Vogelwarte 60, 2022: 169–192
© DO-G, IfV, MPG 2022

Jahreslebensraum, Zugphänologie, Ansiedlungsverhalten und Winterortstreue ostdeutscher Kormorane *Phalacrocorax carbo sinensis* nach Beringungsdaten aus dem Zeitraum 2009 bis 2020

Carla Behringer, Klaus-Dieter Feige, Ulrike Schlägel & Christof Herrmann

Behringer C, Feige KD, Schlägel U & Herrmann C 2022: Annual distribution, migration phenology, natal dispersal, and winter site fidelity of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* from East Germany according to ringing data 2009–2020. Vogelwarte 60: 169–192

In 2009, the Hiddensee bird ringing scheme started in East Germany a colour ringing programme for cormorants. Until 2020, 5,078 nestlings or just-fledged cormorants were ringed in breeding colonies. By 31 October 2020, these ringing efforts resulted in 2,767 recoveries. These data are the basis to enhance the knowledge of the distribution of cormorants throughout the year, migration phenology, natal dispersal and winter site fidelity.

The analysis distinguishes between two major migration routes: The southern route leads to the Alpine region and northern Italy, from there to Corsica/Sardinia or Italy/Malta, respectively, occasionally even to Tunisia and Algeria. The western migration route leads to south-west Europe (The Netherlands, Belgium, France, Spain, and Portugal). Recoveries from inland France or Spain or the Mediterranean coast of western Algeria and Morocco also belong to this route.

Migration distances of cormorants show a broad variation: Whereas some birds stay in distances of less than 100 km from their place of origin, others may migrate distances of more than 2,500 km.

Just after the breeding season cormorants disperse in any direction, including to areas north or east of the breeding sites, contrary to the later migration direction. Migration starts slowly, but speeds up by the end of September. In mid-November or during the second half of November, the wintering sites mostly have been reached. Considering the total recovery data, first year birds show longer migration distances than older ones. However, an analysis of the migration distances, considering the site of origin and the selected migration route, reveals the following relationships:

- The southern migration route is much shorter than the western one; the place of origin and the age class have no effect on the migration distance.
- The place of origin affects the choice of the migration route: The proportion of birds migrating on the southern route increases the further south the colony of origin is situated.
- On the western migration route, first-year birds from colonies from the Baltic Sea or the north-eastern German inland migrate longer distances than older birds. However, this is not true for birds from colonies in central or south-eastern Germany: For these breeding areas there is a trend towards longer migration distances of adult birds. The migration distance of first-year birds increases, with respect to the latitude of the colony of origin, from south to north, while there is an increase from north to south for older bird.

Spring migration of first year versus older birds is very different: Adult cormorants mainly leave their wintering areas around mid-February and return to their breeding sites usually during the second half of March at the latest. In contrast to this behaviour, the migration movements of first-year birds are slow, with spring migration extending until the end of May. However, even first-year birds usually return to the breeding areas whereas remaining in the wintering area seems to be rather exceptional.

For breeding, a large proportion of the cormorants returns to the hatching place or a colony in the vicinity. However, there is also evidence for natal dispersal across distances of several hundred kilometres. An exchange of breeding birds between neighbouring colonies across short distances is obviously common, but breeding dispersal across larger distances seems to be rare.

Winter site fidelity is a common feature of cormorants, with some birds observed at the same wintering site for many years. However, long-distance changes of wintering sites also happen; they may be induced, among other factors, by cold spells.

✉ CB: Universität Tübingen, Geo- und Umweltforschungszentrum (GUZ), Schnarrenbergstr. 94–96, 72076 Tübingen;
E-Mail: carla.behringer@posteo.de
US: Universität Potsdam, Institut für Biochemie und Biologie, Am Mühlenberg 3, 14476 Potsdam.
E-Mail: ulrike.schlaegel@uni-potsdam.de
KDF: Zum Kirschenhof 38, 19072 Schwerin. E-Mail: kdf@compuwelt.de
CH: Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie MV, Goldberger Str. 12b, 18273 Güstrow.
E-Mail: Christof.Herrmann@lung.mv-regierung.de

1 Einleitung

Der Kormoran kommt in Europa mit den Unterarten *Phalacrocorax carbo sinensis* und *Ph. c. carbo* vor. Die Ostsee und das europäische Binnenland werden von *Ph. c. sinensis* besiedelt, *Ph. c. carbo* brütet hingegen an der Atlantikküste von Russland bis Irland sowie auf Island. Das Verbreitungsgebiet der beiden Unterarten ist nicht strikt getrennt, an der Atlantikküste Frankreichs und auf den britischen Inseln kommt es zu einer Überlagerung, es bestehen gemischte Kolonien beider Unterarten (Bregnballe et al. 2014).

Der Kormoran war zum Beginn des 20. Jh. infolge langanhaltender, intensiver Verfolgung aus weiten Teilen seines ursprünglichen europäischen Verbreitungsgebietes verdrängt (Herrmann 2011; Herrmann et al. 2019). Erste Schutzmaßnahmen ab Beginn des 20. Jh. ermöglichten eine langsame Bestandserholung und die Wiederbesiedlung von Gebieten, aus denen er zuvor verschwunden war. So wurde Dänemark 1938 wiederbesiedelt, Schweden 1948 (Bregnballe & Gregersen 1995; Engström 2001). Aufgrund des Einflusses von chlororganischen Verbindungen in der Umwelt, insbesondere DDT und PCB, stagnierte der Bestand nachfolgend ab den 1950er Jahren in Europa und im Ostseeraum (Herrmann et al. 2019). Ende der 1950er Jahre brüteten im Ostseeraum ca. 3.100 Paare, der überwiegende Teil in Polen und an der Ostseeküste Mecklenburg-Vorpommerns; in Schweden und Dänemark gab es kleinere Brutkolonien. Im Jahr 1970 wurde mit ca. 2.560 Brutpaaren (BP) ein Bestandstief erreicht. Mit der schrittweisen Reduzierung des DDT-Einsatzes ab Beginn der 1970er Jahre und schließlich dem vollständigen Verbot in Europa nahm der Kormoranbestand zunächst langsam, dann jedoch sehr schnell zu: 1980 wurden im Ostseeraum bereits 4.900 BP erfasst, 1991 waren es schon 51.000 BP (Herrmann et al. 2019). Im Rahmen der europaweiten Bestandserfassung 2012 wurden im Ostseeraum ca. 160.000 BP gezählt (Bregnballe et al. 2014), gegenwärtig wird der Bestand auf 200.000–220.000 BP geschätzt (Herrmann et al. 2021).

Mit dem Bestandsanstieg war auch eine Erweiterung des Brutareals verbunden. Der Kormoran besiedelt heute den gesamten Ostseeraum bis in den nördlichen Teil des Bottnischen Meerbusens, d. h. auch Gebiete, in denen er in historischer Zeit als Brutvogel unbekannt war (Finnland, mittleres und nördliches Schweden). Die Ausweitung des Brutareals erstreckte sich auch auf das europäische Binnenland. In Deutschland beschränkten sich die Brutvorkommen bis Ende der 1970er Jahre auf Mecklenburg-Vorpommern und Niedersachsen. Im Jahr 1979 entstand die erste Brutkolonie in Brandenburg, 1982 in Schleswig-Holstein. Ab Mitte der 1980er Jahre dehnte sich das Brutareal des Kormorans über das gesamte deutsche Binnenland aus. Die Brutbestände stiegen zunächst stark an, haben sich seit Beginn der 2000er Jahre aber stabilisiert (Kieckbusch et al. 2010).

Der Bestandsanstieg und die Arealausweitung führten zu Nutzungskonflikten mit der Fischerei und Aquakultur (insbesondere Teichwirtschaften). Damit rückte der Kormoran in das Zentrum gesellschaftlicher Diskussionen. Auf europäischer Ebene wurden Projekte etabliert, die Grundlagen für zielgerichtete Konfliktlösungen schaffen sollten. Die EU-finanzierten Projekte REDCAFE und INTERCAFE zielten explizit auf Lösungsansätze für den Kormorankonflikt (INTERCAFE 2012; Cowx 2013), im FRAP-Projekt (Framework for Biodiversity Reconciliation Action Plans; Klenke et al. 2013) war der Kormoran eine von mehreren Beispielarten. In diesem Kontext war detailliertes Wissen über den Kormoran, seine Nahrungs- und Populationsökologie und sein Wanderungsverhalten als Grundlage für Entscheidungen zur Konfliktbewältigung zwingend erforderlich. Auf europäischer Ebene wurde im April 1993 in Gdansk im Rahmen von Wetlands International eine „Cormorant Research Group" gegründet, die internationale Fachtagungen organisierte (zuletzt 2011 in Medemblik, Niederlande und 2014 in Osijek, Kroatien) und wissenschaftliche Ergebnisse publizierte. Sie gab u. a. das „Cormorant Research Group Bulletin" heraus. Im Kontext der Bemühungen um Erkenntnisgewinn kam auch der wissenschaftlichen Vogelberingung eine große Bedeutung zu. Im Arbeitsbereich der Beringungszentrale Hiddensee (BZH) liegen seit den Beringungen von Richard Stadie auf der Insel Pulitz/Rügen zu Beginn der 1930er Jahre langjährige Beringungsdaten vor, die u. a. von Herrmann et al. (2015) umfassend ausgewertet wurden. Im Jahr 2009 begann die Beringungszentrale Hiddensee in Ostdeutschland mit einem Farbmarkierungsprogramm, 2011 wurde der Kormoran in die Liste der Schwerpunktprogramme des Arbeitsplans der BZH aufgenommen (Herrmann & Culmsee 2022). Von 2009 bis 2020 wurden im Rahmen dieses Programms ca. 5.000 Kormorane beringt, die bis zum 31.10.2020 ca. 2.800 Wiederfunde erbrachten. Dieses Datenmaterial ermöglicht detaillierte Analysen zum Jahreslebensraum, Zug- und Überwinterungsverhalten ostdeutscher Kormorane unter Berücksichtigung ihrer geografischen Herkunft (von der Ostseeküste bis ins südostdeutsche Binnenland) und ihres Alters. Weiterhin sind Aussagen zum Ansiedlungsverhalten und zur Brutortstreue möglich. Die langfristigen Veränderungen im Zug- und Überwinterungsverhalten der Kormorane über einen Zeitraum von acht Jahrzehnten wurden bereits von Herrmann et al. (2015) analysiert. Die vorliegende Arbeit fokussiert auf eine Auswertung des seit 2009 im Rahmen der Farbberingungen generierten Datenmaterials, welches eine detaillierte Analyse zeitlich-räumlicher Bewegungsmuster ermöglicht, für die das frühere, allein auf Metallringberingung beruhende Datenmaterial nicht ausreichend war.

2 Material und Methoden

2.1 Beringungs- und Wiederfunddaten

In dieser Arbeit werden Wiederfunddaten von Vögeln, die von 2009 bis 2020 nestjung oder eben flügge beringt und für die Wiederfunde bis zum 31.10.2020 an die Beringungszentrale Hiddensee gemeldet wurden, ausgewertet. Für die Analyse der Winterortstreue wurden zusätzlich Wiederfunde berücksichtigt, die bis zum 31.12.2020 gemeldet wurden. In diesem Zeitraum wurden in Ostdeutschland 5.058 Jungvögel am Erbrütungsort beringt, 4.308 davon zusätzlich mit Sonderkennzeichen (blauer Farbring mit dreistelligem alphanumerischem Code). Bis zum 31.10.2020 lagen von diesen Vögeln 2.767 Wiederfunde vor; 2.608 dieser Wiederfunde wurden für die Auswertung verwendet. Berücksichtigt wurden Funde mit den Fundumständen: „Aus Entfernung abgelesen" (Lebendbeobachtungen) sowie „sterbend oder frischtot", keine Verwendung fanden Totfunde mit den Fundumständen „länger tot", „Todeszeitpunkt unbekannt" oder „nur Ring gefunden".

2.2 Herkunftsregionen

Die Brut- bzw. Beringungsorte werden drei Regionen zugeordnet: (1) Ostseeküste (Rügen), (2) Nordostdeutsches Binnenland, (3) Zentrales und südliches Ostdeutschland (s. Abb. 1 und Tab. 1).

2.3 Räumliche Abgrenzung der Zugwege und Überwinterungsgebiete

Die räumliche Abgrenzung der Zugwege folgt der Einteilung von Köppen (2007) und Köppen & Heinicke (2007) unter Verwendung der Abgrenzung von Herrmann et al. (2015). Dabei werden drei Zugrichtungen sowie die Überwinterung im Nahbereich (Entfernung zum Beringungsort 500 km) unterschieden:

- Der **südöstliche Zugweg** führt entlang der Flüsse Oder, Neiße und Elbe nach Böhmen. Weiter südlich erstreckt er sich über das zentrale und östliche Österreich bzw. Ungarn und folgt dann der Ostküste der Adria. In der Vergangenheit flogen die Kormorane nach Nordmazedonien, Albanien,

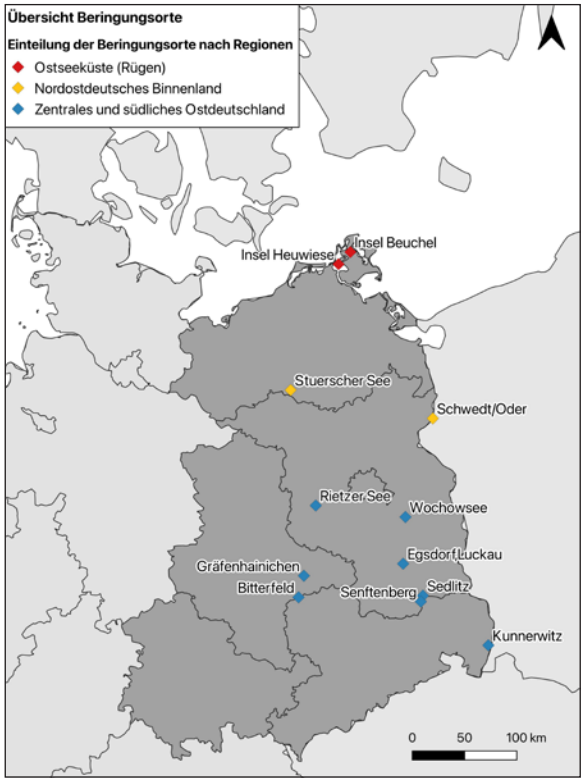

Abb. 1: Darstellung der Brutkolonien, in denen im Zeitraum 2009–2020 Kormorane mit Hiddensee-Ringen beringt wurden und aus denen in dieser Arbeit verwendete Wiederfunde vorliegen. Beringungsorte, für die keine Wiederfunde vorliegen (Insel Riems, Zachow (Ketzin), Paretz und Neukönigsaue), sind auf der Karte nicht dargestellt. – *Breeding colonies of cormorants with ringing activities during the period 2009–2020 that produced recoveries used for this study. Ringing sites without recoveries (Island Riems, Zachow (Ketzin), Paretz and Neukönigsaue) are not shown on the map.*

Tab. 1: Zuordnung der Beringungsorte zu Herkunftsregionen sowie Anzahl der Beringungen und Wiederfunde (WF) von aus diesen Gebieten stammenden Kormoranen (nur nestjung bzw. eben flügge beringte Vögel). Die Tabelle enthält auch Beringungsorte, für die keine Wiederfunde vorliegen. – *Ringing sites according to regions of origin, number of ringed cormorants (only chicks or just fledged birds), and number of resulting recoveries. The table also includes those ringing sites that did not produce recoveries.*

Herkunftsregion *Region of origin*	Anzahl der zugehörigen Beringungsorte *Number of ringing sites*	Namen der zugehörigen Beringungsorte *Name of ringing sites*	Anzahl der Beringungen *Number of ringed birds* 1.1.2009–31.10.2020	Anzahl der WF *Number of recoveries* 1.1.2009–31.10.2020
Ostseeküste *Baltic Sea*	3	Insel Heuwiese, Insel Beuchel, Großer Werder Riems	1.610	838
Nordostdeutsches Binnenland *North-eastern inland*	2	Schwedt/Oder, Stuerscher See	992	513
Zentrales und südliches Ostdeutschland *Central and southern East Germany*	11	Rietzer See, Wochow See, Senftenberg, Sedlitz, Kunnerwitz, Bitterfeld, Gräfenhainichen, Egsdorf (Luckau), Zachow (Ketzin), Paretz, Neukönigsaue	2.456	1.416

Griechenland und in Einzelfällen bis in die Türkei. In jüngerer Zeit gibt es von diesem Zugweg nur noch vereinzelte Wiederfunde aus Ungarn bzw. von der nördlichen Adria (Kroatien).

