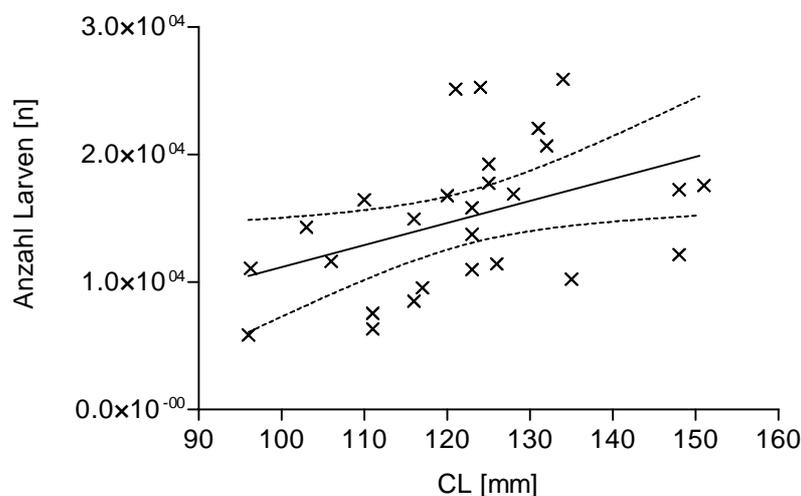


Abbildung 42: Larven pro Weibchen in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres. Lineare Regression:  $y = 173,1 CL - 6160$ ;  $r^2 = 0,188$ ;  $P = 0,02$ ;  $n = 27$

Betrachtet man die Anzahl abgegebener Larven aller untersuchten *H. gammarus*-Weibchen in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres (Abbildung 42), so stieg die Anzahl produzierter Larven proportional zur Weibchengröße an (lineare Regression:  $N = 173,1 CL - 6160$ ;  $r^2 = 0,188$ ;  $P = 0,024$ ;  $n = 27$ ).

Um herauszufinden, ob das somatische Wachstum eines Weibchens sich negativ auf die Anzahl produzierter Larven auswirkte, wurden die Larvenzahlen in Abhängigkeit vom

relativen Zuwachs des Weibchens bei der letzten Häutung aufgetragen (Abbildung 43). Hatte sich ein Weibchen im Jahr der Eiabgabe gehäutet, so war die Anzahl der Larven, die aus diesen Eiern schlüpfte, unabhängig vom Zuwachs des Muttertieres (lineare Regression:  $P = 0,884$ ). Es wurden dabei zwischen 7500 und 17000 Larven abgegeben. Lag dagegen die letzte Häutung ein Jahr vor der Eiabgabe, also zwei Jahre vor dem entsprechenden Larvenschlupf, so korrelierte die Anzahl der Larven signifikant mit dem Größenzuwachs des Muttertieres. Je mehr ein Weibchen an Größe zunahm, desto weniger Eier wurden parallel zum somatischen Wachstum nach der letzten Häutung produziert. Die Anzahl der Larven schwankte hier zwischen 6000 und 26000 Nachkommen. Der Zusammenhang lässt sich durch die lineare Funktion:  $N = -1736 CL + 28280$  ( $r^2 = 0,572$ ;  $P = 0,018$ ;  $n = 9$ ) beschreiben.

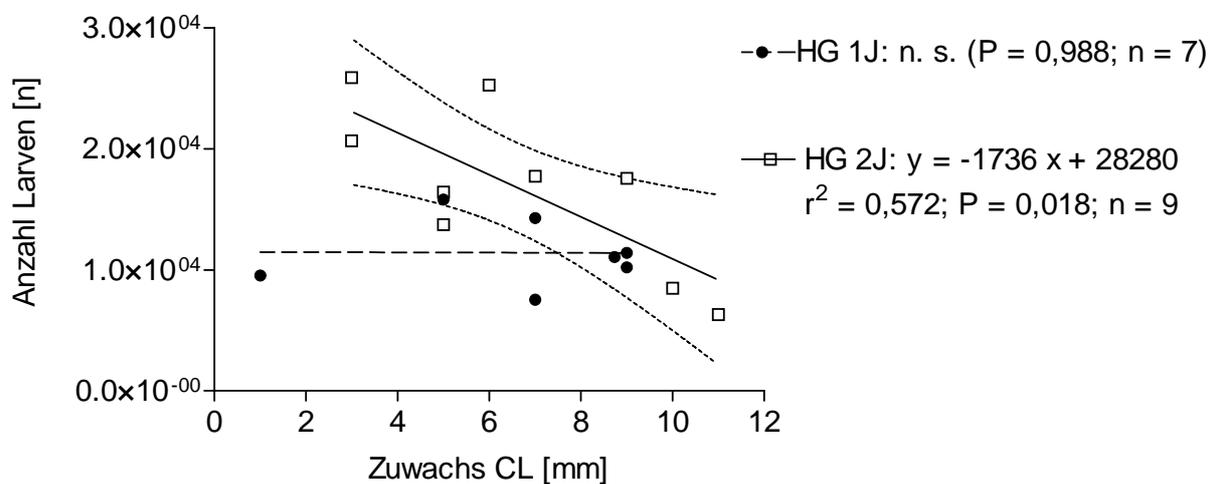


Abbildung 43: Anzahl Larven von Weibchen, deren Häutung 1 Jahr (HG 1J) bzw. 2 Jahre (HG 2J) vor der Larvenabgabe stattgefunden hat, in Abhängigkeit vom absoluten Größenzuwachs bei der letzten Häutung; CL: Carapaxlänge

#### 4.3.4 *H. gammarus*-Weibchen aus konstant 12 °C

##### *Zuwachs pro Häutung*

Acht geschlechtsreife Hummerweibchen wurden bei einer Wassertemperatur von konstant 12 °C gehältert, was knapp 1 °C über der Jahresdurchschnittstemperatur liegt. Die Carapaxlänge der Weibchen lag zwischen 87 mm und 147 mm. Die Tiere häuteten sich im Untersuchungszeitraum zwei oder drei Mal, insgesamt konnten 21 Häutungen beobachtet werden. Dabei wuchsen die Weibchen zwischen 1 mm und 12 mm, was einem Zuwachs von 0,8 % bis 13,8 % der Carapaxlänge vor der Häutung entspricht. In Abbildung 44 ist der prozentuale Zuwachs der Tiere pro Häutung in Abhängigkeit von

der Carapaxlänge vor der Häutung aufgetragen. Wie schon bei den Weibchen aus dem natürlichen Temperaturjahresgang sind beide Größen negativ korreliert, es besteht der folgende lineare Zusammenhang:  $y = -0,18 x + 26,90$ ;  $r^2 = 0,658$ ;  $P < 0,0001$ ;  $n = 21$ . Es konnten weder im Hinblick auf ein- bzw. zweijährige Häutungsabstände, noch bezüglich des Zeitpunktes der Eiabgabe nach der Häutung (im selben oder im Folgejahr) Unterschiede im Wachstum festgestellt werden, wobei bei acht aufgetretenen Häutungen entweder der Abstand zwischen zwei Häutungen oder die Eiabgabe nicht definiert werden konnten. Im ersten Fall war die Häutung die erste im Labor beobachtete, im zweiten wurden die Tiere aus technischen Gründen ausgesetzt, bevor klar war, ob sie im Jahr der Häutung noch Eier abgaben oder nicht.

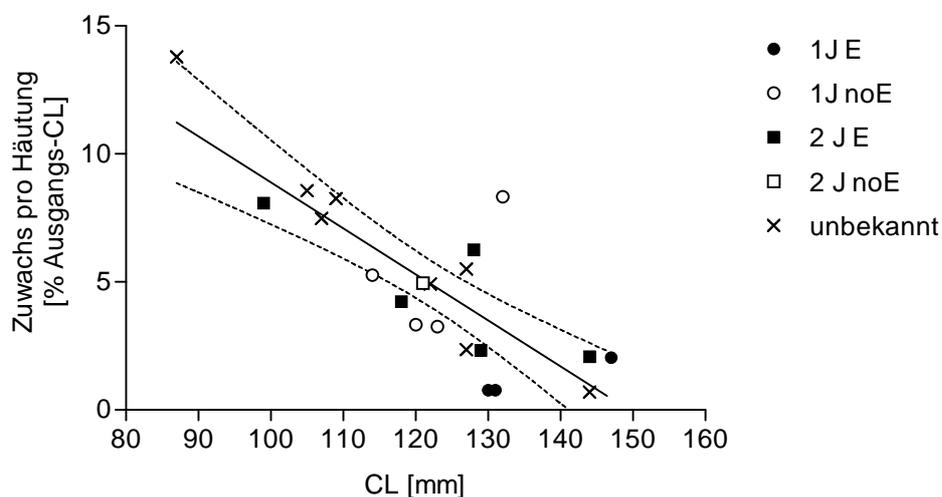


Abbildung 44: Abhängigkeit des prozentualen Carapaxlängenzuwachses pro Häutung geschlechtsreifer Hummerweibchen aus konstant 12 °C in Abhängigkeit von der Größe vor der Häutung. Gemeinsame Regression für ein- und zweijährigen Häutungsabstand mit und ohne Eiabgabe:  $y = -0,18 x + 26,90$ ;  $r^2 = 0,658$ ;  $P < 0,0001$ ;  $n = 21$ . Abkürzungen: CL: Carapaxlänge, 1 JE: einjähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 1 J noE: einjähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe, 2 JE: zweijähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 2 J noE: zweijähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe; unbekannt: entweder Häutungsabstand oder Eiabgabe unbekannt

#### *Dauer des Häutungsintervalls*

Bei einer konstanten Hälterungstemperatur von 12 °C wiesen die Tiere, die sich nach ein und zwei Jahren häuteten, keinen signifikanten Unterschied in der Carapaxlänge auf (Abbildung 45; t-Test:  $P=0,794$ ). Nach einem Jahr traten acht Häutungen bei Weibchen zwischen 107 mm und 147 mm Carapaxlänge auf (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung: 125,5 mm  $\pm$  12,3 mm). Bei sieben Tieren betrug der Häutungsabstand zwei Jahre, sie waren zwischen 99 mm und 144 mm groß (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung: 123,7 mm  $\pm$  13,7 mm).

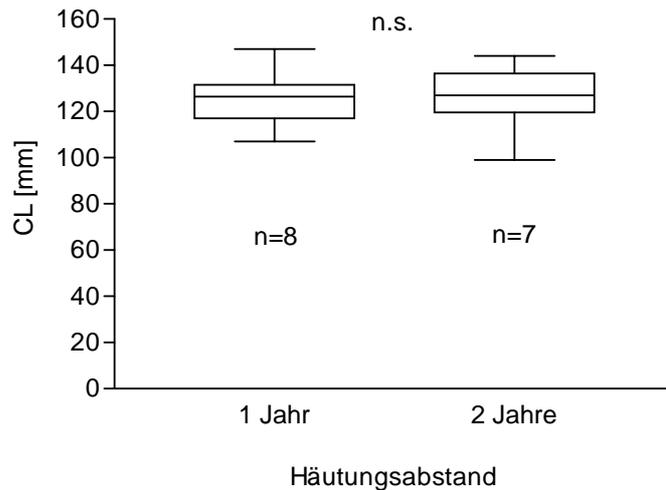


Abbildung 45: Carapaxlängen (Median, 25. und 75. Perzentil, Minimum und Maximum) geschlechtsreifer Hummerweibchen aus konstant 12 °C, die sich im Abstand von ein oder zwei Jahren häuteten. Beide Gruppen unterschieden sich nicht signifikant voneinander (t-Test: P = 0,794), n.s.: nicht signifikant

Abbildung 46 zeigt, dass es bei konstant 12 °C Hälterungstemperatur keinen linearen Zusammenhang zwischen der Carapaxlänge der Weibchen und der Dauer des Häutungsintervalls gab. Die Ergebnisse der Regressionsanalyse lauten für einjährige Häutungsabstände  $y = 0,766 x + 267,2$ ;  $r^2 = 0,040$ ;  $P = 0,637$ ;  $n = 8$ ; für zweijährige Häutungsabstände:  $y = 0,585 x + 592,6$ ;  $r^2 = 0,040$ ;  $P = 0,655$ ;  $n = 7$ . Löst man diese Gleichungen für die mittlere Größe der Weibchen auf, so ergibt sich ein mittlerer Häutungsabstand von 372 Tagen für einjährige Häutungsabstände und 665 Tagen für zweijährige.

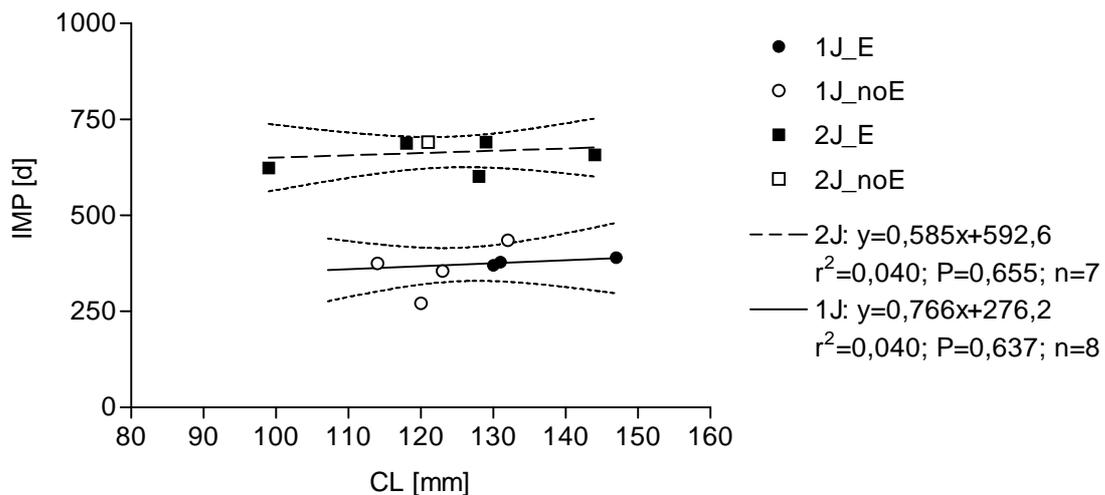


Abbildung 46: Häutungsintervalle (IMP) von Hummerweibchen, die bei konstant 12 °C gehältert wurden, in Abhängigkeit von der Carapaxlänge (CL). Abkürzungen: 1J E: einjähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 1J noE: einjähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe, 2J E: zweijähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 2J noE: zweijähriger Häutungsabstand ohne anschließende Eiabgabe

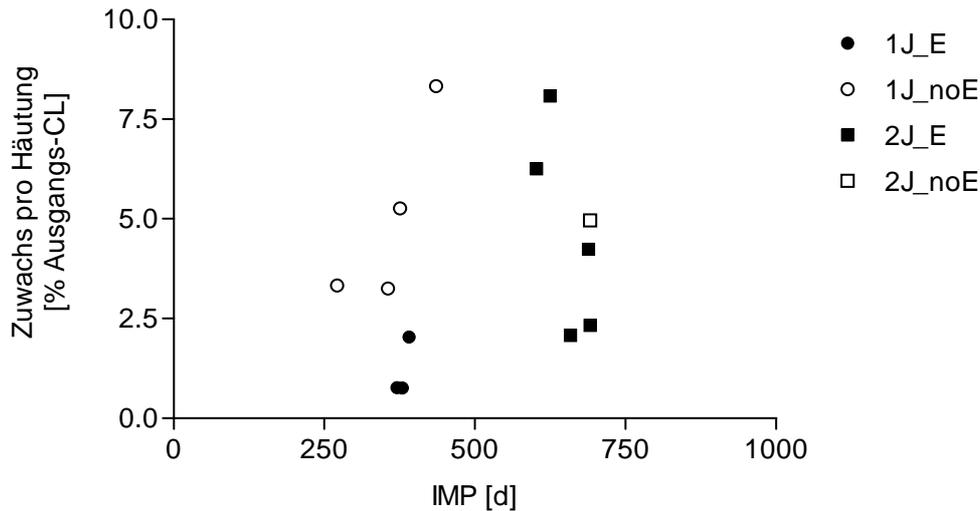


Abbildung 47: Relativer Carapaxlängenzuwachs in Abhängigkeit von der Dauer des Häutungsintervalls bei geschlechtsreifen Hummerweibchen aus konstant 12 °C

In Abbildung 47 ist der relative Zuwachs der Carapaxlänge in Abhängigkeit von der Dauer zwischen zwei Häutungen aufgetragen. Auch hier wurde unterschieden, ob ein Weibchen im Jahr der Häutung Eier abgab oder nicht. Im Gegensatz zu den Tieren aus dem Temperaturjahresgang ließen sich bei konstant 12 °C Hälterungstemperatur keine linearen Zusammenhänge zwischen der Dauer des Häutungsintervalls und dem Zuwachs feststellen. Allerdings fällt auf, dass der Zuwachs der Tiere mit einjährigem Häutungsintervall größer war, wenn keine Eier abgegeben wurden. Diese Gruppe nahm durchschnittlich 5,1 % der ursprünglichen Carapaxlänge bei einer Häutung zu, während die Zunahme bei Tieren mit Eiabgabe im Jahr der Häutung mit 1,2 % signifikant kleiner war (t-Test:  $P = 0,045$  für  $n = 4$  Tiere ohne und  $n = 3$  Tiere mit Eiabgabe).

#### 4.3.5 *H. gammarus*-Weibchen aus konstant 18 °C

##### *Zuwachs pro Häutung*

Sechs Hummerweibchen wurden bei einer konstanten Temperatur von 18 °C gehältert, was ungefähr der mittleren Wassertemperatur bei Helgoland im Sommer entspricht. Die Tiere hatten eine Carapaxlänge zwischen 94 mm und 144 mm und häuteten sich im Untersuchungszeitraum zwei bis fünf Mal. Es traten somit 22 Häutungen auf, bei denen die Tiere zwischen 4 mm und 13 mm wuchsen. Das entspricht einer Zunahme von 3 % bis 12 % der Ausgangslänge. Alle Tiere aus 18 °C gaben im Jahr der Häutung auch Eier ab, bis auf zwei Ausnahmen häuteten sie sich im einjährigen Abstand. In Abbildung 48

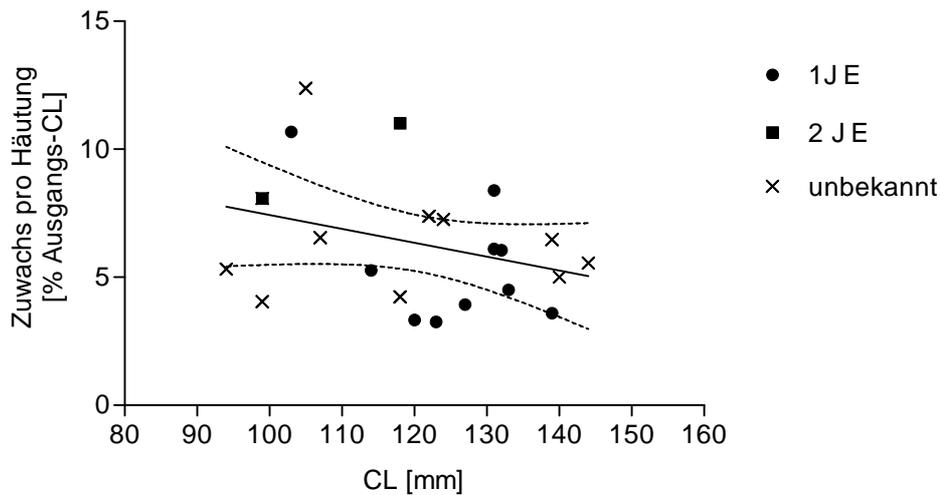


Abbildung 48: Abhängigkeit des prozentualen Carapaxlängenzuwachses pro Häutung geschlechtsreifer Hummerweibchen aus konstant 18 °C in Abhängigkeit von der Größe vor der Häutung. Gemeinsame Regression für ein- und zweijährigen Häutungsabstand mit und ohne Eiabgabe:  $y = -0,05 x + 12,85$ ;  $r^2 = 0,099$ ;  $P = 0,154$ ;  $n = 22$ . Abkürzungen: CL: Carapaxlänge, 1 J E: einjähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 2 J E: zweijähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe; unbekannt: entweder Häutungsabstand oder Eiabgabe unbekannt

sind auch die Zuwächse von Tieren mit aufgetragen, bei denen der Häutungsabstand bzw. der Abstand der Eiabgabe zur Häutung nicht definiert werden konnte (s. Hälterungstemperatur von 12 °C). Anders als bei den beiden anderen Hälterungstemperaturen war der Zuwachs pro Häutung bei den Weibchen aus konstant 18 °C größenunabhängig (lineare Regression:  $r^2 = 0,099$ ;  $P = 0,154$ ;  $n = 22$ ). Im Durchschnitt betrug der Zuwachs der Carapaxlänge 6,6 % der Ausgangsgröße pro Häutung.

#### *Dauer des Häutungsintervalls*

Vergleicht man die Carapaxlängen der Weibchen, die sich nach ein bzw. zwei Jahren häuteten (Abbildung 49), so gab es auch bei der hohen Hälterungstemperatur keinen signifikanten Unterschied zwischen beiden Gruppen (t-Test:  $P = 0,07$ ). Kleine Weibchen häuteten sich also nicht häufiger als große bereits nach einem Jahr, wobei auffällt, dass insgesamt lediglich zwei Mal eine Häutung erst nach zwei Jahren auftrat.

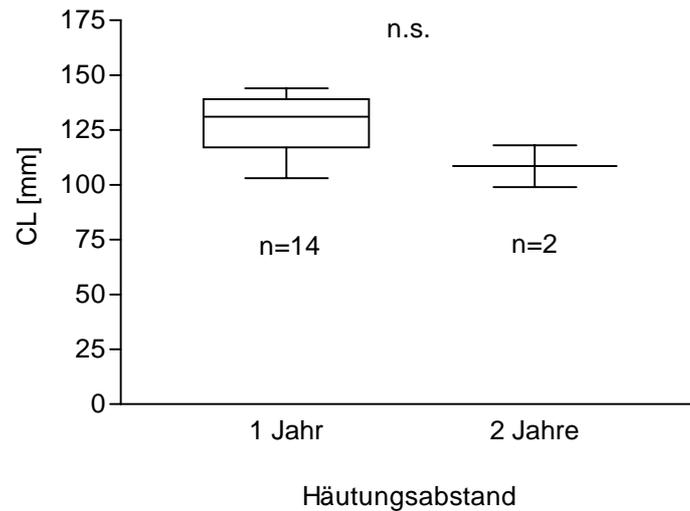


Abbildung 49: Carapaxlängen (Median, 25. und 75. Percentil, Minimum und Maximum) geschlechtsreifer Hummerweibchen aus konstant 18 °C, die sich im Abstand von ein oder zwei Jahren häuteten. Beide Gruppen unterschieden sich nicht signifikant voneinander (t-Test: P = 0,068), n.s.: nicht signifikant

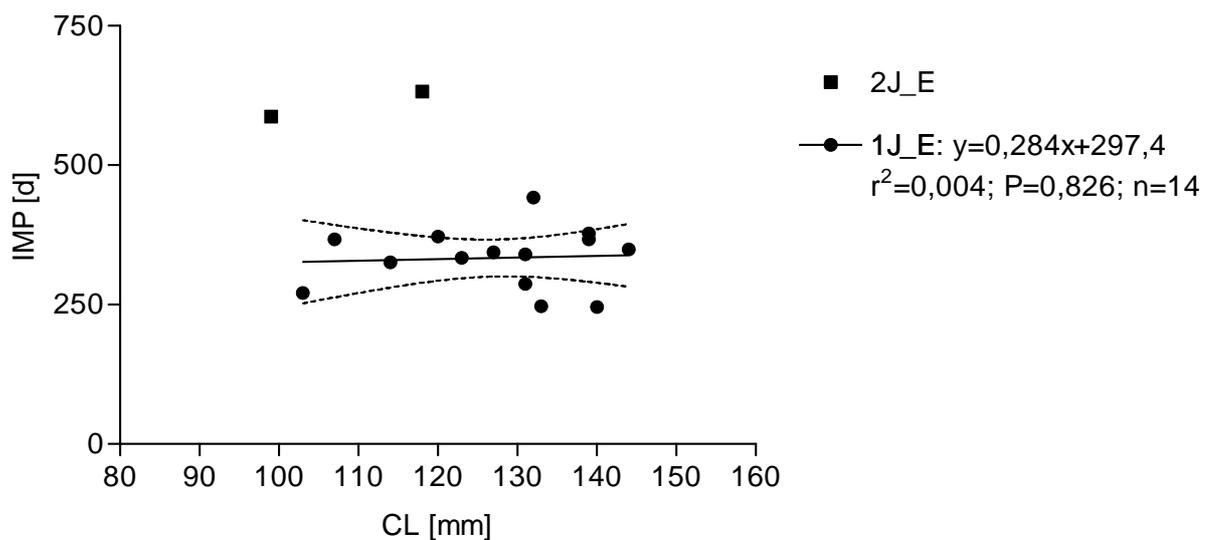


Abbildung 50: Häutungsintervalle (IMP) von Hummerweibchen, die bei konstant 18 °C gehältert wurden, in Abhängigkeit von der Carapaxlänge (CL). Abkürzungen: 1 J E: einjähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe, 2 J E: zweijähriger Häutungsabstand mit anschließender Eiabgabe

In Abbildung 50 ist die Dauer zwischen zwei Häutungen (getrennt nach ein- und zweijährigen Abständen) in Abhängigkeit von der Größe des Weibchens aufgetragen. Sie war unabhängig von der Größe eines Weibchens (lineare Regression:  $r^2 = 0,004$ ) und betrug bei einjährigem Häutungsabstand durchschnittlich 330 Tage. Lagen zwei Jahre zwischen zwei Häutungen, lag die Intervalldauer bei 610 Tagen.

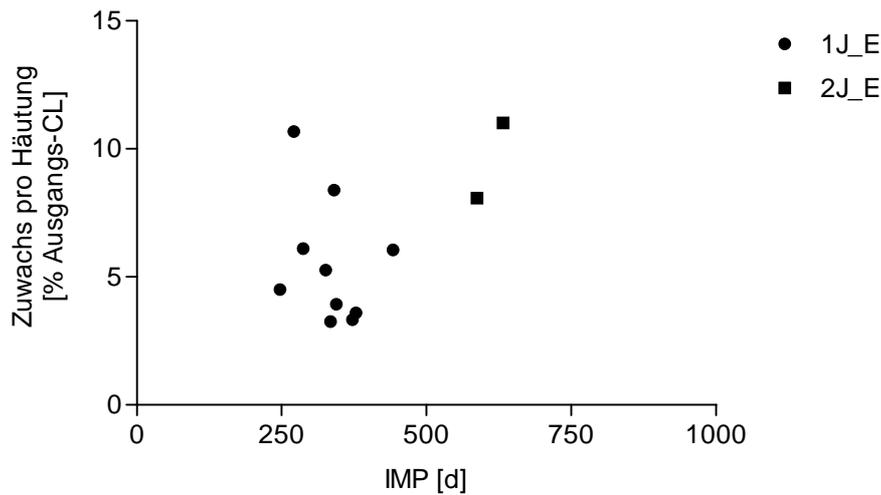


Abbildung 51: Relativer Carapaxlängenzuwachs in Abhängigkeit von der Dauer des Häutungsintervalls bei geschlechtsreifen Hummerweibchen aus konstant 18 °C

Betrachtet man den Zuwachs bei der Häutung in Abhängigkeit von der Dauer des Häutungsintervalls bei den *H. gammarus*-Weibchen aus konstant 18 °C (Abbildung 51), so lassen sich zwischen beiden Größen keine Zusammenhänge feststellen.

#### 4.3.6 Reproduktionsschemata

Neben dem Wachstum wurde bei den gehälterten *H. gammarus*-Weibchen auch die Reproduktion untersucht. Die für die Reproduktion bedeutsamen Prozesse sind die Häutung mit anschließender Paarung, die Eiabgabe und die Larvenabgabe. Diese Parameter wurden bei den Weibchen aus den drei verschiedenen Temperaturregimen aufgenommen, so dass die Weibchen anschließend den unterschiedlichen Reproduktionsschemata nach Bertran und Lorec (1986; s. Einleitung) zugeordnet werden konnten.

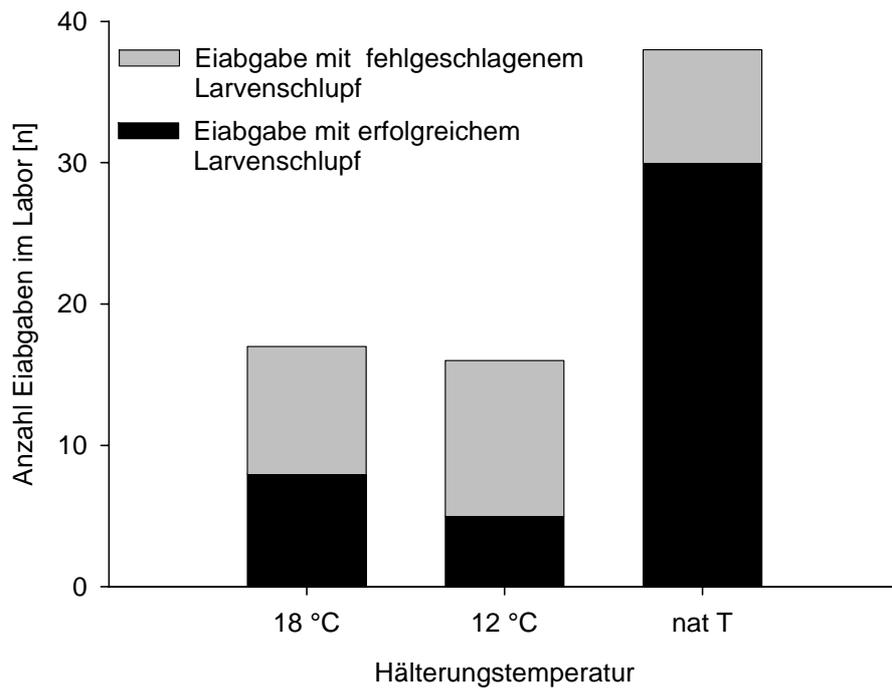


Abbildung 52: Reproduktionserfolge der im Labor bei verschiedenen Temperaturen gehaltenen Hummerweibchen. 18 °C: konstant 18 °C; 12 °C: konstant 12 °C; AT: natürlicher Temperaturjahresgang

Der Reproduktionserfolg unterschied sich für die verschiedenen Hälterungstemperaturen (Abbildung 52). Im natürlichen Temperaturjahresgang schlüpften aus fast 80 % der Eier, die im Labor abgegeben wurden, erfolgreich Larven. Bei den konstanten Hälterungstemperaturen war diese Rate mit knapp 50 % bei 18 °C und gut 30 % bei 12 °C deutlich geringer.

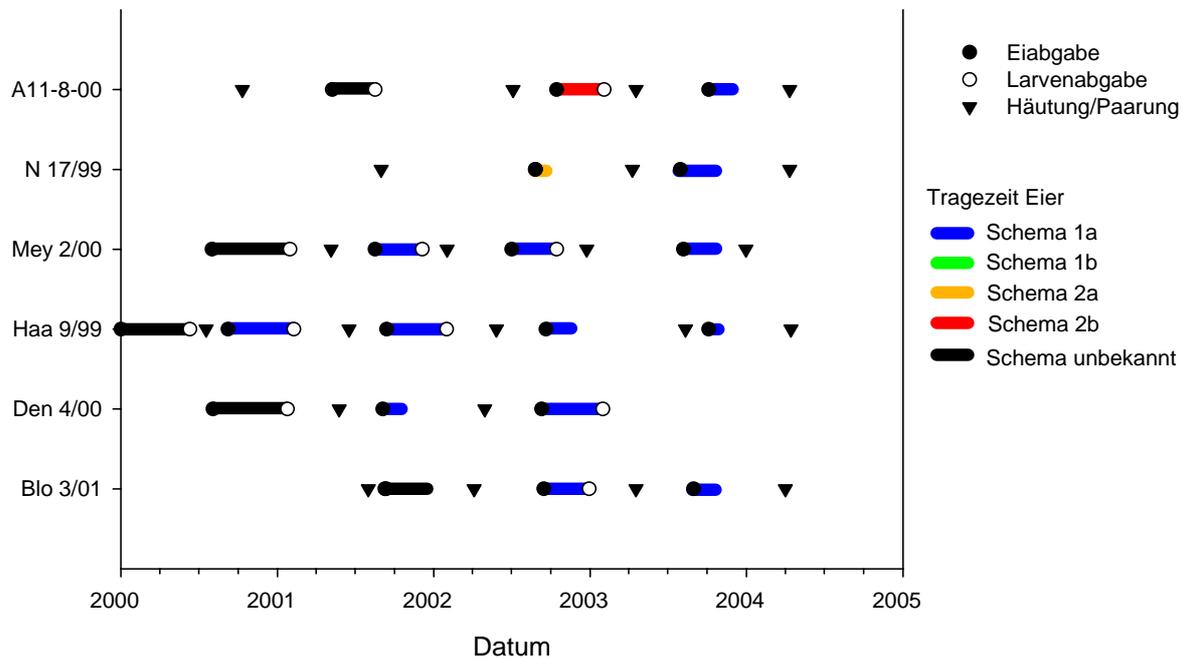


Abbildung 53: Reproduktionsschemata von *H. gammarus*-Weibchen aus konstant 18 °C

Bei konstant 18 °C fanden bis auf zwei Ausnahmen alle Reproduktionsprozesse im selben Jahr statt (Abbildung 53). Nach einer Larvenabgabe häuteten und paarten sich die Tiere also und auch die Eier wurden zeitnah abgegeben. Bei dieser hohen Temperatur war die Embryonalentwicklung verkürzt und dauerte  $114 \pm 20$  Tage. Durch die konstant hohe Hälterungstemperatur wurde zusätzlich die Kopplung der Reproduktionsprozesse dahingehend aufgehoben, dass nicht mehr eindeutig zu erkennen war, ob eine Häutung eher zeitnah zur Larvenabgabe oder zur Eiabgabe lag. Zwischen zwei Eiabgaben lag immer eine Häutung, das Schema 1 b trat also überhaupt nicht auf.

Betrachtet man die Weibchen aus konstant 12 °C (Abbildung 54), so fällt zunächst auf, dass der überwiegende Teil (70 %, s. Abbildung 52, Abbildung 55) der abgegebenen Eier nicht erfolgreich schlüpfte.

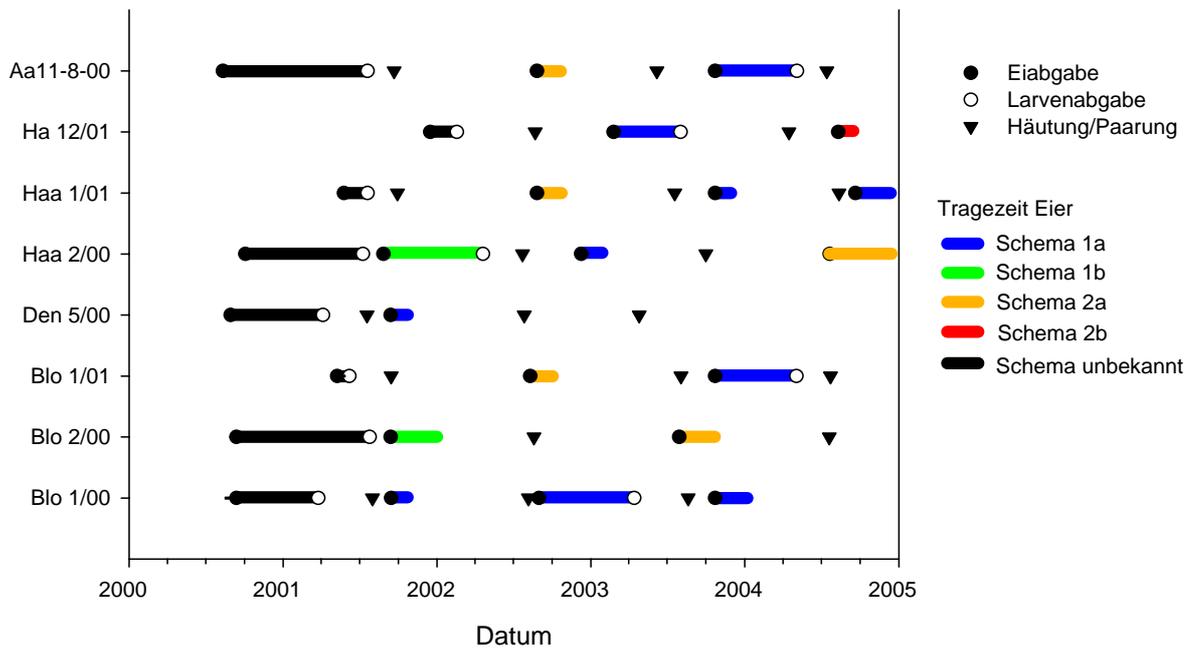


Abbildung 54: Reproduktionsschemata von *H. gammarus*-Weibchen aus konstant 12 °C

Anders als bei konstant 18 °C traten aber sowohl zweijährige Reproduktionsschemata (1/3 der Schemata, s. Abbildung 55) als auch das Schema 1 b (zwei Eiabgaben ohne dazwischen liegende Häutung) auf. Dabei war kein eindeutiger Trend zu erkennen, ob bei einem bestimmten Schema die Eier besonders häufig nicht bis zum erfolgreichen Larenschlupf heranreifen.

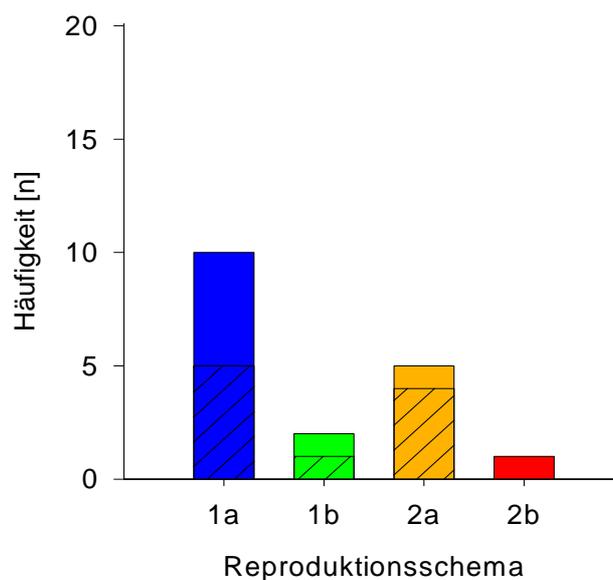


Abbildung 55: Häufigkeit der bei Reproduktionsschemata bei konstant 12 °C; schraffiert: Eier gingen während der Embryonalentwicklung verloren

In Abbildung 56 sind die Reproduktionsprozesse aller Weibchen aus dem natürlichen Temperaturjahresgang dargestellt. Wenn die Weibchen lange genug in der Hälterung waren, konnte das Reproduktionsschema definiert werden. Die verschiedenen Schemata sind dann farblich gekennzeichnet.

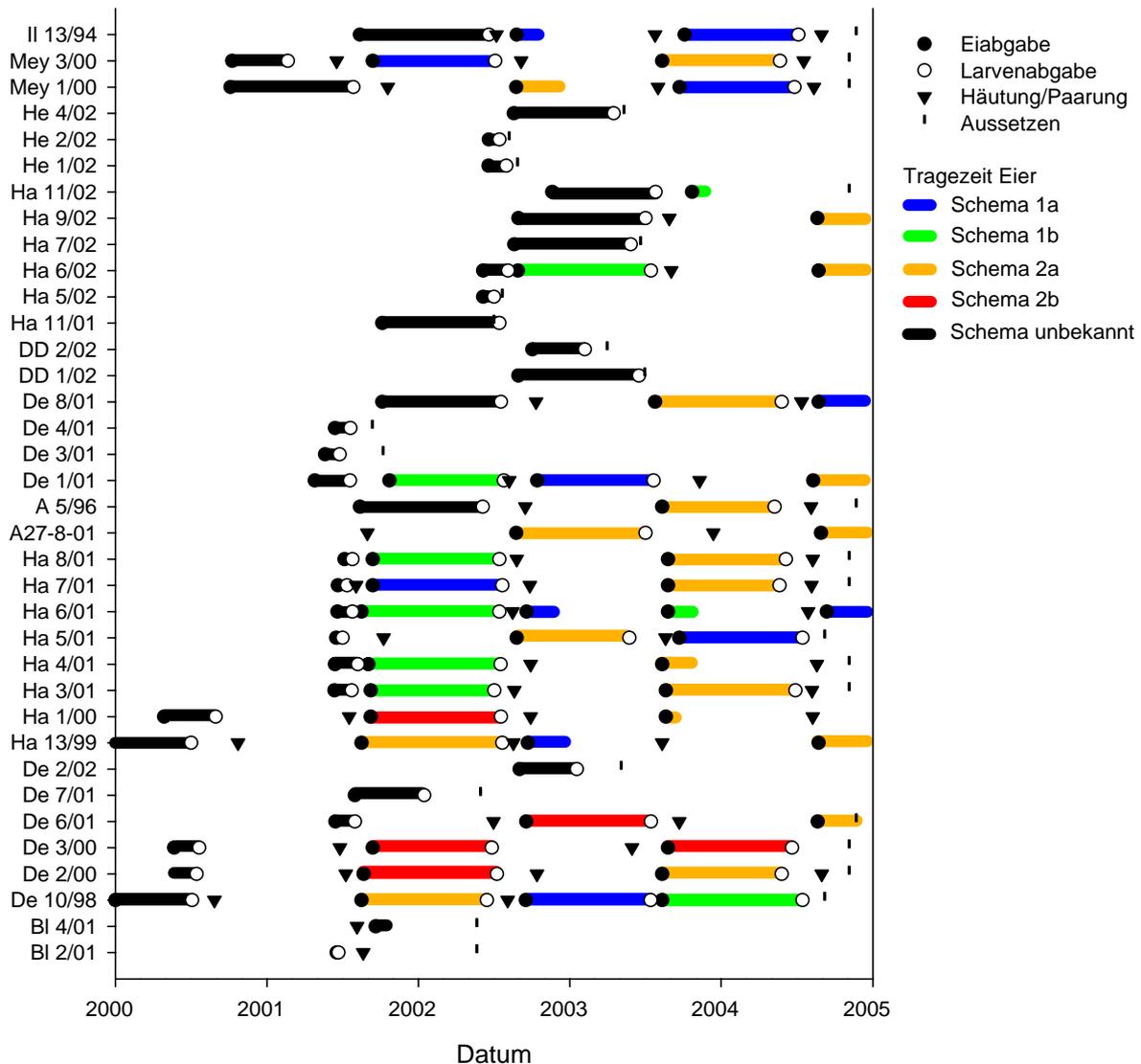


Abbildung 56: Reproduktionsschemata von *H. gammarus*-Weibchen aus natürlichem Temperaturregime.

Am häufigsten trat das Schema 2 a auf (s. Abbildung 57), es konnte 20 Mal beobachtet werden. Zwölf Mal wurde nach dem Schema 1 a reproduziert und acht Mal gaben Weibchen Eier ohne Häutung im Jahr der Larvenabgabe ab (Schema 1 b). Am seltensten konnte das Schema 2 b mit fünf Mal beobachtet werden. Hier schlüpften aus allen abgegebenen Bruten erfolgreich Larven, während bei den drei anderen Schemata zwischen ein und drei Mal die Embryonalentwicklung nicht erfolgreich beendet wurde.

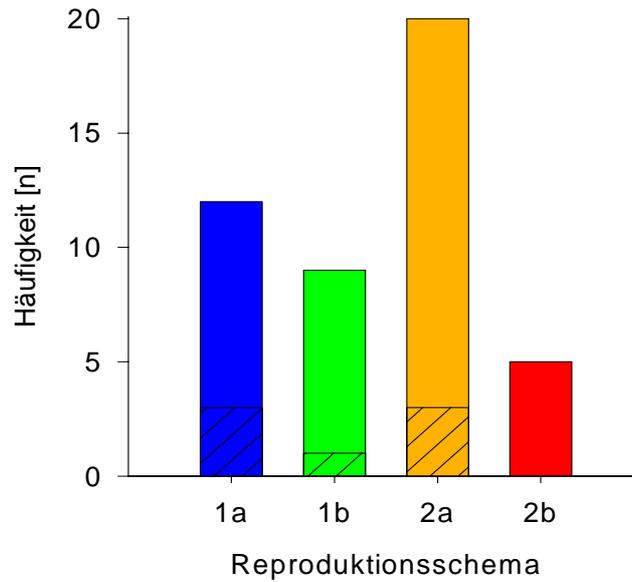


Abbildung 57: Häufigkeit der Temperaturjahresgang aufgetretenen Reproduktionsschemata; schraffiert: Eier gingen während der Embryonalentwicklung verloren

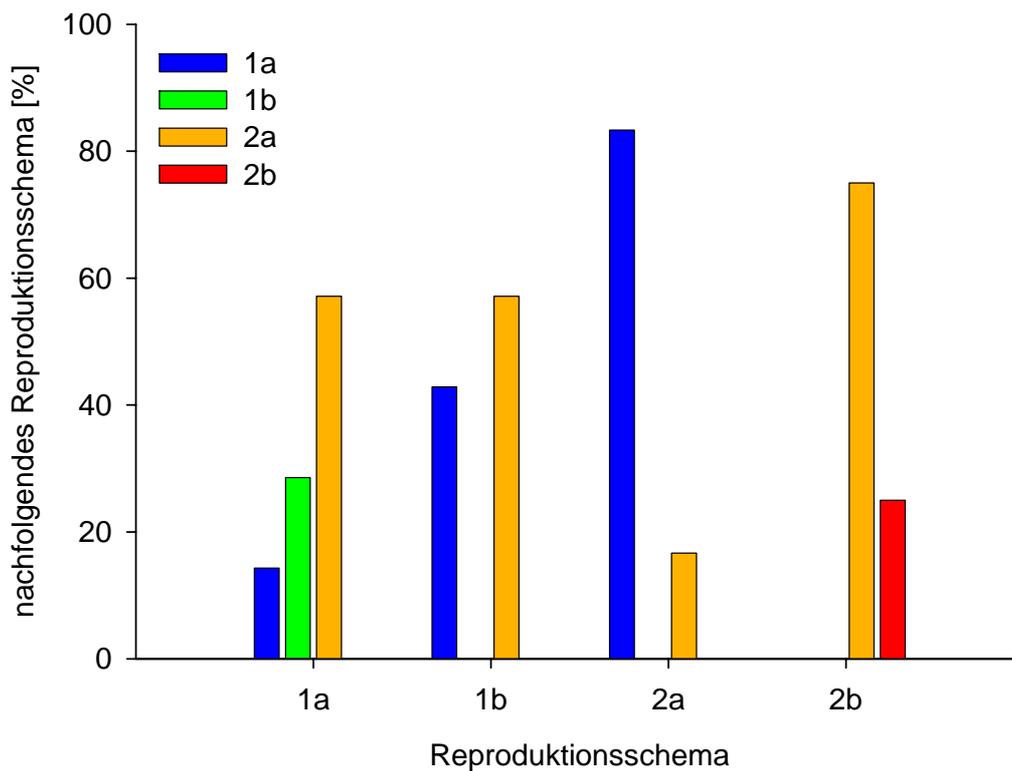


Abbildung 58: Reihenfolge der Reproduktionsschemata von *H. gammarus*-Weibchen aus dem natürlichen Temperaturjahresgang

In Abbildung 58 ist die Reihenfolge der Reproduktionsschemata dargestellt. Auf Schema 1 a folgte lediglich zu 14 % wieder das Schema 1 a, zu 29 % das Schema 1 b und zum überwiegenden Teil (57 %) das Schema 2 a. Das Schema 1 b trat nie zweimal

nacheinander auf, wurde zu 43 % vom Schema 1 a und zu 57 % von 2 a gefolgt, es kam also im Jahr der Larvenabgabe immer auch zu einer Häutung. Auf das Schema 2 a folgte mehrheitlich das Schema 1 a (83 %), zu 17 % wiederum 2 a. Nach dem Schema 2 b trat zu 75 % das Schema 2 a auf, ein Mal (25 %) das Schema 2 b.

In Abbildung 59 ist die Größe der Hummerweibchen aus den verschiedenen Reproduktionsschemata dargestellt. Dabei gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den vier Gruppen (Einweg-ANOVA:  $P = 0,181$ ), große Weibchen reproduzierten also nicht nach anderen Mustern als kleine.

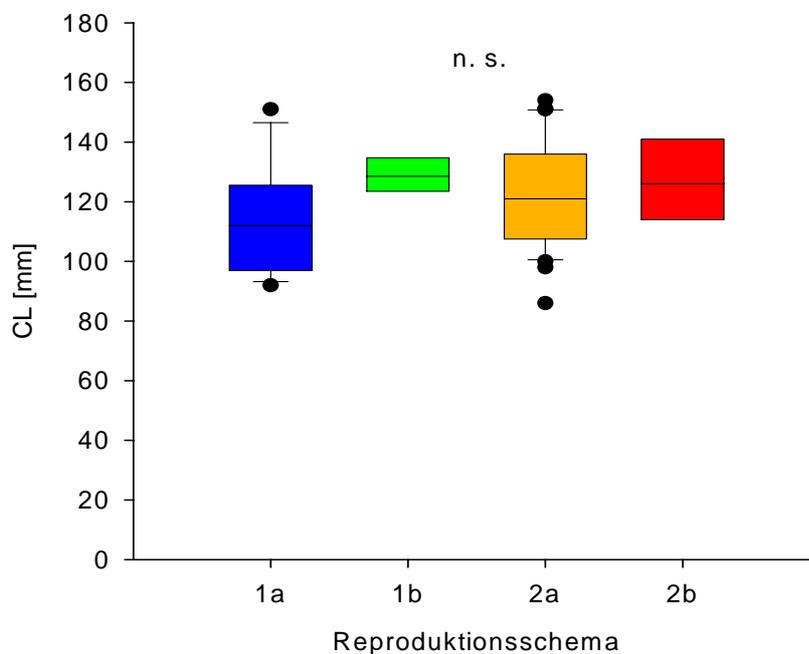


Abbildung 59: Carapaxlänge von *H. gammarus*-Weibchen aus natürlichem Temperaturjahresgang, die nach verschiedenen Schemata reproduzierten

Anschließend wurde das zeitliche Auftreten der Reproduktionsprozesse nach Schemata getrennt aufgetragen (Abbildung 60, Tabelle 8). Betrachtet man zunächst den Zeitpunkt der Larvenabgabe, die einem Reproduktionsschema voranging, so fand diese signifikant früher statt, wenn nach der Larvenabgabe eine Häutung auftrat (Schema 1 a und 2 a), als wenn ein Weibchen im Jahr der Larvenabgabe ohne Häutung wieder Eier abgab (Schema 1 b). Häutete sich ein Weibchen erst im Folgejahr (Schema 2 b), so unterschied sich der Zeitpunkt der Larvenabgabe nicht von den anderen Gruppen.

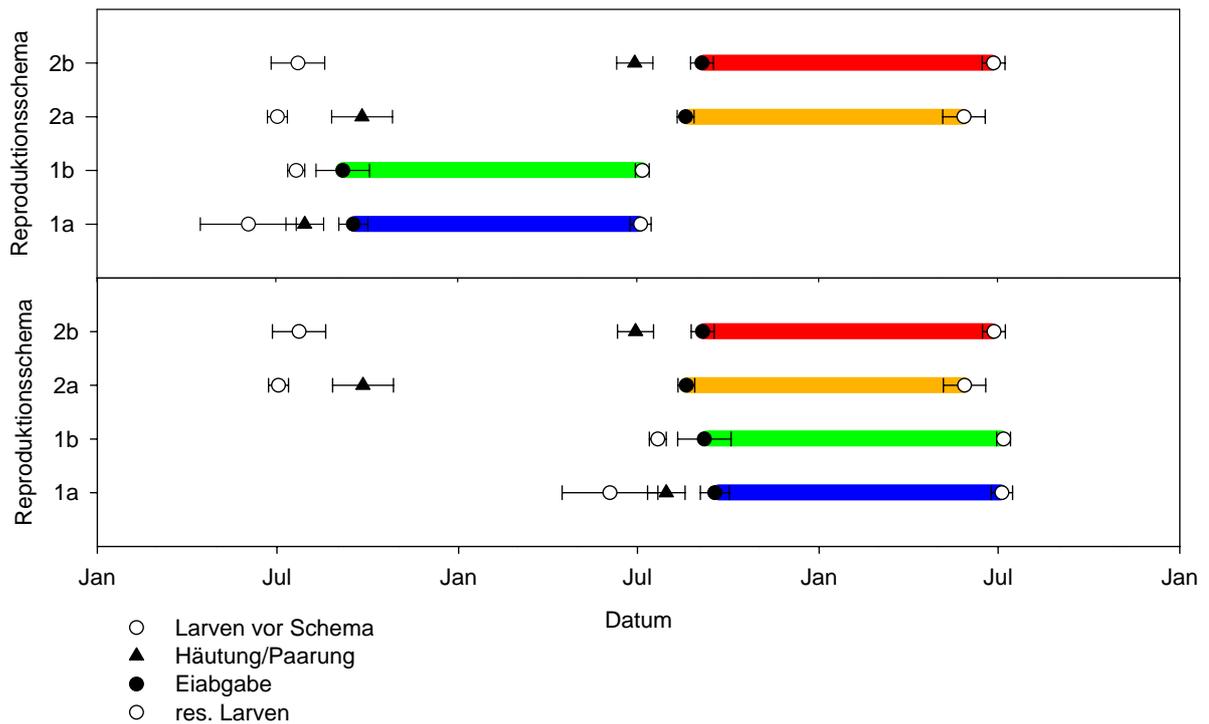


Abbildung 60: Zeitliches Auftreten der Reproduktionsprozesse von *H. gammarus*-Weibchen aus dem Temperaturjahresgang nach Schemata getrennt. Signifikante Unterschiede: s. Tabelle 8

Tabelle 8: Zeitliches Auftreten der Reproduktionsprozesse bei den vier Reproduktionsschemata von *H. gammarus*-Weibchen aus dem Temperaturjahresgang. Abkürzungen: L: Larvenabgabe; HG: Häutung; E: Eiabgabe

	Mittel [Datum]	STABW [d]	Min [Datum]	Max [Datum]	n	Signifikanz
L vor 1a	17.06.	26,1	11.05.	17.07.	8	a
L vor 1b	21.07.	8,6	06.07.	01.08.	8	b
L vor 2a	02.07.	10,1	10.06.	19.07.	18	a
L vor 2b	23.07.	27,0	20.06.	25.08.	4	a, b
HG 1a	30.07.	18,9	18.06.	20.08.	12	a
HG 1b	-	-	-	-	-	-
HG 2a	26.09.	30,7	12.08.	13.12.	19	b
HG 2b	29.06.	18,3	31.05.	18.07.	5	a
E 1a	17.09.	14,7	23.08.	15.10.	12	a
E 1b	06.09.	27,1	12.08.	23.10.	9	a, b
E 2a	19.08.	8,5	26.07.	31.08.	19	b
E 2b	05.09.	11,6	22.08.	18.09.	5	a, b
L 1a	04.07.	10,7	18.06.	16.07.	7	a
L 1b	06.07.	7,0	25.06.	17.07.	7	a
L 2a	28.05.	21,4	06.05.	11.07.	11	b
L 2b	26.06.	11,5	10.06.	07.07.	5	a, b

Gaben Hummerweibchen im Jahr der Häutung noch Eier ab (Schema 1 a und 2 b), so häuteten sie sich signifikant früher als die Weibchen, bei denen die Eiabgabe erst im Folgejahr stattfand (Schema 2 a).

Der Zeitpunkt der Eiabgabe unterschied sich lediglich bei den Schemata 1 a und 2 a. Bei der ersten Gruppe fanden alle Reproduktionsprozesse im selben Jahr statt, so dass die Eiabgabe sehr spät lag, während Weibchen aus dem Schema 2 a sich im Sommer der Eiabgabe weder gehäutet noch Larven abgegeben hatten.

Aus der frühen Eiabgabe der Weibchen, die nach dem Schema 2 a reproduzierten, resultierte eine signifikant frühere Larvenabgabe als bei den beiden einjährigen Reproduktionsschemata. Die Zeitpunkte der anderen Schemata unterschieden sich nicht voneinander.

#### 4.4 DISKUSSION

In diesem Kapitel wurden das Wachstum und die Reproduktion von *Homarus gammarus*-Weibchen der Helgoländer Population untersucht. Die grundlegende Frage, die mit dieser Arbeit beantwortet werden sollte, ist, ob die unterschiedlichen Reproduktionszyklen unterschiedliche Strategien darstellen, die aufgrund der wechselnden Bedingungen stabil nebeneinander vorkommen können, oder ob die Schemata nur aufgrund widriger Bedingungen auftreten und suboptimal sind. Im ersten Fall würde man erwarten, dass es in jeder Strategie gewisse Vorteile gibt (höheres Wachstum, höhere Reproduktion), im zweiten Fall, dass unter optimalen Bedingungen nur ein einziger Zyklustyp auftreten würde. Dazu wurden geschlechtsreife Hummerweibchen im natürlichen Temperaturjahresgang und bei konstant 12 °C (etwas über dem Jahresmittel) bzw. konstant 18 °C (Sommerwassertemperatur) im Labor gehältert. Weiterhin sollte untersucht werden, welche Hälterungsbedingungen im Hinblick auf eine möglichst effektive Zucht von Hummern optimal sind.

##### *Wachstum*

Im untersuchten Größenbereich gab es einen signifikant positiven linearen Zusammenhang zwischen der Carapaxlänge und dem Frischgewicht bzw. der Gesamtlänge eines Hummerweibchens. Die Carapaxlänge wurde als Maß für das Wachstum benutzt, da sich die Gesamtlänge schwieriger messen lässt (das Abdomen kann unterschiedlich ausgestreckt sein) und das Frischgewicht durch anhaftendes Wasser verfälscht werden kann (Gallagher et al. 1984). Direkt bei der Häutung wird das Wachstum für das gesamte nächste Stadium festgelegt, da der Panzer schnell aushärtet und das Längenwachstum somit auf diesen Zeitpunkt beschränkt ist. Das somatische Wachstum eines Hummers erfolgt erst im Anschluss an die Häutung. Zunächst wird die neue Größe durch Aufnahme von Wasser erreicht, das erst nach und nach durch den Aufbau körpereigener Substanzen ersetzt wird. Als Alternative zur Längenbestimmung scheint somit nur die Verwendung des Trockengewichts sinnvoll zu sein, denn dieses böte die Möglichkeit zu messen, mit welcher Geschwindigkeit das somatische Wachstum voranschreitet. Allerdings steht diese zerstörende Methode nicht zur Debatte, da die Tiere anschließend nicht mehr für weitere Untersuchungen zur Verfügung stünden.

Der Zuwachs bei einer Häutung war unter den verschiedenen Hälterungsbedingungen ähnlich. Jedoch war der Abstand zwischen zwei Häutungen (**Intermoult period**, IMP) bei

einer durchgehenden Sommerwassertemperatur kürzer als bei Tieren, die unter natürlichen Temperaturbedingungen bzw. bei einer konstanten Temperatur, die ungefähr dem Jahresdurchschnitt entsprach, gehältert wurden. Bei den beiden letzten Gruppen traten häufig nur alle zwei Jahre Häutungen auf, was die durchschnittliche IMP verlängerte. Der Zuwachs pro Häutung war jedoch unabhängig davon, ob ein oder zwei Jahre zwischen zwei Häutungen lagen, was sich auf das Wachstum pro Zeit auswirkt. Berechnet man den Zuwachs pro Jahr, so lag dieser durch das verkürzte Häutungsintervall bei konstant 18 °C mit 7,8 mm pro Jahr signifikant über dem der beiden anderen Hälterungstemperaturen (12 °C: 4,2 mm/Jahr; natürlicher Temperaturjahresgang: 4,5 mm/Jahr), die Sommertiere wuchsen also schneller.

Generell steigt die IMP mit zunehmender Größe von Crustaceen an (Hartnoll 1982). In der vorliegenden Untersuchung war dies allerdings nur bei den Weibchen aus natürlichem Temperaturjahresgang der Fall, wenn der Häutungsabstand ein Jahr betrug. Dagegen konnten keine linearen Zusammenhänge zwischen den beiden Größen gefunden werden, wenn zwischen Tieren mit und ohne Eiabgabe im selben Jahr unterschieden wurde. Dies steht im Widerspruch zu den Ergebnissen von Nelson (1986), der auch bei konstanten Temperaturen einen Zusammenhang fand, jedoch ausschließlich bei Tieren, die keine Eier abgaben.

Lediglich bei den Weibchen aus dem natürlichen Temperaturjahresgang, die sich mit einjährigem Abstand häuteten, gab es einen linearen Zusammenhang zwischen der IMP und dem relativen Zuwachs bei einer Häutung. Diese beiden Größen waren negativ korreliert. Weibchen, die sich mit geringerem Abstand häuteten wuchsen also mehr als jene, die länger benötigten. Dies könnte dadurch bedingt sein, dass die Weibchen, die eine besonders gute individuelle Kondition hatten, sowohl schneller als auch stärker wachsen konnten. Ein solcher Zusammenhang konnte bei den zweijährigen Häutungsabständen nicht beobachtet werden, so dass man davon ausgehen kann, dass sich der Zustand eines Weibchens hier nur durch den Zuwachs, nicht aber durch die Länge der IMP ausdrückt. Bis auf einen Ausreißer, bei dem das Häutungsintervall besonders lang war, betrug die Standardabweichung der IMP bei zweijährigen Häutungsabständen nur 3 % vom Mittelwert, während dies bei einjährigen 13 % waren, letztere Gruppe war also viel variabler. Das lässt darauf schließen, dass sich alle Tiere gleich schnell häuten können, wenn im Vorjahr keine Häutung stattgefunden hat.