- Der **südliche Zugweg** führt entlang der Elbe und Saale nach Bayern, über die Alpen bis nach Norditalien. Ein Teil der Kormorane zieht von hier aus weiter über Korsika/Sardinien bzw. Italien/Malta bis nach Tunesien und Algerien.
- Der **westliche Zugweg** umfasst den Abzug nach Südwest-Europa (Holland, Belgien, Frankreich, Spanien, Portugal). Er orientiert sich z. T. an der Nordsee- und Atlantikküste und erstreckt sich über den Golf von Biskaya bis zur portugiesischen Atlantikküste. Auch Überwinterungen im französischen und spanischen Binnenland und an der Mittelmeerküste sind diesem Zugweg zuzurechnen. Die südlichsten Funde dieser Route stammen aus Marokko und West-Algerien.

Die räumliche Abgrenzung der Überwinterungsgebiete folgt, leicht modifiziert, der Abgrenzung von European Commission et al. (2015) bzw. Frederiksen et al. (2018). Abweichend von der Abgrenzung dieser Autoren wurde Nordafrika (K) nicht als eigenständiges Überwinterungsgebiet betrachtet, sondern den Überwinterungsgebieten Spanien/Portugal (G) bzw. Italien (H) zugeordnet (die Buchstaben in Klammern entsprechen den Kürzeln nach European Commission et al. 2015). Weiterhin wurde das östlichste Überwinterungsgebiet (J; Türkei, Bulgarien, Rumänien, Moldau, Ukraine) nicht dargestellt, da aus diesem Gebiet keine Wiederfunde ostdeutscher Kormorane vorliegen.

2.4 Jahreslebensraum und Aufenthaltsgebiete im Jahreszyklus

Für die Analyse der räumlichen Verteilung im Jahreszyklus wurden in Anlehnung an Herrmann & Zimmermann (2019) folgende Zeiträume definiert: Abzug (16.07.–15.11.), Winter (16.11.–15.02.), Heimzug (16.02.–15.04.) und Brutzeit (16.04.–15.07.). Im Zeitraum „Brutzeit" umfasst die Altersklasse „Jungvögel" alle vorjährigen Kormorane, Vögel des Geburtsjahres werden nicht berücksichtigt.

In Anlehnung an IUCN (1994) wird für die Beschreibung des Jahreslebensraumes und der Verbreitungsgebiete im Jahreszyklus das Minimum Convex Polygon (MCP) verwendet. Dieses wurde mithilfe des Tools „Minimale Begrenzungsgeometrie" in der Vektor Geometrie Toolbox in QGIS berechnet.

Einige Kormorane werden an ihren Brut-, Rast- oder Überwinterungsplätzen regelmäßig in kurzen Zeitabständen abgelesen. Bei Berücksichtigung aller Fundmeldungen dieser Vögel würde sich ein hoher Dichtewert ergeben, welcher nicht auf einer hohen Dichte von Individuen, sondern auf einer lokal hohen Ableseintensität einzelner Individuen beruhen würde. Für die Dichteanalysen wird deshalb bei Mehrfachmeldungen von Vögeln an einem Ort nur ein Wiederfund pro Zeitabschnitt und Jahr berücksichtigt. Beobachtungen innerhalb eines Umkreises von 20 km werden unter Berücksichtigung des täglichen Aktionsradius von Kormoranen als Wiederfunde an einem Ort gewertet. Für die Karten der Dichteverteilung wird ein Radius (Bandwidth) von 100 km und eine biquadratische Kernel-Form angenommen. Diese wurden mithilfe des Tools „Heatmap" der Toolbox „Interpolation" in QGIS berechnet. Dargestellt wird die Dichteverteilung der Kormorane über der Landfläche.

Die kumulativen Entfernungsdiagramme wurden mithilfe des Pakets „ggplot2" (Wickham 2016) und der darin enthaltenen Funktion „stat_ecdf" in der Software R erstellt. Unterschiede in der Entfernungsverteilung zwischen Jung- und Altvögeln wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test geprüft (R Core Team 2021).

2.5 Zugphänologie

Für die Darstellung der Zugphänologie wird der 01. Juli als Beginn des Jahreszyklus, der 30. Juni des Folgejahres als dessen Ende festgelegt. Gegen Ende Juni sind die meisten Jungkormorane ausgeflogen. Vereinzelte Spätbruten können sich allerdings weit in den Juli hinein oder sogar bis Anfang September hinziehen (Craik & Bregnballe 2008; eigene Beobachtungen).

Die sich im Jahresverlauf verändernden Entfernungen der Kormorane zum Beringungsort lassen sich mittels Regressionsmodellen charakterisieren. Die oft verwendeten polynomialen Regressionsfunktionen der Potenzen der Kontrollzeitpunkte sind zwar recht anpassungsfähig, „laufen den Daten aber oft hinterher" und die Parameter der Modellfunktionen sind nicht direkt interpretierbar. Da es sich in dem hier ausgewerteten Datenmaterial um zwei deutlich unterscheidbare Zugphasen handelt (Weg- und Heimzug), empfehlen sich zur Darstellung des Zugverlaufs eigentlich-nichtlineare Modellansätze (Feige 1985). Ein Vergleich verschiedener Modellansätze (Gompertz-, Mitscherlich-, Janoschek-Modell u. a., differenziert analysiert in Feige 1985) zeigt, dass eine Kombination des Modells von Scharf (tanh-Ansatz) aus Weg- und Heimzug, verbunden mit einer linearen Komponente für das zunehmende Alter, die plausibelsten Ergebnisse erbringt. Die Weg- und Heimzug-Verläufe entsprechen hier annähernd klassischen Wachstums- bzw. Absterbeprozessen mit einem fixierbaren End- und Startwert. Das Modell von Gompertz entspricht zwar auch diesen Grundvoraussetzungen, definiert aber einen Wendepunkt des Prozessverlaufs nicht zur Mitte des Prozess-Zeitraums. Dies schien angesichts der Visualisierung der Daten aber weniger erwartungstreu. Dies bestätigte sich bei einer Vergleichsrechnung mit dem Gompertz-Modell:

$$\text{Entfernung}(t) = a \cdot t + b \cdot (\exp(-c \cdot \exp(-d \cdot t))) + e \cdot (\exp \cdot (-f \cdot \exp \cdot (-g \cdot t))) \quad (1)$$

bei gleicher Parameterzahl durch ein höheres AIC (Akaike-Information-Criterion). Das Modell (2) wurde daher hier bevorzugt:

$$\text{Entfernung}(t) = a \cdot t + b \cdot (1\text{-tanh} \cdot (c \cdot (t\text{-}d))) + e \cdot (1\text{-tanh} \cdot (f \cdot (t\text{-}g))) \quad (2)$$

Dabei ergibt sich das Datum (t) als der Abstand in Tagen nach dem 30.06. eines Jahres. Mit den so nach der Methode der kleinsten Quadrat-Abweichungen (MKQ, Excel-basierte Softwarelösungen entsprechend der iterativen Vorgehensweise nach Paul 1975) optimierten Modellparameter sind beide Zugphasen qualifizierbar. Wegen der dennoch verbleibenden hohen Variabilität der Abweichungen der Einzelwerte auch nach der Parameterbestimmung sind die Modelle vor allem für die weitere Thesenbildung bedeutsam. Sie können aber auch Vermutungen zur These zu transformieren helfen.

Damit Mehrfachablesungen von Individuen an Punkten mit hoher Beobachterfrequentierung das Ergebnis der Regressionsanalysen nicht überproportional verzerren, wurden Ringablesungen vom gleichen Standort (inklusive 20 km-Umfeld) auf die jeweilige Erst- und Letztbeobachtung einer Überwinterungssaison reduziert.

Es wird unterstellt, dass die Wiederfundwahrscheinlichkeiten für beide Altersgruppen gleich hoch sind.

2.6 Zugverhalten in Abhängigkeit von Herkunftsregion und Altersklasse

Die Unterschiede in der räumlichen Verteilung nach Überwinterungsgebieten in Abhängigkeit vom Herkunftsregion (Abschnitt 3.3) wurden mittels des Pearson chi²-Tests geprüft. Die Berechnung von p-Werten erfolgte mittels Monte-Carlo Simulation, weil die erwartete Häufigkeit in manchen Kategorien < 1 ist und damit eine Voraussetzung für den Pearson chi²-Test nicht erfüllt ist (Cochran 1954).

Weiterhin wurden die Zusammenhänge zwischen Zugentfernung, Altersklasse, Zugweg und Herkunftsregion untersucht. Dazu wurde ein generalisiertes lineares Modell (GLM) an die Daten angepasst, das mittels Identitäts-Linkfunktion einen linearen Zusammenhang zwischen der Zugentfernung und den drei erklärenden Variablen Altersklasse, Zugweg und Herkunftsregion modelliert. Da die beobachteten Zugentfernungen tendenziell rechtsschief verteilt waren, wurde hierfür eine Gamma-Verteilung angenommen. Es wurden Interaktionen zwischen allen drei erklärenden Variablen zugelassen:

Zugentfernung ~ Alter * Zugweg *Herkunftsregion (3)

Um das Nord-Süd-Gefälle der Herkunftsorte explizit zu berücksichtigen, wurde ein zweites GLM (mit Gamma-Verteilung und Identitäts-Linkfunktion) angepasst, in dem anstelle der kategorialen Variable „Herkunftsregion" der Hochwert (in Metern, UTM-Zone 33) des tatsächlichen Herkunftsortes als kontinuierliche Variable genutzt wurde:

Zugentfernung ~ Alter * Zugweg * Hochwert_Herkunft (4)

Die statistischen Auswertungen erfolgten mit der Software R (R Core Team 2021). Für das GLM und seine Diagnostik wurden die Pakete „stats" (R Core Team 2021) und „DHARMa" (Hartig 2022) genutzt.

2.7 Winterortstreue

Für die Auswertung der Winterortstreue von Kormoranen werden alle Kormorane berücksichtigt, für die Wiederfunde aus mindestens zwei unterschiedlichen Wintern (16.11.–15.2.) vorliegen. Diese Bedingung erfüllen 29 Vögel. Außerdem werden hier, abweichend von den anderen Analysen, Wiederfunde bis zum 31.12.2020 ausgewertet. Unter der Annahme eines täglichen Aktionsradius von bis zu 20 km zwischen Schlafplatz und Nahrungsgewässern werden Nachweise an unterschiedlichen Orten, die innerhalb eines Umkreises von 20 km liegen, als Ortstreue gewertet.

3 Ergebnisse

3.1 Jahreslebensraum

Der Jahreslebensraum ostdeutscher Kormorane erstreckt sich über Mittel- und Westeuropa bis nach Nordafrika. Die östlichsten Nachweise liegen in Weißrussland und Litauen, der nördlichste im südlichen Norwegen. In Großbritannien gibt es Meldungen aus England, während Schottland und Irland nach den hier ausgewerteten Daten außerhalb ihres Aktionsraumes liegen. Frankreich, Nord- und Mittelitalien, die Iberische Halbinsel und die nordafrikanische Mittelmeerküste gehören zu den regelmäßigen Aufenthaltsgebieten (Abb. 2). Die höchsten Fundpunktdichten finden sich im Bereich der Herkunftsregionen. Der Jahreslebensraum erstreckt sich von den Brutgebieten ausgehend überwiegend in südwestliche Richtung.

Tab. 2 gibt eine Übersicht über die räumliche Ausdehnung des Aufenthaltsgebietes in den vier Zeiträumen des Jahreszyklus. Während der Abzugszeit sowie im Winter ist die geografische Raumnutzung am größten (70–77 % des Jahreslebensraumes), in der Brutzeit ist sie deutlich geringer (12 % bei Alt- und 29 % bei Jungvögeln).

Abzug

Im Abzugszeitraum (16.07.–15.11.), insbesondere in den Monaten Juli–September, hält sich der überwiegende Teil der Kormorane noch im Bereich der Brutgebiete bzw. innerhalb einer Entfernung von bis zu 500 km auf: 89 % der Nachweispunkte von Altvögeln und 84 % der Jungvogelnachweise liegen innerhalb dieses Bereiches (Abb. 3). Ein Teil der Vögel vollzieht dabei ungerichtete Zerstreuungswanderungen im westlichen Ostseeraum (Dänemark, Südschweden) sowie nach Osten (Zentral- und Ostpolen, Litauen; Abb. 3). Aus diesem Zeitraum stammt auch der nördlichste Wiederfund eines Hiddensee-Vogels (UA3245, beringt 2015 auf der Heuwiese, am 26.07. und 09.09.2015 in Hamar im südlichen Norwegen abgelesen). Teilweise ziehen die Kormorane jedoch schon unmittelbar nach der Brutzeit nach Südwesten ab und erreichen dabei bis Ende Juli die Schweiz, Italien, Frankreich und die Niederlande. Deutliche Un-

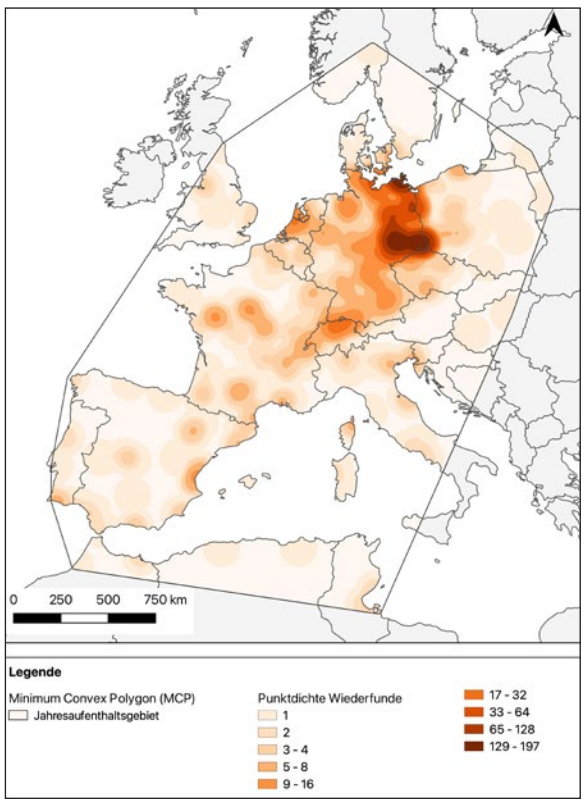

Abb. 2: Dichteverteilung von Wiederfunden ostdeutscher Kormorane. – *Density pattern of recoveries of cormorants ringed in East Germany.*

Tab. 2: Ausdehnung des Lebensraumes von ostdeutschen Kormoranen in den Zeitabschnitten des Jahreszyklus (Fläche des Minimum Convex Polygons). – *Spatial extent of the distribution area of cormorants according to season* (*area of the Minimum Convex Polygon*).