Bei den Weibchen aus den beiden kälteren Temperaturregimen gab es einen signifikanten negativen Zusammenhang zwischen der Größe eines Weibchens und dem relativen

Zuwachs, den es pro Häutung erreichte, während dieser bei den Tieren aus konstant 18 °C unabhängig von der Größe eines Tieres war, obwohl sie genauso groß wie die aus den anderen Gruppen waren. Eine niedrigere Temperatur scheint sich also nicht nur auf den Häutungsabstand, sondern bei größeren Tieren auch negativ auf den Zuwachs pro Häutung auszuwirken. Eine Temperaturerhöhung auf konstant 18 °C hat dementsprechend einen positiven Einfluss auf das Wachstum der Tiere, so dass diese Temperatur für die Aquakultur als geeignet erscheint. Ob eine weitere Erhöhung über die bei Helgoland durchschnittlich auftretende Sommertemperatur hinaus diesen Effekt noch verstärken kann, müsste experimentell überprüft werden. Anzunehmen ist jedoch, dass das Wachstum bei Annäherung an Temperaturen oberhalb des Optimums durch erhöhten Energiebedarf für den Grundstoffwechsel abnimmt.

Bei keiner der untersuchten Gruppen (verschiedene Hälterungstemperaturen und ein- bzw. zweijährige Häutungsabstände) unterschied sich das Wachstum in Abhängigkeit davon, ob im Anschluss an die Häutung auch Eier abgegeben wurden oder nicht. Das somatische Wachstum eines Weibchens kann sich jedoch in Konkurrenz zur Reproduktion stehen. Dementsprechend soll der Zusammenhang zwischen Wachstum und Reproduktion im Folgenden näher betrachtet werden.

### *Reproduktion*

Wachstum und Reproduktion sind dahingehend gekoppelt, dass ein Hummerweibchen sich nicht häuten sollte, wenn es Eier trägt, da die Brut sonst verloren ginge. Zusätzlich ist die Oogenese ein energieaufwändiger Prozess, der bei limitierten Ressourcen in Konkurrenz zum somatischen Wachstum eines Weibchens steht (Nelson et al. 1988a). Andererseits können größere Tiere mehr Nachwuchs produzieren, so dass ein Druck in Richtung Wachstum wirkt (Roff 1992). Unter optimalen Bedingungen sollte ein Hummerweibchen demnach sowohl in eigenes Wachstum als auch in Reproduktion investieren, um möglichst viele Nachkommen hervorzubringen. Dies war bei dem überwiegenden Teil der Tiere der Fall, die unter konstanten Sommerbedingungen gehältert wurden. Hier folgte auf jede Häutung eine Eiabgabe und fast 90 % der Häutungen fanden in jährlichem Abstand statt. Im untersuchten Größenbereich (94-152 mm Carapaxlänge) waren die Tiere bei konstant 18 °C also fähig, sich jährlich zu häuten und Larven hervorzubringen, was als Reproduktionsschema 1 a definiert wurde. Im Vergleich dazu trat das Reproduktionsschema 1 a bei konstant 12 °C nur bei 56 % der Weibchen auf, der Rest häutete sich lediglich alle zwei Jahre. Dabei reproduzierten sich

im Jahr zwischen zwei Häutungen 11 % der Weibchen, indem sie zwei Bruten mit einer Spermatophore befruchteten (Schema 1 b). Weibchen, die im natürlichen Temperaturjahresgang gehältert wurden, reproduzierten nur zu einem Viertel nach dem Schema 1 a. Der restliche Teil häutete sich nur alle zwei Jahre, wobei 20 % der Tiere im Jahr zwischen zwei Häutungen auch Larven produzierte (Schema 1 b). Somit gaben knapp die Hälfte der Weibchen in zwei aufeinander folgenden Jahren Larven ab, die restlichen 54 % der Tiere lediglich alle zwei Jahre.

Jetzt stellt sich die Frage, inwieweit sich die unterschiedlichen Schemata auf den Reproduktionserfolg und das Wachstum auswirkten. In der vorliegenden Arbeit konnte ein positiver linearer Zusammenhang zwischen Weibchengröße und Anzahl der Larven pro Weibchen festgestellt werden. Auch Hepper & Gough (1978) fanden bei einer nordwalisischen Hummerpopulation eher einen linearen als einen logarithmischen Zusammenhang zwischen der Größe eines *H. gammarus*-Weibchens und der Anzahl der Nachkommen. Sie analysierten die Anzahl der Eier in Abhängigkeit von der Carapaxlänge in zwei Reproduktionsperioden und fanden in den Jahren 1972-1973 den Zusammenhang  $y = 148x - 6037$  und in 1973-1974:  $y = 246x - 15520$ . Die lineare Regression, die in der vorliegenden Arbeit für *H. gammarus* ermittelt wurde, lag mit  $y = 173x - 6160$  zwischen diesen Literaturwerten, so dass die Fruchtbarkeit der Tiere der Helgoländer Population mit der aus Nordwales vergleichbar ist. Allerdings konnten lediglich 19 % der Variation der Larvenzahlen durch die Größe des Weibchens erklärt werden. Betrachtet man jedoch die Larvenzahlen in Abhängigkeit vom Wachstum des Weibchens bei der vorangegangenen Häutung, so ergeben sich interessante Ergebnisse: Die Larvenzahlen waren streng mit dem Zuwachs bei der letzten Häutung korreliert ( $r^2 = 0,795$ ), wenn diese Häutung im Jahr vor der Eiabgabe stattfand. Je mehr ein Weibchen gewachsen war, desto weniger Larven wurden produziert. Wenn die Tiere sich im Jahr der Eiabgabe gehäutet hatten, gab es hingegen keinen signifikanten Zusammenhang zwischen Zuwachs und Larvenzahlen. Daraus lässt sich schließen, dass bei Häutung und Eiabgabe im selben Jahr ausreichend Ressourcen zur Verfügung standen, dass weder Wachstum noch Reproduktion gehemmt wurden. Der negative Zusammenhang zwischen Wachstum und Larvenzahlen bei zweijährigen Reproduktionszyklen könnte bedeuten, dass hier ein Mangel an Energie besteht und deren Aufteilung zwischen somatischem Wachstum und Reproduktion einen Kompromiss darstellt.

Wie eingangs beschrieben, findet das somatische Wachstum eines Tieres erst nach der Häutung statt, da im Anschluss an die Häutung (und die damit verbundene Längenzunahme) zunächst Wasser aufgenommen wird, das dann nach und nach durch Körpersubstanz ersetzt wird. Dies ist der eigentlich energetisch aufwändige Teil des Wachstums, der sich dementsprechend an die Häutung anschließt, wobei der nötige Aufwand jedoch bereits durch den Längenzuwachs vorherbestimmt wurde.

Die Oogenese dauert bei *Homarus*-Arten zwei Jahre (Talbot et al. 1984). Ein wichtiger Prozess bei der Eireifung ist die Speicherung von Lipovitellin, das später den heranreifenden Embryonen als Energiequelle dient. Diese Einlagerung kann in zwei Phasen unterteilt werden. Dabei wird zunächst über mehrere Monate langsam Dotter in den Oozyten gebildet, die Eizellen werden sukzessive größer (primäre Vitellogenese). Während der sekundären Vitellogenese werden relativ schnell große Mengen Lipovitellin akkumuliert, die Eizellen wachsen schnell bis auf reife Größe heran. Direkt nach der sekundären Vitellogenese folgt die Ovulation. Die Eier liegen anschließend frei in den Ovarien, das Weibchen ist laichreif. Wie lange freie Eier bis zur Abgabe in den Ovarien bereitgehalten werden können, ist nicht bekannt, allerdings kommt es bei zu langer Verzögerung der Eiabgabe durch ungünstige äußere Faktoren zur Resorption der Oozyten (Nelson et al. 1988b). Sowohl primäre als auch sekundäre Vitellogenese finden in den Monaten mit der höchsten Wassertemperatur statt (Aiken & Waddy 1980a).

Die oben genannten Ergebnisse deuten darauf hin, dass sich das Wachstum eines Weibchens nur dann auf die Anzahl der Nachkommen auswirkt, wenn die Häutung zu einem frühen Zeitpunkt der Oogenese stattfindet. Hat ein Weibchen bei der vorhergehenden Häutung stark an Carapaxlänge zugenommen, so muss es relativ viel Energie in somatisches Wachstum investieren. Diese Energie fehlt dann für die Vitellogenese, so dass relativ wenige Eier reifen. War das Längenwachstum andererseits gering, so fällt auch das anschließende somatische Wachstum gering aus und eine größere Anzahl Eier kann sich entwickeln und im Folgejahr abgegeben werden. Somatisches Wachstum des Muttertieres und Investition in die Brut stehen also in Konkurrenz um die Ressourcen.

Da es regelmäßig zu zwei Bruten in aufeinander folgenden Jahren kam (46 % der beobachteten Eiabgaben im natürlichen Temperaturjahresgang, 67 % bei konstant 12 °C und 87 % bei konstant 18 °C), müssen zwei Jahrgänge von Oozyten parallel in den Ovarien heranreifen. Dies ist auch bei Aiken & Waddy (1982) beschrieben. Allerdings haben diese Autoren beobachtet, dass der überwiegende Teil der von ihnen untersuchten

Hummerweibchen nur in zweijährigem Abstand Larven hervorbringt. Auch bei den hier vorgestellten *H. gammarus* aus dem natürlichen Temperaturjahresgang wurden überwiegend zweijährige Reproduktionsschemata beobachtet, so dass sich die Frage stellt, ob jährlich Eier angelegt und dann resorbiert werden, oder ob in bestimmten Jahren gar keine Eier angelegt werden.

Betrachtet man die Reihenfolge der Reproduktionsschemata bei natürlichen Temperaturbedingungen, so lässt sich kein allgemein gültiges Muster festlegen. Das Schema 1 a trat lediglich in einem Fall zweimal nacheinander auf, ansonsten gab es entweder nur eine Eiabgabe im Jahr des Larvenschlupfes (Schema 1 b, zwei Mal) oder nur eine Häutung (Schema 2 a, vier Mal). Dadurch, dass nie mehr als zwei Jahre zwischen zwei Häutungen lagen, folgte auf eine Larvenabgabe des Schemas 1 b immer direkt eine Häutung, also entweder das Schema 1 a, wenn auch noch Eier im selben Jahr abgegeben wurden, oder 2 a, wenn die Eier erst im Folgejahr abgegeben wurden. Andererseits reproduzierten die Tiere zu über 80 % nach dem Schema 1 a, wenn vorher das Schema 2 a vorkam. Die Weibchen wechselten also zwischen den Reproduktionsschemata, wobei nicht genau definiert werden konnte, was der ausschlaggebende Punkt dafür ist. Was jedoch auffällt ist, dass neben den oben beschriebenen Mustern auch das zeitliche Auftreten der Reproduktionsprozesse für die Abfolge eine Rolle spielt. Am auffälligsten ist dies, wenn man die Schemata 1 a und 2 a miteinander vergleicht. Der Zeitpunkt der ersten Larvenabgabe unterschied sich nicht, aber die anschließende Häutung fand bei den Weibchen, die im selben Jahr auch noch ihre Eier abgaben (1 a) signifikant früher statt als bei denen, die dies erst im Folgejahr taten (2 a). Zusätzlich überschritten sich die Zeiträume lediglich durch einen einzigen Fall, ansonsten wurden neun Mal nach dem Schema 1 a reproduziert, wenn die Häutung vor dem 18.08. lag und 19 Mal nach dem Schema 2 a, wenn die Häutung nach diesem Termin auftrat. Eine solche zeitliche Begrenzung deutet auf den Einfluss der Photoperiode auf die Reproduktionsprozesse hin, den Nelson (1986) für *Homarus americanus* in mehreren Zusammenhängen nachgewiesen hat. Allerdings fand dieser Autor keinen Hinweis darauf, dass dieselben Mechanismen auch bei *H. gammarus* wirken. Bei Untersuchungen zur Reproduktion von *H. americanus* fanden Waddy & Aiken (1992), dass eine Photoperiode von 14 Stunden nötig ist, um die Eiabgabe zu induzieren. Diese Tageslänge herrscht bei Helgoland ungefähr Ende August, was den Hinweis auf den Einfluss der Photoperiode weiter stützt.

Bei optimalen Bedingungen, die im Labor durch konstante Sommertemperatur von 18 °C gegeben waren, können sich *H. gammarus*-Weibchen jährlich häuten und reproduzieren. Sowohl im natürlichen Temperaturjahresgang als auch bei einer konstanten Temperatur von 12 °C (etwas über der Jahresmittel) traten vermehrt zweijährige Häutungs- und/oder Reproduktionsabstände auf. Einer der beiden Prozesse Reproduktion oder somatisches Wachstum eines Weibchens wurde unter suboptimalen Bedingungen (niedrigen Temperaturen) also gehemmt, und Wachstum und Reproduktion beeinflussten einander dahingehend negativ, dass bei stärkerem Wachstum weniger Larven produziert wurden. Dies war im untersuchten Längenbereich der Weibchen größenunabhängig, auch sehr große Tiere können sich also jährlich häuten und reproduzieren. Welches Reproduktionsschema bei suboptimalen Bedingungen wann verfolgt wird, lässt sich nicht eindeutig klären, allerdings gibt es Hinweise darauf, dass die Tageslänge einen Einfluss haben könnte, was einen interessanten Aspekt für weitere Untersuchungen darstellt. Weiterhin wäre es interessant herauszufinden, ob in Mangelsituationen jährlich Eier angelegt werden und später resorbiert werden oder ob die Reproduktion bereits während der primären Vitellogenese gehemmt wird.

### 4.5 ZUSAMMENFASSUNG

In diesem Kapitel wurden Wachstum und Reproduktion von *H. gammarus*-Weibchen der Helgoländer Population im Labor unter kontrollierten Bedingungen untersucht. Im natürlichen Temperaturjahresgang häuteten sich die Tiere entweder jährlich oder im Abstand von zwei Jahren, der Zuwachs pro Häutung unterschied sich hierbei nicht. Innerhalb der Gruppe mit einjährigem Häutungsabstand verhielt sich der Zuwachs antiproportional zur Dauer des Häutungsintervalls (IMP). Die IMP variierte bei zweijährigen Häutungsabständen im Vergleich zu den einjährigen kaum und der Zuwachs war nicht mit der Intervalldauer korreliert. Bei einer konstanten Temperatur von 12 °C (etwas über dem Jahresdurchschnitt bei Helgoland) traten ebenfalls ein- und zweijährige Abstände auf, hier war der Zuwachs in allen Fällen unabhängig von der IMP. Diese Unabhängigkeit war auch bei Tieren gegeben, die bei konstant 18 °C (Sommertemperatur) gehältert wurden. Diese Weibchen häuteten sich zu 90 % mit einjährigem Abstand, was dazu führte, dass das Wachstum pro Jahr bei dieser Gruppe deutlich über dem der beiden kälteren Hälterungstemperaturen lag. Zusätzlich war der Zuwachs pro Häutung bei 18 °C unabhängig von der Größe eines Tieres, während beide Größen bei den anderen Temperaturen negativ korreliert waren. Gab ein Weibchen im Jahr der Häutung auch Eier ab, hatte dies keinen Einfluss auf den Zuwachs des Tieres.

Die Anzahl der produzierten Eier war proportional zur Carapaxlänge des Weibchens. Außerdem wirkte sich das Wachstum, das im Jahr vor einer Eiabgabe stattgefunden hatte, auf die Anzahl an Nachkommen aus: Je größer das Wachstum eines Weibchens bei der gleichzeitigen Eireifung (frühe Oogenese) war, desto weniger Eier wurden produziert.

Nicht nur beim Wachstum sondern auch bei der Reproduktion traten Unterschiede zwischen den Hälterungstemperaturen auf. So gab es neben ein- und zweijährigen Häutungsabständen auch ein- und zweijährige Abstände zwischen zwei Larvenabgaben. 90 % der Weibchen aus den konstanten Sommerbedingungen, zwei Drittel der Tiere aus konstant 12 °C und knapp die Hälfte der Weibchen aus dem natürlichen Temperaturjahresgang reproduzierten sich jedes Jahr. Dabei konnten vier verschiedene Reproduktionsschemata unterschieden werden, bei denen die Prozesse Larvenabgabe, Häutung und Paarung, Eiabgabe und zweite Larvenabgabe mit verschiedenen langen Abständen aufeinander folgten. Es wurden keine Hinweise darauf gefunden, dass die Größe von *H. gammarus* einen Einfluss auf das Reproduktionsschema hat. Je nachdem, welches Schema auftrat, unterschieden sich die Zeitpunkte für die einzelnen Reproduktionsprozesse, was im einen Einfluss auf die Überlebenschancen der Larven hat,

da diese beim Schlupf entsprechend der Jahreszeit unterschiedlichen Temperaturen ausgesetzt sind. Bei geringeren Temperaturen dauert die Larvalentwicklung im Pelagial wesentlich länger und die Chancen, sich erfolgreich am Boden anzusiedeln, bevor sie verdriftet oder gefressen werden, sinken.

Weiterhin wurden Hinweise darauf gefunden, dass die Photoperiode einen Einfluss auf die Reproduktion des Europäischen Hummers haben könnte. Um diesen Zusammenhang zu klären sind jedoch weitere Experimente nötig, die auch Aufschluss darüber geben könnten, ob es eine bestimmte Abfolge der Reproduktionsschemata gibt.

Insgesamt lässt sich feststellen, dass die hier untersuchten *H. gammarus*-Weibchen sich bei konstanten Sommertemperaturbedingungen jährlich häuteten und reproduzierten. Bei niedrigeren Temperaturen beeinflussten sich beide Prozesse dahingehend negativ, dass häufig zweijährige Abstände zwischen zwei Häutungen und/oder Eiabgaben stattfanden. Dabei spielte es keine Rolle, ob die Temperaturen konstant waren oder im Jahresverlauf variierten.

Um möglichst viele Larven zu produzieren, können das Wachstum eines Weibchens und damit die Anzahl der Nachkommen pro Reproduktionszyklus über eine erhöhte Hälterungstemperatur gefördert werden, denn diese führt zu einjährigen Häutungsabständen, ohne den Zuwachs pro Häutung zu verringern. Die hier verwendeten 18 °C bedingten zusätzlich fast ausschließlich einjährige Reproduktionszyklen, wodurch auch häufiger Larven abgegeben wurden, als dies bei kälteren Temperaturen der Fall war.



## 5 Biochemie an Hummerlarven

### 5.1 EINLEITUNG

Der Europäische Hummer *Homarus gammarus* ist ein kommerziell bedeutender Krebs, dessen Fangzahlen in den letzten Jahrzehnten bei Helgoland wie auch in anderen europäischen Ländern wie Norwegen und Schweden (Dow 1980) stark zurückgegangen sind. Schon seit langer Zeit gibt es Bestrebungen, die Zucht von Hummern für die Aquakultur voranzutreiben. Um das ganze Jahr über ausreichend Larven zu diesem Zweck zur Verfügung zu stellen, werden Hummerweibchen höheren Temperaturen als im natürlichen Jahresgang ausgesetzt (Beard et al. 1985), denn dadurch kann die Embryonalentwicklung beschleunigt und der Schlupf nach vorne verlagert werden. Des Weiteren kann der Zeitpunkt der Eiabgabe und somit der Start der Embryonalentwicklung und letztlich auch der Larvenschlupf durch die Manipulation der Hälterungsbedingungen (Temperatur und Photoperiode) beeinflusst werden (Aiken & Waddy 1990). In Kapitel 4 wurden bereits die Auswirkungen unterschiedlicher Hälterungstemperaturen (natürlicher Jahresgang, konstant 12 °C als Jahresdurchschnittstemperatur und konstant 18 °C als Sommertemperatur) auf Wachstum und Reproduktion von Hummerweibchen gezeigt. In diesem Kapitel sollen nun die Auswirkungen der Hälterungsbedingungen auf die produzierten Larven untersucht werden. Dabei spielt die Temperatur, der die Brut während der Embryonalentwicklung ausgesetzt war, eine wichtige Rolle, denn sie beeinflusst die Dauer der Embryonalentwicklung entscheidend (Perkins 1972). Weil ein Weibchen seinen Embryonen jedoch nur eine bestimmte Menge an Reservestoffen für die Entwicklung im Ei mit auf den Weg gibt, kann auch die Kondition der Larven beim Schlupf (also am Ende der Embryonalentwicklung) durch die Hälterungstemperatur mit beeinflusst werden: Dauert die Embryonalentwicklung länger, so wird mehr Energie verbraucht als bei einer verkürzten Entwicklungszeit. Perkins (1972) ermittelte eine Schwellentemperatur zwischen 6 °C und 8 °C für *H. americanus*, unterhalb der sich die Embryonen nicht weiter entwickeln, für ihren Ruhestoffwechsel aber trotzdem Energie verbrauchen. Andererseits kann eine Temperatur oberhalb des optimalen Bereichs zu einem erhöhten Stoffwechsel führen, bei dem jedoch nicht entsprechend Körpermasse aufgebaut werden kann, was die Entwicklung dann negativ beeinflussen würde. Wie sich eine durch erhöhte Hälterungstemperaturen verkürzte Embryonalentwicklung auf die Larven auswirkt, soll in diesem Kapitel untersucht werden.

Weiterhin gibt es Hinweise darauf, dass neben dem individuellen Zustand auch die Größe eines Hummerweibchens die Kondition der von ihm produzierten Larven beeinflusst. Attard & Hudon (1987) zeigten, dass Weibchengröße und Größe bzw. Energiegehalt der Eier positiv korreliert sind, und damit auch die Größe frisch geschlüpfter Larven. Des Weiteren fanden Anger et al. (1985), dass Larven des Amerikanischen Hummers *H. americanus* sich abhängig von der Größe der Mutter ohne Nahrung erfolgreich zum zweiten Zoea-Stadium häuten konnten oder auch nicht. Ouellet & Plante (2004) beschreiben, dass kleine (wahrscheinlich erstmals reproduzierende) *Homarus americanus*-Weibchen kleinere Eier und erste Zoea (Z I)-Larven als in den späteren Größenklassen produzieren. Da die Variation der Carapaxlänge (CL) frisch geschlüpfter Larven nur zu ca. 20 % durch die Carapaxlänge der Muttertiere erklärt werden konnte, gehen die genannten Autoren davon aus, dass ein Großteil der Variation auf das Reproduktionsschema, also die Abfolge von Reproduktion und Wachstum des Weibchens zurückzuführen ist. Der überwiegende Teil amerikanischer Hummerweibchen reproduziert nach einem zweijährigen Schema, wobei nach einer Larvenabgabe Häutung und Paarung stattfinden, im Folgejahr die Eier abgegeben werden und nach einer Embryonalentwicklungsdauer von neun bis elf Monaten wiederum Larven schlüpfen. Gerade bei kleinen Hummerweibchen, die wahrscheinlich erstmalig reproduzieren, treten jedoch auch einjährige Reproduktionsschemata auf, weil die Eier im selben Jahr abgegeben werden, in dem auch erster Larvenschlupf sowie Häutung und Paarung stattfinden (Ennis 1984a). Im Vergleich dazu unterscheidet man bei *H. gammarus* vier Reproduktionszyklen (Bertran & Lorec 1986), wobei zwischen zwei Larvenabgaben entweder ein oder zwei Jahre liegen und die Tiere sich zwischen zwei Larvenabgaben häuten oder nicht. Dasselbe Tier kann dabei nach unterschiedlichen Schemata reproduzieren und investiert somit unterschiedliche Mengen von Energie in sein eigenes Wachstum bzw. in die Produktion von Nachkommen, wobei aus Kapitel vier ersichtlich ist, dass es sich nicht um verschiedene Strategien handelt, sondern entweder Reproduktion oder somatisches Wachstum durch limitierte Ressourcen gehemmt werden. Neben der Hälterungstemperatur wurden dementsprechend auch die Auswirkungen der Größe des Muttertieres und der unterschiedlichen Reproduktionsschemata auf die stoffliche Zusammensetzung von *H. gammarus*-Larven überprüft. Dazu wurden Hummerweibchen über einen längeren Zeitraum unter definierten Bedingungen gehältert und die frisch geschlüpften Larven wurden untersucht. Somit waren die Größe und das Reproduktionsschema des Muttertieres bekannt. Zunächst wurde das Trockengewicht der

Larven bestimmt, anschließend wurden die biochemische Parameter Protein-, Lipidgehalt und Nukleinsäureverhältnis gemessen. Dabei war der Proteingehalt Maß für die aufgebaute Körpersubstanz, der Lipidgehalt repräsentierte die Reservestoffe, die einer Larve zur Verfügung standen, und das Nukleinsäureverhältnis zeigte den Ernährungszustand einer Larve an.

Um potentielle Indikatoren für den Zustand von Hummerlarven zu finden und damit ihre Qualität, und dadurch ihre Entwicklungschancen, beschreiben und beurteilen zu können, wurden zusätzlich Fütterungs- und Hungerexperimente an Zoea I-Larven durchgeführt. Die hier angewandte Analyseverfahren ermöglichte es, nachdem das Trockengewicht bestimmt wurde, Gesamtproteine, Gesamtlipide und Nukleinsäuren an derselben Hummerlarve zu messen. Das Fütterungsexperiment sollte die zeitliche Veränderung der Zusammensetzung innerhalb eines larvalen Häutungszyklus und die individuelle Variabilität der gemessenen Parameter zeigen. Im Hungerversuch sollten zusätzlich kritische Schwellenwerte ermittelt werden. Angewandte Methoden, um den Zustand von Crustaceen-Larven einzuschätzen, sind Point-of-no-Return (PNR) und Point-of-Reserve-Saturation (PRS) –Experimente (Dawirs 1984, Abrunhosa & Kittaka 1997). Hierbei wird die Abhängigkeit der Tiere von Nahrung zu bestimmten Zeitpunkten der Entwicklung überprüft. Das Hungerresistenzvermögen von Zoea I-Larven wurde ermittelt, um kritische Entwicklungsphasen zu erkennen.

In diesem Kapitel wurden also neben der generellen Beschreibung physiologisch-biochemischer Parameter von Hummerlarven die Auswirkungen von Hälterungstemperatur, Größe und Reproduktionsschema von *H. gammarus*-Weibchen auf die Brut untersucht. Dazu wurden folgende Fragestellungen bearbeitet:

- Wie beeinflusst die Temperatur die Embryonalentwicklung von Hummerlarven?
  - Gibt es eine Schwellentemperatur, unterhalb der die Embryonen nicht wachsen?
  - Welche Auswirkungen hat die Temperatur während der Embryonalentwicklung auf die Qualität, d.h. die Entwicklungschancen frisch geschlüpfter Larven?
- Spielt die Größe eines Weibchens eine Rolle für die Qualität der Nachkommen?
- Wie beeinflussen die verschiedenen Reproduktionsschemata die Qualität der Nachkommen?
- Ist es möglich, Qualitätsmerkmale von Larven an ihr Überleben während des ersten Zoea-Stadiums zu koppeln?

### 5.2 MATERIAL UND METHODEN

#### *Beschaffung und Hälterung der Versuchstiere*

Eine ausführliche Beschreibung der Beschaffung, Hälterung und Fütterung der Hummerweibchen befindet sich in Kapitel 4 und wird im Folgenden nur kurz zusammengefasst. Alle *H. gammarus*-Weibchen, deren Larven in diesem Kapitel untersucht wurden, stammten aus der Helgoländer Hummerpopulation und wurden entweder von den ansässigen Fischern oder von institutseigenen Schiffen gefangen. Die Tiere wurden nach der Anlieferung in PVC-Becken mit ca. 100 l Seewasser in offenen oder halboffenen Durchflusssystemen einzeln gehältert. Eine Gruppe von sechs Weibchen war konstanten Sommerbedingungen (18 °C) ausgesetzt, um Wachstum und Reproduktion nicht durch äußere Faktoren zu verzögern. Eine zweite Gruppe von acht Tieren wurde bei konstant 12 °C gehältert, so dass sie der durchschnittlichen Jahrestemperatur ohne saisonale Schwankungen ausgesetzt waren. Weitere 25 Hummerweibchen wurden im natürlichen Temperaturjahresgang gehältert. Alle Tiere wurden während des gesamten Untersuchungszeitraumes ad libitum mit verschiedenen Fischarten sowie *Crangon crangon*, *Carcinus maenas* und *Cancer pagurus* gefüttert.

Die Hummerweibchen wurden täglich auf Häutungen kontrolliert, hatte sich ein Weibchen gehäutet, so wurde es am selben Tag verpaart. Außerdem wurde bei diesen Kontrollen darauf geachtet, ob Eier im Becken lagen, was auf eine Eiabgabe schließen ließ. Um die Tiere möglichst wenig zu stören, wurden die sie nur einmal pro Woche aus dem Becken genommen, damit überprüft werden konnte, ob sie Eier trugen. Die Abflüsse der Hälterungsbecken liefen über ein Siebssystem, in dem auftretende Larven aufgefangen wurden. Die Larven wurden spätestens zwölf Stunden nach dem Schlupf aus dem Sieb genommen, teilweise gezählt und in Experimenten eingesetzt oder für die biochemischen Untersuchungen eingefroren. Dazu wurden die Larven zunächst kurz in destilliertem Wasser gespült, auf einem fusselfreien Papiertuch getrocknet und einzeln in Eppendorfgefäße überführt. Bis zur biochemischen Analyse wurden die Proben bei -80 °C aufbewahrt.

#### *Ermittlung der Schwellentemperatur für die Embryonalentwicklung*

Nach Perkins (1972) gibt es eine Schwellentemperatur, unterhalb der sich *H. americanus*-Embryonen nicht weiter entwickeln (Abbildung 61), im Temperaturjahresgang gibt es also in den Wintermonaten eine Entwicklungspause. Um diese Schwellentemperatur für

*H. gammarus* zu bestimmen, wurde zunächst die Entwicklungsdauer in Tagesgraden (Zeit [d] \* Temperatur [°C] = Tagesgrade [d °C]) für Tiere aus konstanten Sommerbedingungen (18 °C) ermittelt, indem die Temperaturen für jeden Tag von der Eiabgabe bis zum Larvenschlupf aufsummiert wurden. Die Summe der Temperaturen während der Embryonalentwicklung wird im Folgenden als  $\sum T_{EE}$  abgekürzt. Der Wert aus konstant 18 °C ( $\sum T_{EE} = 2366,7 \text{ d } ^\circ\text{C}$ ) wurde als ausreichend für die komplette Embryonalentwicklung angenommen. Anschließend wurden die Tagestemperaturen eines jeden Weibchens aus dem Temperaturjahresgang zu  $\sum T_{EE}$  aufsummiert und von dieser Summe wurden die 2366,7 Tagesgrade subtrahiert, um die Abweichungen von der Entwicklungsdauer bei 18 °C zu erhalten. Dann wurde die Summe der Abweichungen aller Weibchen gebildet. Anschließend wurde die Schwellentemperatur eingeführt und die Werte aus der Temperaturhistorie eines Weibchens, die diese Schwellentemperatur unterschritten, wurden gleich Null gesetzt. Dadurch wurden die kältesten Temperaturen aus der  $\sum T_{EE}$  ausgeschlossen. Die Schwellentemperatur wurde verändert, bis die Summe der Abweichungen aller Weibchen von 2366,7 Tagesgraden minimal war.

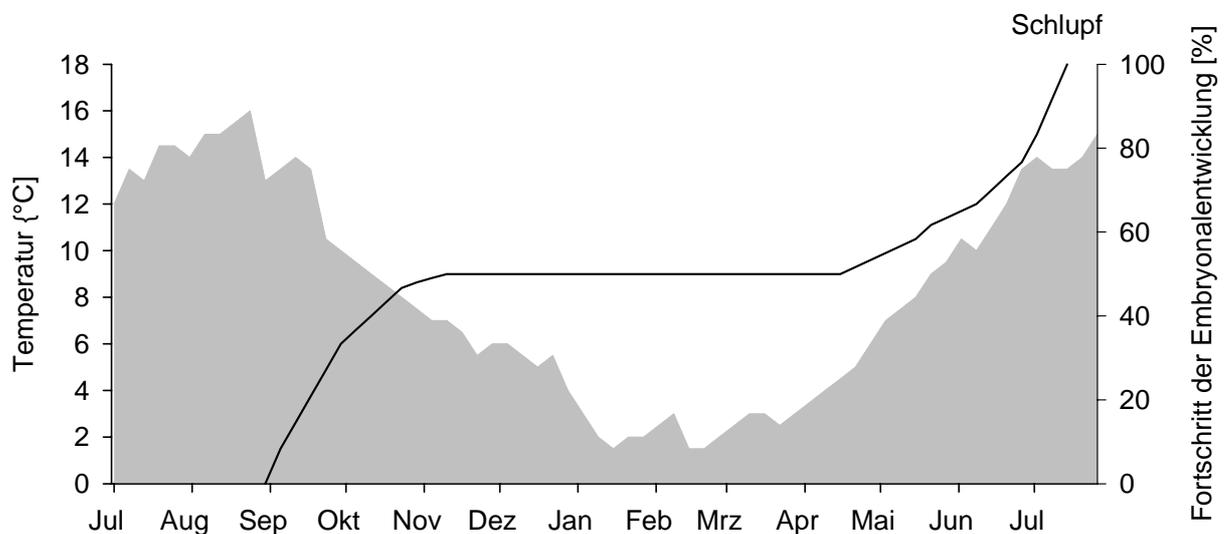


Abbildung 61: Hälterungstemperatur (schattierte Fläche) und Entwicklung (Linie) von *H. americanus*-Embryonen im Jahresgang. Verändert nach Perkins (1972)

#### *Aufschluss und biochemische Analysen*

Die Auswirkungen der Hälterungstemperatur, der Größe und des Reproduktionsschemas von *H. gammarus*-Weibchen auf die schlüpfenden Larven sollte untersucht werden. Dazu wurden das Trockengewicht als Größenmaß, das Nukleinsäureverhältnis als Indikator für

den Ernährungszustand, die Gesamtproteine für die Beschreibung der aufgebauten Körpersubstanz und die Gesamtlipide als Maß für die Energiereserven bestimmt. Die hier angewandte Methode erlaubte die Messung aller genannten Parameter an derselben Hummerlarve. Pro Schlupf wurden jeweils fünf Replikate analysiert.

Die zur Analyse eingefrorenen Larven wurden aufgetaut, kurz auf fusselfreiem Papier getrocknet, um evtl. anhaftendes Wasser zu entfernen und in ein vorgewogenes Eppendorfgefäß überführt. Das Frischgewicht wurde bestimmt, anschließend wurden die Proben über Nacht gefriergetrocknet (Gefriertrocknung: Christ Alpha 1.4). Am Folgetag wurde das **Trockengewicht** bestimmt. Anschließend wurde jede Larve in 100 µl destilliertem Wasser mit Hilfe eines Ultraschallstabes (Branson Sonifier B15) zerkleinert (drei mal fünf Sekunden plus fünf Sekunden Pause). Während des gesamten Aufschlusses und der weiteren Verarbeitung wurden die Proben auf Eis gelagert. Gewebereste wurden mit weiteren 200 µl destilliertem Wasser in das Eppendorfgefäß gespült. Die Proben wurden mit 3-5 großen (Durchmesser 2 mm) und einer Spatelspitze kleiner (Durchmesser 0,17 - 0,34 mm) Glasperlen versetzt und in einer Schüttelmühle 15 Minuten bei höchster Geschwindigkeit aufgeschlossen. Aus dem Homogenat wurden 50 µl zur Proteinbestimmung und 100 µl zur Lipidbestimmung in neue Eppendorfgefäße überführt und zur späteren Aufarbeitung eingefroren.

Die **Nukleinsäurebestimmungen** wurden nach der Methode von Clemmesen (1993) an einem Kontron SFM25 Fluorometer durchgeführt. Zu Beginn eines Messtages wurde das Fluorometer kalibriert. Anschließend wurde zwei Standardreihen gemessen: RNA: 0,2; 0,4; 1; 1,5; 2 und 3 µg 16 S und 23 S RNA von *Escherichia coli* (Boehringer 206938) in 500 µl TE-Puffer (Tris 0,05 M, NaCl 0,1 M, EDTA 0,01 M); DNA: 0,125; 0,25; 0,625; 0,9375; 1,25 und 1,875 µg Lambda DNA (Boehringer 745782) in 500 µl TE-Puffer. Den Eichreihen wurden lineare Regressionen angepasst. 150 µl Larven-Homogenat wurden zur Bestimmung der Nukleinsäuren mit 250 µl TE-SDS-Puffer (Tris 0,05 M, NaCl 0,1 M, EDTA 0,01 M, SDS 0,015 %) versetzt, nochmals in der Schüttelmühle aufgeschlossen und anschließend bei 3800 g für 8 min bei 4 °C zentrifugiert. 100 µl des Überstandes wurden in frische Eppendorfgefäße überführt. 50 µl wurden mit 450 µl TE-Puffer in eine Küvette pipettiert und die Eigenfluoreszenz der Probe wurde bestimmt. Anschließend wurden 50 µl Ethidiumbromidlösung (0,025 mg/ml, Merck 1.11608.0010) hinzugefügt, um den Gehalt an RNA und DNA zu bestimmen. Zu den restlichen 50 µl des Überstandes wurden 50 µl RNase (Ribonuklease A, Serva 34388) und 400 µl TE-Puffer pipettiert, die Probe wurde 30 min bei 37 °C inkubiert. Anschließend wurde der DNA-Gehalt

fluorometrisch bestimmt. Der RNA-Gehalt wurde letztlich durch Subtraktion des DNA-Gehalts vom Gehalt der Gesamtnukleinsäuren ermittelt.

Die **Gesamtlipide** wurden mit Hilfe eines kommerziellen Tests von Merck (Merckotest 3321 Gesamtlipide, Merck) nach der Methode von Zöllner & Kirsch (1962) durchgeführt. Dazu wurden die 100 µl Homogenat mit 900 µl eines kalten Chloroform:Methanol (2:1)-Gemischs versetzt und 60 min unter starkem Schütteln bei Raumtemperatur extrahiert. Die Proben wurden anschließend bei 8000 g und 4 °C zentrifugiert, aus der organischen Phase wurden 750 µl entnommen und in ein neues Eppendorfggefäß überführt. Das Lösungsmittel wurde durch zweistündiges Schütteln bei 56 °C verdampft. Die so gewonnenen Lipidextrakte wurden in 250 µl H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> aufgenommen und gemeinsam mit einer Standardreihe von 0; 40; 80; 120; 160 und 200 µg/ml Cholesterin in 500 µl H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 15 min unter mehrmaligem Aufschütteln bei 100 °C inkubiert. Nach Abkühlung auf Raumtemperatur wurden jeweils 20 µl Standard in vierfacher bzw. Probe in dreifacher Wiederholung auf zwei Mikrotiterplatten überführt. Zu der ersten Platte (Blindwertplatte) wurden je 300 µl Phosphorsäure (11,9 M) pipettiert, die Probenplatte wurde mit je 300 µl Phosphorsäure-Vanillin-Reagenz versetzt. Nach einer Inkubationszeit von 40 min wurden beide Platten bei einer Wellenlänge von 530 nm auf einem Dynatech MR7000 Plattenphotometer gemessen. Nach Subtraktion der Blindwerte wurde der Eichreihe eine lineare Regression angepasst, so dass die Lipidgehalte der Proben berechnet werden konnten.

Die Bestimmung der **Gesamtproteine** wurde mit einem kommerziellen Testkit der Firma Bio Rad (Dc Protein Assay, Bio Rad) nach der Methode von Lowry et al. (1951) durchgeführt. Dazu wurden 50 µl des Homogenats in 250 µl 1M NaOH bei 56 °C 50 min unter permanentem Schütteln aufgeschlossen. Die Probe wurde auf Zimmertemperatur abgekühlt und mit 15000 g zentrifugiert. 30 µl des Überstandes jeder Probe wurden in dreifacher Wiederholung zusammen mit einer Eichreihe aus jeweils 30 µl Standardlösung in vierfacher Wiederholung (Proteinstandard: Rinderserumalbumin (BSA) mit den Konzentrationen 0; 83,3; 166,7; 250; 333,3 und 500 µg/ml NaOH) auf eine Mikrotiterplatte pipettiert und mit 20 µl Kupferartratrlösung versetzt. Anschließend wurden 250 µl Folin-Reagenz hinzugefügt und nach 15 min Inkubationszeit mit einem Dynatech MR7000 Plattenphotometer bei 750 nm gemessen. Auch hier wurde der Eichreihe eine lineare Regression zur Berechnung der Proteingehalte der Proben angepasst.

*Einfluss des Muttertieres auf die Brut*

In Kapitel 4 wurden Wachstum und Reproduktion von *H. gammarus*-Weibchen in Abhängigkeit von ihrer Größe und Hälterungstemperatur untersucht. In diesem Kapitel sollen nun die Auswirkungen der Temperatur, der Größe und des Reproduktionsschemas eines Tieres auf die Brut überprüft werden. Dazu wurden die gemessenen biochemischen Parameter der Larven für die drei Hälterungstemperaturen (natürlicher Temperaturjahresgang, konstant 12 °C und konstant 18 °C), der ein Weibchen und somit auch seine Larven während ihrer Embryonalentwicklung ausgesetzt waren, betrachtet.

Die fünf Replikate jedes der Weibchen aus den jeweiligen **Temperaturregimen** wurden zusammengefasst und auf Normal- und Gleichverteilung getestet. Die Daten waren normal- und gleichverteilt, so dass sie mittels einer Einweg-ANOVA (Folgetest: Tukey-Test) miteinander verglichen werden konnten. Dabei gingen nur die Larven aus dem Reproduktionsschema 1 a (s. u.) in die Analysen ein, da dies das einzige war, das bei konstanter Sommertemperatur auftrat.

Der Einfluss der **Größe** eines Hummerweibchens auf seine Larven wurde mit Hilfe einer Regressionsanalyse untersucht. Dazu wurden die gemessenen Parameter (wieder jeweils fünf Replikate pro Weibchen) in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres aufgetragen, wobei zwischen ein- und zweijährigen Reproduktionsschemata (s. u.) unterschieden wurde.

*H. gammarus*-Weibchen reproduzieren sich nach verschiedenen **Reproduktionsschemata**, die in Kapitel 4 ausführlich beschrieben wurden. Für die Einteilung ist die zeitliche Abfolge der Reproduktionsprozesse Larvenabgabe, Häutung/ Paarung, Eiabgabe und folgender Larvenschlupf ausschlaggebend. Um einen detaillierten Aufschluss über die Auswirkungen des Reproduktionsschemas auf die Brut zu bekommen, wurden die Weibchen nach den vier Schemata eingeteilt, die folgendermaßen definiert wurden (vgl. Kapitel 4).

- Reproduktionsschema 1a: Einjähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe, Häutung, Paarung und Eiablage finden in einem Jahr statt, im folgenden Jahr werden erneut Larven abgegeben.
- Reproduktionsschema 1b: Einjähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe und anschließende Eiabgabe ohne Häutung, die Eier werden mit Samen aus einer Spermatophore, die seit der letzten Paarung im Receptaculum seminis zwischengespeichert wurde, befruchtet, ohne dass es zu einer Häutung kommt. Wiederum kommt es im Folgejahr zum erneuten Larvenschlupf.

- Reproduktionsschema 2a: Zweijähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe, Häutung und Paarung in einem Jahr, die Abgabe der Eier findet jedoch erst im nächsten Jahr statt, so dass der zweite Larvenschlupf zwei Jahre nach dem ersten auftritt.
- Reproduktionsschema 2b: Zweijähriger Reproduktionszyklus; erste Larvenabgabe in einem Jahr, Häutung, Paarung und Eiabgabe im nächsten und zweiter Larvenschlupf dementsprechend im übernächsten Jahr.

Die nach den verschiedenen Schemata produzierten Larven wurden mittels einer Zwei-Wege ANOVA (Faktoren: Häutung/keine Häutung im Jahr der Eiabgabe; Larvenschlupf/kein Larvenschlupf im Jahr der Eiabgabe) und anschließendem Tukey-Test verglichen, um zu zeigen, ob das Reproduktionsschema eines Weibchens einen Einfluss auf Größe und Zusammensetzung seiner Nachkommen hat.

#### *Experimente mit Zoea I-Larven*

Frisch geschlüpfte *H. gammarus*-Larven wurden über das gesamte Zoea I-Stadium gehältert, um die zeitliche Veränderung der Zusammensetzung innerhalb eines Häutungszyklus und die individuelle Variabilität der gemessenen Parameter aufzuzeigen. Dazu wurde eine Gruppe durchgehend gefüttert und halbtäglich beprobt, eine zweite (einmal täglich beprobte) Gruppe war permanenten Hungerbedingungen ausgesetzt, um zusätzlich kritische Schwellenwerte der biochemischen Zusammensetzung für die Entwicklung von Z I-Larven zu ermitteln.

Für diese Experimente wurden frisch geschlüpfte ZI-Larven einzeln in Kristallisierschalen mit ca. 50 ml filtriertem Seewasser gesetzt. Jeweils neun Schalen wurden in einer Plastikbox (20x20x6 cm) zusammengefasst und mit einem Deckel versehen, der Luftzirkulation erlaubte. Die Plastikboxen wurden in einen temperaturkonstanten Raum bei 18 °C und einem Licht-Dunkel-Verhältnis von L:D 12:12 gestellt. Alle 24 Stunden wurden Wasserwechsel durchgeführt, indem das Wasser vorsichtig abgossen wurde, so dass die Larve in der Schale blieb, die dann mit vortemperierten Seewasser erneut gefüllt wurde. Anschließend wurden die Larven aus den Futterbedingungen mit 1 Tag alten *Artemia*-Nauplien ad libitum gefüttert. Bei beiden Behandlungen wurden die Larven bei dieser Gelegenheit auf Überleben und Häutung zu Z II kontrolliert. Außerdem wurden jeweils zehn Tiere pro Behandlung zur späteren

Analyse entnommen und eingefroren (s. o.). Häutungskontrolle und Probennahme fand bei den Tieren aus den Futterbedingungen zusätzlich alle zwölf Stunden statt.

Zur Ermittlung des Hungerresistenzvermögens von Z I-Larven wurden zusätzlich **Point of No Return (PNR)** und **Point of Reserve Saturation (PRS)** –Experimente durchgeführt. Frisch geschlüpfte Larven wurden in Kristallisierschalen wie oben beschrieben einzeln gehältert. Zur Bestimmung des PNR hungerten die Tiere anfänglich unterschiedlich lange und wurden anschließend kontinuierlich mit *Artemia*-Nauplien gefüttert. Jeweils 27 Larven wurden einer Behandlung ausgesetzt, wobei die erste Gruppe die Futterkontrolle (FK) war, die Gruppe H 1 einen Tag hungerte und anschließend durchgehend gefüttert wurde, H 2 hungerte zwei Tage mit späterer kontinuierlicher Fütterung usw. (bis H 8). Zur Bestimmung des PRS wurden die Larven über einen definierten Zeitraum gefüttert und anschließend ohne Nahrung gehältert. Eine Gruppe von 27 Versuchstieren bildete die Hungerkontrolle (HK), die Gruppe F 1 bekam eine Tag Futter und hungerte anschließend, F 2 wurde zwei Tage gefüttert mit anschließendem kontinuierlichem Hungern usw. (bis F 8). Wasserwechsel, gegebenenfalls Fütterung, Mortalitäts- und Häutungskontrolle fanden täglich statt.

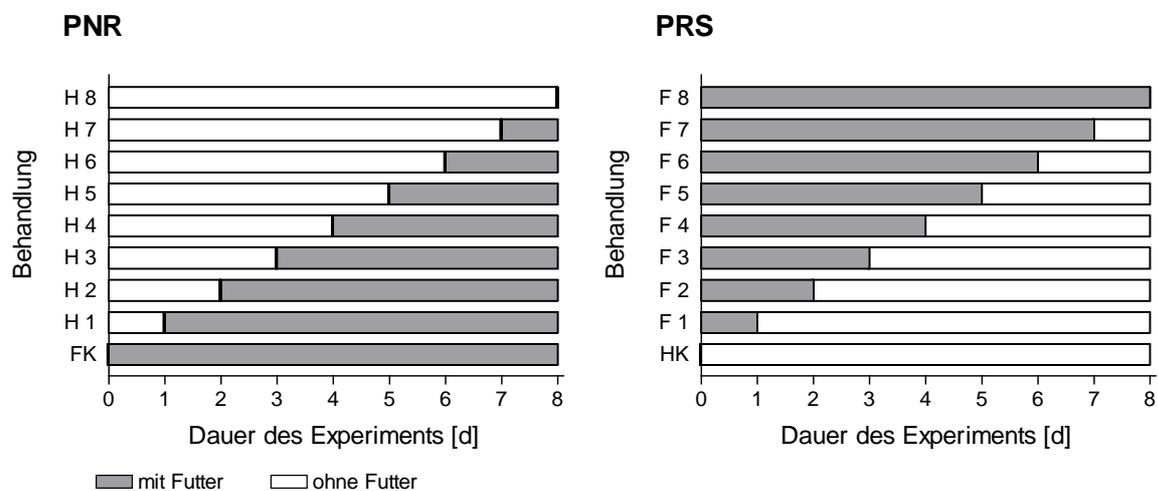


Abbildung 62: Ablauf PNR- und PRS-Experimente. FK: Futterkontrolle, H1: ein Tag Hunger mit anschließender kontinuierlicher Fütterung, H2 zwei Tage Hunger mit anschließender Fütterung usw. HK: Hungerkontrolle, F1: ein Tag Futter mit anschließendem Hungern, F2: zwei Tage Futter mit anschließendem Hungern usw. (verändert nach Paschke 1998)

Für die Auswertung wurden alle Tiere, die im PNR-Experiment starben, bevor sie erstmalig gefüttert wurden, als Hungerkontrolle definiert, im PRS-Versuch wurden alle Larven, die sich vor dem ersten Hungern häuteten als Futterkontrolle zusammengefasst.

Für jede Behandlung wurden die Stadiendauer und die Mortalität bestimmt. Um die Abhängigkeit der Stadiendauer von der Nahrungssituation zu beschreiben, wurde diese gegen die anfängliche Hunger- bzw. Fütterungsdauer aufgetragen.

Der PNR wurde berechnet, indem die prozentuale Mortalität gegen die Dauer des anfänglichen Hungerns aufgetragen wurde. Der PNR ist die Hungerperiode, nach der sich 50 % der untersuchten Tiere nicht mehr erfolgreich zum zweiten Zoea-Stadium häuten konnten. Den Daten wurde eine sigmoidale Regression der Gleichung  $y = a/(1+\exp(-(x-x_0)/b))$  mit a: Maximum, b: Minimum und  $x_0$  = Scheitelpunkt angepasst, der PNR ist der Scheitelpunkt der Kurve. Der PRS ist dann erreicht, wenn 50 % der Larven ausreichend Reserven zur erfolgreichen Häutung zu Z II akkumuliert hatten.

### 5.3 ERGEBNISSE

Die Auswirkungen natürlicher bzw. konstanter Temperaturbedingungen auf Wachstum und Reproduktion von Hummerweibchen wurden in Kapitel 4 untersucht, hier sollen nun die Effekte auf die Nachkommen überprüft werden. Die Kondition eines Weibchens kann dahingehend die Brut beeinflussen, dass mehr oder weniger Energie in die Reproduktion investiert wird. Die Embryonalentwicklungszeit bei *H. gammarus* dauert mit neun bis elf Monaten unter natürlichen Temperaturbedingungen sehr lange, kann jedoch bei höheren Temperaturen (20 °C) bis auf gut hundert Tage verkürzt werden. Während der gesamten Entwicklung müssen die Embryonen dabei ausschließlich auf Energiereserven zurückgreifen, die bereits im Ei vorhanden sind. Daraus lässt sich schließen, dass sich sowohl Unterschiede bei der Oogenese als auch Unterschiede in der Dauer der Embryonalentwicklung in der Kondition frisch geschlüpfter Larven niederschlagen. Deshalb wurden die Nachkommen verschiedener Hummerweibchen direkt nach dem Schlupf untersucht.

Im Folgenden wurden nun die Gewichte und die biochemische Zusammensetzung frisch geschlüpfter Hummerlarven in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur, der Größe und dem Reproduktionsschema des Muttertieres analysiert. Zusätzlich wurden Fütterungs- und Hungerexperimente über das gesamte erste Zoea (Z I)-Stadium durchgeführt, um das Hungerresistenzvermögen der Larven einerseits und die Variabilität der oben genannten Parameter andererseits zu überprüfen. Diese Experimente sollten schließlich dazu dienen, kritische Werte für die Entwicklung von *H. gammarus*-Larven zu ermitteln.

#### 5.3.1 Einfluss der Temperatur

##### *Dauer der Embryonalentwicklung*

Alle in die hier vorgestellten Untersuchungen eingehenden Hummerlarven stammten von Weibchen, die im Labor verpaart worden waren, so dass der Zeitpunkt von Ei- und Larvenabgabe bekannt war. Die Embryonalentwicklung von der Eiabgabe bis zum Larvenschlupf dauerte im natürlichen Temperaturjahresgang mit  $292,0 \pm 20,1$  Tagen ( $n = 31$ ) signifikant länger als bei konstant 12 °C ( $199,0 \pm 20,4$  Tage,  $n = 5$ ) und beide Werte unterschieden sich von der Sommertemperatur mit  $110,1 \pm 18,0$  Tagen ( $n = 7$ ) (Abbildung 63).

Trägt man jetzt die Dauer der Embryonalentwicklung gegen den Mittelwert der Temperatur auf, der die Embryonen bis zum Schlupf ausgesetzt waren (Abbildung 64), so nahm die Entwicklungszeit exponentiell mit steigender Temperatur ab ( $y = 685,4^{-0,121 x}$ ;  $r^2 = 0,829$ ;  $P < 0,0001$ ;  $n = 43$ ). Die leichten Unterschiede zwischen den Werten bei den konstanten Hälterungstemperaturen in der Graphik ergaben sich durch technisch bedingte Temperaturschwankungen zwischen den Jahren und dadurch, dass die Kontrolle auf Eiabgabe bei den Weibchen lediglich einmal wöchentlich durchgeführt wurde, so dass der Beginn der Embryonalentwicklung ggf. zu spät angenommen wurde. Rechnerisch ergaben sich für die Dauer der Embryonalentwicklung bei 10 °C 393 Tage (42 Wochen), bei 15 °C 160 Tage (23 Wochen) und bei 20 °C 88 Tage (13 Wochen).

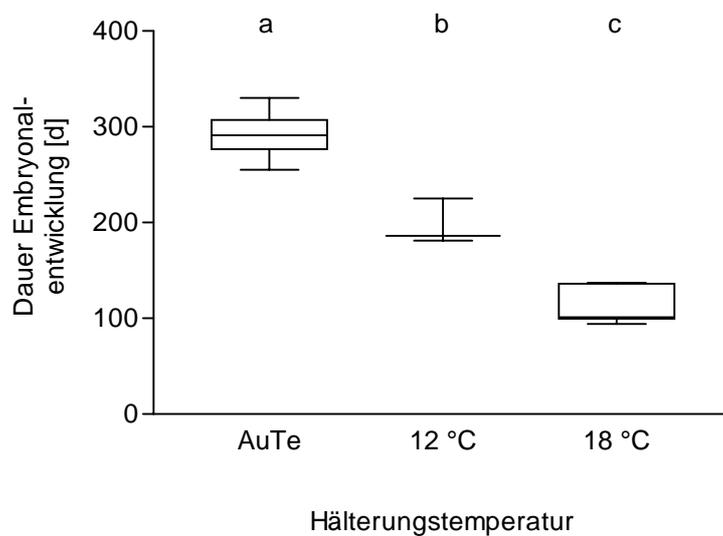


Abbildung 63: Dauer der Embryonalentwicklung von *H. gammarus* bei verschiedenen Hälterungstemperaturen. Median, 25. und 75. Perzentil, Minimum, Maximum. Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede (ANOVA, Tukey-Test). Abkürzungen: AuTe: natürlicher Temperaturjahresgang, 12 °C, 18 °C konstante Hälterungstemperatur.

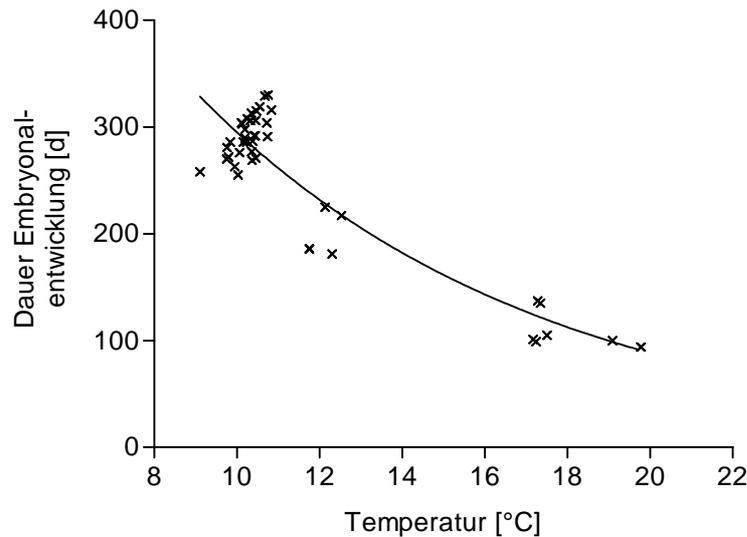


Abbildung 64: Dauer der Embryonalentwicklung in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur.  $y = 685,4^{-0,121x}$ ;  $r^2 = 0,829$ ;  $P < 0,0001$ ;  $n = 43$

Um zu überprüfen, ob es eine Schwellentemperatur gibt, unterhalb der sich *H. gammarus*-Embryonen nicht entwickeln, wurde zunächst die Entwicklungsdauer in Tagesgraden (Temperatur [°C] \* Zeit [d] [d °C]) für Tiere aus konstanten Sommerbedingungen (18 °C) ermittelt, indem die Temperaturen für jeden Tag von der Eiabgabe bis zum Larvenschlupf aufsummiert wurden. Die Embryonalentwicklung bei den Weibchen aus 18 °C brauchte durchschnittlich  $1964,7 \pm 275,1$  d °C Tage, für die weitere Berechnung wurde jedoch nicht der Mittel- sondern der maximal aufgetretene Wert von  $\sum T_{EE} = 2366,7$  d °C verwendet, um in jedem Fall eine abgeschlossene Entwicklung sicherzustellen. Basierend auf diesem Wert wurde die Schwellentemperatur für die Embryonalentwicklung im Temperaturjahresgang ermittelt. Sie betrug 7,9 °C, so dass man davon ausgehen kann, dass an Tagen, die kälter als 7,9 °C waren, keine Entwicklung im Ei stattfand. Da aber trotzdem ein Ruhestoffwechsel stattfinden muss, soll im Folgenden betrachtet werden, wie sich eine längere Entwicklungsdauer (inklusive Tage mit Temperaturen kleiner als 7,9 °C) auf die biochemische Zusammensetzung der Larven beim Schlupf auswirkte. Dazu wurden in Abbildung 65 das Trockengewicht und das Nukleinsäureverhältnis in Abhängigkeit von der Entwicklungsdauer der Embryonen aufgetragen. Das Trockengewicht der Larven war unabhängig von der Dauer der Embryonalentwicklung (lineare Regression:  $r^2 = 0,001$ ;  $P = 0,678$ ) und auch das Nukleinsäureverhältnis korrelierte nicht mit der Embryonalentwicklungsdauer ( $r^2 = 0,012$ ;  $P = 0,152$ ).

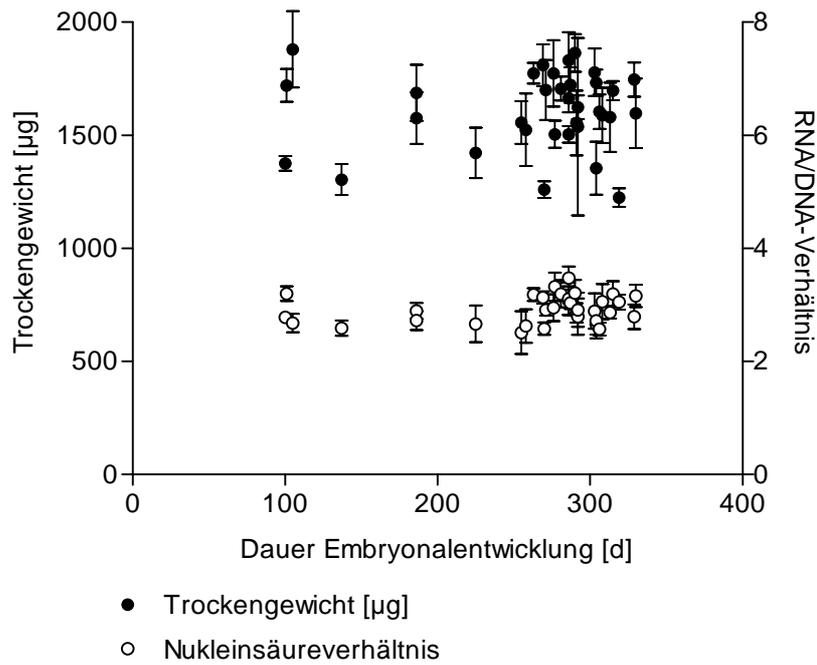


Abbildung 65: Abhängigkeit von Trockengewicht und Nukleinsäureverhältnis (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 5) frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven von der Dauer der Embryonalentwicklung.

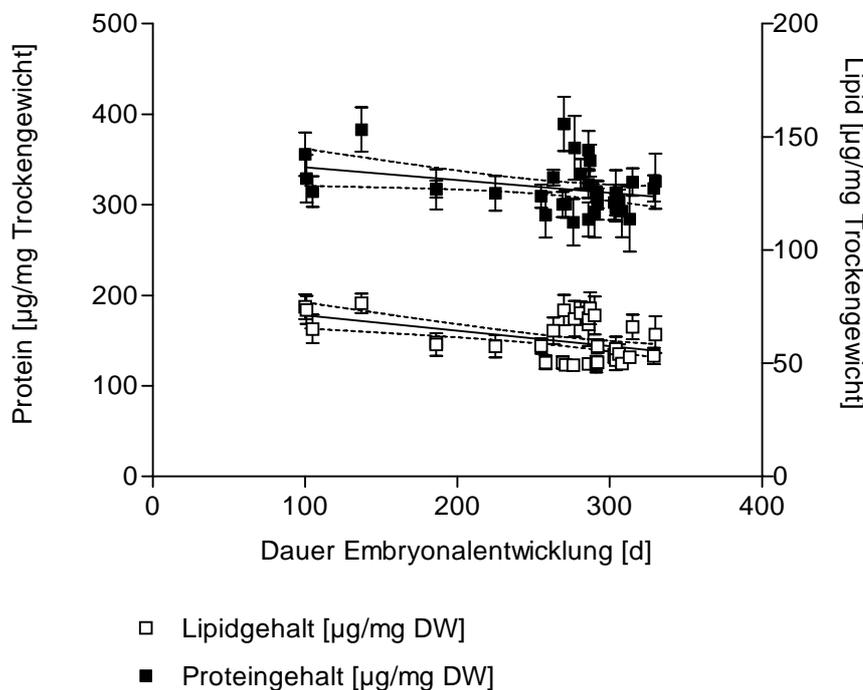


Abbildung 66: Abhängigkeit von Protein- und Lipidgehalt (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 5) frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven von der Dauer der Embryonalentwicklung.