Zeitraum *Period*	Alter *Age class*	Fläche [10^6 km^2] *Area [10^6 km^2]*	Flächenanteil [%] *Proportion of distribution area used [%]*
Alle WF (Jahreslebensraum) *All recoveries (total distribution area)*		5,32	100
Abzug (16.7.–15.11.) *Autumn migration (16.7.–15.11.)*	Altvögel *(>1 year)*	4,11	77,3
	Jungvögel (*1st year)*	4,02	75,6
Winter (16.11.–15.2.) *Winter (16.11.–15.2.)*	Altvögel *(>1 year)*	3,91	73,4
	Jungvögel (*1st year)*	3,71	69,6
Heimzug (16.2.–15.4.) *Spring migration (16.2.–15.4.)*	Altvögel *(>1 year)*	2,46	46,1
	Jungvögel (*1st year)*	2,19	41,1
Brutzeit (16.4.–15.7.) *Breeding period (16.4.–15.7.)*	Altvögel *(>1 year)*	0,66	12,4
	Jungvögel (*1st year)*	1,56	29,3

terschiede im Abzugsverhalten von Jung- und Altvögeln sind nicht erkennbar: Die Jungvögel zeigen eine Tendenz zu etwas größeren Entfernungen (Abb. 4; s. auch Abb. 11), die Unterschiede in der Entfernungsverteilung sind jedoch nicht signifikant (Kolmogorov-Smirnov-Test, p = 0,268).

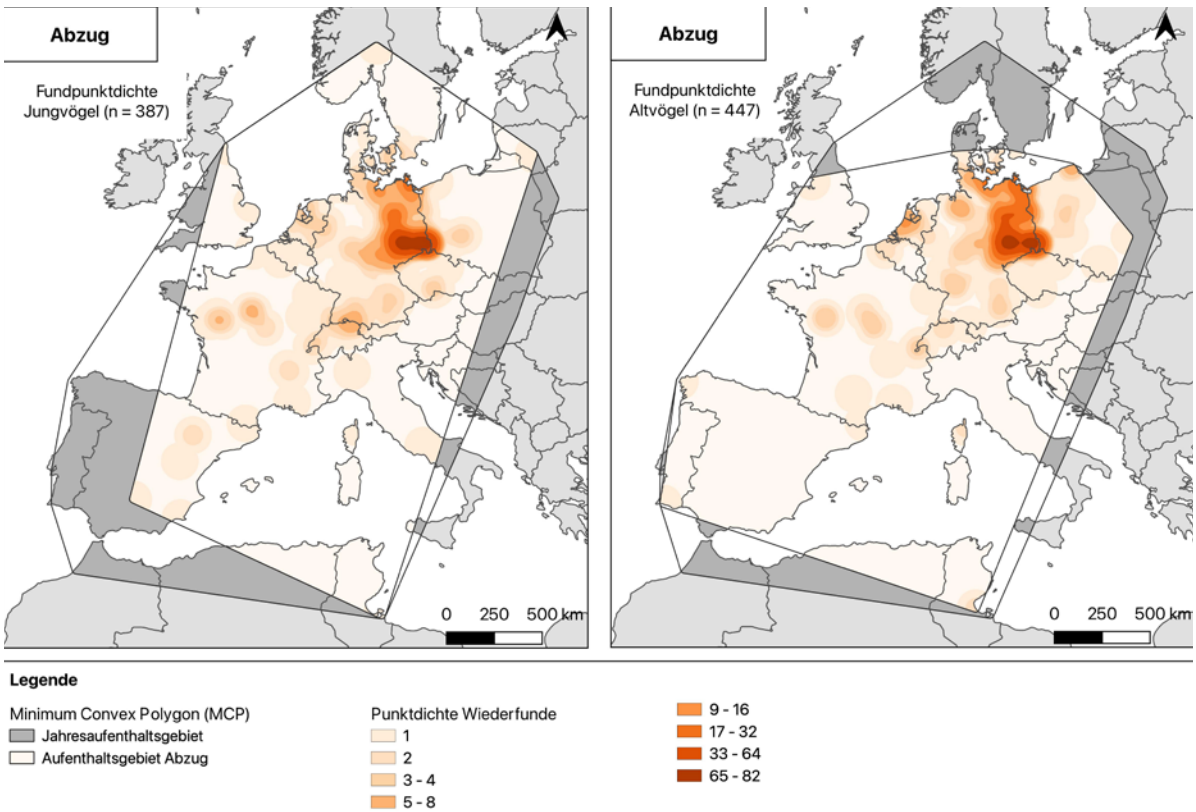

Abb. 3: Dichteverteilung von Jung- und Altvögeln während des Abzuges (16.07.–15.11.). – *Density pattern of recoveries of first year (left) and older (right) cormorants during autumn migration (16.07.–15.11.).*

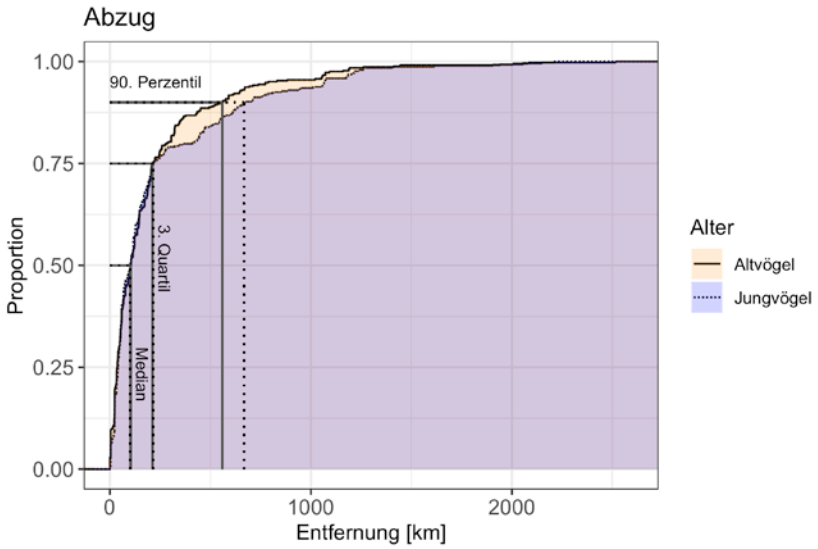

Abb. 4: Kumulative Entfernungsverteilung von Jung- und Altvögeln zu ihren Herkunftsorten während der Zeit des Abzugs (16.07.–15.11.). – *Cumulative distances of juvenile and adult birds to the region of origin during autumn migration (16.07.–15.11.).*

Winter

Im Winterzeitraum (16.11.–15.02.) werden die östlichen und nördlichen Bereiche des Jahreslebensraumes verlassen. Wiederfunde aus Südskandinavien, Dänemark oder Zentral- und Ostpolen fehlen. Eine Besonderheit stellt der Vogel mit der Ringnummer UA685 dar: Dieser Kormoran wurde in den Jahren 2012 bis 2018 sowie im Dezember 2021 insgesamt 19-mal im Spätherbst bzw. im Winter am Jez. Zarnowieckie (Zarnowitzer See), 55 km NNW von Gdansk, nachgewiesen. Es handelt

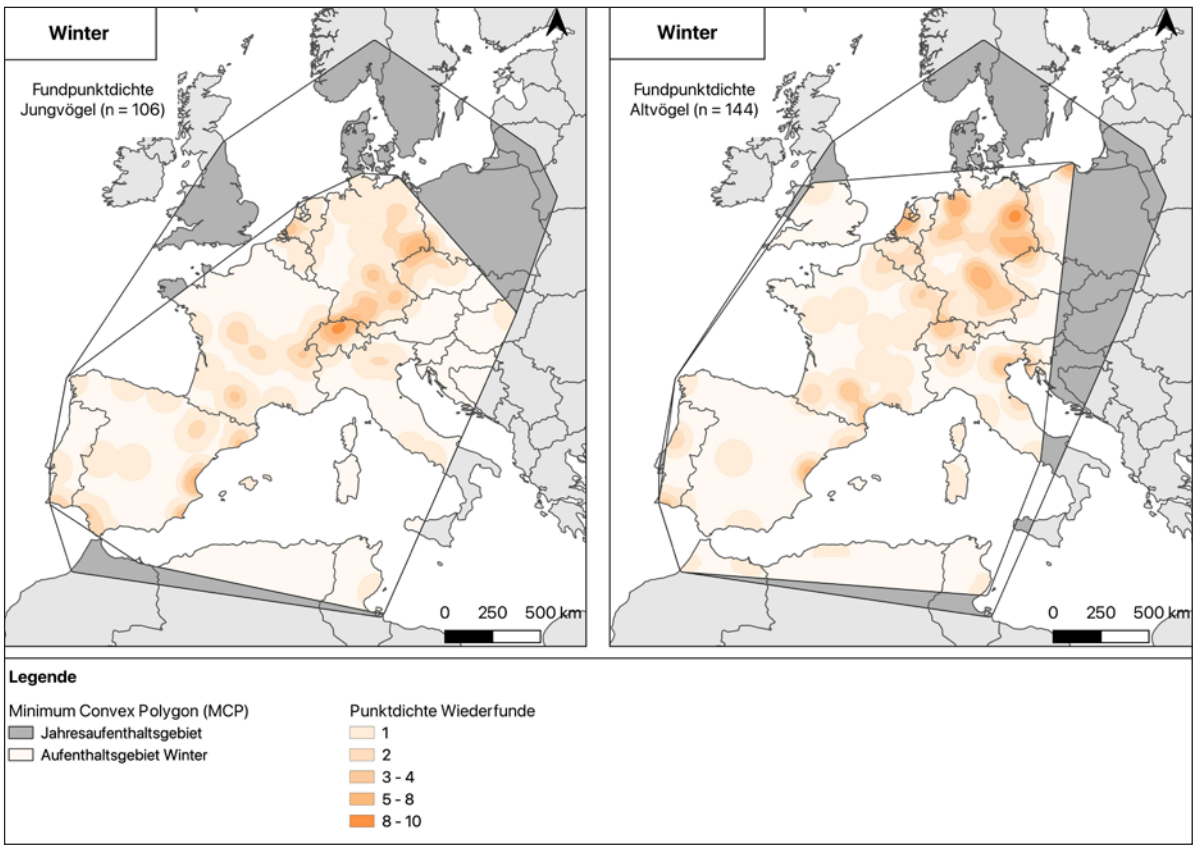

Abb. 5: Dichteverteilung von Jung- und Altvögeln im Winterzeitraum (16.11.–15.02.). – *Density pattern of recoveries of first year (left) and older (right) cormorants during the winter period (16.11.–15.02.).*

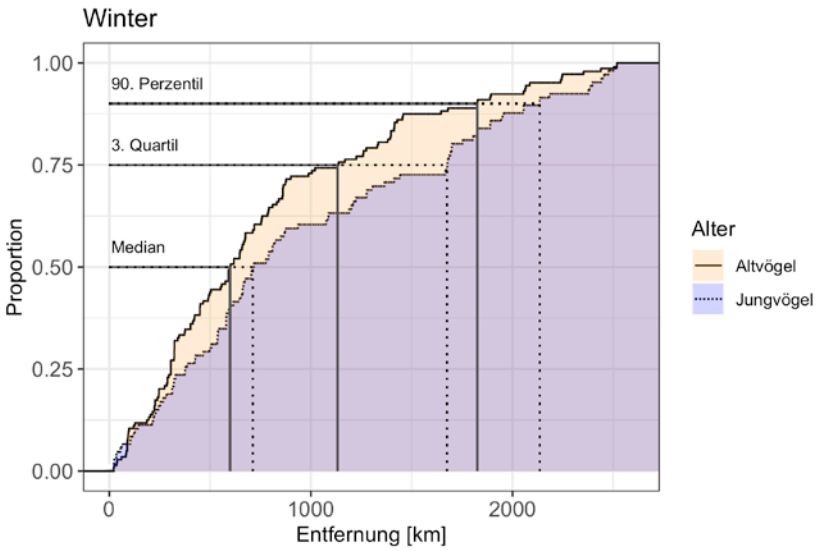

Abb. 6: Kumulative Entfernungsverteilung von Jung- und Altvögeln zu ihren Herkunftsorten im Winterzeitraum (16.11.–15.02.). – *Cumulative distances of juvenile and adult birds to the region of origin during the winter period (16.11.–15.02.).*

sich um den einzigen Überwinterungsnachweis nordöstlich des Herkunftsgebietes. Erwähnenswert ist weiterhin UA2146, welcher als einjähriger Vogel am Theiß-Stausee in Zentralungarn überwinterte.

Sowohl die Jungvögel als auch die Altvögel sind im Winter in weiten Teilen Südwest-Europas verstreut. Erhöhte Funddichten gibt es im Voralpenraum (Süddeutschland und Schweiz), in Ostdeutschland, in den Niederlanden sowie regional in Frankreich und auf der Iberischen Halbinsel (Abb. 5). Der Anteil der Vögel im Entfernungsbereich bis 500 km ist deutlich geringer als im Abzugszeitraum. Auffällig sind hierbei die Unterschiede zwischen Jung- und Altvögeln: Während nur 30 % der Jungvogelnachweise aus dem Entfernungsbereich bis 500 km stammen, sind es bei den Altvögeln 44 %. Die Medianwerte sowie die 75 und 90 % Perzentile der kumulativen Aufenthaltsentfernungen der Jungvögel sind deutlich größer als die der Altvögel. Obwohl sich die Ausdehnung des Überwinterungsraumes nicht wesentlich unterscheidet (Tab. 2), überwintert im Vergleich zu den Altvögeln ein höherer Anteil von Jungvögeln in größeren Entfernungen (Abb. 6; s. auch Abb. 11). Die Unterschiede in der Entfernungsverteilung sind jedoch nicht signifikant (Kolmogorov-Smirnov-Test, p = 0,104).