Der relative Proteingehalt (Abbildung 66) verhielt sich umgekehrt proportional zur Entwicklungsdauer, wobei jedoch lediglich 3,2 % der Variation im Proteingehalt durch die Entwicklungsdauer erklärt werden konnten ( $y = -0,14 x + 355,3$ ;  $r^2 = 0,032$ ;

$P = 0,0225$ ). Auch der Gehalt an Lipiden fiel mit steigender Entwicklungsdauer ab. Larven, deren Embryonalentwicklung länger dauerte, hatten signifikant weniger Lipide als diejenigen, deren Embryonalentwicklung aufgrund höherer Temperatur verkürzt war (lineare Regression:  $y = -0,07 x + 77,97$ ;  $r^2 = 0,097$ ;  $P < 0,0001$ ).

Die Lipide, die hauptsächlich als Energiespeicher in den Eiern dienen und bei einer schnellen Entwicklung auch beim Schlupf noch Reservestoffe für die Larven bereitstellen können, wurden anschließend näher untersucht. In Tabelle 9 sind die Ergebnisse der Regressionsanalysen des relativen Lipidgehalts von Hummerlarven beim Schlupf in Abhängigkeit von der Dauer der Embryonalentwicklung und der Temperatur zusammengefasst. So wurde zunächst wie in Abbildung 66 die Dauer der Embryonalentwicklung mit den dazugehörigen Regressionsparametern aufgeführt. Im Vergleich dazu war der Korrelationskoeffizient des Lipidgehalts in Abhängigkeit von der Temperatursumme, die die Embryonen bis zum Schlupf erfuhren, mit  $r^2 = 0,07$  noch geringer, der Zusammenhang blieb jedoch signifikant. Greift man die oben berechnete Schwellentemperatur wieder auf und summiert nur die Tage, an denen die Temperatur über der Schwelle von  $7,9\text{ °C}$  lag ( $\text{°C}\cdot\text{d} > 8$ ), so war der Lipidgehalt unabhängig von der Temperatursumme während der Embryonalentwicklung. In diesem Fall wurden also die Tage, an denen keine Entwicklung im Ei stattfand, auch nicht mit in die Berechnung einbezogen und die Temperatursumme setzte sich nur aus Tagen zusammen, an denen die Embryonen auch wuchsen.

Tabelle 9: Abhängigkeit des relativen Lipidgehalts [ $\mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht] frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven von der Embryonalentwicklung. Ergebnisse der Regressionsanalyse; Bonferroni-korrigiertes Signifikanzniveau: 0,017

	Steigung	y-Achsenabschnitt	$r^2$	P	signifikant?
Entwicklungsdauer [d]	$-0,068 \pm 0,017$	$77,97 \pm 4,562$	0,097	$< 0,0001$	ja
Temperatursumme während der Embryonalentwicklung [ $\text{d } \text{°C}_0$ ]	$-0,008 \pm 0,002$	$82,74 \pm 6,91$	0,068	0,0011	ja
Temperatursumme während der Embryonalentwicklung [ $\text{d } \text{°C}_8$ ]	$-0,008 \pm 0,004$	$77,65 \pm 8,31$	0,030	0,035	nein

### Biochemische Zusammensetzung der Larven

Die Weibchen aus konstant  $18\text{ °C}$  (Sommertemperaturbedingungen), deren Larven biochemisch analysiert wurden, wiesen alle einen einjährigen Reproduktionszyklus mit Häutung auf, entsprechend dem Reproduktionsschema 1 a (vgl. Abschnitt 5.3.3). Demzufolge wurden die Daten mit denen des Schemas 1 a aus konstant  $12\text{ °C}$  und aus

dem natürlichen Temperaturjahresgang verglichen. Alle Daten waren normal- und gleichverteilt, so dass sie mittels einer Einweg-ANOVA analysiert wurden. Traten signifikante Unterschiede auf, so wurden die Daten mittels eines Tukey-Tests paarweise miteinander verglichen, um herauszufinden, welche Gruppen sich unterschieden.

Betrachtet man die Trockengewichte der Larven aus den drei untersuchten Hälterungstemperaturen (Abbildung 67 a), so gab es keine signifikanten Unterschiede (Einweg-ANOVA:  $P = 0,973$ ). Die Larven der Weibchen aus dem Temperaturjahresgang wogen  $1,56 \pm 0,26$  mg, die aus konstant  $12\text{ °C}$   $1,55 \pm 0,25$  mg und die aus konstant  $18\text{ °C}$   $1,55 \pm 0,29$  mg. Dabei wiesen die Tiere aus  $18\text{ °C}$  mit  $69,38 \pm 12,68$   $\mu\text{g}$  einen signifikant höheren Proteingehalt als die Larven aus dem natürlichen Temperaturjahresgang (Abbildung 67 b). Letztere hatten  $55,17 \pm 11,41$   $\mu\text{g}$  Protein pro Larve, was sich nicht von den  $57,13 \pm 8,92$   $\mu\text{g}$  der Larven aus  $12\text{ °C}$  unterschied. Der Gehalt an Gesamtlipiden pro Individuum (Abbildung 67 c) waren bei natürlichen Temperaturbedingungen und bei konstant  $12\text{ °C}$  gleich (nat.:  $86,06 \pm 19,59$   $\mu\text{g}$ ;  $12\text{ °C}$ :  $88,32 \pm 17,70$   $\mu\text{g}$ ), während er bei  $18\text{ °C}$  mit  $106,07 \pm 20,39$   $\mu\text{g}$  signifikant höher war. Keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei untersuchten Hälterungstemperaturen gab es im Nukleinsäureverhältnis (Abbildung 67 d;  $P = 0,317$ ). Es betrug im natürlichen Temperaturjahresgang  $2,89 \pm 0,58$ , bei konstant  $12\text{ °C}$   $2,76 \pm 0,48$  und bei konstant  $18\text{ °C}$   $2,81 \pm 0,36$ . Der Proteingehalt relativ zum Trockengewicht der Larven war unter natürlichen Temperaturbedingungen mit  $306,97 \pm 45,65$   $\mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht am geringsten und unterschied sich signifikant von dem der Larven aus  $18\text{ °C}$  ( $345,64 \pm 54,71$   $\mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht (Abbildung 67 e)). Der relative Proteingehalt der  $12\text{ °C}$ -Larven betrug  $315,7 \pm 36,83$   $\mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht und unterschied sich von keiner der beiden anderen Gruppen signifikant. Ebenso wie der absolute lag auch der relative Lipidgehalt (Abbildung 67 f) bei den  $18\text{ °C}$ -Tieren mit  $69,38 \pm 12,68$   $\mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht am höchsten und unterschied sich damit signifikant von den Werten der Larven aus den geringeren Temperaturen. Zwischen den natürlichen Temperaturbedingungen und den Larven aus  $12\text{ °C}$  gab es mit  $55,27 \pm 11,41$   $\mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht und  $57,13 \pm 8,82$   $\mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht keine signifikanten Unterschiede.

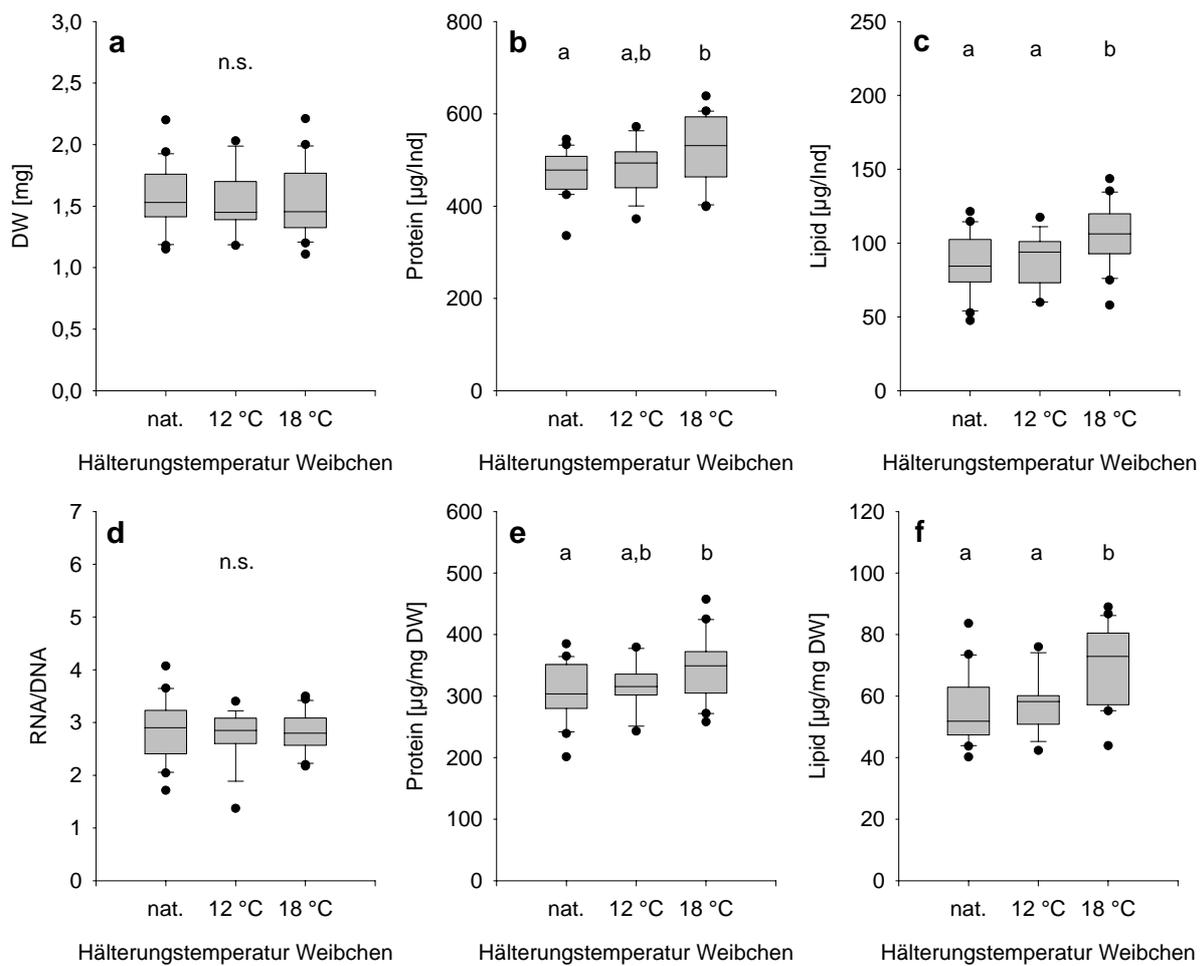


Abbildung 67 a-d: Biochemische Parameter (a) Trockengewicht, b) absoluter Proteingehalt, c) absoluter Lipidgehalt, d) Nukleinsäureverhältnis-Verhältnis, e) relativer Proteingehalt, f) relativer Lipidgehalt) frisch geschlüpfter Hummerlarven von Weibchen, die bei unterschiedlichen Temperaturen gehältert wurden. 10., 25. Perzentil, Median, 75., 90. Perzentil und Ausreißer. Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede. n.s.: nicht signifikant, nat.: natürlicher Temperaturjahrgang

### 5.3.2 Größe der Muttertiere

Neben der Temperatur kann auch die Größe eines Weibchens die Larven dadurch beeinflussen, dass unterschiedlich große Tiere gegebenenfalls unterschiedliche Mengen an Energie in das eigene Wachstum bzw. die Reproduktion investieren. Um dies zu untersuchen, wurden die biochemischen Parameter frisch geschlüpfter Hummerlarven in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres aufgetragen und auf lineare Zusammenhänge hin untersucht. Alle verwendeten Larven hatten sich im natürlichen Temperaturjahrgang entwickelt, um temperaturbedingte Einflüsse auszuschließen. Die vier aufgetretenen Reproduktionsschemata (s. u.) wurden getrennt aufgetragen und analysiert, wobei sich jedoch keine Unterschiede zwischen den Schemata zeigten, so dass in Abbildung 68 bis Abbildung 71 die gemeinsamen Regressionen dargestellt sind. Das

Trockengewicht (Abbildung 68) der frisch geschlüpften Larven stieg mit zunehmender Größe des Weibchens linear an ( $y = 3,13 x + 1230$ ;  $r^2 = 0,023$ ;  $P = 0,047$ ). Allerdings konnten lediglich 2,3 % der Variation im Larvengewicht durch die Größe des Muttertieres erklärt werden.

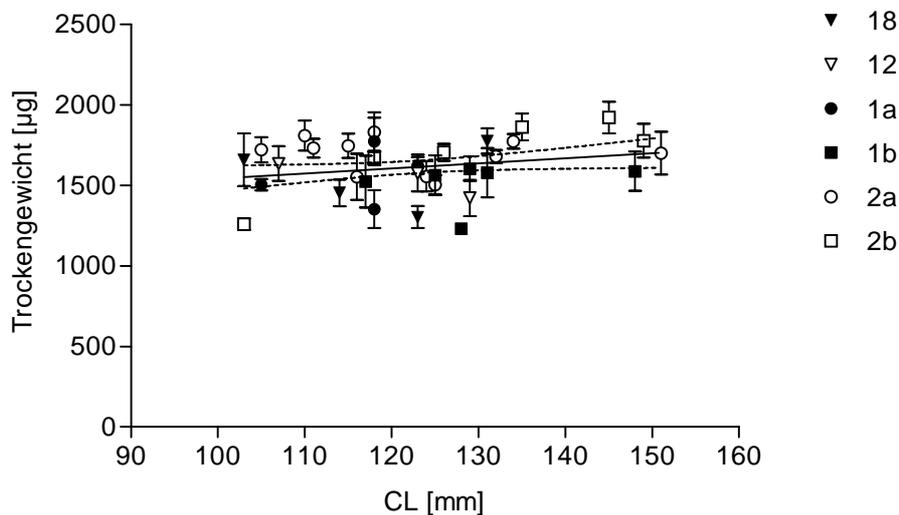


Abbildung 68: Trockengewichte (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen) frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven aus ein- und zweijährigen Reproduktionszyklen in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres. Alle Larven entwickelten sich im natürlichen Temperaturjahrgang.

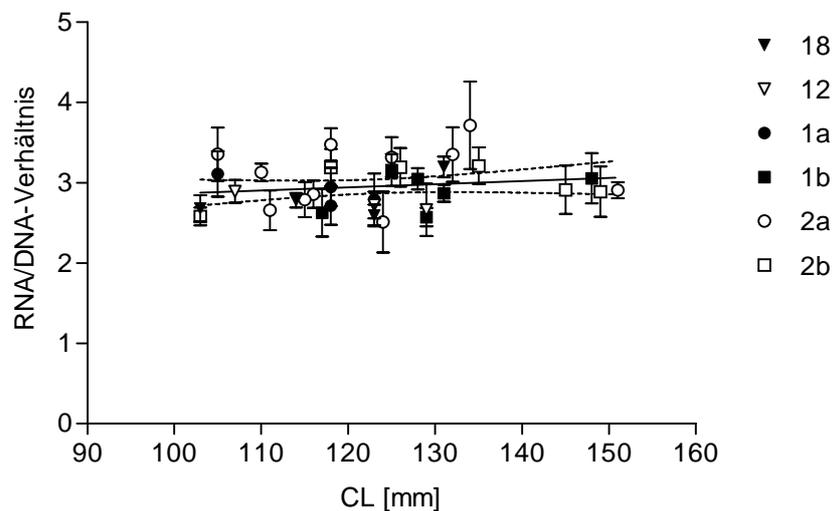


Abbildung 69: Nukleinsäureverhältnis (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen) frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven aus ein- und zweijährigen Reproduktionszyklen in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres. Alle Larven entwickelten sich im natürlichen Temperaturjahrgang.

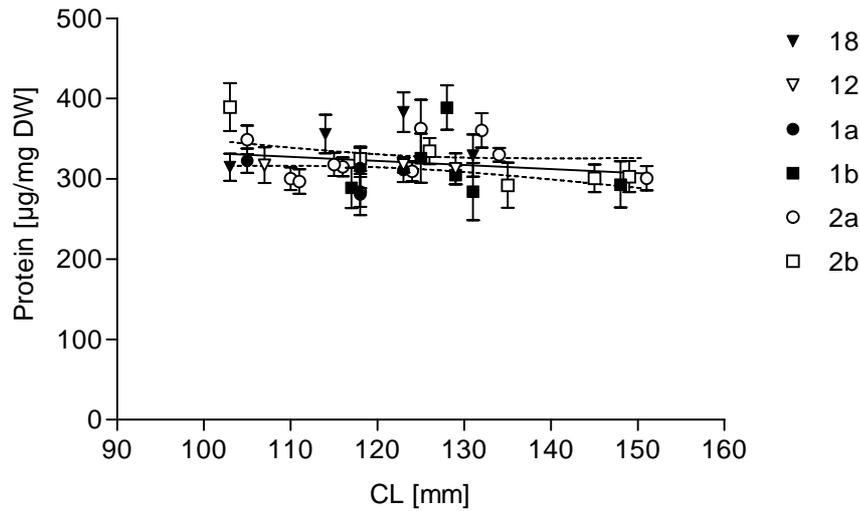


Abbildung 70: Relativer Proteingehalt (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen) frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven aus ein- und zweijährigen Reproduktionszyklen in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres. Alle Larven entwickelten sich im natürlichen Temperaturjahresgang.

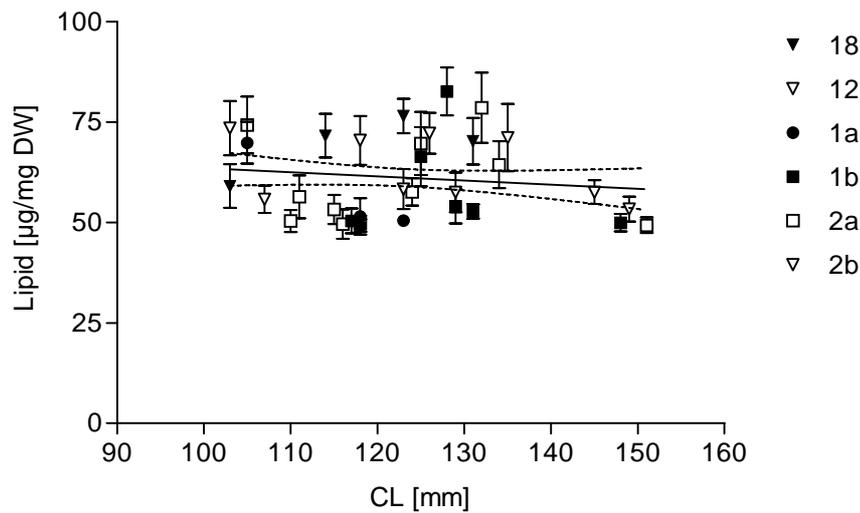


Abbildung 71: Relativer Lipidgehalt (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen) frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven aus ein- und zweijährigen Reproduktionszyklen in Abhängigkeit von der Größe des Muttertieres. Alle Larven entwickelten sich im natürlichen Temperaturjahresgang.

Die gemessenen biochemischen Parameter Nukleinsäureverhältnis (Abbildung 69), Protein- (Abbildung 70) und Lipidgehalt (Abbildung 71) von Zoea I-Larven wiesen keinen linearen Zusammenhang mit der Größe des Muttertieres auf

### 5.3.3 Reproduktionsschemata

Im Folgenden soll nun untersucht werden, ob sich die verschiedenen Reproduktionsschemata auf Größe und biochemische Zusammensetzung der Brut auswirken. Dazu wurden die fünf Replikate aller Weibchen der jeweiligen Schemata zusammengefasst und mit einer Zwei-Wege ANOVA miteinander verglichen, wobei die Faktoren Larvenabgabe und Häutung im Jahr der Eiabgabe der zu untersuchenden Brut analysiert wurden.

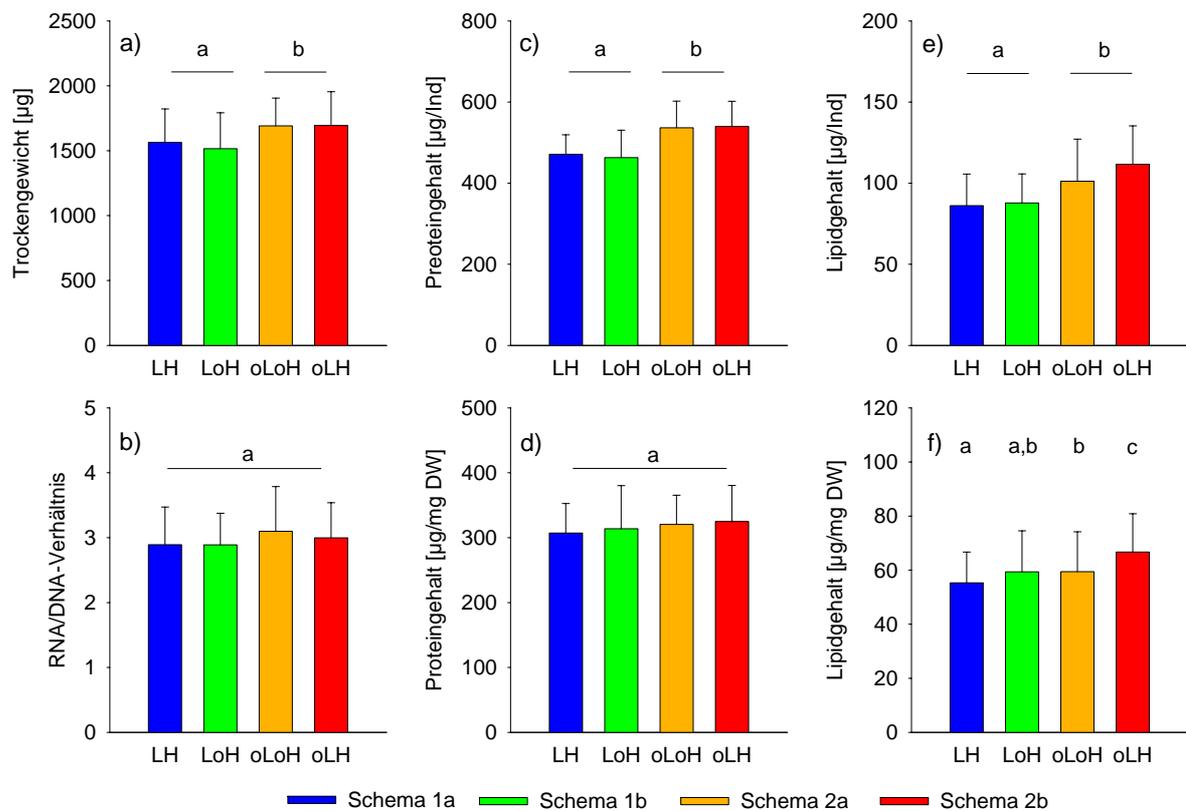


Abbildung 72: Trockengewicht und biochemische Parameter von Zoea I-Larven in Abhängigkeit des Reproduktionsschemas des Muttertieres (Mittelwerte ± Standardabweichungen). Verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede (Zwei-Wege ANOVA, Tukey-Test); n.s. nicht signifikant (P > 0,05). Abkürzungen: L: Larvenabgabe; oL: ohne Larvenabgabe; H: Häutung; oH: ohne Häutung im Jahr der Eiabgabe

Die Larven aus den zweijährigen Schemata waren mit  $1692,3 \pm 229,8 \mu\text{g}$  signifikant schwerer als die aus den einjährigen, die  $1534,8 \pm 267,8 \mu\text{g}$  wogen (Abbildung 72 a, Tabelle 10). In beiden Gruppen gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Weibchen, die sich vor der Eiabgabe gehäutet hatten und denen, bei denen das nicht der Fall war. Es gab keine Unterschiede im Nukleinsäureverhältnis zwischen den Larven der verschiedenen Reproduktionsschemata, die Larven hatten ein Verhältnis RNA/DNA-

Verhältnis von  $3,0 \pm 0,6$  (Abbildung 72 b, Tabelle 10). Abbildung 72 c zeigt den absoluten Proteingehalt der frisch geschlüpften Larven. Auch hier gab es einen signifikanten Unterschied zwischen ein- und zweijährigen Reproduktionsschemata, ohne dass es Unterschiede zwischen gehäutet oder nicht gab (Tabelle 10). Die Tiere aus den einjährigen Schemata hatten mit  $466,4 \pm 60,0 \mu\text{g}$  einen geringeren Proteingehalt als die aus den zweijährigen ( $537,6 \pm 64,1 \mu\text{g}$ ). Diese Unterschiede wurden jedoch ausschließlich durch den Gewichtsunterschied bedingt, denn wenn man den Proteingehalt relativ zum Gewicht der Larven betrachtet, so war dieser bei allen Reproduktionsschemata gleich (Abbildung 72 d). Die Larven wiesen  $317,9 \pm 52,5 \mu\text{g}$  Proteine pro mg Trockengewicht auf.

Tabelle 10: Zwei-Wege ANOVA zur Darstellung der Unterschiede in Trockengewicht und biochemischer Zusammensetzung von *H. gammarus*-Larven in Abhängigkeit davon, ob sich das Weibchen im Vorjahr gehäutet und Larven abgegeben hatte. Abkürzungen: HG: Häutung; L: Larvenabgabe FG: Freiheitsgrade; MS: mittlerer quadratischer Fehler

Variable	Faktor	FG	MS	F	P
Trockengewicht	HG	1	18347,309	0,303	0,583
	L	1	686659,133	11,346	<b>&lt; 0,0001</b>
	HG * L	1	16507,585	0,273	0,602
	Fehler	130	60517,427		
RNA/DNA	HG	1	0,0673	0,186	0,667
	L	1	0,735	2,029	0,157
	HG * L	1	0,0755	0,208	0,649
	Fehler	130	0,362		
Protein/Individuum	HG	1	955,283	0,240	0,625
	L	1	146266,689	36,803	<b>&lt; 0,0001</b>
	HG * L	1	184,599	0,0464	0,830
	Fehler	128	3974,322		
Protein [ $\mu\text{g}/\text{mg DW}$ ]	HG	1	41,523	0,0149	0,903
	L	1	4339,085	1,558	0,214
	HG * L	1	943,754	0,339	0,561
	Fehler	128	2784,525		
Lipid/Individuum	HG	1	668,646	1,240	0,268
	L	1	10598,927	19,654	<b>&lt; 0,0001</b>
	HG * L	1	1247,701	2,314	0,131
	Fehler	129	69568,056		
Lipid [ $\mu\text{g}/\text{mg DW}$ ]	HG	1	72,973	0,357	0,551
	L	1	968,526	4,739	<b>0,031</b>
	HG * L	1	943,208	4,615	<b>0,034</b>
	Fehler	129	204,393		

Auch der absolute Lipidgehalt (Abbildung 72 e, Tabelle 10) der Larven aus zweijährigen Schemata lag mit  $87,1 \pm 18,4 \mu\text{g}/\text{Individuum}$  signifikant über dem aus einjährigen ( $104,2 \pm 26,0 \mu\text{g}/\text{Individuum}$ ). Diese Unterschiede gab es auch im relativen Lipidgehalt (Abbildung 72 f). Zusätzlich spielte hier der Faktor Häutung im Jahr der Eiabgabe eine Rolle. Die Tiere aus dem Schema 2 b (ohne Larvenabgabe, mit Häutung) hatten mit  $66,7 \pm 14,2 \mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht den höchsten Lipidgehalt, die aus dem Schema 1 a

(mit Larvenabgabe und Häutung) den geringsten ( $55,3 \pm 11,4 \mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht). Zwischen den Gruppen, bei denen eine Häutung auftrat gab es keine signifikanten Unterschiede, wobei die Larven aus dem Schema 2 a (ohne Larven, ohne Häutung) mit  $59,4 \pm 14,8 \mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht einen signifikant geringeren Lipidgehalt als die aus den Schemata 1 a und 2 b hatten. Die Larven, bei deren Eiabgabe im selben Jahr auch eine Larvenabgabe, jedoch keine Häutung stattgefunden hatte (Schema 1 b:  $59,4 \pm 15,2 \mu\text{g}/\text{mg}$  Trockengewicht) unterschieden sich nur von denen aus dem Schema 2 b.

#### 5.3.4 Biochemische Zusammensetzung von Zoea I-Larven aus Fütterungs-/Hungerexperimenten

Das Trockengewicht und die biochemische Zusammensetzung (Gesamtproteine, Gesamtlipide, RNA/DNA) von Hummerlarven aus Futter- und Hungerexperimenten wurden im Verlauf des ersten Zoea-Stadiums bestimmt. Dazu wurden frisch geschlüpfte *H. gammarus*-Larven einzeln gehältert und alle zwölf (unter Futterbedingungen) bzw. 24 Stunden (unter Hungerbedingungen) beprobt. So konnten Wachstumsraten über das gesamte erste Stadium und die Veränderungen in der Zusammensetzung beobachtet werden.

Unter Futterbedingungen nahm das Trockengewicht (Abbildung 73 a) von Tag 1 ( $1202,0 \pm 85,3 \mu\text{g}/\text{Individuum}$ ) bis Tag 2,5 ( $1820,0 \pm 166,0 \mu\text{g}/\text{Individuum}$ ) mit einer Rate von 0,17 pro Tag zu. Bis zum 4. Tag blieb das Trockengewicht konstant bei  $1760,0 \pm 92,7 \mu\text{g}$ , um am Tag 4,5 auf  $1502,5 \pm 131,8 \mu\text{g}$  abzufallen. Dieser Rückgang lässt sich dadurch erklären, dass ein Teil der Larven sich zu diesem Zeitpunkt bereits zu Zoea II gehäutet hatte, die Tiere, die noch in die Analysen gingen, entwickelten sich langsamer. bis zum 4. Tag kontinuierlich mit einer Rate von 0,07 pro Tag an, die Larven wuchsen von  $485,7 \pm 4,1 \mu\text{g}/\text{Individuum}$  an Tag 1 auf  $639,5 \pm 28,2 \mu\text{g}/\text{Individuum}$  an Tag 4. Am Tag 4,5 lag der Proteingehalt bei  $575,4 \pm 58,5 \mu\text{g}/\text{Individuum}$ . Im Vergleich zu den anderen Parametern ließ sich beim RNA/DNA-Verhältnis kein eindeutiger Trend erkennen, es schwankte Verlauf des ersten Larvenstadiums unter Futterbedingungen um  $2,80 \pm 0,76 \text{ RNA:DNA}$ .