Die Daten weisen darauf hin, dass einige Kormorane gar nicht mehr ziehen, sondern Überwinterungsorte im näheren Umfeld der Herkunftskolonie aufsuchen (Überwinterungsort im Umkreis von 100 km zum Herkunftsort). Von den hier ausgewerteten Winterfunden wurden 17 Individuen (8,5 %; n = 199) in einer Entfernung von weniger als 100 km zum Herkunftsort nachgewiesen. In sieben Fällen betrifft das Beobachtungen im Kernwinter (Monat Dezember und erste Januarhälfte), d. h. es kann mit hoher Wahrscheinlichkeit davon ausgegangen werden, dass die Vögel an dem betreffenden Ort überwintert haben, die Nachweise also nicht auf spätem Abzug oder frühem Heimzug beruhen. Drei Kormorane wurden in mehreren Wintern an Orten mit weniger als 100 km Entfernung zur Herkunftskolonie nachgewiesen (s. auch Tab. 5):

- DEH UA681: Beringt am 18.5.2011 bei Schwedt/Oder, wurde in fünf Wintern in Berlin-Tegel abgelesen (Entfernung 90 km).
- DEH BA15888: Beringt am 23.5.2016 in der Kolonie Senftenberg, wurde in den beiden folgenden Wintern regelmäßig an der Kiesgrube Pratzschwitz abgelesen (Entfernung 60 km); die Vielzahl der Ablesungen aus den Monaten November, Dezember, Januar und Februar belegt, dass der Vogel hier überwintert hat.
- DEH UA284: Beringt am 21.5.2011 in der Kolonie Kunnerwitz, wurde in zwei Wintern in der Kolonie Quitzdorf nachgewiesen (Entfernung 25 km). Da beide Nachweise aus der zweiten Novemberhälfte stammen, wäre für diesen Vogel auch ein sehr später Abzug denkbar. Der Totfund dieses Vogels im Frühjahr auf Korsika spricht für einen späten Abzug oder einen Wechsel des Überwinterungsortes in späteren Jahren.

Heimzug

Im Zeitraum des Heimzuges (16.02.–15.04.) ziehen sich die Kormorane aus den südwestlichen und südlichen Überwinterungsgebieten zurück. Die Wiederfunde von Altvögeln zeigen bereits eine hohe Dichte in den Herkunftsregionen. Dies ist bei den Wiederfunden der Jungvögel nicht so deutlich ausgeprägt (Abb. 7). Sowohl Jung- als auch Altvögel halten sich nun wieder überwiegend im Bereich der Brutkolonien oder im Nahbereich bis 500 km Entfernung auf, wobei altersabhängige Unterschiede deutlich werden: Der Anteil der Altvögel in diesem Bereich beträgt 83 %, der der Jungvögel hingegen lediglich 60 %. Der Medianwert sowie die 75 und 90 % Perzentile der kumulativen Aufenthaltsentfer-

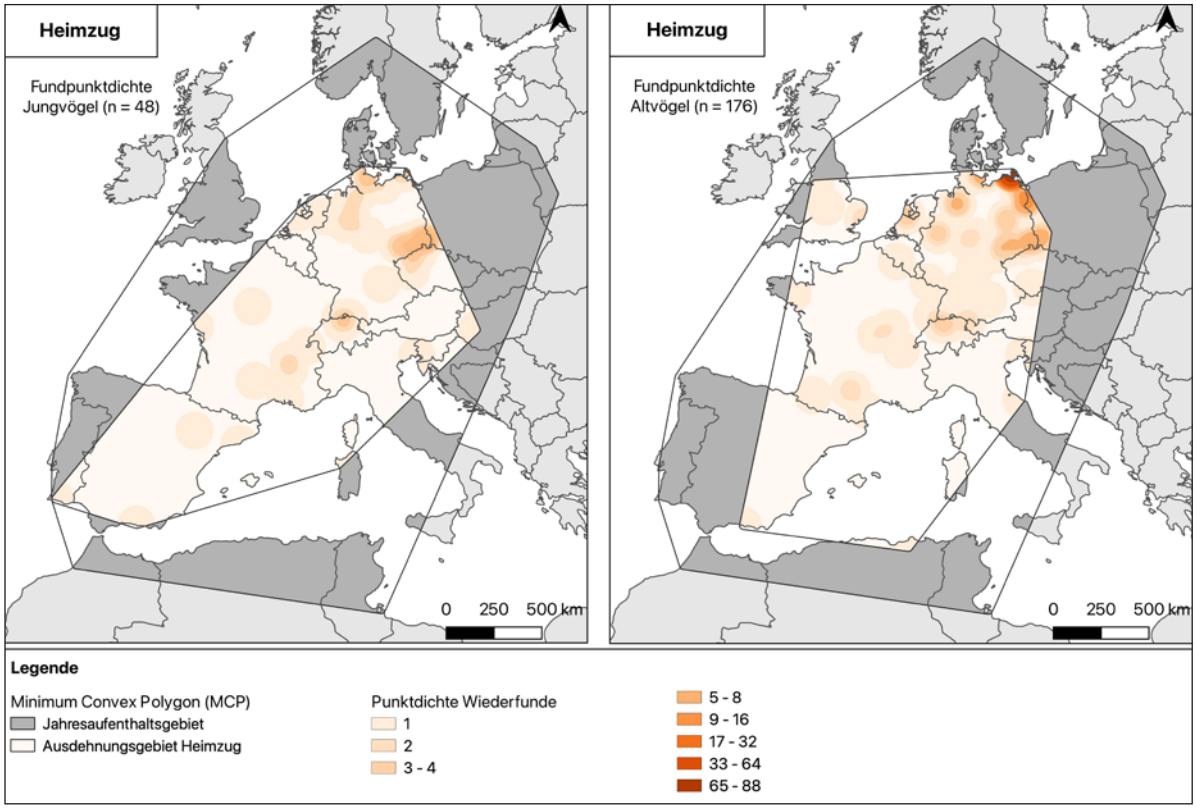

Abb. 7: Dichteverteilung von Jung- und Altvögeln während des Heimzuges (16.02.–15.04.) – *Density pattern of recoveries of first year (left) and older (right) cormorants during spring migration (16.02.–15.04.).*

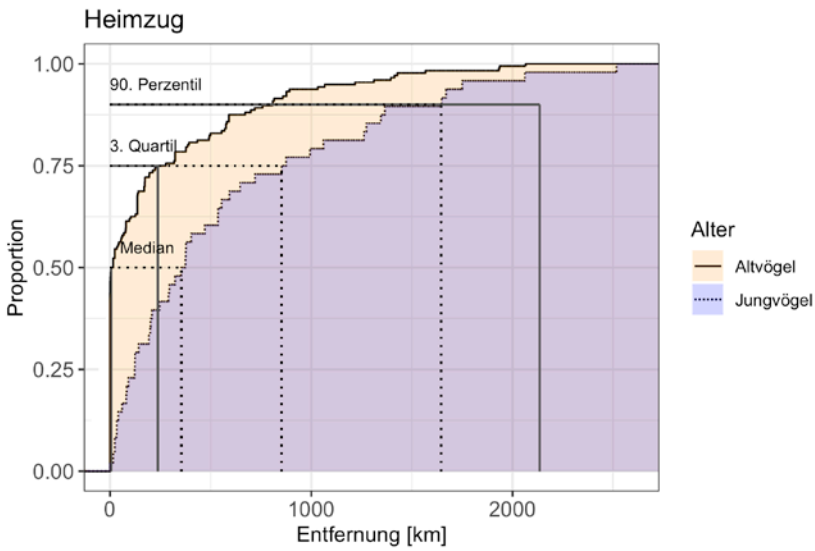

Abb. 8: Kumulative Entfernungsverteilung von Jung- und Altvögeln zu ihren Herkunftsorten während des Heimzugs (16.02.–15.04.). – *Cumulative distances of juvenile and adult birds to the region of origin during spring migration (16.02.–15.4.).*

nungen zum Herkunftsort sind bei den Jungvögeln deutlich größer als bei den Altvögeln (Abb. 8). Der viel langsamere Heimzug der Jungvögel führt zu entsprechend höheren Nachweiszahlen in größeren Entfernungen (s. Abb. 11; Tab. 3). Die Unterschiede in der Entfernungsverteilung der Jung- und Altvögel sind in hohem Maße signifikant (Kolmogorov-Smirnov-Test, $p < 0{,}001$).

Brutzeit

In der Brutzeit (16.04.–15.07.) sind die Nachweise von Altvögeln auf ein vergleichsweise kleines Gebiet beschränkt (s. auch Tab. 2). Sie konzentrieren sich im Bereich der ostdeutschen Brutkolonien (Abb. 9). Nachweise außerhalb dieses Bereiches betreffen Fernansiedlungen als Brutvögel in Polen (s. auch Abb. 17), die frühzeitige Rückkehr von Vögeln zum Überwinterungsort nach erfolglosem Brutversuch (UA2286 im Amsterdamer Zoo, 2018 wahrscheinlicher Brutvogel in der Kolonie Heuwiese, 2017 und 2019 bereits Anfang Juni wieder in Amsterdam) sowie vermutlich auch zweijäh-

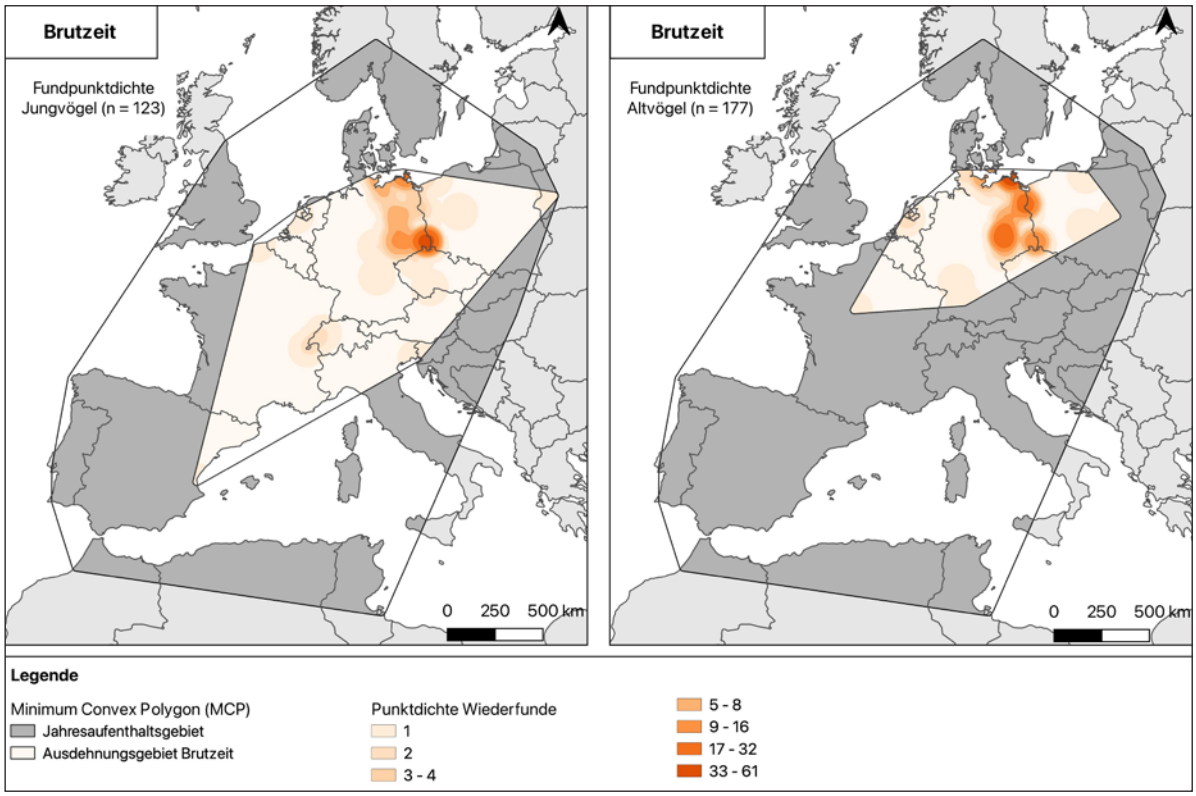

Abb. 9: Dichteverteilung von Jung- und Altvögeln während der Brutzeit (16.04.–15.07.). – *Density pattern of recoveries of first year (left) and older (right) cormorants during the breeding season (16.04.–15.07.).*

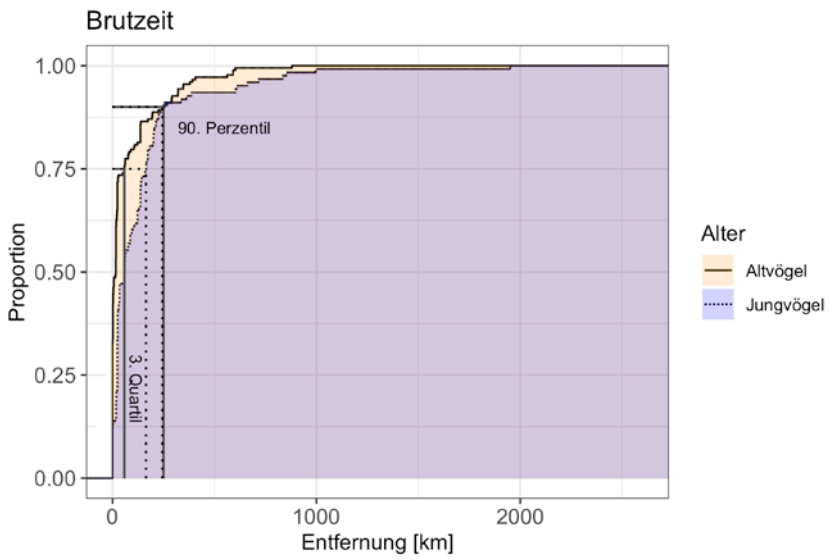

Abb. 10: Kumulative Entfernungsverteilung von Jung- und Altvögeln zu ihren Herkunftsorten während der Brutzeit (16.04.–15.07.). Auf die Darstellung der Medianlinien wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit verzichtet. Die Mediane liegen bei 15,25 km (Altvögel) bzw. 57,75 km (Jungvögel). – *Cumulative distances of juvenile and adult birds to the region of origin during the breeding period (16.04.–15.07.). For reasons of legibility the medians are not depicted. The medians correspond to 15.25 km (adult birds), and 57.75 km (juvenile birds), respectively.*

rige oder ältere Nichtbrüter. Von der Iberischen Halbinsel, aus Großbritannien und Gebieten südlich von Deutschland liegen keine Nachweise vor, aus Frankreich lediglich der Nachweis eines zweijährigen Vogels (UA3556; am 18.04.2018 bei Beaugency in Zentralfrankreich). Jungvögel kehren ebenso überwiegend in den Bereich der ostdeutschen Brutkolonien zurück, in Einzelfällen verbleiben sie jedoch offenbar auch in größerer Entfernung. Prozentual entfallen 97 % aller Wiederfunde von Altvögeln auf einen Umkreis von 500 km zu ihrem Beringungsort, bei Jungvögeln sind dies 93,5 % (Abb. 10). Es gibt keine Wiederfunde von Altvögeln aus einer Entfernung größer 1.000 km und auch bei Jungvögeln ist der Verbleib in so großer Entfernung offenbar eine Ausnahme: In dem hier ausgewerteten Datenmaterial gibt es aus der Brutzeit lediglich einen Wiederfund eines Jungvogels in Spanien (UA2978, beringt 2015 auf der Heuwiese, am 08.06.2016 an der spanischen Mittelmeerküste abgelesen; Entfernung 1.951 km). Der Medianwert und die 75 % Perzentile der kumulativen Entfernungsverteilung sind für die Jungvögel etwas höher als für die Altvögel: Da der Heimzug der Jungvögel sich bis weit in die Brutzeit erstreckt, sind Nachweise in größeren Entfernungen häufiger als bei Altvögeln (s. auch Abb. 11 und Tab. 3). Die Unterschiede in der Entfernungsverteilung der Jung- und Altvögel sind in hohem Maße signifikant (Kolmogorov-Smirnov-Test, $p < 0{,}001$).