Die Larven aus dem Hungerversuch (Abbildung 73 c und d) wurden alle 24 Stunden beprobt. Ab dem 5. Untersuchungstag starben die ersten Tiere. Am 9. Tag wurde der Versuch beendet, da alle Larven entweder für die Analysen eingefroren oder gestorben

waren. In dieser Zeit hatte sich keine Larve zum zweiten Zoea-Stadium gehäutet. Das Trockengewicht (Abbildung 73 c) fiel während des ersten Zoea-Stadiums mit einer Rate von 0,025 pro Tag von  $1202,0 \pm 85,3 \mu\text{g}$  an Tag 1 auf  $1006 \pm 130,3 \mu\text{g/Individuum}$  an Tag 7 ab, die Werte für die Tage 8 und 9 wurden nicht mit betrachtet, weil hier schon ein Großteil der Larven verstorben war, so dass die beprobten Überlebenden eine Ausnahme darstellten. Auch die Gesamtlipide nahmen über das gesamte erste Zoea-Stadium mit einer Rate von 0,06 pro Tag ab, wobei der größte Abfall zwischen Tag 1 ( $112,6 \pm 8,4 \mu\text{g}$ ) und Tag 2 ( $92,5 \pm 5,1 \mu\text{g}$ ) stattfand. Am Tag 7 betrug der Lipidanteil noch  $73,2 \pm 12,0 \mu\text{g/Individuum}$ . Die Gesamtproteine (Abbildung 73 d) sanken während des Hungerexperiments von  $485,7 \pm 4,1 \mu\text{g/Individuum}$  am ersten Tag mit einer Rate von 0,07 pro Tag auf  $298,8 \pm 32,7 \mu\text{g/Individuum}$  am neunten Tag ab. Betrachtet man das RNA/DNA-Verhältnis, so nahm dieses nur zwischen Tag 1 und Tag 4 ab (Rate: 0,2 pro Tag) und blieb anschließend bei einem Wert von  $1,14 \pm 0,32$  konstant.

Die Gesamtlipide verhielten sich ähnlich, hier betrug der Zuwachs zwischen Tag 1 ( $112,602 \pm 8,4 \mu\text{g/Individuum}$ ) und Tag 2,5 ( $159,6 \pm 22,2 \mu\text{g/Individuum}$ ) 0,14 pro Tag, anschließend lag der Lipidgehalt bei  $153,8 \pm 14,6 \mu\text{g/Individuum}$ . Am Tag der Häutung fiel der Lipidgehalt auf  $122,7 \pm 15,4 \mu\text{g}$  ab. Der Proteingehalt (Abbildung 73 b) der Z I-Larven stieg

Vergleicht man die gemessenen Parameter aus Futter- und Hungerexperiment am Tag 4 (letzter Tag vor der Häutung zu Zoea II unter Futterbedingungen) paarweise miteinander, so waren die Werte unter Hungerbedingungen überall signifikant kleiner als unter Futterbedingungen (Trockengewicht, Gesamtlipide und -proteine: jeweils  $P < 0,001$ ; RNA/DNA-Verhältnis:  $P = 0,004$ ; Students t-Test).

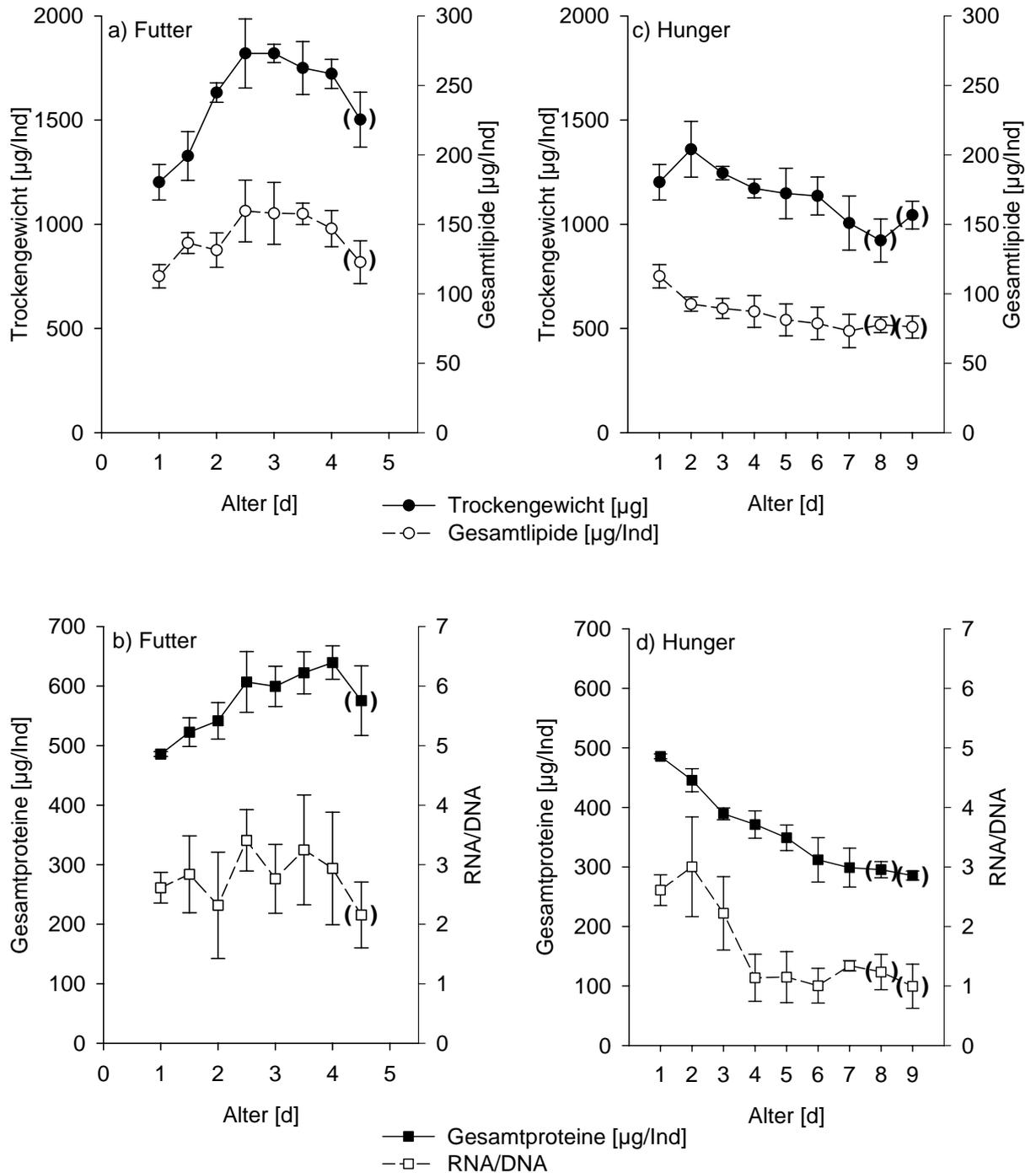


Abbildung 73: Zoea I-Larven von *H. gammarus*: Trockengewicht und Gesamtlipide (a, c), Gesamtproteine und RNA/DNA-Verhältnis (b, d) von Larven, die gefüttert wurden (a, c), bzw. Hungerbedingungen ausgesetzt waren (b, d). n = 5, Mittelwerte ± Standardabweichung; Punkte in Klammern stellen Ausnahmen dar, weil sich ein Teil der Larven dieser schon gehäutet hatten (Futter) bzw. gestorben waren (Hunger)

Für die Bestimmung des PNR wurden Zoea I-Larven unterschiedlich langen Hungerperioden ausgesetzt und anschließend kontinuierlich gefüttert, um festzustellen, wie resistent sie gegenüber Nahrungsabwesenheit waren. Der Point of no Return (PNR) war erreicht, wenn die Tiere so lange gehungert hatten, dass sich 50 % trotz

anschließender Fütterung nicht mehr erfolgreich zum zweiten Stadium häuten konnten. Dies war bei den Larven eines Weibchens nach 4,4 Tagen der Fall, der PNR der Larven eines zweiten Weibchens betrug 3,8 Tage. Zu diesem Zeitpunkt war das im Hungerversuch ermittelte RNA/DNA-Verhältnis unter den Wert von 1,5 abgesunken.

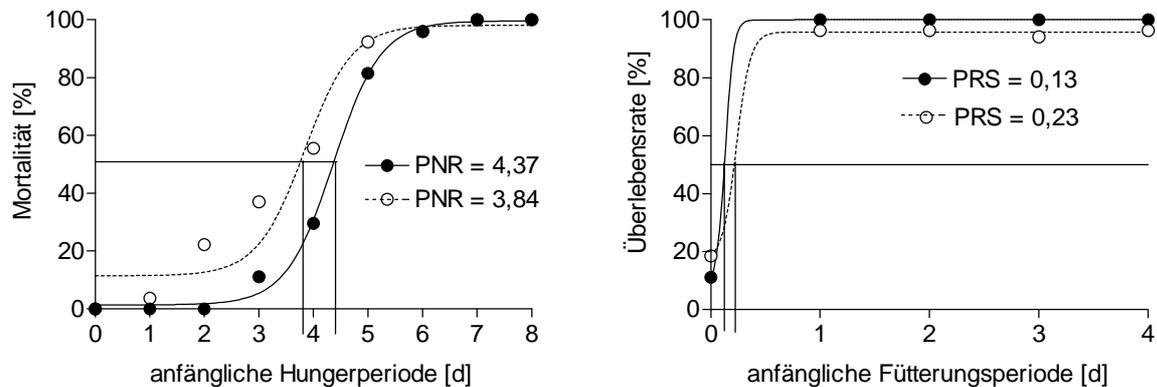


Abbildung 74: Point of no Return und Point of Reserve Saturation-Experimente an Zoea I-Larven zweier *H. gammarus*-Weibchen

Der Point of Reserve Saturation (PRS) wurde ermittelt, indem die prozentuale Überlebensrate gegen die anfängliche Fütterungsperiode aufgetragen wurde. Die Larven beider Weibchen benötigten nur einen Tag Nahrung, um sich erfolgreich zu Z II häuten zu können (0,13 bzw. 0,23 Tage). Die Ergebnisse aus dem Versuch mit konstanter Fütterung zeigten jedoch, dass auch nach diesem Tag noch Nahrung aufgenommen wurde, denn die Tiere wuchsen auch nach dem ersten Tag noch weiter.

#### 5.4 DISKUSSION

Die Auswirkungen natürlicher bzw. konstanter Temperaturbedingungen auf Wachstum und Reproduktion von Hummerweibchen wurden in Kapitel 4 untersucht. Dabei stand die Frage im Vordergrund, wie limitierte Ressourcen zwischen somatischem Wachstum des Weibchens und Investition in die Nachkommen aufgeteilt werden. Zusätzlich wurde untersucht, auf welche Prozesse sich suboptimale Bedingungen auswirkten. Die Ergebnisse aus Kapitel 4 lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen: Unter optimalen Bedingungen, die im Labor durch eine konstante Sommertemperatur von 18 °C gegeben waren, können sich *H. gammarus*-Weibchen jährlich häuten und reproduzieren. Sowohl im natürlichen Temperaturjahresgang als auch bei einer konstanten Temperatur von 12 °C (etwas über der Jahresmittel) traten vermehrt zweijährige Häutungs- und/oder Reproduktionsabstände auf. Einer der beiden Prozesse Reproduktion oder somatisches Wachstum eines Weibchens wurde unter suboptimalen Bedingungen also gehemmt, und Wachstum und Reproduktion beeinflussten einander dahingehend negativ, dass bei stärkerem Wachstum weniger Larven produziert wurden. Dies war im untersuchten Längenbereich der Weibchen größenunabhängig, auch sehr große Tiere können sich also jährlich häuten und reproduzieren. In diesem Kapitel sind nun die Auswirkungen von Größe, Hälterungstemperatur und Reproduktionsschema des Muttertieres auf die von ihm hervorgebrachten Larven untersucht worden.

Betrachtet man zunächst die Auswirkungen der **Hälterungstemperatur** auf die Brut, so konnte eine Verkürzung der Embryonalentwicklung durch höhere Hälterungstemperaturen nachgewiesen werden. Mit sinkenden Temperaturen stieg die Entwicklungsdauer exponentiell an, wobei der Temperatureffekt etwas stärker war, als Perkins (1972) für *H. americanus* beschreibt: So variierte die Entwicklungsdauer von 16 Wochen bei 20 °C bis 39 Wochen bei 10 °C, in der vorliegenden Arbeit wurden dagegen Werte von 13 Wochen und 42 Wochen für dieselben Temperaturen ermittelt. Weiterhin stellte Perkins (1972) fest, dass die Embryonen sich unterhalb einer bestimmten Temperatur nicht weiter entwickelten. Dementsprechend wurde für *H. gammarus* bei Helgoland untersucht, ob auch hier eine Schwellentemperatur existiert, unterhalb der keine Embryonalentwicklung stattfand. Auf der Basis der Temperatursumme der Tagesgrade während der Embryonalentwicklung bei konstanten Sommerbedingungen wurde eine Schwellentemperatur für die Entwicklung von Embryonen bei Helgoland von

7,9 °C ermittelt. Die Dauer der Embryonalentwicklung exklusive der Tage unter diesem Schwellenwert schwankte zwischen den untersuchten Tieren lediglich um ca. zwei Wochen. Da die Weibchen nur einmal wöchentlich auf Eiabgabe kontrolliert wurden, kann ein Teil der Abweichung durch die spätere Erfassung des Starts der Embryonalentwicklung erklärt werden. Es scheint also so zu sein, dass die längere Dauer der Embryonalentwicklung im Temperaturjahresgang nicht nur durch eine insgesamt langsamere Entwicklung bei niedrigeren Temperaturen bedingt wird, sondern dass die Entwicklung unterhalb von 7,9 °C insgesamt gehemmt wird.

Weiterhin konnte festgestellt werden, dass der Lipidgehalt frisch geschlüpfter Hummerlarven in Abhängigkeit von der Dauer der Embryonalentwicklung abnahm. Dieser Trend wird durch die Gegenüberstellung der biochemischen Zusammensetzung frisch geschlüpfter *H. gammarus*-Larven der drei Hälterungstemperaturen von konstant 12 °C und 18 °C bzw. natürlichem Temperaturjahresgang noch deutlicher. Trockengewichte und Nukleinsäureverhältnisse der Larven aus allen drei Temperaturregimen waren gleich, der Proteingehalt war bei den 18 °C-Larven signifikant höher als bei denen aus dem natürlichen Jahresgang und die Tiere aus den konstanten Sommerbedingungen wiesen signifikant mehr Lipide auf als die Bruten aus den beiden kälteren Temperaturen. Lipide dienen als Energiespeicher und der hohe Lipidgehalt bei warmer Temperatur während der Entwicklung bzw. die Abnahme mit zunehmender Entwicklungsdauer deutet darauf hin, dass während einer längeren Embryonalentwicklung tatsächlich mehr Reservestoffe aufgezehrt werden, ohne dass die Entwicklung schneller vonstatten ginge. Dadurch hätten die Larven aus kälteren Hälterungsbedingungen einen Nachteil gegenüber jenen Tieren, die aufgrund einer schnellen Embryonalentwicklung bei erhöhter Temperatur mit mehr Lipidreserven schlüpften, da diese auch von den Larven noch genutzt werden können. So fanden Anger et al. (1985), dass sich Zoea I-Larven auch ohne Nahrungsaufnahme zum zweiten Stadium häuten konnten, Larven mit mehr Energiereserven sind also weniger abhängig davon, direkt nach dem Schlupf Nahrung zu finden. Andererseits scheint die gewählte Hälterungstemperatur von 18 °C nicht oberhalb des Temperaturoptimums zu liegen, denn sonst würde ein erhöhter Grundstoffwechsel der Embryonen zu einem erhöhten Verbrauch der Reservestoffe führen, die dann nicht für den Aufbau von Körpersubstanz genutzt werden könnten. Der hohe Lipidgehalt der Larven, die sich unter Sommerbedingungen entwickelt hatten, deutet darauf hin, dass sich eine künstlich erhöhte

Entwicklungstemperatur von konstant 18 °C in der Aquakultur positiv auf die Brut auswirkt.

Ouellet & Plante (2004) fanden eine schwache Abhängigkeit der Larvengröße von der **Größe des Muttertieres** und führen die große Variation auf das Reproduktionsschema des Weibchens zurück. In der vorliegenden Untersuchung wurden die Daten nach ein- und zweijährigen Reproduktionszyklen getrennt analysiert, dabei konnte lediglich eine schwache Korrelation von Weibchengröße und Larvengröße bei Tieren mit zweijährigen Reproduktionszyklen festgestellt werden. Alle anderen untersuchten Parameter von *H. gammarus*-Larven waren unabhängig von der Größe des Muttertieres. Die Qualität von Hummerlarven ist nach den hier vorliegenden Ergebnissen also unabhängig von der Größe eines Weibchens, die Muttertiere investieren ihre Energie in eine größere Anzahl von Nachkommen (Kapitel 3 und Hepper & Gough 1978) anstatt unterschiedliche Larven hervorzubringen. Da nach dem Schlupf keinerlei Brutpflege betrieben wird, können die Weibchen nach der Larvenabgabe auch keinen Einfluss mehr auf die Überlebenschancen ihrer Nachkommen nehmen. Zusätzlich besiedeln Hummerlarven mit dem Pelagial einen anderen Lebensraum als die adulten Tiere (Ennis 1995), so dass es nicht sinnvoll erscheint, dass ein Weibchen auf selbst erprobte Umweltbedingungen mit der Produktion unterschiedlicher Eier reagiert, wie dies beispielsweise bei Copepoden unter bestimmten Umweltbedingungen mit der Produktion von Dauereiern anstelle der für optimale Bedingungen typischen Subitaneier (Marcus 1996) der Fall ist. Ein *H. gammarus*-Weibchen kann die Umweltbedingungen für seinen Nachwuchs nicht vorhersehen, so dass es immer dieselbe Eigröße produziert, je nach Kondition des Muttertieres variiert lediglich die Anzahl.

Die untersuchten biochemischen Parameter wurden nun bei Hummerlarven von Muttertieren, die nach verschiedenen **Schemata** reproduzierten, näher betrachtet. Für die statistische Auswertung wurde unterschieden, ob sich ein Weibchen im Jahr der Eiabgabe gehäutet hatte und ob es im Jahr der Eiabgabe Larven abgegeben hatte. Diese beiden Faktoren wurden in einer Zwei-Wege ANOVA analysiert. Das RNA/DNA-Verhältnis war bei den Larven aller Reproduktionsschemata ebenso wie der relative Proteingehalt gleich. Unterschiede im Trockengewicht, im absoluten Protein- und im absoluten Lipidgehalt waren davon abhängig, ob im Jahr der Eiabgabe auch eine Larvenabgabe stattgefunden hatte. Die Larven waren schwerer und hatten mehr Proteine und Lipide,

wenn das Muttertier vor der Eiabgabe keine Larven hervorgebracht hatte, das heißt, wenn es nach einem zweijährigen Schema reproduzierte. Die Tatsache, ob sich ein Weibchen im Jahr der Eiabgabe auch gehäutet hatte, nahm lediglich einen Einfluss auf den relativen Lipidgehalt. Dieser war am höchsten bei den Larven aus dem Schema 2 b, d. h. wenn im Jahr der Eiabgabe keine Larven abgegeben wurden, das Weibchen sich jedoch gehäutet hatte. Wie in Kapitel 4 bereits erläutert, findet der Großteil des somatischen Wachstums des Weibchens erst nach der Häutung statt, wenn die Reifung der Eier, die im Jahr der Häutung abgegeben werden, nahezu abgeschlossen ist. Der geringere relative Lipidgehalt der Larven aus dem Schema 2 a, wo die Häutung des Weibchens im Vorjahr stattfand, deutet wiederum darauf hin, dass die Aufteilung der Ressourcen zwischen somatischem Wachstum des Weibchens und Reproduktion zu einem frühen Zeitpunkt der Oogenese auftritt.

Im Gegensatz zur Größe des Muttertieres scheint das Reproduktionsschema für die Zusammensetzung der Nachkommen durchaus eine Rolle zu spielen. Größere und vor allem lipidreichere Larven wurden dann hervorgebracht, wenn im Abstand von zwei Jahren reproduziert wurde. Die Eireifung beim Hummer dauert zwei Jahre (Aiken & Waddy 1980b) und findet hauptsächlich während der Sommermonate statt. Sie ist in primäre und sekundäre Vitellogenese eingeteilt, letztere endet mit der Eiabgabe. Werden keine Eier abgegeben, so können sie resorbiert werden. Das Auftreten größerer Larven mit größeren Lipidreserven aus zweijährigen Reproduktionszyklen könnte darauf zurückzuführen sein, dass die Muttertiere im Vorjahr ihre Eier resorbiert haben, so dass die Energie für die Produktion der neuen Brut zur Verfügung gestellt werden konnte. Aber auch wenn dies nicht der Fall ist, müssen die Reserven bei der Eireifung nicht zwischen zwei Bruten aufgeteilt werden, wenn mit zweijährigem Abstand reproduziert wird, da keine zwei Bruten parallel heranreifen. Auch Ouellet & Plante (2004) vermuten einen negative Auswirkungen der Produktion zweier aufeinander folgender Bruten auf die Qualität von Eiern bzw. Larven von *H. americanus*. Wie bereits in Kapitel 4 erwähnt, reicht der vorliegende Datensatz leider nicht aus, um Muster zu erkennen, wann ein Weibchen nach welchem Schema reproduziert bzw. wie die Schemata aufeinander folgen. Da jedoch bei Hummern im gesamten untersuchten Längenbereich auch einjährige Häutungsabstände auftraten, können die verschiedenen Reproduktionsabstände eine Anpassung an variable Umweltbedingungen darstellen. Verzichtet ein Weibchen darauf, jedes Jahr Larven zu produzieren, so gibt es den Nachkommen, die im zweijährigen Abstand gebildet werden, mehr Energie mit, so dass deren Überlebenschancen bei

widrigen Umweltbedingungen größer sind als die der Larven von Weibchen, die in einjährigem Abstand reproduzieren. Die Hemmung einer Larvenabgabe in einem Jahr kann also die Entwicklungschancen der nachfolgenden Brut erhöhen. Zusätzlich sei darauf hingewiesen, dass sich das zeitliche Auftreten von der Eiabgabe und dementsprechend auch vom Larvenschlupf bei den Schemata unterscheidet (s. Kapitel 4). So schlüpften Larven aus dem Schema 2 a, also einem zweijährigen Schema, signifikant früher und somit bei geringeren Wassertemperaturen als die aus den einjährigen Schemata. Die Larven können sich bei höheren Temperaturen schneller entwickeln und zur geschützten benthischen Lebensweise übergehen (Aiken 1980). So haben die bei höheren Temperaturen schlüpfenden Larven aus den einjährigen Schemata trotz geringerer Energiereserven gegebenenfalls dieselben Überlebenschancen wie die Tiere aus den zweijährigen Schemata, da letztere aufgrund des früheren Schlupfes bei niedrigerer Temperatur längere Zeit benötigen, um sich zu entwickeln. Insgesamt könnte die Variabilität zwischen den Schemata eine Anpassung an nicht vorhersehbare Umweltbedingungen wie die Wassertemperatur während der Embryonalentwicklung oder beim Schlupf der Larven sein. Besteht eine Variation innerhalb der Population, so ist die Gefahr geringer, dass es unter bestimmten Bedingungen zu einem kompletten Reproduktionsausfall in einem Jahr kommt.

Zusätzlich zur Bestimmung der biochemischen Parameter unterschiedlicher Muttertiere wurden **Fütterungs- und Hungerexperimente** während des gesamten ersten Zoea-Stadiums durchgeführt, um einschätzen zu können, wie variabel die gemessenen Parameter sind und wo kritische Werte für die Entwicklung von *H. gammarus*-Larven liegen. Die Auswirkung von Nahrungsabwesenheit zu bestimmten Zeitpunkten des ersten Zoea-Stadiums wurde in Point of no Return- (PNR) und Point of Reserve Saturation-(PRS) – Experimenten untersucht. Paschke (1998) fand Unterschiede im PNR und im PRS zwischen Larven aus Sommer- und Wintereiern von *Crangon crangon*. Höhere Energiereserven in Wintereiern führen zu einer größeren Hungerresistenz der Larven im Vergleich zu den Sommertieren und senkten den anfänglichen Bedarf an Futter. Er interpretiert dies als eine Anpassung, die die Reproduktion von *C. crangon* im Winter ermöglicht, obwohl zu dieser Jahreszeit das Nahrungsangebot im Pelagial gering ist. *H. gammarus*-Larven erreichten in der vorliegenden Arbeit den PNR nach ca. vier Tagen, der PRS lag bei weniger als einem Tag. Zoea I-Larven des Europäischen Hummers konnten also bis zu vier Tagen hungern und sich bei anschließender Fütterung noch

erfolgreich zum zweiten Zoea-Stadium häuten. Wurden sie unterschiedlich langen anfänglichen Fütterungsperioden ausgesetzt, die von konstantem Hungern gefolgt wurden, so genügte ein Tag Futter, um ausreichend Energie für die Häutung zu Zoea II zur Verfügung zu stellen. Dieselben Werte (PNR = 4 und PRS = 1 bei 18 °C Hälterungstemperatur) fanden Abrunhosa & Kittaka (1997) bei *Homarus americanus*, während Anger et al. (1985) beim Amerikanischen Hummer einen früheren PNR bei drei Tagen fanden, was auf die höhere Hälterungstemperatur (21 °C) in diesem Experiment zurückzuführen sein kann. Morphologische Untersuchungen von Anger et al. (1985) zeigten, dass während der Hungerphase Lipidreserven aus den R-Zellen des Hepatopankreas abgebaut wurden. Nach kurzen Hungerperioden konnten diese wieder aufgefüllt werden, nach längeren war das nicht der Fall. Im Hungerversuch der vorliegenden Arbeit war die Abnahme an Gesamtlipiden von Tag 1 zu Tag 2 am stärksten und ging mit einer Gewichtszunahme der Larven einher. Anschließend nahm das Trockengewicht der Larven ab und die Abnahme an Lipiden setzte sich in geringerem Maß fort. Im Gegensatz dazu konnten die Larven unter Futterbedingungen Lipide akkumulieren. Der Lipidgehalt von Hummerlarven eignet sich also für die Beschreibung ihres Zustandes. Allerdings konnte aufgrund der kontinuierlichen Abnahme und wegen der Schwankungen zwischen den Individuen über das gesamte erste Zoea-Stadium hinweg kein diskreter Wert ermittelt werden, unterhalb dessen eine weitere erfolgreiche Entwicklung unmöglich war. Anders verhielt es sich beim Nukleinsäureverhältnis. Es sank unter Hungerbedingungen von ca. 3 RNA:DNA am ersten Tag auf 1,1 an Tag vier ab. Unter Futterbedingungen schwankte das Nukleinsäureverhältnis im Mittel zwischen 2,2 und 3,4 RNA:DNA. In diesem Bereich lagen auch die Werte, die Juinio et al. (1992) bei Postlarven (Stadium IV) von *H. americanus* unter Futterbedingungen gemessen haben. Auch ihre Untersuchungen zeigten eine signifikante Abnahme des RNA/DNA-Verhältnisses innerhalb von drei Tagen unter Hungerbedingungen. Das in der vorliegenden Arbeit gefundene gemeinsame Auftreten von PNR und Minimum im Nukleinsäureverhältnis nach vier Tagen Hungern lässt darauf schließen, dass *H. gammarus*-Larven mit einem Nukleinsäureverhältnis, das kleiner als 1,5 RNA:DNA ist, in einem kritischen Ernährungszustand sind, den sie wahrscheinlich nicht überleben. Die Reaktion der Larven, die nach einer anfänglichen Hungerperiode wieder gefüttert wurden, wurde in Bezug auf die biochemische Zusammensetzung in dieser Arbeit nicht untersucht, so dass keine Aussage darüber getroffen werden kann, wie das RNA/DNA-Verhältnis nach dem PNR reagiert, wenn die Tiere anschließend wieder gefüttert werden.

Die Verfügbarkeit von Nahrung würde jedoch wahrscheinlich den Stoffwechsel z. B. über die Produktion von Verdauungsenzymen anregen, so dass der RNA-Gehalt steigen würde. Da nicht mit Zellteilungen im selben Ausmaß zu rechnen wäre, bliebe der DNA-Gehalt mehr oder weniger konstant, das Nukleinsäureverhältnis stiege also wieder an. Somit lässt ein Wert der größer als 1,5 RNA:DNA nicht ausschließen, dass die Tiere zu einem früheren Zeitpunkt bereits so stark gehungert haben, dass es zu einer irreparablen Beeinträchtigung kam. Juinio et al. (1994) verwendeten das Nukleinsäureverhältnis, um den Ernährungszustand von *H. americanus*-Postlarven aus dem Feld einzuschätzen, der aus dem Nahrungsangebot der letzten zwei bis drei Tage resultierte. Sie verweisen jedoch darauf, dass im Laborexperiment die Werte neben dem Ernährungszustand auch von der Temperatur und dem Häutungsstadium abhängig sind (Juinio et al. 1992). Allerdings fanden auch diese Autoren unabhängig von diesen Faktoren unter permanenten Hungerbedingungen einen kontinuierlichen Abfall auf unter 1,5 RNA:DNA. Eine Kontrolle des Nukleinsäureverhältnisses von Tieren, die im Freiland gefangen wurden, oder von Larven aus der Aquakultur kann folglich genutzt werden, um einen aktuellen Ernährungsmangel (Zeitskala: wenige Tage) aufzudecken.

Für die Entwicklungschancen von Hummerlarven im Feld bedeuten die Ergebnisse aus den Fütterungs- und Hungerexperimenten, dass Zoea I-Larven bei Sommertemperaturen relativ unabhängig von Nahrung sind, denn als opportunistische Karnivore (Phillips & Sastry 1980) haben sie drei Tage Zeit, um erstmalig zu fressen. Ein Tag Nahrungsaufnahme reicht dann aus, damit sie sich anschließend erfolgreich zum nächsten Stadium häuten können. Um herauszufinden, ob sich Unterschiede in der biochemischen Zusammensetzung (vor allem im Lipidgehalt) beim Schlupf von *H. gammarus*-Larven auf das Hungerresistenzvermögen auswirken, müssten PNR- und PRS-Experimente mit Larven definierter Zusammensetzung durchgeführt werden. So ließe sich feststellen, ob die Unterschiede, die beispielsweise zwischen den Reproduktionsschemata gefunden wurden, ökologisch relevant sind.

Bei der Aufzucht von Hummerlarven für die Aquakultur würde die Fütterung am ersten Tag ausreichen, damit das zweite Stadium erreicht werden kann. Allerdings kann auch im Verlauf des ersten Stadiums weiterhin Nahrung aufgenommen und zum Aufbau von Körpersubstanz genutzt werden, so dass gerade in der Massenkultur eine kontinuierliche Fütterung sinnvoll erscheint, denn die Tiere wachsen dann besser. Wenn man die Ergebnisse außerdem auf das zweite Zoea-Stadium überträgt, sollte auch direkt nach der Häutung wieder ausreichend Nahrung zur Verfügung stehen, damit die Larven sich weiter

entwickeln können. Da es individuelle Unterschiede in der Entwicklungsdauer von ein bis zwei Tagen geben kann, lässt sich der Zeitpunkt für eine zweite Fütterungsperiode schwer bestimmen, was wiederum für eine kontinuierliche Nahrungsverfügbarkeit in Massenkulturen spricht. Werden Larven jedoch einzeln gehältert, so könnte man einen Tag vor der erwarteten Häutung auf das Futter verzichten, denn zu diesem Zeitpunkt wurde im Experiment keine weitere Körpermasse aufgebaut.

## 5.5 ZUSAMMENFASSUNG

In diesem Kapitel wurde die biochemische Zusammensetzung von Hummerlarven analysiert und im Zusammenhang mit den Bedingungen, denen die Muttertiere ausgesetzt waren, betrachtet. Mit steigenden Temperaturen während der Embryonalentwicklung fiel die Entwicklungsdauer im Ei exponentiell ab. Eine Schwellentemperatur von 7,9 °C, unterhalb der die sich Tiere nicht entwickelten, konnte für die Embryonalentwicklung der untersuchten *H. gammarus* ermittelt werden. Verlängerte Entwicklungszeiten bei kälteren Temperaturen spiegelten sich vor allem in einem niedrigeren Lipidgehalt frisch geschlüpfter Larven im Vergleich zu Tieren, deren Embryonalentwicklung bei höheren Temperaturen stattgefunden hatte, wider. Die Größe eines Weibchens hatte keinen Einfluss auf die Nachkommen. Anstelle einer Modifikation des Aufwandes für das einzelne Ei, variieren Hummerweibchen die Anzahl der produzierten Larven. Dieser Mechanismus wird noch deutlicher, wenn man die Auswirkungen verschiedener Reproduktionsschemata auf die Larven betrachtet. Größere und lipidreichere Larven wurden von Weibchen hervorgebracht, die sich im Abstand von zwei Jahren reproduzierten. Die Hemmung der Larvenabgabe in einem Jahr führt dazu, dass die Nachkommen im Folgejahr mit mehr Energiereserven ausgestattet werden, was deren Entwicklungschancen erhöht. Da der Schlupfzeitpunkt der Larven vom Reproduktionsschema des Muttertieres abhängig ist, könnte die Variabilität der biochemischen Zusammensetzung zwischen den Schemata auch eine Anpassung an nicht vorhersehbare Umweltbedingungen wie die Wassertemperatur während der Embryonalentwicklung oder beim Schlupf der Larven sein. Fütterungs- und Hungerexperimente an Zoea I-Larven zeigten, dass die Gesamtlipide, die unter Hungerbedingungen als Reservestoffe genutzt werden können, einen Indikator für die Qualität von Hummerlarven darstellen könnten. Der Lipidgehalt sank mit der Dauer der Hungerphase von Larven kontinuierlich ab, allerdings konnte kein diskreter Wert ermittelt werden, unterhalb dessen eine weitere erfolgreiche Entwicklung unmöglich war. Noch besser ist das Nukleinsäureverhältnis geeignet, um den Ernährungszustand von Hummerlarven zu beschreiben. Ein Verhältnis von 1,5 RNA:DNA konnte aus den PNR- und Hungerexperimenten als kritischer Wert für Hummerlarven ermittelt werden. Das Nukleinsäureverhältnis könnte somit gut für die Beurteilung der Nahrungssituation von Hummerlarven aus dem Feiland oder von Tieren, die in der Aquakultur unter verschiedenen Bedingungen aufgezogen wurden, herangezogen werden.



## 6 Allgemeine Diskussion und Ausblick

Die Kapitel zwei bis fünf der vorliegenden Arbeit beschäftigen sich mit verschiedenen Aspekten der Biologie des Europäischen Hummers bei Helgoland, die in hier zunächst kurz aufgeführt werden. Jedes dieser Kapitel beinhaltet einen Diskussionsteil, der die jeweiligen Ergebnisse in den wissenschaftlichen Kontext einordnet. In dieser zusammenfassenden Diskussion sollen nun die einzelnen Teile zusammengeführt und im Hinblick auf die Bedeutung der gewonnenen Erkenntnisse für die Population diskutiert werden.

Die vorliegende Dissertation ist ein Teil der vom Land Schleswig-Holstein finanzierten Artenhilfsmaßnahme: „Wiederaufstockung für die Hummerpopulation bei Helgoland“. Nachdem die Fischereierträge in den letzten 50 Jahren stark zurückgegangen sind (Goemann 1990), wurden gesetzliche Schutzmaßnahmen ergriffen, um die Population zu schützen. Die hier vorgestellte Arbeit ist Teil des wissenschaftlichen Begleitprogramms dieses Projekts. Die Freilandarbeit stellt ein Pilotprojekt für ein groß angelegtes Aussetzprogramm dar, in der die Chancen für eine Wiederaufstockung der Population durch das Aussetzen juveniler Zuchthummer im Untersuchungsgebiet überprüft wurde. Zusätzlich wurden Fischereidaten analysiert, um die Bestandsentwicklung, vor allem in jüngster Zeit, zu beschreiben. Markierungs- und Wiederfangdaten wurden für eine erste Bestandsabschätzung der helgoländer Hummerpopulation herangezogen (Kapitel 2).

Neben der Aufstockung der Population ist es aber auch notwendig, Gründe für die Abnahme des Bestandes zu suchen. Hierzu wurde im Labor nach empfindlichen Phasen während der Individualentwicklung eines Hummers gesucht (Kapitel 5). Die frühen benthischen Stadien des Hummers leben sehr zurückgezogen und haben damit hohe Ansprüche an ihr Habitat. Ihr Verhalten in Bezug auf den Aufenthalt in Höhlen, die Exploration der Höhlenumgebung und ihre Laufleistung wurde im Labor experimentell untersucht und ließ Rückschlüsse auf die Abhängigkeit der Tiere von Höhlen im Freiland zu (Kapitel 3).

Der Ausgangspunkt für eine erfolgreiche natürliche Rekrutierung von Hummern im Lebensraum ist die Fortpflanzung der Art. Reproduktion und Wachstum von *H. gammarus*-Weibchen sind durch hormonelle Prozesse gekoppelt (Nelson et al. 1988a), so dass beide Aspekte gemeinsam untersucht werden sollten. Wie Wachstum und Reproduktion sich unter verschiedenen Ausgangsvoraussetzungen gegenseitig

beeinflussen, wurde im Labor überprüft (Kapitel 4). Dazu wurde die Abfolge der einzelnen Reproduktionsprozesse in Abhängigkeit von der Größe des Weibchens und von der Temperatur, bei der es gehältert wurde, ermittelt, was zu einer Einteilung in vier verschiedene Reproduktionsschemata (Bertran & Lorec 1986) führte. Die Terminierung der Reproduktionsprozesse wird durch die Temperatur beeinflusst, so dass Hummerweibchen bezüglich der Reproduktionsabläufe empfindlich auf diesen Faktor reagieren (Aiken 1986).

Die Reproduktion endet mit der Larvenabgabe. Die Larven sind aufgrund ihrer pelagischen Lebensweise empfindlich gegenüber biotischen und abiotischen Umweltfaktoren wie z. B. Nahrungsverfügbarkeit, Prädation, Temperatur oder Verdriftung durch Strömung. In Untersuchungen zur biochemischen Zusammensetzung von Larven, die unter verschiedenen Voraussetzungen gebildet oder aufgezogen wurden, konnten Indikatoren gefunden werden, die den Ernährungszustand und damit die Chancen der Tiere, im Freiland zu überleben, beschreiben.

Welche Perspektiven ergeben sich aus den vorgestellten Untersuchungen für die *H. gammarus*-Population bei Helgoland? Die Auswertung historischer und aktueller Fangstatistiken des Hummers deutet darauf hin, dass sich der Abwärtstrend der Fangzahlen, der seit Mitte der 1950er Jahre zu beobachten war, in den letzten zehn Jahren nicht weiter fortgesetzt hat (Kapitel 2). Der Druck auf die Hummerpopulation durch Fraßfeinde und Konkurrenten hat sogar nachgelassen. So sind die Bestände des Kabeljaus, der einen großen Fraßdruck auf den Hummer ausübt, in den letzten 20 Jahren stark zurückgegangen. Entgegen dem persönlichen Eindruck der ortsansässigen Fischer konnten anhand der Anlandungsdaten keine Hinweise darauf gefunden werden, dass der Bestand an Taschenkrebsen bei Helgoland zugenommen hat. So ist der Fraßdruck großer Taschenkrebse auf juvenile Hummer wahrscheinlich gleich geblieben, ebenso sollte die Konkurrenz zwischen beiden Arten um Nahrung und Höhlen unverändert sein. Die Verhaltensexperimente mit juvenilen Hummern ergaben eine starke Abhängigkeit der Junghummer von Versteckmöglichkeiten bis zu einer Carapaxlänge von ca. 30 mm (entsprechend einer Gesamtlänge von 75-80 mm). Für diese Tiere wurde eine theoretische Größe des Territoriums um die Höhle von 12 m<sup>2</sup> bis 50 m<sup>2</sup> ermittelt (Kapitel 3). Der Felssockel um die Insel Helgoland, der eine Größe von ca. 10 km<sup>2</sup> hat, bietet damit eine Vielzahl potentieller Hummerreviere. Die historischen Fangzahlen von bis zu 80.000 Hummern pro Jahr deuten an, dass das Ökosystem eine vielfach größere

Hummerpopulation als die heutige tragen könnte. Eine erste grobe Bestandabschätzung konnte basierend auf Markierungs- und Wiederfangexperimenten durchgeführt werden. Sie ergab eine Zahl von lediglich 28.000 Hummern auf dem Helgoländer Felssockel, die größer als 55 mm Carapaxlänge (155 mm Gesamtlänge) sind (Kapitel 2). Zusätzlich wurden die Fangerträge unter Berücksichtigung des Fischereiaufwandes (CPUE) ermittelt. Sie lagen mit  $0,02 \text{ kg} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{Korb}^{-1}$  um eine Zehnerpotenz unter den Werten, die in den Zeiten hoher Populationsdichten für die norwegische Fischerei angegeben sind (Woll et al. 2003). Diese Ergebnisse deuten an, dass die Habitatkapazität für benthische Top-Prädatoren des Untersuchungsgebiets Helgoländer Felssockel bei weitem nicht ausgeschöpft ist. Die mittlerweile sehr kleine Hummerpopulation scheint diese Lücke durch unzureichende Rekrutierung jedoch nicht füllen zu können (Kapitel 2).

An diesem Punkt fließen die Laboruntersuchungen zu Wachstum und Reproduktion von Hummerweibchen (Kapitel 4) und die biochemischen Untersuchungen an Hummerlarven (Kapitel 5) mit in die Betrachtung ein. Für eine erfolgreiche Rekrutierung müssen überlebensfähige Hummerlarven produziert und zu einem Zeitpunkt abgegeben werden, zu dem die Umweltbedingungen eine erfolgreiche Larvalentwicklung im Pelagial erlauben und anschließend die Ansiedlung ermöglichen (Wahle 1988). Die Fütterungs- und Hungerexperimente an Zoea I-Larven lieferten Indikatoren zur Einschätzung des Zustandes frisch geschlüpfter Hummerlarven. So wiesen hohe Gehalte an Gesamtlipiden auf genügend Energiereserven hin, die den frisch geschlüpften Larven eine relative Unabhängigkeit gegenüber verfügbarer Nahrung verliehen (Kapitel 5). Die Reservestoffe, die einer Larve beim Schlupf durchschnittlich zur Verfügung standen, ermöglichten es den Tieren, eine bis zu vier Tagen andauernde Hungersituation zu überstehen. Dies ist das Ergebnis von Point of no Return (PNR) -Experimenten an Zoea I-Larven. Erst nach diesen vier Tagen traten Schäden auf, die eine Häutung zum zweiten Zoea-Stadium verhinderten. Point of Reserve Saturation (PRS)-Experimente zeigten außerdem, dass nach lediglich einem Tag Nahrungsverfügbarkeit ausreichend gefressen werden konnte, damit sich die Tiere erfolgreich zum zweiten Stadium häuten konnten. Das Zeitfenster, in dem die Tiere nach dem Schlupf fressen müssen, ist demnach relativ groß, so dass im Umkehrschluss nur eine relativ geringe Nahrungsabhängigkeit besteht. Diese Tatsache wird noch dadurch verstärkt, dass sich bereits Hummerlarven opportunistisch ernähren können je nachdem, was für ein Nahrungsangebot zur Verfügung steht (Phillips & Sastry 1980). Neben Phyto- und Zooplankton fressen bereits die Larven ihre Artgenossen

(eigene Beobachtungen), was darauf schließen lässt, dass sie auch größere Organismen fressen können.

Als zweiter Indikator für den Ernährungszustand konnte das Nukleinsäureverhältnis ermittelt werden. Im Gegensatz zum Lipidgehalt konnte hier ein diskreter Wert für das RNA/DNA-Verhältnis von minimal 1,5 festgelegt werden, der nach vier Tagen Hungern, also am PNR erreicht war. Nach kürzeren Hungerperioden oder wenn die Tiere gefressen hatten, lag das Nukleinsäureverhältnis bei durchschnittlich 2,0 (Kapitel 5).

Unabhängig davon, welchen Bedingungen Hummerweibchen ausgesetzt waren, produzierten sie immer überlebensfähige Larven. Es konnten jedoch Unterschiede vor allem im Lipidgehalt frisch geschlüpfter Zoea I-Larven gefunden werden, wenn die Muttertiere verschiedene Reproduktionsschemata aufwiesen oder bei verschiedenen Temperaturen gehältert wurden. Die Größe eines Weibchens spielte hingegen keine Rolle für die Zusammensetzung der Larven beim Schlupf und war zusätzlich auch nicht entscheidend dafür, nach welchem Schema ein Weibchen reproduzierte, so dass auch ein indirekter Einfluss der Größe des Weibchens ausgeschlossen werden kann. Für die biochemische Zusammensetzung der Larven beim Schlupf sind zwei Faktoren zu beachten: Erstens die Ausstattung des Eis mit den Reservestoffen, die dem Embryo von der Mutter mit auf den Weg gegeben werden und die ihm während seiner Entwicklung zur Verfügung stehen, und zweitens der Verbrauch dieser Reservestoffe bis zum Schlupf. Der Verbrauch ist abhängig von der Dauer der Embryonalentwicklung, die ihrerseits von der Umgebungstemperatur bestimmt wird. So konnte entsprechend den Untersuchungen von (Perkins 1972) an *H. americanus* in der vorliegenden Arbeit eine Schwellentemperatur von 7,9 °C für die Embryonalentwicklung von *H. gammarus* ermittelt werden, unterhalb der sich die Tiere nicht mehr entwickelten. Da für den Ruhestoffwechsel bei niedrigen Temperaturen jedoch trotzdem (wenn auch in geringem Maße) Energie verbraucht wird, hatten die Larven aus kälteren Temperaturen beim Schlupf weniger Energiereserven als die Tiere, die sich unter konstanten Sommertemperaturen entwickelt hatten.

Eine wesentlich größere ökologische Bedeutung kommt jedoch dem Zeitpunkt des Larvenschlupfes zu. Dieser resultiert aus dem Zeitpunkt der Eiabgabe und der temperaturabhängigen Embryonalentwicklungsdauer. Larvenabgaben traten bei Hummerweibchen, die im Labor unter natürlichen Temperaturbedingungen gehältert wurden, zwischen 6.Mai und 25.August auf. Dies entspricht dem Zeitraum, in dem Ehrenbaum (1894) frisch geschlüpfte Larven in den Gewässern bei Helgoland fand. Die Temperatur

variiert zu dieser Zeit bei Helgoland zwischen 8,5 °C und 19 °C. Dies wirkt sich entscheidend auf die Zeit aus, die Hummerlarven im Pelagial verbringen, denn auch hier ist die Stadiendauer temperaturabhängig (Aiken 1980). So können sich *H. americanus*-Larven bei 8 °C nicht erfolgreich bis zum Stadium IV (Übergang zum benthischen Leben) häuten, bei 10 °C benötigen sie 54 Tage von Stadium I bis Stadium IV und bei 20 °C brauchen sie lediglich 12 Tage (Aiken 1980). Hummer sind in der pelagischen Phase den größten potentiell letalen Gefahren ausgesetzt (Ennis 1995). Sowohl der Fraßdruck als auch die Gefahr durch Verdriftung werden im Pelagial als Bestands regulierend diskutiert (Sinclair 1988). Gerade im Seegebiet um Helgoland bedeutet eine Verdriftung die Entfernung von geeigneten Siedlungshabitaten, denn die Deutsche Bucht weist abseits des helgoländer Felssockels nur sandige bis schlickige Substrate auf. Auf solchem Untergrund können jedoch die besonders stark auf Höhlen angewiesenen frühen benthischen Stadien nicht überleben (Linnane et al. 2000). Aus diesen Umständen ergibt sich, dass ein möglichst später Schlupfzeitpunkt, zu dem die Wassertemperatur am höchsten ist, die größten Überlebenschancen für Hummerarven bietet. Ein später Larvenschlupf tritt dann auf, wenn die Eiabgabe zu einem späten Zeitpunkt stattfindet und die Wassertemperatur an vielen Tagen unter der Schwellentemperatur für die Embryonalentwicklung liegt. In den Untersuchungen zur Reproduktion von Hummerweibchen konnte kein Schema ausgemacht werden, bei dem es zu einer besonders späten Eiabgabe kam. Reproduzierte ein Weibchen jedoch nach dem Schema 2 a (erste Larvenabgabe und Häutung/ Paarung in einem Jahr, Eiabgabe im Folgejahr und zweite Larvenabgabe ein weiteres Jahr später), so wurden die Eier signifikant früher als bei den anderen Schemata abgegeben und auch der folgende Larvenschlupf lag entsprechend signifikant früher. Die meisten Weibchen, die unter natürlichen Temperaturbedingungen gehalten wurden, wiesen diese Abfolge der Reproduktionsprozesse auf (Kapitel 4). Eine weitere große Gruppe reproduzierte nach dem Schema 1 a, das bedeutet neben erster Larvenabgabe und Häutung/ Paarung fand auch die Eiabgabe im selben Sommer statt, die zweite Larvenabgabe im Folgejahr. Die Analyse der Wachstums- und Reproduktionsdaten weist darauf hin, dass unter suboptimalen Bedingungen entweder das somatische Wachstum oder die Reproduktion in einem Jahr gehemmt wird. So kam es bei Weibchen, die nicht bei konstanten Sommertemperaturen (die hier als optimal betrachtet wurden) gehalten wurden, häufig zu zweijährigen Häutungs- oder Reproduktionsabständen. Außerdem beeinflussten sich Wachstum und Reproduktion dahingehend negativ, dass bei stärkerem Längenwachstum weniger Larven

produziert wurden. Die Auslöser, die für die Reproduktion nach unterschiedlichen Schemata verantwortlich sind, waren nicht direkter Gegenstand der vorliegenden Arbeit, wären jedoch ein interessanter Aspekt für zukünftige experimentelle Untersuchungen. Der Zeitpunkt des Larvenschlupfes wird, wie oben erwähnt, jedoch nicht nur durch den Zeitpunkt der Eiabgabe, sondern auch durch die Temperaturbedingungen während der Embryonalentwicklung bestimmt. Geht man davon aus, dass die Entwicklung unterhalb der Schwellentemperatur nicht weiter fortschreitet, so führt jeder Tag, an dem die Wassertemperatur im Winter unter  $7,9\text{ }^{\circ}\text{C}$  liegt zu einem Tag Verzögerung des Schlupfzeitpunktes. Da die durchschnittliche Winterwassertemperatur bei Helgoland in der letzten Dekade signifikant zugenommen hat (Franke et al. 1999), könnte sich dies entscheidend auf den Zeitpunkt des Larvenschlupfes ausgewirkt haben, denn gerade die Anzahl der Tage mit kaltem Wasser verschiebt den Larvenschlupf nach hinten, hin zu besseren Überlebensbedingungen für die Larven. Das Auftreten verschiedener Reproduktionsschemata sowie die unterschiedliche biochemische Ausstattung der Larven aus ein- und zweijährigen Schemata könnte eine Anpassung an variable Umweltbedingungen darstellen. Die Verzögerung einer Häutung oder Eiabgabe scheint auf Individuenebene durch die Hemmung von Wachstum oder Reproduktion aufgrund suboptimaler Bedingungen hervorgerufen zu werden. Eine Konsequenz der verschiedenen Reproduktionsschemata ist, dass sich der potentielle Zeitraum für den Larvenschlupf durch die Variation im Zeitpunkt der Larvenabgabe auf Populationsebene verlängert, was die Aussichten auf eine erfolgreiche Rekrutierung erhöht. Zusätzlich haben die Larven aus zweijährigen Schemata mit den größeren Reserven unter energetischen Gesichtspunkten bessere Ausgangsvoraussetzungen, um sich auch bei kälteren Temperaturen erfolgreich zu entwickeln. Allerdings haben diese energetischen Voraussetzungen für die Larven der helgoländer Hummerpopulation tatsächlich keine besondere Bedeutung, weil die Gefahr der Verdriftung in Gebiete, wo Siedlungshabitate fehlen, wegen der geographischen Besonderheiten (räumliche Isolation von anderen Hartsubstrathabitaten) sehr groß ist.

In einer großen Population mit vielen geschlechtsreifen Weibchen wird es immer eine Gruppe von Tieren geben, die sich nach einem Schema fortpflanzt, dass in einem speziellen Jahr zur erfolgreichen Rekrutierung führt. Ist die Anzahl reproduzierender Individuen jedoch gering, so ist die Gefahr groß, dass es beispielsweise durch temperaturbedingte Verschiebungen dazu kommt, dass ein ganzer Rekrutierungsjahrgang ausfällt. Genau eine solch kleine Population, die aus eigener Kraft nicht wieder auf alte

Stärke anwachsen kann (Allee-Effekt), könnte die *H. gammarus*-Population bei Helgoland sein (Allee 1950).

In der vorliegenden Arbeit wurden die für das Aussetzprojekt verwendeten Hummer in der Züchtungshalle der Biologischen Anstalt Helgoland aufgezogen. Dafür wurden teils Weibchen benutzt, die von den ortsansässigen Fischern angeliefert wurden und ihre Eier im Freiland abgegeben hatten. Teilweise wurden die Weibchen jedoch auch über einen längeren Zeitraum gehältert, so dass alle Reproduktionsvorgänge von der Paarung über die Eiabgabe bis hin zum Larvenschlupf im Labor stattfanden. Aus den durchgeführten Laboruntersuchungen zu Wachstum und Reproduktion, zur biochemischen Zusammensetzung der Hummerlarven und zum Verhalten juveniler *H. gammarus* ergeben sich nun Hinweise auf eine möglichst effektive Aquakultur, um große Mengen an Junghummern für Besatzmaßnahmen zu züchten. Im natürlichen Temperaturjahresgang sind Wachstum und Reproduktion von Hummerweibchen in einem Jahr nicht immer möglich, so dass einer der beiden Prozesse den anderen möglicherweise hemmt (Nelson et al. 1988b). Über eine Temperaturerhöhung auf konstant 18 °C konnte die gegenseitige Hemmung aufgehoben werden, so dass alle Weibchen jährlich wuchsen und sich reproduzierten (Kapitel 4). Dies erhöht die Anzahl produzierter Larven, weil sowohl die Häufigkeit der Larvenabgaben, als auch die Anzahl der Larven pro Weibchen (die mit steigender Größe des Muttertiers zunimmt) hoch sind. Im Hinblick auf die biochemische Zusammensetzung wiesen die Larven aus konstant 18 °C im Vergleich der Hälterungstemperaturen den höchsten Lipidgehalt auf, so dass bei dieser Temperatur auch energetisch hochwertige Larven produziert werden können (Kapitel 5). Weiterhin geben die Fütterungs- und Hungerexperimente an Hummerlarven Hinweise auf ein Futterregime, das dem Häutungszyklus angepasst werden kann. Werden Hummerlarven einzeln gehältert, so benötigen sie am Tag vor einer Häutung keine Nahrung, da zu diesem Zeitpunkt kein weiteres Wachstum der Tiere stattfindet.

#### *Ausblick*

Über eine Bestandsanalyse konnte gezeigt werden, dass ausreichend Lebensraum für eine wesentlich größere Anzahl von Hummern, als derzeit auf dem Felssockel lebt, zur Verfügung stehen sollte. Dies ist eine sehr gute Voraussetzung für die Aufstockung der Population (Howard 1988). Da auch die erzielten Wiederfangquoten und Wachstumsraten erster ausgesetzter Zuchthummer im Freiland verglichen mit anderen europäischen Projekten sehr viel versprechend sind (Kapitel 2), scheint ein großes Aussetzprogramm

ein guter Ansatz zu sein, die helgoländer Hummerpopulation nachhaltig zu stützen. Die Gefahr von umweltbedingten Rekrutierungsausfällen sinkt, wenn die Population größer wird. Neben einer Aufstockung des Bestandes durch Besatzmaßnahmen wäre vor allem eine Heraufsetzung des gesetzlichen Mindestmaßes eine Erfolg versprechende Maßnahme, denn die derzeit geltende Mindestfanggröße scheint nicht weit über der Größe zu liegen, bei der Hummerweibchen geschlechtsreif werden. Die Größe bei Eintritt in die Geschlechtsreife könnte über eine verbesserte Zusammenarbeit mit den helgoländer Fischern genauer bestimmt werden. Wenn alle angelandeten Weibchen vermessen und auf die Anwesenheit von Eiern hin untersucht werden, lässt sich berechnen, bei welcher Größe die Weibchen durchschnittlich geschlechtsreif werden. Wird das Mindestmaß heraufgesetzt, so könnte die Anzahl der reproduzierenden Weibchen und somit die Anzahl der jährlich abgegebenen Larven erhöht werden, was zu einem größeren Rekrutierungserfolg führen sollte. Eine weitere Steigerung der Zahl reproduzierender Weibchen könnte dadurch erreicht werden, dass die Schonzeit verlängert wird, die derzeit vom 15. Juli bis zum 30. August dauert. Viele Hummerweibchen geben ihre Eier erst später ab (die späteste Eiabgabe wurde im Labor am 23. Oktober beobachtet), so dass sie bis dahin auch nicht unter den ganzjährigen Schutz für eiertragende Weibchen fallen. In Zusammenarbeit mit den Fischern könnte man außerdem diskutieren, ob ein generelles Vermarktungsverbot für Hummerweibchen ein probates Mittel zum Schutz der Population ist. Eine solche Maßnahme erfordert jedoch eine laufende Untersuchung der Anlandungen, um das Geschlechterverhältnis zu überprüfen, damit die Zahl der Männchen nicht soweit zurückgeht, dass Hummerweibchen keine Sexualpartner mehr finden.

Die Zusammenarbeit mit den helgoländer Fischern sollte zusätzlich dahingehend verbessert werden, dass genauere Daten über den Fischereiaufwand und die erzielten Fangträge erhoben werden, damit die Bestandsentwicklung weitergehend untersucht werden kann. Außerdem ist es notwendig, alle angelandeten Hummer auf Markierungen hin zu überprüfen, damit eine sichere Erfolgsabschätzung möglich ist. Eine standardisierte Fischerei durch institutseigenes Personal würde zusätzlich eine von der Fischerei unabhängige Analyse der Bestandsentwicklung ermöglichen. Interessant wäre zusätzlich eine weitergehende Bestandsanalyse zum Beispiel durch die Beschreibung des Alters-Größenzusammenhangs und die Berechnung von Wachstumsmodellen von Hummern in einem weiteren Größenbereich. Die Altersbestimmung von Tieren unbekanntes Alters könnte mit Hilfe der Lipofuscin-Methode (Sheehy et al. 1994) durchgeführt werden.

Soll der Bestand mit einheimischen Zuchttieren aufgestockt werden, so liefern die erzielten Ergebnisse Hinweise darauf, dass die Junghummer am besten bis zu einer Carapaxlänge von ca. 30 mm (entsprechend einer Gesamtlänge von 75 mm bis 80 mm) im Labor aufgezogen werden sollten. Da dies technisch sehr aufwändig ist und eventuell kleinere Tiere ausgesetzt werden müssen, sind die Aussetzorte unbedingt so zu wählen, dass ausreichend Höhlen zur Verfügung stehen. Des Weiteren wachsen die Tiere auf dem freien Felssockel wesentlich besser als im Vorhafen, so dass der Hafen für Aussetzprogramme zu meiden ist. Um in nächster Zeit einen Anteil von Zuchthummern an der Gesamtpopulation von beispielsweise 10 % zu erreichen, müssten innerhalb von ein bis drei Jahren ca. 15.000 Junghummer ausgesetzt werden.

### Zukünftige Maßnahmen für die *H. gammarus*-Population bei Helgoland

#### Aquakultur von Hummern

- Hälterung von eiertragenden Hummerweibchen bei konstanter Sommertemperatur (18 °C)
- Aufzucht juveniler Hummer möglichst bis zu einer Größe von 30 mm Carapaxlänge (75 mm bis 80 mm Gesamtlänge)

#### Aufstockungsprogramm

- Aussetzorte mit großem Höhlenangebot wählen
- außerhalb des Hafens aussetzen
- Mindestaussetzzahl: 15.000 einjährige Junghummer, um einen Anteil von 10 % an der Gesamtpopulation zu erreichen

#### Begleituntersuchungen

- standardisierte Fischerei durch institutseigenes Personal
- Überprüfung der Anlandungen aus der kommerziellen Fischerei zur Bestimmung der Größe bei Eintritt in die Geschlechtsreife
- Alters-Größenbestimmungen für Wachstumsmodelle

#### gesetzliche Maßnahmen

- Meldepflicht für Fischereiaufwand und Ertrag
- Anheben der Mindestfanggröße
- Verlängerung der Schonzeit
- möglicherweise ganzjähriger Schutz aller Weibchen

Abschließend lässt sich festhalten, dass die vorliegende Arbeit wichtige neue Erkenntnisse über die Hummerpopulation bei Helgoland geliefert hat. Eine erste Bestandsabschätzung konnte vorgenommen werden und liefert die Basis für Empfehlungen, die zukünftige Besatzmaßnahmen betreffen. So konnten die Mindestgröße von Junghummern und ihre Ansprüche an die Beschaffenheit eines potentiellen Habitats angegeben werden, wenn Tiere im Freiland erfolgreich angesiedelt werden sollen. In Laborversuchen konnten verbesserte Hälterungsbedingungen für die Aquakultur von

*H. gammarus* ermittelt und Parameter für die Einschätzung der Qualität von Hummerlarven gefunden werden. Die ermittelten Wiederfangquoten, Überlebens- und Wachstumsraten ausgesetzter Junghummer im Freiland zeigen sehr gute Erfolgsaussichten für ein groß angelegtes Aussetzprogramm, wenn man die Ergebnisse mit anderen europäischen Projekten (Bannister & Addison 1998, Moksness et al. 1998) vergleicht.