3.2 Zugphänologie

Abbildung 11 zeigt die Entfernungsverteilung der Kormorane zum Herkunftsort (Geburtskolonie) im Jahresverlauf. Die modellierten Kurven zeigen sowohl für Jungvögel im 1. Lebensjahr als auch für ältere Vögel einen zunächst langsamen Abzug, wobei die Zugentfernung der Jungvögel etwas größer ist als die der Altvögel. Um den 26. Oktober haben beide Altersklassen 50 % der Zugentfernung zurückgelegt. Mitte November

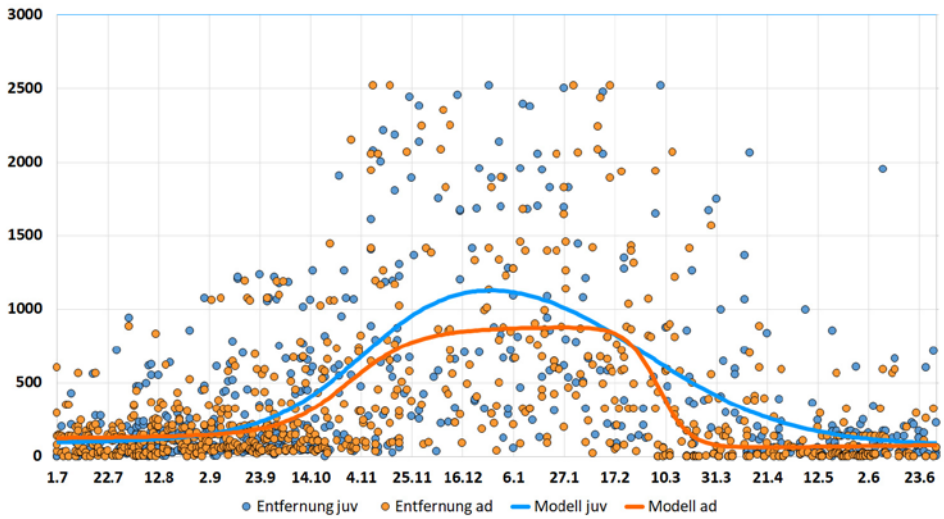

Abb. 11: Entfernungsverteilung von Kormoranen zum Beringungsort im Jahresverlauf. – *Distance distribution pattern of cormorants across the year (distance to ringing site).*

Tab. 3: Modellierte Aufenthaltsentfernung von Kormoranen im 1. Lebensjahr (LJ) und älteren Vögeln im Herbst- und Frühjahrszug. – *Modelled distance of first year and older birds during autumn and spring migration.*

	Juv. (1. LJ) *Juveniles (1st year of life)*		Ad. (> 1. LJ) *Adults (> 1st year of life)*		Differenz (Tage) juv. – ad. *Difference (days) juv. – ad.*
	Datum *Date*	Entfernung (km) *Distance (kms)*	Datum *Date*	Entfernung (km) *Distance (kms)*	
Maximale Entfernung *Maximum distance*		1.126		876	
50 % Herbst *50 % autumn*	27.10.	563	25.10.	438	2
75 % Herbst *75 % autumn*	26.11.	845	11.11.	657	15
50 % Frühjahr *50 % spring*	15.03.	563	08.03.	438	7
10 % Frühjahr *10 % spring*	22.05.	113	25.03.	88	58

erreichen die Altvögel 75 %, während die Jungvögel diesen Entfernungsanteil erst zum Monatsende erreichen. Auch in den Überwinterungsentfernungen unterscheiden sich beide Altersklassen, die modellierte Zugentfernung der Jungvögel ist größer als die der Altvögel. Sehr deutliche Unterschiede zwischen den Altersklassen gibt es im Heimzugverhalten: Der Heimzug der Altvögel beginnt in der zweiten Februarhälfte und verläuft dann sehr rasch, bereits Ende März (25.03.) sind 90 % der Zugentfernung zurückgelegt. Jungvögel ziehen ebenso überwiegend zu ihren Herkunftsgebieten zurück, dies geschieht jedoch wesentlich langsamer: Erst am 22.05., 58 Tage später als die Altvögel, haben sie laut Modell 90 % der Zugentfernung bewältigt.

Zum Ende eines Brutjahres am 30.06. sind juvenile und adulte Kormorane mit etwa 90 km bzw. 125 km Entfernung zum Herkunftsort annähernd gleich weit entfernt. Die Altvögel erreichen um den 20.04. mit mittleren 62 km die größte Annäherung an den Herkunftsort.

3.3 Zugverhalten in Abhängigkeit von Herkunftsgebiet, Zugweg und Altersklasse

Abb. 12 zeigt die Verteilung der Wiederfunde von Kormoranen aus verschiedenen Herkunftsregionen im Winter, in Tab. 4 sind die zugehörigen prozentualen Anteile angegeben. Kormorane, die auf der Insel Rügen beringt wurden, nutzen überwiegend (83 % der WF) die Überwinterungsgebiete E, F und G. Ihr Anteil in diesen Gebieten ist fast dreimal so hoch wie der Anteil von Kormoranen aus den anderen beiden Herkunftsregionen (32 % bzw. 30 %). Die im nordostdeutschen Binnenland sowie in Zentral- und Südostdeutschland beringten Kormorane weisen im Überwinterungsgebiet C (Ost- und Süddeutschland, Schweiz) mit 47 % bzw. 51 % den Schwerpunkt ihrer Winter-Wiederfunde auf. Der Anteil der an der Ostseeküste beringten Kormorane liegt in diesem Gebiet nur bei 12 %. Aus den Überwinterungsgebieten nördlich, östlich und südöstlich der Herkunftsgebiete (Überwinterungsgebiete A, B und I) liegen vergleichsweise wenige Wiederfunde vor, Kormorane aus dem nordostdeutschen Binnenland sind hier am stärksten vertreten. Aus den Gebieten in südöstlicher Abzugsrichtung (B, I) fehlen Nachweise von Vögeln von der Ostseeküste völlig, ebenso aus Nordafrika. Im Überwinterungsgebiet H mit südlicher Abzugsrichtung (Italien, Korsika und Sardinien, Nordafrika) treten Kormorane, die im zentralen und südlichen Ostdeutschland beringt wurden, mit deut-

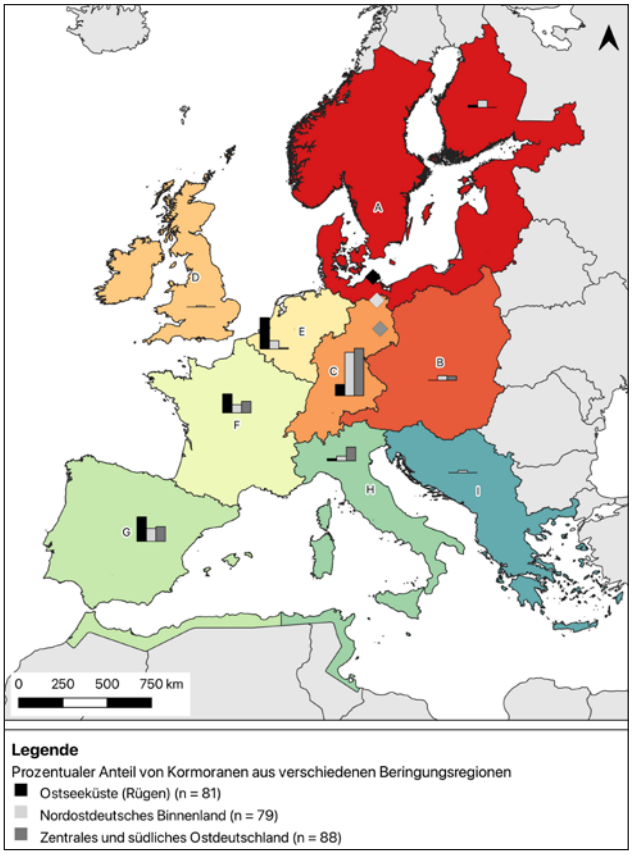

Abb. 12: Verteilung der Winter-Wiederfunde von Kormoranen aus verschiedenen Herkunftsregionen. – *Distribution of winter recoveries in different wintering regions, according to the region of origin.*

Tab. 4: Prozentuale Anteile von Kormoranen aus drei unterschiedlichen Herkunftsregionen in den verschiedenen Überwinterungsgebieten. – *Proportions of cormorants of the three regions of origin recovered in different wintering regions.*

Überwinterungsgebiet *Wintering region*	Herkunftsregion *Region of origing*		
	Ostseeküste (Rügen) (n = 81) *Baltic Sea (Rügen)*	Nordostdeutsches Binnenland (n = 79) *North-eastern inland*	Zentrales und südliches Ostdeutschland (n = 88) *Central and southern East Germany*
A	2,41	7,59	0
B	0	5,06	4,55
C	12,05	46,84	51,14
D	0	1,27	0
E	36,14	8,86	1,14
F	20,48	8,86	12,50
G	26,51	13,92	15,91
H	2,41	5,06	14,77
I	0	2,53	0

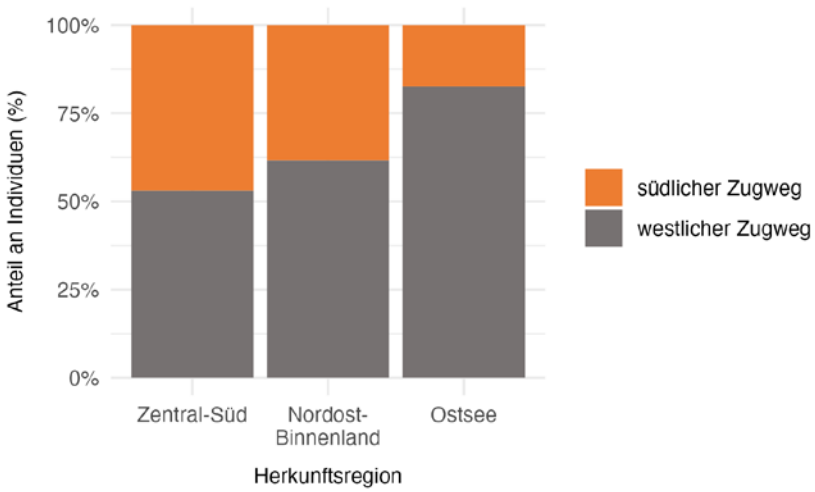

Abb. 13: Verteilung der Kormorane auf den beiden Zugwegen in Abhängigkeit von der Herkunftsregion. – *Proportions of cormorants using the southern and western migration route according to the region of origin.*

lich höheren Anteilen auf als Vögel aus den anderen beiden Herkunftsgebieten. Das Überwinterungsgebiet D (Großbritannien) wird nur in Einzelfällen genutzt.

Die Prüfung mittels Pearsons chi²-Test und Monte Carlo Simulation ergibt bei einem Signifikanzniveau von $\alpha = 0{,}05$ statistisch signifikante Unterschiede in der räumlichen Verteilung der Individuen im Winter zwischen allen Herkunftsregionen (Pearson chi² Test: Ostseeküste – nordostdeutsches Binnenland: $\chi^2 = 45{,}593$; $p < 0{,}001$, Ostseeküste – Zentral- und Südostdeutschland: $\chi^2 = 64{,}361$, $p < 0{,}001$; nordostdeutsches Binnenland – zentrales u. südl. Ostdeutschland: $\chi^2 = 19{,}867$, $p < 0{,}01$).

In diesem Kontext besteht weiterhin ein Zusammenhang zwischen der Herkunftsregion und der Wahl des Zugweges (mit Zusammenhangsmaß Cramers V = 0,25). Je weiter südlich die Herkunftsgebiete der Kormorane liegen, umso höher ist der Anteil der Vögel, der den südlichen Zugweg wählt: Kormorane von der Ostseeküste überwintern überwiegend in Gebieten, die auf dem westlichen Zugweg liegen, nur 18 % der Vögel wurden auf dem südlichen Zugweg nachgewiesen. Der Anteil der Vögel, die den südlichen Zugweg nutzen, steigt für das norddeutsche Binnenland auf 38 % und das zentrale und südliche Ostdeutschland auf 47 % (Abb. 13).

Die Ergebnisse des GLM zeigen, dass Zugentfernungen auf dem westlichen Zugweg generell deutlich länger sind als auf dem südlichen. So ziehen z. B. Vögel der Referenzkategorie „Altvögel mit Herkunftsregion Zentral-Süd“ auf dem westlichen Zugweg im Schnitt

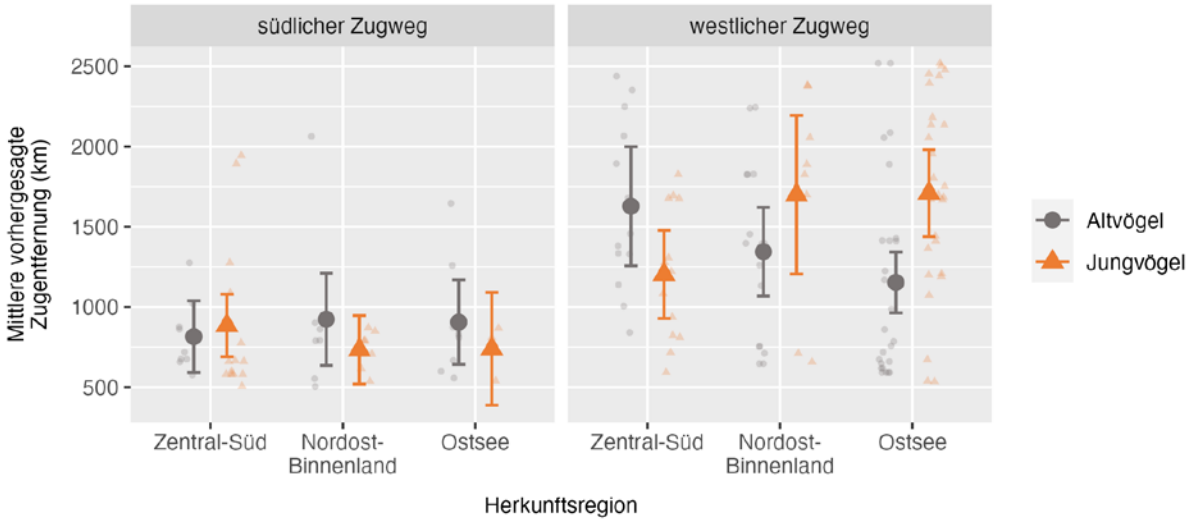

Abb. 14: Zugentfernungen in Abhängigkeit von Altersklasse und Herkunftsregion auf dem südlichen (links) bzw. westlichen Zugweg (rechts). Dargestellt sind durch ein GLM vorhergesagte mittlere Zugentfernungen (dicke Punkte/Dreiecke) mit 95 % Konfidenzintervallen (vertikale Linien), unterlegt mit den dazugehörigen Datenpunkten (kleine Punkte/Dreiecke). – *Migration distances according to age class and region of origin on the southern (left) and western (right) migration route. The large dots/triangles represent the mean migration distance predicted by a GLM with 95 % confidence intervals and are depicted on top of the raw data (small dots/triangles).*

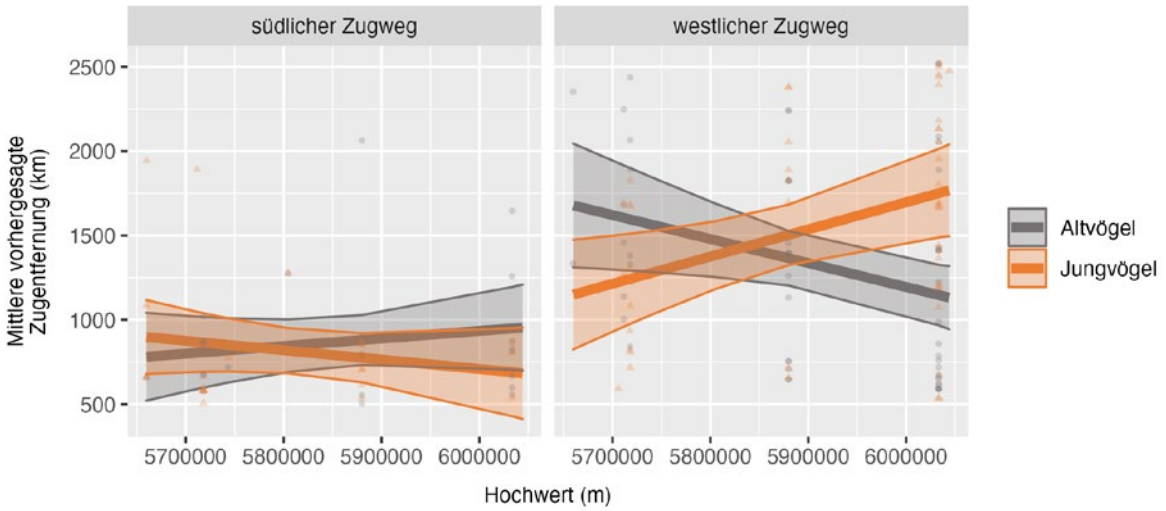

Abb. 15: Zugwegelängen in Abhängigkeit vom Alter und Hochwert (UTM-Zone 33) der Herkunftskolonie auf dem südlichen und westlichen Zugweg. Dargestellt sind durch ein GLM vorhergesagte mittlere Zugentfernungen (dicke Linien) mit 95 % Konfidenzbändern (farbige Fläche), unterlegt mit den dazugehörigen Datenpunkten (farbige Punkte/Dreiecke für Altvögel/Jungvögel). – *Migration distances according to age class and UTM northing, (UTM zone 33) on the southern (left) and western (right) migration route. The thick lines represent the mean migration distance predicted by a GLM with 95 % confidence bands (coloured areas). Small dot/triangles are the raw data of adult/juvenile birds.*

812 km weiter als entsprechende Individuen auf dem südlichen Zugweg ($p < 0{,}001$, Tab. A1, Abb. 14).

Im Hinblick auf die Herkunftsregionen und Altersklassen bestehen auf dem südlichen Zugweg keine Unterschiede in der Zugentfernung (alle p-Werte für Effekte assoziiert mit der Südroute > 0,2; Abb. 14; Tab. A1 im Anhang). Auf dem westlichen Zugweg bestehen hingegen Wechselbeziehungen in den Effekten von Herkunftsregion, Altersklasse und Zugwegelänge (Abb. 14, Tab. A1 im Anhang). Juvenile Kormorane von der Ostsee ziehen im Mittel 556 km weiter als ältere Vögel ($p = 0{,}003$). Die gleiche Tendenz, mit 355 km allerdings weniger deutlich ausgeprägt, zeigt sich für Vögel des nordostdeutschen Binnenlandes ($p = 0{,}02$). Juvenile Kormorane aus dem zentralen und südlichen Ostdeutschland hingegen haben tendenziell (nicht signifikant) einen kürzeren Zugweg als Altvögel ($p = 0{,}08$).

Das GLM mit Hochwert des Herkunftsortes ergibt für den westlichen Zugweg einen Zusammenhang zwischen der Zugwegelänge, der Altersklasse und dem Hochwert der Herkunftskolonie, mit signifikanter (α-Level = 0,05) Wechselbeziehung zwischen Altersklasse und Hochwert (Abb. 15, Tab. A2 im Anhang). Die Zugwegelänge der Altvögel nimmt mit steigendem Hochwert ab, d. h. je nördlicher die Lage der Herkunftskolonie, umso kürzer der Zugweg ($p = 0{,}026$). Für die Jungvögel ist der Trend genau umgekehrt, mit steigendem Hochwert nimmt die Zugwegelänge zu ($p < 0{,}001$).

Für eine ausführlichere Beschreibung der GLM Ergebnisse, einschließlich Modell-Diagnostik, siehe Anhang im Online Supplement.

3.4 Ansiedlungsverhalten

Wiederfundmeldungen können Angaben zum Brutstatus eines Vogels enthalten (sicherer oder wahrscheinlicher Brutvogel). Als „sichere" Brutvögel (Brutstatus D) gelten Kormorane, deren zugehöriges Nest mit Eiern oder Jungen bekannt ist. „Wahrscheinliche" Brutvögel (Brutstatus C) hingegen sind Kormorane im brutfähigen Alter, die ohne Zuordnung zu einem Nest in einer Brutkolonie abgelesen werden. In der Auswertung werden nur Erstansiedlungen beachtet, Wiederfunde in anderen Brutkolonien zu einem späteren Zeitpunkt werden als mögliche Umsiedlungen angesehen und sind in den Abb. 16 und Abb. 17 nicht enthalten. Abb. 16 zeigt die prozentuale Verteilung der Entfernungen des Brutortes zum Beringungsort. Mehr als die Hälfte der Kormorane wurde an ihrem Geburts- bzw. Beringungsort erfasst, weitere 30 % in einem Umkreis von 25 km. Nur ca. 15 % aller Wiederfunde mit Angabe zum Brutstatus brüteten mehr als 25 km von der Beringungskolonie entfernt. Die weiteste Ansiedlungsentfernung beträgt 562 km, sie betrifft den Vogel BA19241. Dieser Kormoran wurde im Mai 2011 in Kunnerwitz beringt und am 12. Juni 2017 am Beltringharder Koog in Schleswig-Holstein als sicherer Brutvogel abgelesen. Eine Übersicht über die Ansiedlungen ostdeutscher Kormorane gibt Abb. 17. Nachweise von Ansiedlungen außerhalb Ostdeutschlands gibt es aus Polen (n = 2) sowie Schleswig-Holstein (n = 5).

Für insgesamt neun Kormorane liegen Ablesungen aus mehreren Jahren in unterschiedlichen Kolonien vor. In sieben Fällen fand der Wechsel zwischen Kolonien auf der Insel Rügen statt (fünfmal Heuwiese – Beuchel,

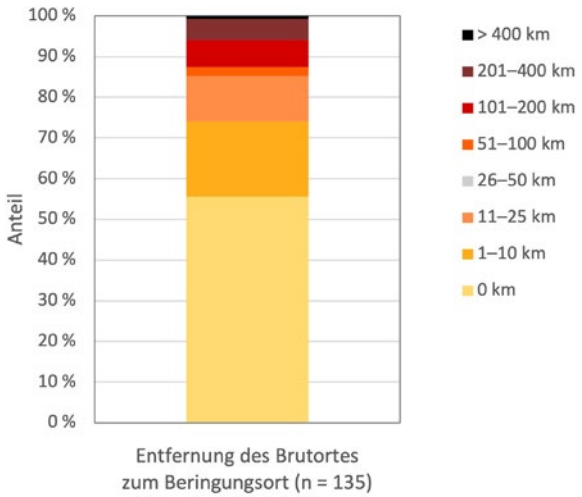

Abb. 16: Ansiedlungsentfernungen ostdeutscher Kormorane mit sicherem oder wahrscheinlichem Brutnachweis. – *Natal dispersal distances of cormorants from East Germany, recovered as confirmed or likely breeding birds (confirmed breeding: the nest is known; likely breeding: a mature cormorant is observed during the breeding period within a colony).*

Entfernung 17 km; je einmal Heuwiese – Nonnensee; Entfernung 19 km; Heuwiese – Üselitz; Entfernung 21 km). In einem Fall wurde ein Wechsel zwischen den Kolonien Schwedt/Oder und Stötzkow beobachtet (Entfernung 15 km). Für einen Wechsel über eine größere Entfernung liegt lediglich ein Nachweis vor (Heuwiese – Waschow, Entfernung 68 km). Da Kormorane fremde Kolonien mitunter auch als Rastplatz nutzen, kann bei Nachweisen mit dem Brutstatus C nicht zwingend von einer Umsiedlung ausgegangen werden. Sichere Nachweise von Umsiedlungen (Nachweis mit Brutstatus D in zwei unterschiedlichen Kolonien) sind in dem ausgewerteten Datenmaterial nicht vorhanden.

3.5 Winterortstreue

In Abb. 18 sind Winternachweise von Kormoranen dargestellt, für die aus mindestens zwei unterschiedlichen Wintern Wiederfunde vorliegen. Insgesamt sind dies 29 Vögel. 27 dieser Kormorane weisen Winter-Wiederfunde im gleichen Überwinterungsgebiet (d. h. innerhalb eines Umkreises von 20 km) auf. Nur für zwei Vögel liegen Winternachweise von unterschiedlichen, weit voneinander entfernten Orten vor: UA714 und BA19259 zeigen Winter-Wiederfunde mit Entfernungen zwischen den Fundorten von 1.230 bzw. 1.890 km (Abb. 15).

Hiddensee UA714 wurde am 18. November 2013 in Tossens, Kr. Wesermarsch, abgelesen, im gleichen Winter (Januar 2014) sowie in zwei anderen Wintern jedoch in Port-La-Nouvelle (Frankreich). Der Nachweis im November 2013 erfolgte offensichtlich noch nicht im Überwinterungsgebiet, sondern ist als später Abzug zu interpretieren. Hiddensee BA19259 wurde im Dezember 2012 in Venezia-Marghera, Norditalien abgelesen, im Dezember 2018 jedoch in Tavira Sitio Da Foz, Portugal. Die Entfernung zwischen beiden Orten beträgt ca. 1.900 km. Beide Beobachtungen erfolgten im Kernwinter (11. bzw. 08. Dezember).

Die maximale Anzahl an Jahren, die ein Individuum am Überwinterungsort gesichtet wurde, liegt bei acht Nichtbrutperioden (UA681 in Berlin-Tegel), davon in fünf Perioden auch im definierten Winterzeitraum; die Nachweise in den anderen Jahren stammen aus der

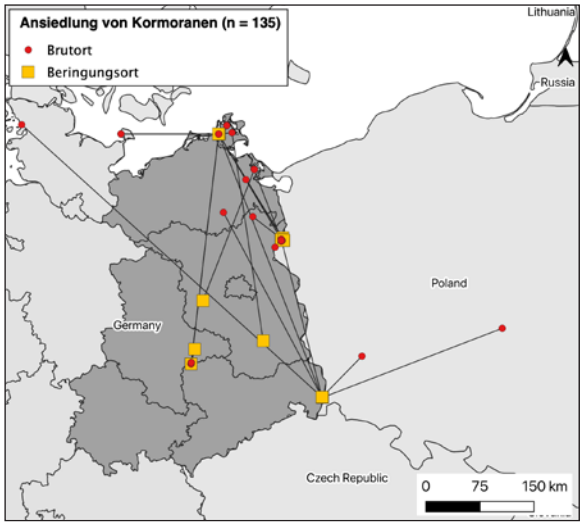

Abb. 17: Beringungs- und Ansiedlungsorte ostdeutscher Kormorane. – *Ringing locations and breeding sites of cormorants ringed in East Germany.*

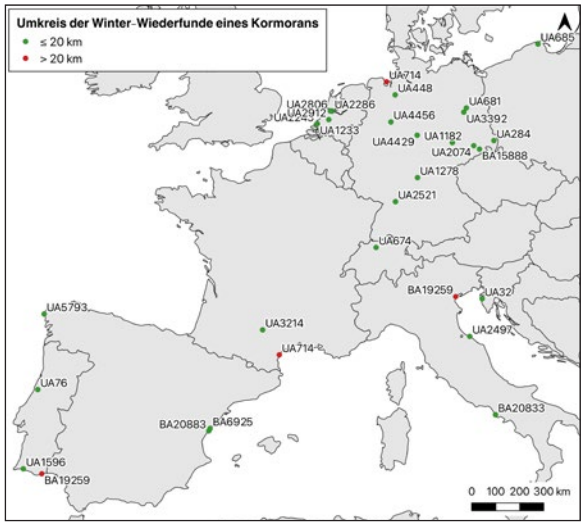

Abb. 18: Geographische Verteilung von Kormoranen, für die aus mindestens zwei Wintern Wiederfunde vorliegen. – *Geographic distribution of wintering sites of cormorants that have been recovered in at least two different winter periods.*

Tab. 5: Kormorane, für die aus mindestens zwei Wintern Wiederfunde vorliegen. Neben Informationen zu Fundort, Beringungsort, Entfernung und der Anzahl der Winter bzw. Nichtbrutperioden[1] mit Wiederfund werden auch Informationen über das früheste und späteste Ablesedatum am entsprechenden Ort angegeben. – *Cormorants with winter recoveries from at least two different winter periods. The table includes information concerning the number of winters or non-breeding periods, respectively, with recoveries as well as the earliest and latest observation date at the corresponding site.*

Ring-nummer *Ring number*	Überwinterungsort (ÜO) *Wintering site (WS)*	Beringungsort *Ringing site*	Entfernung zum Beringungsort [km] *– Distance to the ringing site [km]*	Anzahl Winter / Nichtbrutperioden[1] mit Ablesung am ÜO – *Number of winters/non-breeding periods with observations at the WS*	frühestes Ablesedatum am ÜO[2] *– Earliest observation date at the WS*	spätestes Ablesedatum am ÜO[2] *– Latest observation date at the WS*
BA15888	Pratzschwitz (DE)	Senftenberg	60	2 / 2	20.10.	18.2. (9.3.)
BA20833	Lago Di Patria (IT)	Rietzer See	1.275	2 / 2	6.1.	6.1.
BA20883	Burriana (Borriana) (ES)	Schwedt/Oder	1.825	4 / 4	9.12.	27.1.
BA6925	Burriana (Borriana) (ES)	Sedlitz	1.693	2 / 2	10.1.	27.1.
UA1182	Gärnitz (DE)	Schwedt/Oder	245	3 / 6	(12.5.) 11.7.	26.12.
UA1233	Rockanje (NL)	Schwedt/Oder	711	2 / 2	3.11.	22.11.
UA1278	Garstadt (DE)	Schwedt/Oder	449	4 / 4	19.11	18.01.
UA1596	Portimao (PT)	Insel Heuwiese	2.518	3 / 4	9.11.	15.2. (8.3.)
UA2074	Kötitz/Zschorna (DE)	Schwedt/Oder	223/205	3 / 5	(4.6.) 12.9.	29.12.
UA2243	Stellendam (NL)	Insel Heuwiese	672	3 / 6	7.10.	18.1.
UA2286	Amsterdam (NL)	Insel Heuwiese	591	5 / 6	8.6.	27.4.
UA2497	Fano (IT)	Bitterfeld	861	2 / 3	2.9.	26.1.
UA2521	Zaberfeld (DE)	Bitterfeld	373	2 / 2	21.11.	20.12.
UA2806	Amsterdam (NL)	Schwedt/Oder	647	2 / 3	30.10.	23.01.
UA284	Quitzdorf (DE)	Kunnerwitz	23	2 / 2	(8.5.)	27.1.
UA2912	Reeuwijk (NL)	Insel Heuwiese	618	2 / 3	15.8.	8.2.
UA32	Novigrad (HR)	Schwedt/Oder	861	2 / 2	19.1.	3.2.
UA3214	Albi (FR)	Insel Heuwiese	1.414	2 / 3	8.11.	20.3.
UA3392	Potsdam (DE)	Insel Heuwiese	227	3 / 4	10.11.	13.12.
UA4429	Seeburg (DE)	Insel Heuwiese	376	3 / 3	6.9.	17.2. (11.3.)
UA4456	Bielefeld (DE)	Insel Heuwiese	403	2 / 3	22.12.	18.1. (2.4.)
UA448	Bremen (DE)	Insel Heuwiese	322	7 / 7	12.8.	6.3.
UA5793	Lires (ES)	Insel Heuwiese	2.055	2 / 3	11.11.	24.1.
UA674	Rothrist (CH)	Schwedt/Oder	789	2 / 2	15.11.	30.11.
UA681	Berlin-Tegel (DE)	Schwedt/Oder	90	5 / 8	11.5.	15.2.
UA685	Nadole, Jez. Zarnowieckie (PL)	Schwedt/Oder	305	5 / 7	20.10.	8.12.
UA76	Montemor-O-Velho (PT)	Schwedt/Oder	2.244	2 / 2	29.11.	10.2.
BA19259	Venezia-Marghera (IT)	Kunnerwitz	658	1 / 1	08.12.	08.12.
	Tavira Sitio Da Foz (PT)		2.352	1 / 1	11.12.	11.12.
UA714	Tossens (DE)	Schwedt/Oder	411	1 / 1	18.11.	18.11.
	Port-La-Nouvelle (FR)		1.394	3 / 3	11.1	24.2