## 7 Allgemeine Zusammenfassung

Die vorliegende Dissertation ist Teil des wissenschaftlichen Begleitprogramms für die vom Land Schleswig-Holstein finanzierte Artenhilfsmaßnahme „Wiederaufstockung für die Hummerpopulation bei Helgoland“. Die historischen Fangstatistiken wurden im Freilandteil der Arbeit analysiert und um aktuelle Datensätze einzelner Hummerfischer erweitert, die den genauen Fischereiaufwand mit einbezogen. Der seit 1950 andauernde Bestandsrückgang des Hummers hat sich zwischen 1994 und 2004 nicht weiter fortgesetzt. Geringere aufwandsbezogenen Erträge bei Helgoland im Vergleich zu anderen europäischen Ländern weisen auf eine Habitatkapazität des Untersuchungsgebiets für Top-Prädatoren hin, die eine größere Hummerpopulation als die derzeitige tragen könnte. Dieser Eindruck wird dadurch unterstützt, dass neben den Erträgen an *H. gammarus* auch die Fangzahlen des Fraßfeindes *G. morhua* zurückgegangen sind; die Erträge an *C. pagurus*, einem Fraßfeind und Konkurrenten, blieben in den letzten zehn Jahren gleich. Über Markierungs- und Wiederfanguntersuchungen konnte eine erste Größenabschätzung der Population durchgeführt werden, die einen Bestand von ca. 28.000 Hummern größer als 55 mm Carapaxlänge (155 mm Gesamtlänge) auf dem helgoländer Felssockel ergab. Seit dem Jahr 2000 wurden jährlich mehrere hundert Junghummer gezüchtet und als Einjährige markiert und ausgesetzt. Über gezielte Wiederfänge dieser Tiere konnten Wachstums- und Überlebensraten im Freiland sowie Wiederfangquoten ermittelt werden. Eine Überlebensrate von gut 20 % zeigt an, dass eine Bestandserhöhung um 10 % durch das Aussetzen von ungefähr 15.000 Junghummern in den nächsten Jahren erreicht werden könnte. Die Wachstumsanalysen zeigten, dass die Tiere nach 4,6 Jahren (Weibchen) bzw. 4,1 Jahren (Männchen) marktreif wurden, wenn sie auf dem Felssockel der Insel ausgesetzt wurden. Im Vorhafen waren die Wachstumsraten signifikant kleiner, Weibchen benötigten hier 5,3 Jahre und Männchen 4,9 Jahre bis sie eine Carapaxlänge 87 mm erreichten. Damit wuchsen sie schneller als ausgesetzte Zuchthummer in norwegischen und englischen Gewässern. Auch die in der vorliegenden Arbeit erzielten Wiederfangquoten lagen mit bis zu 15 % über denen anderer europäischer Studien. Sollen gezüchtete Junghummer im Freiland ausgesetzt werden, so ergibt sich aus den hier durchgeführten Verhaltensexperimenten im Labor eine optimale Aussetzgröße von 30 mm Carapaxlänge. Gerade kleinere Junghummer sind auf die Verfügbarkeit von Höhlen angewiesen, die im Aussetzgebiet unbedingt vorhanden sein sollten.

Laboruntersuchungen unter definierten Bedingungen an Hummerweibchen und ihrer Brut zeigten, dass eine möglichst effektive Aquakultur bei einer konstanten Sommertemperatur von 18 °C erreicht werden kann. Andere im Experiment verwendete Temperaturregime waren konstant 12 °C und der natürliche Temperaturjahresgang. Je nach Hälterungstemperatur traten unterschiedliche Abfolgen der Reproduktionsprozesse Häutung/Paarung, Eiabgabe und Larvenabgabe auf, die zur Einteilung von vier verschiedenen Reproduktionsschemata führten. Die Auswirkungen der Reproduktionsschemata, der Hälterungstemperatur und der Größe eines Weibchens auf die von ihm gebildeten Larven wurden untersucht.

Die gegenseitige Hemmung von Wachstum und Reproduktion kann unter konstanten Sommerbedingungen aufgehoben werden. Dies führte zu größeren Weibchen, die mehr Larven produzieren können, da die Anzahl der Larven mit zunehmender Weibchengröße signifikant zunahm. Neben der Häutungsfrequenz stieg auch die Häufigkeit der Larvenabgabe bei Weibchen aus konstanten Sommertemperaturen im Vergleich zu Tieren, die im natürlichen Temperaturjahresgang oder bei konstanter Jahresdurchschnittstemperatur gehalten wurden. Unter natürlichen Temperaturbedingungen verhielt sich die Zahl der gebildeten Larven umgekehrt proportional zum Größenzuwachs eines Weibchens bei der Häutung, wenn das somatische Wachstum des Muttertieres im Zeitraum der frühen Oogenese stattfand. Der Ernährungszustand der Larven beim Schlupf konnte über den Lipidgehalt definiert werden, der sich aufgrund von Experimenten an Zoea I-Larven als Indikator anbot. Er war unabhängig von der Größe eines Weibchens, variierte jedoch zwischen den auftretenden Reproduktionsschemata und den verwendeten Hälterungstemperaturen. Des Weiteren konnten in Fütterungs- und Hungerexperimenten der PNR und der PRS bestimmt und ein RNA/DNA-Verhältnis von 1,5 als kritischer Wert für die Entwicklung von *H. gammarus*-Larven bestimmt werden. Diese Experimente zeigten zusätzlich, dass Zoea I-Larven relativ unabhängig von Nahrungsverfügbarkeit waren: sie konnten bis zu vier Tage ohne Futter überdauern bzw. sich nach nur einem Tag des Fressens erfolgreich zum zweiten Zoea-Stadium häuten.

Über die Dauer der Embryonalentwicklung bei verschiedenen Hälterungstemperaturen konnte eine Schwellentemperatur für das Wachstum von Hummerembryonen bei 7,9 °C festgelegt werden. Sie bedingt neben dem Zeitpunkt der Eiabgabe den Termin des Larvenschlupfes, der bei den verschiedenen Reproduktionsschemata variiert. Die Konsequenzen dieser Variation auf die Überlebenschancen der Larven im Freiland wurden vor dem Hintergrund sich ändernder Temperaturbedingungen im Jahresverlauf

eingeorndet und im Hinblick auf eine erfolgreiche Rekrutierung von Hummern bei Helgoland diskutiert.

Aus den durchgeföhrtten Freiland- und Laboruntersuchungen wurden zukünftige Maßnahmen für die Aquakultur, weitere Aufsetzprogramme, wissenschaftliche Untersuchungen und gesetzliche Maßnahmen für die Hummerpopulation bei Helgoland abgeleitet.



## 8 Literaturverzeichnis

- Abrunhosa F, A., Kittaka J (1997) Effect of starvation on the first larvae of *Homarus americanus* and phyllosomas of *Jasus verreauxi* and *J. edwardsii*. *Bulletin of Marine Science* 61:73-80
- Aiken DE (1980) Molting and growth. In: Cobb JS, Phillips BF (eds) *The biology and management of lobsters*, Vol 1. Academic Press, New York, p 91-147
- Aiken DE (1986) Summary of session 7: Factors affecting growth and reproduction. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 43:2391
- Aiken DE, Waddy SL (1980a) Brood stock control in a lobster culture system. *International Council for Exploration of the Seas C. M.* 1980/F 30
- Aiken DE, Waddy SL (1980b) Maturity and reproduction in the American lobster. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 932:59-71
- Aiken DE, Waddy SL (1982) Cement gland development, ovary maturation, and reproductive cycles in the American lobster, *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology* 2:315-327
- Aiken DE, Waddy SL (1990) Winter temperature and spring photoperiod requirements for spawning in the American lobster, *Homarus americanus*. *Journal of Shellfish Research* 9:41-43
- Allee WC (1950) *Principles of animal ecology*, Saunders, Philadelphia
- Anger K, Storch V, Anger V, Capuzzo JM (1985) Effects of starvation on molt cycle and hepatopancreas of stage I lobster (*Homarus americanus*) larvae. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 39:107-116
- Attard J, Hudon C (1987) Embryonic development and energetic investment in egg production in relation to size of female lobster (*Homarus americanus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 44:1157-1164
- Bannister RCA, Addison JT (1998) Enhancing lobster stocks: A review of recent European methods, results, and future prospects. *Bulletin of Marine Science* 62:369-387
- Bannister RCA, Wickins JF (1989) A new perspective on lobster stock enhancement. *Proceedings of the 20th Annual Shellfish Conference*. Shellfish Association of Great Britain, London, p 38-47
- Barshaw DE, Bryant-Rich DR (1988) Long-term survival and behaviour of early juvenile lobsters, *Homarus americanus*, in the three naturalistic substrates: mud, rock, and eelgrass. *Fisheries Bulletin* 86:789-796
- Beard TW, Richards PR, Wickins JF (1985) The techniques and practicability of year-round production of lobsters, *Homarus gammarus* (L.), in laboratory recirculation systems. *Fisheries Research Technical Report* 79:21pp
- Bennett DB, Howard AE (1987) Estimates of lobster (*Homarus gammarus*) fecundity from east and west Britain ICES, Copenhagen Denmark, p 14 pp
- Benoit J (1998) Langzeiteffekte solarer UV-Strahlung auf marine Braunalgen der Gattung *Fucus*, insbesondere deren frühe ontogenetische Stadien, und die mögliche Bedeutung für die Zonierung im Eulitoral von Helgoland. Universität Freiburg
- Bertran R, Lorec J (1986) Observations on the reproductive cycle of the European lobster (*Homarus gammarus*) in a hatchery ICES, Copenhagen Denmark, p 16 pp
- Binner M (1999) Experimentelle Untersuchungen zu Habitatwahl und Raum-Konkurrenzverhalten bei *Homarus gammarus* (L.) und *Cancer pagurus* (L.). Diplomarbeit, Freie Universität Berlin
- Browne RM, Mercer JP, Duncan MJ (2001) An historical overview of the Republic of Ireland's lobster (*Homarus gammarus* Linnaeus) fishery, with reference to

- European and North American (*Homarus americanus* Milne Edwards) lobster landings. *Hydrobiologia* 465:49-62
- Burton CA (1994) Restocking depleted fish stocks - the case for lobsters. In: World Fishing Industry Review 1994. Stirling Publications, London, p 94-96
- Burton CA, Bannister RCA, Addison JT, Cook W (1994) Lobster stock enhancement experiments II: Current experiments in the British Isles ICES Workshop to evaluate the potential for stock enhancement. ICES Mariculture Committee, Charlottenlund, Denmark, p 37-40
- Clemmesen C (1993) Improvements in the fluorimetric determination of the RNA and DNA content of individual marine fish larvae. *Marine Ecology Progress Series* 100:177-183
- Cobb JS (1971) The shelter related behaviour of the lobster *Homarus americanus*. *Ecology* 52:108-115
- Cobb S, Wahle R (1994) Early life history and recruitment process of clawed lobsters. *Crustaceana* 67:1-25
- Comeau M, Savoie F (2002) Maturity and reproductive cycle of the female American lobster, *H. americanus*, in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Crustacean Biology* 22:762-774
- Conan GY, Gundersen KR (1979) Growth curve of tagged lobsters (*Homarus gammarus*) in Norwegian waters as inferred from the relative increase in size at moulting and frequency of moult. *Rapports et procès-verbaux des réunions; ICES* 175:155-166
- Cooper RA, Uzman JR (1980) Ecology of juvenile and adult *Homarus*. In: Cobb JS, Phillips BF (eds) *The biology and management of lobsters, Vol 2*. Academic Press, New York, p 97-142
- D'Abramo LR, Conklin DE (1985) Lobster aquaculture. In: Huner JV, Brown EE (eds) *Crustacean and mollusc aquaculture in the United States*. AVI Publishing, Westport, Connecticut, p 159-201
- Dawirs RR (1984) Influence of starvation on larval development of *Carcinus meanas* L. (Decapoda: Portunidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 80:47-66
- Deutscher Fischereiverband und die ihm angeschlossenen Organisationen in Schleswig-Holstein M-V, Hamburg, Bremen und Niedersachsen (1980-2004) *Mitteilungen für die Kutter- und Küstenfischerei*
- Dow RL (1980) The clawed lobster fisheries. In: Cobb JS, Phillips BF (eds) *The biology and management of lobsters, Vol 2*. Academic Press, New York, p 990
- Ehrenbaum E (1894) *Der Helgoländer Hummer, ein Gegenstand deutscher Fischerei*. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 1:278-300
- Ehrenbaum E (1903) *Neure Untersuchungen über den Hummer*. *Mitteilungen des Deutschen Seefischerei-Vereins* 19:146-159
- Ennis GP (1984a) Incidence of moulting and spawning in the same season in female lobsters, *Homarus americanus*. *Fishery Bulletin* 82:529-530
- Ennis GP (1984b) Territorial behaviour of the American lobster, *Homarus americanus*. *Transactions of the American Fisheries Society* 113:330-335
- Ennis GP (1995) Larval and Postlarval Ecology. In: *Biology of the lobster Homarus americanus*. Academic Press, New York, p 23-46
- FAO (2004) *The State of the World Fisheries and Aquaculture*. Fisheries Department of the UN, Rome, Italy
- Franke H-D, Gutow L, Janke M (1999) The recent arrival on the oceanic isopod *Idotea metallica* Bosc off Helgoland (German Bight, North Sea): An indication of a warming trend in the North Sea? *Helgoland Marine Research* 52:347-357

- Free EK (1995) Reproduction in the European Lobster (*Homarus gammarus*). Lobster proceedings, Kvitsoy:4-26
- Gallagher ML, Leavitt DF, Bayer RC, Rittenburg JH (1984) A comparison of techniques for the measurement of growth in adult lobsters. *Aquaculture* 38:195-199
- Gibson FA (1969) Age, growth and maturity of Irish lobsters. *Irish Fisheries Investigation* 85:37-44
- Goemann O (1990) "Echt" Helgoländer Hummer, Kohlrenken, Oldenburg
- Harms J, Schilling U, Goemann O (1995) Der "Helgoländer Hummer". *Natur und Museum* 125:33-40
- Hart AM, Gorfine HK (1997) Abundance estimation of blacklip abalone (*Haliotis rubra*) II. A comparative evaluation of catch-effort, change-in-ratio, mark-recapture and diver-survey methods. *Fisheries Research* 29:171-183
- Hartnoll RG (1982) Growth. In: Abele G (ed) *The biology of crustacea*, Vol 2. Academic Press, New York, p 185-196
- Hepper BT (1967) On the growth at moulting of lobsters (*Homarus vulgaris*) in Cornwall and Yorkshire. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.* 47:629-643
- Hepper BT (1970) The growth at moulting of lobsters (*Homarus vulgaris*) Milne-Edwards, in the Menai Straits, North Wales. *ICES Shellfish and Benthos Committee* 1970/K 10:6 pp
- Hepper BT, Gough CJ (1978) Fecundity and rate of embryonic development of the lobster, *Homarus gammarus* (L.), off the coast of North Wales. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer* 38:54-57
- Holthuis LB (1974) The lobster of the superfamily Nephropidea of the Atlantic Ocean (Crustacea: Decapoda). *Bulletin of Marine Science* 24:723-884
- Howard AE (1988) Lobster behaviour, population structure and enhancement. *Symposium of the Zoological Society of London* 59:355-364
- Hughes JT, Shleer RA, Tchobanoglous G (1974) A rearing tank for lobster larvae and other aquatic species. *Progressive Fish Culturist* 36:129-132
- Jensen AC, Collins KJ, Free EK, Bannister RCA (1994) Lobster (*Homarus gammarus*) movement on an artificial reef: The potential use of artificial reefs for stock enhancement. *Crustaceana* 67:198-221
- Juinio MAR, Cobb JS, Bengtson DA, Johnson M (1992) Changes in nucleic acids over the moult cycle in relation to food availability and temperature in *H. americanus* postlarvae. *Marine Biology* 114:1-10
- Juinio MAR, Cobb JS, Bengtson DA, Johnson M (1994) Estimation of recent growth of field-caught postlarval American lobsters, *Homarus americanus*, from RNA:DNA ratios. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 51:286-294
- Karnofsky EB, Atema J, Elgin RH (1989) Field observations of social behaviour, shelter use, and foraging in the lobster, *Homarus americanus*. *Biological Bulletin* 176:239-246
- Klimpel J (1965) Die neuzeitliche Entwicklung der Inselgemeinde Helgoland unter besonderer Berücksichtigung des Fremdenverkehrs, Dr.- u. Verl.-Anst. Konstanz, Konstanz
- Latrouite D, Motizur Y, Raguene G (1984) Fecondites individuelles et par recrue du homard europeen. *Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 38:1-18
- Lawton P (1987) Diel activity and foraging behaviour of juvenile American lobsters, *Homarus americanus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 44:1195-1205
- Lawton P, Lavalli KL (1995) Postlarval, juvenile, adolescent, and adult ecology. In: Factor JR (ed) *Biology of the lobster*. Academic Press, San Diego

- Linnane A, Ball B, Mercer JP, Browne RM, Van der Meeren GI, Ringvold H, Bannister RCA, Mazzoni D, Munday B (2001) Searching for the early benthic phase (EBP) of the European lobster: a trans-European study of cobble fauna. *Hydrobiologia* 465:63-72
- Linnane A, Mazzoni D, Mercer JP (2000) A long-term mesocosm study on the settlement and survival of juvenile European lobster *Homarus gammarus* in four natural substrata. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249:51-64
- Linnane A, Mercer JP (1998) A comparison of methods for tagging juvenile lobsters (*Homarus gammarus*) reared for stock enhancement. *Aquaculture* 163:195-202
- Lizarraga-Cubedo HA, Tuck I, Bailey N, Pierce GJ, Kinnear JAM (2003) Comparisons of size at maturity and fecundity of two Scottish populations of the European lobster, *Homarus gammarus*. Fisheries Research Board of Canada. St. Andrews, N. B.; Technical Report 65:137-152
- Lowry OH, Rosebrough NJ, Farr AL, Randall RJ (1951) Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry* 193:265-275
- Lozán JL, Lenz W, Rachor E, Watermann B, von Westernhagen H (1990) Warnsignale aus der Nordsee: wissenschaftliche Fakten, Parey, Berlin
- Marcus NH (1996) Ecological and evolutionary significance of resting eggs in marine copepods: past, present, and future studies. *Hydrobiologia* 320:141-152
- Mehrtens F, Stolpmann M, Buchholz F, Hagen W, Saborowski R (2005) Locomotory activity and exploration behaviour of juvenile European lobsters (*Homarus gammarus*) in the laboratory. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 38:105-116
- Mercer JP, Bannister RCA, van der Meeren GI, Debusse VJ, Mazzoni D, Lovewell S, Browne RM, Linnane A, Ball B (2001) An overview of the LEAR (Lobster Ecology and Recruitment) project: results of field and experimental studies on the juvenile ecology of *Homarus gammarus* in cobble. *Marine and Freshwater Research* 52:1291-1301
- Ministerium für Landwirtschaft UulR (1999) Schleswig-Holsteinische Küstenfischereiordnung, 1999
- Moksness E, Stole R, van der Meeren G (1998) Profitability analysis of sea ranching with Atlantic Salmon (*Salmo salar*), Arctic charr (*Salvelinus alpinus*), and European lobster (*Homarus gammarus*) in Norway. *Bulletin of Marine Science* 62:689-699
- Nelson K (1986) Photoperiod and reproduction in lobsters (*Homarus*). *American Zoologist* 26:447-457
- Nelson K, Hedgecock D, Borgeson W (1988a) Effects of reproduction upon moulting and growth in female American lobsters (*Homarus americanus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 45:805-821
- Nelson K, Hedgecock D, Borgeson W (1988b) Factors influencing egg extrusion in the American lobster (*Homarus americanus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 45:797-804
- Ouellet P, Plante F (2004) An investigation of the sources of variability in American lobster (*H. americanus*) eggs and larvae: female size and reproductive status, interannual and interpopulation comparisons. *Journal of Crustacean Biology* 24:481-495
- Pape A (1952) Fisch und Wirtschaft in Schleswig-Holstein: Bericht über Aufbau und Entwicklung der Fischwirtschaft nach dem Kriege, Verlag der Kieler Druckerei, Kiel
- Paschke P (1998) Untersuchungen zum Energiestoffwechsel während der Embryonalentwicklung der Nordsee-Garnele *Crangon crangon* (Linnaeus 1758) (Decapoda: Caridea). Dissertation, Universität Hamburg

- Perkins HC (1972) Developmental rates at various temperatures of embryos of the northern lobster (*Homarus americanus* Milne-Edwards). *Fisheries Bulletin* 70:95-99
- Phillips BF, Sastry AN (1980) Larval ecology. In: Cobb JS, Phillips BF (eds) *The Biology and Management of Lobsters*, Vol 2. Academic Press, New York, p 11-57
- Pollock DE (1997) Egg production and life-history strategies in some clawed and spiny lobster populations. *Bulletin of Marine Science* 61:97-1089
- Richards RA, Cobb JS (1986) Competition for shelter between lobsters (*Homarus americanus*) and Jonah Crabs (*Cancer borealis*): Effects of relative size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 43:2250-2255
- Roff DA (1992) Costs of reproduction. In: *The evolution of life histories*. Chapman und Hall, New York, London, p 145-172
- Schnakenbeck W (1953) *Die Deutsche Seefischerei in Nordsee und Nordmeer*, Kröger, Hamburg-Blankenese
- Sheehy DJ, Greenwood JG, Fielder DR (1994) More accurate chronological age determination of crustaceans from field situations using the physiological age marker, lipofuscin. *Marine Biology* 121:237-245
- Sheehy DJ, Shelton PMJ, Wickins JF, Belchier M, Gaten E (1996) Ageing the European lobster *Homarus gammarus* by the lipofuscin in its eyestalk ganglia. *Marine Ecology Progress Series* 143:99-111
- Sheehy MRJ, Bannister RCA, Wickins JF, Shelton PMJ (1999) New perspectives on the growth and longevity of the European lobster (*Homarus gammarus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 56:1904-1915
- Simpson AC (1961) A contribution to the bionomics of the lobster, *Homarus vulgaris* Edw. on the coast of North Wales. *Fisheries Investigations of the Ministry of Agriculture, Fisheries, and Food* 23:1-28
- Sinclair M (1988) *Marine populations: An essay on population regulation and speciation*, University of Washington Press, Seattle
- Smith IP, Collins KJ, Jensen AC (1998) Movement and activity patterns of the European lobster, *Homarus gammarus*, revealed by electromagnetic telemetry. *Marine Biology* 132:611-623
- Svåsand T, Agnalt A-L, Skilbrei OT, Borthen J, Heggberget T (2004) An integrated development programme for marine stocking: the Norwegian example. *FAO fisheries technical paper* 429:19-72
- Talbot P, Thaler C, Wilson P (1984) Spawning, egg attachment and egg retention in captive lobsters (*Homarus americanus*). *Aquaculture* 37:239-249
- Tully O, Roantree V, Robinson M (2001) Maturity, fecundity and reproductive potential of the European lobster (*H. gammarus*) in Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.* 81:61-68
- Tveite S, Grimsen S (1990) Survival of one year old artificial raised lobsters (*Homarus gammarus*) released in southern Norway. *ICES 1990, Shell/65:14 pp*
- Tveite S, Rørvik CJ (1982) A stock assessment of lobster (*Homarus gammarus*) on the Norwegian Skagerrak Coast. *ICES CM, 1982/K:7*
- Uglem I, Belchier M, Svasand T (2005) Age determination of European lobsters (*Homarus gammarus* L.) by histological quantification of lipofuscin. *Journal of Crustacean Biology* 25:95-99
- Ulrich I (1998) *Populationsgenetische und verhaltensbiologische Untersuchungen am Helgoländer Hummer, Homarus gammarus (L.)*. Dissertation, Universität Hamburg

- Ulrich I, Müller J, Schütt C, Buchholz F (2001) A study of population genetics in the European lobster, *Homarus gammarus* (Decapoda, Nephropidae). *Crustaceana* 74:825
- van der Meeren GI (1994) Lobster stock enhancement in Norway ICES Workshop to Evaluate the Potential for Stock Enhancement, Charlottenlund; Copenhagen, Denmark, p 131-139
- van der Meeren GI (2000) Predation on hatchery-reared lobsters released in the wild. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 57:1794-1803
- van der Meeren GI (2001) Effects of experience with shelter in hatchery-reared juvenile European lobster (*Homarus gammarus*). *Marine and Freshwater Research* 52:1487-1493
- van der Meeren GI, Næss H (1991) Recatches of marked lobsters, *Homarus gammarus*, released in 1988. *ICES CM K 7:1-9*
- van der Meeren GI, Næss H (1993) Lobster (*Homarus gammarus*) catches in southwestern Norway, including the first recaptures of previously released juveniles. *Copenhagen-Denmark ICES:9 pp*
- van der Meeren GI, Svaasand T, Grimsen S, Kristiansen A, Farestveit E (1990) Large scale release experiment of juvenile lobsters, *Homarus gammarus*, in Norway. *Copenhagen Denmark ICES:9 pp*
- van der Meeren GI, Tveite S (1998) Fishery and management of the lobster (*Homarus gammarus*) in Norway. *Proceedings from the Seminar at Kvitsoy 1995. Havforskningstittet Institute of Marine Research:72-76*
- Van Olst JC, Carlberg JM, Hughes JF (1980) Aquaculture. In: Cobb JS, Phillips BF (eds) *The Biology and Management of Lobsters, Vol II. Academic Press, New York, p 333-378*
- Waddy SL, Aiken DE (1992) Environmental intervention in the reproductive process of the American lobster, *Homarus americanus*. *Invertebrate Reproduction and development* 22:245-252
- Wahle R, Fogarty JM (2006) Growth and development: understanding and modelling growth variability in lobsters. In: Phillips BF (ed) *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries. Blackwell Publishing, Oxford*
- Wahle RA (1988) Recruitment and body size-dependent habitat selection and predator impact in early benthic phase of american lobsters. *American Zoologist* 28:5a
- Walter I (2005) Experimentelle Untersuchungen zum Einfluss von Erdölkohlenwasserstoffen auf Nahrungssuche und Aggressionsverhalten des Europäischen Hummers *Homarus gammarus* (L.). *Dissertation, Universität Hamburg*
- Wickins JF, Roberts JC, Heasman MS (1996) Within-burrow behaviour of juvenile European lobsters *Homarus gammarus* (L.). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 28:229-253
- Williams AB (1988) *Lobsters of the world - an illustrated guide, Osprey Books [u.a.], Huntington, NY*
- Woll AK, van der Meeren GI, Fossen I, Tveite S (2003) Preliminary results from a resource study of Edible crab (*Cancer pagurus*) in Norway 2001 – 2003. *ICES CM 2003/Q:16*
- Zöllner N, Kirsch K (1962) Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen natürlichen Lipoiden (allen bekannten Plasmalipoiden) gemeinsamen Sulfophosphovanillin-Reaktion. *Zeitschrift für die gesamte experimentelle Medizin* 135:545-561

## 9 Danksagung

Fritz Buchholz gilt mein Dank für die Betreuung meiner Arbeit und die Finanzierung des Projekts, das aus der Fischereiabgabe des Landes Schleswig-Holstein gefördert wurde. Außerdem hat er mir dabei geholfen, so manche bürokratische Klippe zu umschiffen.

Maarten Boersma hat mir gezeigt, dass es nicht schwer sein muss, Hilfe anzunehmen und hat zur richtigen Zeit die richtigen Fragen gestellt. Vor allem aber dafür, dass Du an mich geglaubt hast, gibt es ein dickes Dankeschön!

Für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und der Ressourcen danke ich dem AWI und der Direktorin Karen Wiltshire, die zusätzlich immer ein aufbauendes Wort für mich hatte. Reinhard Saborowski hat mich beim Experimentieren und Publizieren unterstützt, wofür ich ihm danken möchte. Allen Mitarbeitern des AWI, vor allem den Helgoländern, sei für die kollegiale Zusammenarbeit gedankt. Michael danke ich für die Beratung bei Fragen zur Hälterung und dafür, dass er die Technik am laufen gehalten und unzählige Hummer mit mir bemalt und ausgesetzt hat. Beim Markieren und Aussetzen und der täglichen Routine mit den lieben Kleinen haben dankenswerterweise auch viele Praktikanten und FÖJler geholfen. Helgo, Pio und Detlef haben immer für genügend Wasser im Tank gesorgt und standen für Bastelarbeiten jederzeit zur Verfügung. Besten Dank.

Wie soll man Hummer züchten ohne Hummer? Vielen Dank den Helgoländer Fischern, die mir Eierweibchen, Junghummer und viele Informationen zur Fischerei zur Verfügung stellten. Die spannendsten Hummerlieferungen kamen von der Aade, denn meinen Babies haben Dieter, Andreas und alle Mitarbeiter aus der Heinckehalle erfolgreich nachgestellt. Außerdem werde ich weder das Fachsimpeln noch unsere nächtlichen Aussetzfahrten vergessen, danke, dass Ihr das ermöglicht habt.

Udo und Carsten haben mir nicht nur das Atmen unter Wasser beigebracht, sondern vor allem, was es heißt, im Team zu arbeiten. Dafür danke ich Euch genauso herzlich wie dafür, dass das Taucherlager jederzeit ein Rückzugsort mit zerstreuten und zum richtigen Zeitpunkt aufbauenden Worten inklusive ausreichend Kaffee war. Allen Mitgliedern der Helgoländer Tauchgruppe sei für die gute Zusammenarbeit und die fleißige Hummersuche gedankt.

Mein Büromitbewohner Arne musste sich manchmal zur Unzeit Kommentare anhören und stand mir trotzdem ausdauernd mit Tipps zur Fischerei und zur Analytik zur Seite. Auch wenn die Tritte manchmal nicht wirklich gefruchtet haben, Du warst mir am Institut eine große Hilfe, von der kulinarischen Weiterbildung ganz zu schweigen. Katha, als

Mitdotorandin und Nachbarin bist Du zur Freundin geworden, mit der ich gruselige und wunderbare Momente bei der Arbeit und nach Feierabend stets gern geteilt habe. Dasselbe gilt für Ute: Du musstest am Institut manches Mal geduldig mein Gejammer ertragen, trotzdem hat sich eine Freundschaft entwickelt. Viele Stunden an Bord, auf und in der Düne und anderswo, gemeinsam mit Ulli, Juliane, Brigitte, Wilfried, Carsten, Saskia und all den anderen werden wir hoffentlich auch in Zukunft gemeinsam genießen können. Ebenfalls sehr wichtig zum Abschalten waren viele andere Leute, die ich während meiner Zeit auf dem Eiland getroffen habe, wie meine Kaaffeesiermädels, die Volleyballer und die Fußballgucker.

Mitbewohner statt Gast durfte ich immer bei Frau Schnabel und dem Ändschl sein, die Zeit mit Euch und Johanna war großartig und Luise werde ich hoffentlich auch bald kennen lernen. Ihr seid eine wichtige Verbindung zum Festland, genauso wie viele weitere Telefonjoker.

Den wichtigsten Rückhalt hat mir immer meine Familie gegeben, auf die ich mich in allem stets verlassen konnte. Auch wenn ich es nicht oft aufs Festland geschafft habe, Ihr habt mich zur Not auch telefonisch mit Input aus aller Welt (Dank an Helge) und sportlichen Fachsimpeleien (beste Grüße an Tim) auf dem Laufenden gehalten.

Die großartige Unterstützung durch meine Eltern hat mir nicht nur das Studium ermöglicht, Ihr habt mir das Selbstvertrauen gegeben, dass ich auch diese Doktorarbeit packen kann. Am wichtigsten ist jedoch das Bewusstsein, dass ich mich immer auf Euch verlassen kann, dafür ganz herzlichen Dank!