[1] Der Begriff „Nichtbrutperioden" bezieht sich auf den Nachweis eines Kormorans an seinem Überwinterungsort außerhalb seiner Brutzeit, d. h. Nachweise in der Abzugs- und Heimzugszeit, in Einzelfällen auch in der Brutzeit, sind eingeschlossen. – *The term "non-breeding period" refers to observations at the wintering site outside the breeding season, i.e. it includes observations during the migration periods.*

[2] In Klammern sind Meldungen der ersten Nichtbrutperiode eines Individuums angegeben, die nicht aus dem definierten Winterzeitraum (16.11.–15.2.) stammen. – *Dates in brackets refer to recoveries during the first non-breeding period, outside the winter period (16.11.–15.02.).*

Abzugszeit. Die maximale Anzahl an Jahren mit Wiederfunden im Winter hat Hiddensee UA448, der bereits in sieben Wintern in Bremen abgelesen wurde. Zu erwähnen sind auch die Ablesungen von Hiddensee UA685 am Jez. Zarnowieckie (Zarnowitzer See) in Polen in fünf Wintern.

Zehn der 29 Kormorane weisen früheste Ablesungen an ihrem Überwinterungsort im definierten Winterzeitraum (16.11.–15.02.) auf, die anderen Vögel wurden bereits in der Abzugszeit oder sogar in der Brutzeit an ihrem Überwinterungsort festgestellt. Die frühesten Ablesedaten sind der 11. Mai (UA681 in Berlin-Tegel) und der 08. Juni (UA2286 in Amsterdam). Ablesungen in der Brutzeit am Überwinterungsort dürften Kormorane betreffen, deren Brutversuch erfolglos war oder die nicht gebrütet haben. Letzteres ist für den Vogel UA2286 im Jahr 2017 anzunehmen: Er wurde zweimal in der Kernbrutzeit, am 27. April und 13. Juni, an seinem Überwinterungsort im Amsterdamer Zoo abgelesen. Die spätesten Ablesungen liegen bei den meisten Kormoranen (n = 24) im definierten Winterzeitraum (ausgenommen Ablesungen im ersten Lebensjahr). Vier Vögel wurden noch in der Heimzugzeit und einer in der Brutzeit am Überwinterungsort beobachtet.

Mit einer Entfernung von 23 km zwischen dem Beringungsort Kunnerwitz und dem Fundort Quitzdorf legte der Kormoran UA284 die kürzeste Strecke zurück. Im Gegensatz dazu flog der Vogel UA1596 2.518 km von der Insel Heuwiese nach Portimao in Portugal. Drei Vögel weisen nur Winterablesungen aus dem Monat November, jedoch nicht aus dem Kernwinter (Dezember bis Mitte Januar) auf (UA1233, UA284, UA674). Für diese Vögel ist ein später Abzug zu einem anderen, unbekannten Überwinterungsort nicht auszuschließen.

4 Diskussion

4.1 Jahreslebensraum

Der Jahreslebensraum des Kormorans umfasst

- Das Brutgebiet;
- Durchzugs-, Rast- und Überwinterungsgebiete sowie
- Weitere Gebiete, die im Zuge von Zerstreuungswanderungen erreicht werden.

Das Brutgebiet des Kormorans in Ostdeutschland erstreckt sich über alle Bundesländer mit Ausnahme Thüringens (Kieckbusch et al. 2010; Kieckbusch 2021). In Thüringen gab es bislang lediglich sporadische, kurzzeitige Ansiedlungen weniger Brutpaare. Die größten Kolonien mit z. T. mehreren Tausend Brutpaaren sind im Bereich der nährstoff- und fischreichen Boddengewässer an der vorpommerschen Küste anzutreffen (Oderhaff, Greifswalder Bodden, west- und nordrügensche Bodden). Hier brüteten im Untersuchungszeitraum dieser Studie (2009–2020) 36–50 % des gesamtdeutschen bzw. 59–74 % des ostdeutschen Kormoranbestandes (Kieckbusch 2021). Im ostdeutschen Binnenland brütet der Kormoran sowohl an natürlichen Seen als auch an künstlichen Gewässern. Im Süden Brandenburgs, in Sachsen und Sachsen-Anhalt werden überwiegend Fischteiche und Tagebaufolgegewässer besiedelt. Auch Torfstiche werden vom Kormoran für die Etablierung von Brutkolonien genutzt (z. B. Schwedt/Oder).

Die Durchzugs-, Rast- und Überwinterungsgebiete umfassen das gesamte europäische Gebiet südlich und westlich des Brutgebietes. Gebiete nördlich und östlich der Brutgebiete werden während der nachbrutzeitlichen Zerstreuungswanderungen erreicht. Das Überwinterungsgebiet erstreckt sich nach Südwesten über die Mittelmeerinseln Korsika und Sardinien und die Balearen bis an die nordafrikanische Mittelmeerküste (Tunesien, Algerien, Marokko). Im Südosten wird die Grenze durch einen Winterfund in Zentralungarn markiert. Ungewöhnlich ist die mehrjährige Überwinterung eines Vogels in Polen am Jez. Zarnowieckie (Zarnowitzer See), 305 km NE seines Erbrütungsortes. Informationen zum Brutplatz dieses Vogels liegen leider nicht vor. Da Kormorane sich auch in Entfernungen von bis zu 800 km zum Erbrütungsort ansiedeln können (Herrmann & Zimmermann 2019), wäre es möglich, dass sich der Brutplatz dieses Kormorans östlich oder nordöstlich seines Überwinterungsortes, d. h. in Ostpolen, im Baltikum oder in der zentralen Ostsee (Gotland), befindet und folglich auch dieser Vogel zur Überwinterung in westliche oder südwestliche Richtung abzieht.

Historisch gesehen reichte das Durchzugs-, Rast- und Überwinterungsgebiet der Kormorane aus dem südwestlichen Ostseeraum (Nordostdeutschland, Dänemark) bis zum Ende des 20. Jh. im Südosten deutlich weiter als heute, die Vögel erreichten Kroatien, Bosnien-Herzegowina, Montenegro, Albanien und Griechenland, in Einzelfällen gelangten sie sogar bis in die Türkei (Herrmann et al. 2015; Bregnballe et al. 2021). In dem hier ausgewerteten Datenmaterial aus dem Zeitraum 2009–2020 flogen ostdeutsche Kormorane maximal bis an die nördliche Adria, Wiederfunde östlich der Adria fehlen. Die Aufgabe der Überwinterungsgebiete östlich der Adria erfolgte ab Beginn der 1980er Jahre. Sie steht im Zusammenhang mit der Zunahme und Arealerweiterung der baltischen Kormoranpopulation. Die Überwinterungsgebiete östlich der Adria werden gegenwärtig überwiegend von Kormoranen aus dem zentralen und nördlichen Ostseeraum besetzt (Herrmann et al. 2015; Bregnballe et al. 2021).

Grundsätzliche Unterschiede in der Ausdehnung des genutzten Raumes zwischen Jung- und Altvögeln sind nicht erkennbar. Lediglich in der Brutzeit ist der von einjährigen Vögeln genutzte Raum deutlich größer. Die größere Ausdehnung beruht allerdings auf nur wenigen Nachweisen einjähriger Vögel in größeren Entfernungen zur Herkunftsregion, bedingt durch den verlangsamten Heimzug der Jungvögel, welcher bis weit in die Brutzeit reicht (Abb. 11). Die Entfernungsverteilung von Jung- und Altvögeln in den Perioden des

Jahreszyklus (Abzug, Winter, Heimzug, Brutzeit) zeigt für den Heimzug und die Brutzeit signifikante Unterschiede.

Die Distanz zwischen Beringungsort und Überwinterungsort zeigt eine hohe individuelle Variationsbreite (van Eerden & Munsterman 1986; Bregnballe et al. 2006). In unserem Datenmaterial reicht diese von Überwinterungen in Entfernungen von weniger als 100 km zum Herkunftsort (Minimum 35 km: UA4457, Erbrütungsort Heuwiese, Ablesung bei Fuhlendorf) bis max. 2.518 km (UA1596, Erbrütungsort Heuwiese, Überwinterung in Portimao, Portugal). Es ist davon auszugehen, dass die Verteilung der Kormorane in den Durchzugs- und Überwinterungsgebieten durch die Ringfunde nicht repräsentativ abgebildet wird, da die Wiederfund- und Meldewahrscheinlichkeit im Gesamtgebiet des Jahreslebensraumes stark variiert. In Nordafrika ist die Meldewahrscheinlichkeit vermutlich deutlich geringer als in Mittel- und Westeuropa, was zu einer Unterschätzung der Anteile der Vögel, die weiter als 2.000 km ziehen, führen dürfte (Bregnballe et al. 2006). In Gebieten mit hoher Abschussintensität zur Schadensabwehr (z. B. im französischen Binnenland) ist von einer erhöhten Wiederfundrate auszugehen (Frederiksen et al. 2018). Es gibt jedoch keine Hinweise darauf, dass die Wiederfundwahrscheinlichkeit altersabhängig ist. Wir gehen deshalb davon aus, dass die räumliche Heterogenität der Wiederfundwahrscheinlichkeit die vergleichenden Analysen des Zugverhaltens und der Raumverteilung von Jung- und Altvögeln nicht beeinflusst.

Weiterhin ist die Veränderung der Winterverteilung im Zeitverlauf zu beachten: In den 1930er Jahren lagen alle Winternachweise von Kormoranen in Entfernungen > 900 km. Der Entfernungsbereich bis 500 km wird erst seit den 1990er Jahren in größerem, seitdem aber zunehmendem Umfang genutzt (Herrmann et al. 2015; Bregnballe et al. 2021). Überwinterungen im nahen Umfeld des Herkunftsortes (< 100 km) werden erst in jüngerer Zeit, etwa seit 2010, nachgewiesen. Für die Besetzung des Nahbereichs bis 500 km als Überwinterungsgebiet dürften zwei Faktoren ausschlaggebend sein:

- Infolge der Klimaerwärmung ist dieses Gebiet in den meisten Wintern weitgehend eisfrei und damit für die Kormorane nutzbar; die Nutzung von Überwinterungsgebieten in geringerer Entfernung zum Brutgebiet bedeutet einen Vorteil bei der Besetzung guter Brutplätze (Bregnballe et al. 2006).
- Das Anwachsen der westpaläarktischen Kormoranpopulation von wenigen Tausend Brutpaaren Anfang der 1980er Jahre auf 406.000 bis 421.000 BP im Jahr 2012 (Bregnballe et al. 2014) erforderte die Erschließung neuer Überwinterungsgebiete, da die in der Vergangenheit genutzten für eine so große Population nicht mehr ausreichten. Damit einhergehend fand auch eine Verschiebung bzw. Neuverteilung der Überwinterungsgebiete zwischen den Brutpopulationen statt (Herrmann et al. 2015; Bregnballe et al. 2021).

4.2 Zugphänologie

Nach Ende der Brutzeit verlassen die Kormorane ihre Brutkolonien. Zunächst wandern sie überwiegend in Gebiete im näheren oder weiteren Umfeld der Kolonien ab. Bis Ende Juli gibt es nur vereinzelt Nachweise aus Entfernungen von mehr als 500 km, der erste Nachweis im Entfernungsbereich > 1.000 km datiert auf den 31. August. Ein Teil der Vögel vollzieht jedoch Zerstreuungswanderungen über größere Distanzen entgegen der Abzugsrichtung nach Norden oder Osten und sucht dabei Gebiete auf, die weder im Winter noch auf dem Heimzug besucht werden. Insbesondere aus Dänemark, Südschweden und Zentralpolen gibt es eine Reihe von Wiederfunden aus der Nachbrutzeit, einzelne Vögel im 1. Lebensjahr wurden sogar in Südnorwegen bzw. Litauen nachgewiesen (Abb. 3). Auch der Wiederfund eines einjährigen Kormorans in Weißrussland am 29.06.2014 (s. Abb. 9) ist vermutlich bereits den nachbrutzeitlichen Zerstreuungswanderungen zuzuordnen. Bei adulten Vögeln ist im Einzelfall allerdings nicht zu entscheiden, ob es sich um Zerstreuungswanderungen oder um Ablesungen im Bereich des Brutplatzes handelt, da Brutansiedlungen weit östlich des Erbrütungsortes möglich sind (vgl. Abb. 17). Einige Vögel wechseln offensichtlich jedoch bereits unmittelbar nach der Brutzeit zu ihrem Überwinterungsort. So wurde z. B. UA2286, im Jahr 2014 auf der Insel Heuwiese erbrütet und 2018 dort als wahrscheinlicher Brutvogel nachgewiesen, bereits am 13.06.2017 und 08.06.2019 an seinem Überwinterungsort in Amsterdam beobachtet.

Die nachbrutzeitlichen Zerstreuungswanderungen als charakteristische Migrationsbewegung von Kormoranen lassen sich auch anhand von Ringfundnachweisen fremder Kormorane in Ostdeutschland belegen (Herrmann & Zimmermann 2019). So gibt es im Arbeitsbereich der BZ Hiddensee in dieser Zeit u. a. Nachweise von Kormoranen aus dem Nordseeraum (Niederlande, Belgien, Großbritannien), aus dem Voralpenraum (Schweiz), vom Mittelmeer (Italien) und aus Südost-Europa (Ungarn, Kroatien; Abb. 19).

Ab September verstärkt sich der Abzug; in der zweiten Oktoberhälfte bis Mitte November gewinnt das Abzugsgeschehen dann weiter an Dynamik. Entfernungen über 1.500 km werden Ende Oktober erreicht. Der Abzugsverlauf von Jung- und Altvögeln unterscheidet sich nur geringfügig, die Zugentfernung der Jungvögel ist im gesamten Abzugszeitraum allerdings etwas größer als die der Altvögel.

Eine ähnliche Beschreibung der nachbrutzeitlichen Zerstreuungswanderungen und des Abzugsverlaufs geben Bregnballe et al. (1997) und Bregnballe & Rasmussen (2000) anhand von Ringfunden für Kormorane aus dänischen Brutkolonien: Nach dem Verlassen der Kolonien wanderten die Kormorane zunächst überwiegend in Gebiete im näheren Umfeld, vorwiegend in die dänischen, nordostdeutschen und südschwedischen Ostseegewässer ab. Nur ein geringer Anteil der Vögel

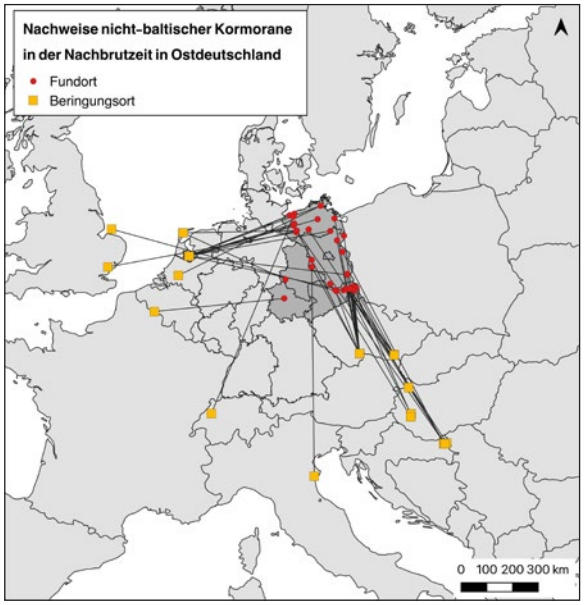

Abb. 19: Nachweise nicht-baltischer Kormorane in Ostdeutschland während der Nachbrutzeit (Juli–Oktober). – *Recoveries of European cormorants, ringed outside the Baltic Sea area, during the post-breeding period (July–October) in East Germany.*

begann bereits unmittelbar nach der Brutzeit mit dem Abzug. Die Hauptabzugsrichtung der nachbrutzeitlichen Zerstreuungswanderungen war Ost bis Südost. Erst nach September schwenkte die Hauptabzugsrichtung auf Süd und Südwest und die Wiederfundentfernungen nahmen zu. Im September und Oktober hielten sich viele Kormorane in den Niederlanden bzw. an den Seen des Alpenraumes auf, ab Oktober/November erreichten sie dann ihre Überwinterungsgebiete im Mittelmeerraum, in Nordafrika und auf der Iberischen Halbinsel. Dabei ist allerdings zu beachten, dass sich auch das Zugverhalten der dänischen Kormorane seit dem Untersuchungszeitraum der zitierten Arbeiten verändert hat. Die von Herrmann et al. (2015) für ostdeutsche Kormorane nachgewiesene Aufgabe der südöstlichen Überwinterungsgebiete (östlich der Adria), die Abnahme der Nutzung sowie Verkürzung des südlichen Zugwegs in Verbindung mit einer Verlagerung der Hauptüberwinterungsgebiete nach Südwesteuropa und in den Nahbereich (< 500 km Zugentfernung) ist ab Beginn der 1990er Jahre auch für dänische Kormorane belegt (Bregnballe et al. 2021).

Altersspezifische Unterschiede in der Wahl der Überwinterungsgebiete sind in der Literatur mehrfach belegt. Van Eerden & Munsterman (1995) stellten fest, dass Jungvögel weiter südlich überwintern als Altvögel. Bregnballe et al. (1997) sowie Snell et al. (2021) stellten alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede im Zugverhalten fest. Nach ihren Ergebnissen ziehen adulte Vögel früher ab als Vögel im ersten Lebensjahr. Adulte Kormorane halten sich jedoch länger in zentraleuropäischen Rastgebieten, insbesondere im Alpenraum, auf. Vögel im 1. Lebensjahr ziehen hingegen später ab, halten sich dann aber kürzere Zeit in den zentraleuropäischen Rastgebieten auf und erreichen ihre Überwinterungsgebiete im Mittelmeerraum früher als die Altvögel. Ältere Vögel überwintern weiter nördlich als Vögel im 1. Lebensjahr.

Die neueren Daten von Snell et al. (2021) zeigen eine altersabhängige Verteilung der Vögel in den Überwinterungsgebieten: Während ältere Vögel in den zentraleuropäischen Überwinterungsgebieten (Deutschland/Schweiz, Italien, Belgien/Niederlande) überproportional vertreten sind, sind Jungvögel in erhöhten Anteilen in peripheren Gebieten (Nordafrika und Ostseeraum) anzutreffen. In den südwesteuropäischen Überwinterungsgebieten (Frankreich, Spanien, südliches Großbritannien) entspricht die Alterszusammensetzung den Erwartungswerten. In unseren Untersuchungen fanden wir einen höheren Anteil von Altvögeln im Entfernungsbereich bis 500 km, welcher die zentraleuropäischen Überwinterungsgebiete einschließt, während Jungvögel zu einem größeren Anteil in weiter entfernten Gebieten überwinterten. Der Ostseeraum wird von den ostdeutschen Kormoranen hingegen zur Überwinterung kaum genutzt.

Die Datenanalyse im Rahmen des CormoDist Projektes (European Commission et al. 2015) ergab keine ausgeprägten altersabhängigen Unterschiede im Zugverhalten, für einige Brutgebiete jedoch ebenfalls Hinweise, dass Vögel im ersten Lebensjahr weiter südlich (und damit in größerer Entfernung zur Herkunftsregion) überwintern als ältere. Auch unsere Ergebnisse weisen darauf hin, dass altersspezifische Unterschiede im Zugverhalten nicht generell gegeben sind, sondern von der Herkunftsregion abhängen.

Ein früherer Abzug der Altvögel, verbunden mit einer längeren Zwischenrast in Mitteleuropa, ist nach unseren Daten nicht feststellbar. Die größere Zugentfernung der Jungvögel aus den nördlicheren Brutgebieten (nicht jedoch aus dem zentralen und südlichen Ostdeutschland!) entspricht hingegen den Befunden von Bregnballe et al. (1997).

Neben den altersspezifischen Unterschieden gibt es auch geschlechtsspezifische Unterschiede im Überwinterungsverhalten: Ältere Männchen überwintern weiter nördlich und verbleiben somit dichter am Brutgebiet als adulte Weibchen und juvenile Vögel (van Eerden & Munstermann 1995; Bregnballe et al. 1997; European Commission at al. 2015; Snell et al. 2021). Da im Ringfundmaterial der BZ Hiddensee keine Geschlechterbestimmung von Kormoranen erfolgt ist, sind vergleichbare Analysen für ostdeutsche Kormorane nicht möglich.

Im Heimzugsablauf gibt es deutliche altersspezifische Unterschiede. Sowohl Alt- als auch Jungvögel ziehen nahezu vollständig in ihre Herkunfts- bzw. Brutgebiete zurück. Der Heimzug der Altvögel setzt z. T. bereits in

der zweiten Januarhälfte bzw. Anfang Februar ein (Buchheim 1997; Bregnballe et al. 2006). Die Hauptzugbewegung findet jedoch von Mitte Februar bis in die zweite Märzhälfte statt. Nach Bregnballe et al. (2006) kehrten in der dänischen Kolonie Vorsø im Zeitraum 1983–2001 im Mittel 20 % der Brutvögel bereits im Januar/Februar in die Kolonie zurück, 60 % im Laufe des Monats März und 20 % in der ersten Aprilhälfte. Vögel, die im Nahbereich (< 300 km) überwinterten, kehrten zwei bis drei Wochen früher in die Kolonie zurück als solche aus weiter entfernten Überwinterungsgebieten. Der Zeitpunkt der Koloniebesetzung schwankt dabei zwischen den Jahren in Abhängigkeit von der Witterung: So beginnt in milden Wintern die Koloniebesetzung an der Ostseeküste Mecklenburg-Vorpommerns bereits in der zweiten Januarhälfte, in kalten Spätwintern kann sie sich bis Ende März verzögern (Herrmann & Zimmermann 2019).

Im Unterschied zu den Altvögeln ziehen Jungvögel langsam zurück, der Heimzug zieht sich bis Ende Mai hin (s. auch Bregnballe et al. 1997). Bei systematischen Erfassungen beringter Kormorane an Schlafplätzen in Südfrankreich und Nordspanien stellten Lekuona & Campos (2000) fest, dass einjährige Vögel später aus dem Überwinterungsgebiet abzogen als ältere. Ein Verzicht auf den Heimzug und Verbleiben in den Überwinterungsgebieten kommt bei Jungvögeln jedoch offenbar nur in Einzelfällen vor, in unseren Daten ist ein derartiges Verhalten nur durch einen einzigen Wiederfund belegt. Der überwiegende Teil der zweijährigen Vögel nimmt noch nicht am Brutgeschäft teil (Janiszewski et al. 2017; Frederiksen & Bregnballe 2001; Frederiksen et al. 2001). Die Ablesung des Vogels UA3556 Mitte April in Zentralfrankreich weist darauf hin, dass zweijährige Nichtbrüter z. T. ähnlich wie einjährige Vögel verzögert zurückziehen.

Einjährige Vögel suchen oftmals bereits Brutkolonien auf, um spätere potentielle Brutplätze zu erkunden (Schjørring et al. 1999; Herrmann & Zimmermann 2019). Dabei gewinnen sie offenbar Informationen, die es ihnen ermöglichen, in späteren Jahren günstige Brutplätze zu besetzen. Kormorane, die als Jungvögel aktiv Kolonien erkunden, haben in späteren Jahren einen höheren Bruterfolg als solche, die dies nicht tun. Die Erkundung von Kolonien durch Jungvögel findet überwiegend spät in der Brutsaison statt, nach dem Schlupf der Küken, aber vor dem Ausfliegen der Jungvögel (Schjørring et al. 1999).

4.3 Zugverhalten in Abhängigkeit von Herkunftsregion, Zugweg und Altersklasse

Die Wahl des Überwinterungsgebietes hängt in hohem Maße von der Herkunftsregion ab, wobei die Unterschiede nicht nur zwischen den binnenländischen Herkunftsregionen und der Ostseeküste signifikant sind, sondern auch zwischen den beiden binnenländischen Regionen „nordostdeutsches Tiefland“ und „mittleres und südliches Ostdeutschland“.

Die Winterverteilung von Kormoranen in Abhängigkeit von der Herkunftsregion wurde von der European Commission et al. (2015) bzw. Frederiksen et al. (2018) für die gesamte europäische Brutpopulation anhand von Ringfunddaten umfassend analysiert. Die von diesen Autoren verwendete Abgrenzung der Überwinterungsgebiete wurde, mit geringen Modifikationen, auch für die hier vorgestellte Analyse verwendet. Allerdings grenzen die Autoren für eine gesamteuropäische Betrachtung insgesamt nur sechs Brutgebiete ab, was eine Analyse kleinräumiger Differenzierungen ausschließt. Die von uns analysierten Herkunftsregionen liegen in der o. a. Untersuchung innerhalb der Region 6 (Northern Germany), welche die ostdeutschen Bundesländer und Nordwestdeutschland umfasst. Unsere Ergebnisse zeigen, dass eine räumliche Differenzierung des Zugverhaltens nach Herkunftsregion auf viel kleinräumigerer Ebene, unterhalb der von der European Commission et al. (2015) bzw. Frederiksen et al. (2018) verwendeten Raumeinheiten, gegeben ist.

Eine Analyse von Unterschieden im Zugverhalten im Hinblick auf eine vergleichbare kleinräumige Abgrenzung der Herkunftsgebiete wurde von Bregnballe et al. (2015) vorgenommen. Die Autoren ordneten die dänischen Kormorankolonien drei Herkunftsregionen zu (Nordwest-Dänemark, Kattegat, Südost-Dänemark). Sie fanden einen deutlichen Zusammenhang zwischen der geografischen Lage der Herkunftskolonie und der Abzugsrichtung: Kormorane aus den Kolonien im nordwestlichen Dänemark zogen überwiegend nach Südwest und Süd und fehlten in den Wiederfunden aus dem südöstlichen Sektor, während Kormorane aus dem südöstlichen Dänemark im westlichsten Zugsektor nur gering, im südöstlichen hingegen am stärksten vertreten waren. Die Analyse bezieht sich allerdings nur auf die Abzugsrichtung und differenziert innerhalb der festgelegten Sektoren nicht nach Zugentfernungen. Weiterhin beruht sie auf Ringfundmaterial von Kormoranen, die zwischen 1972 und 2012 beringt worden waren. Innerhalb dieses Zeitraumes gab es wesentliche Veränderungen im Zugverhalten der baltischen und somit auch der dänischen Kormorane (Bregnballe et al. 2021), deren Einfluss auf die Ergebnisse nicht berücksichtigt wurde.

Mit dem Anwachsen der Kormoranpopulation im Ostseeraum ab Beginn der 1980er Jahre sowie der Ausdehnung des besiedelten Areals bis in die nördliche Ostsee setzte eine Veränderung des Zugverhaltens ostdeutscher Kormorane ein (Herrmann et al. 2015). Die Ergebnisse der hier ausgewerteten Daten bestätigen diese Befunde: Der südöstliche Zugweg wurde im Untersuchungszeitraum 2009–2020 nur von wenigen Vögeln genutzt, es lagen lediglich vier Nachweise vor. Die Zugwegelängen des südlichen und des westlichen Zugweges entsprachen den Ergebnissen von Herrmann et al. (2015), die von den Kormoranen zurückgelegten Zugdistanzen waren auf dem westlichen Zugweg deut-

lich größer als auf dem südlichen. Bislang nicht bekannt war jedoch das unterschiedliche Zugverhalten der Altersklassen in Abhängigkeit von der Herkunftsregion auf dem westlichen Zugweg. Für Kormorane, die den südlichen Zugweg wählten, bestand hingegen keine altersspezifische Differenzierung der Zugweglängen.

4.4 Ansiedlungsverhalten

Geburtsortstreue ist beim Kormoran stark ausgeprägt. Nach dem hier ausgewerteten Datenmaterial wurden 85 % der Kormorane in der Geburtskolonie oder in einem Umkreis von 25 km nachgewiesen. Nur 15 % der Vögel wurden in Kolonien in mehr als 50 km Entfernung angetroffen. Da in Kolonien, in denen Kormorane beringt werden, zumeist die Betreuungs- und Beobachtungsintensität und damit auch die Nachweiswahrscheinlichkeit beringter Kormorane höher ist als in anderen Kolonien, ist davon auszugehen, dass der Anteil von Fernansiedlungen unterschätzt wird. Fernansiedlungen über sehr große Entfernungen sind beim Kormoran mehrfach nachgewiesen. In dem hier ausgewerteten Datenmaterial beträgt die größte Ansiedlungsentfernung 562 km. Ringfunde von Kormoranen fremder Beringungszentralen in Ostdeutschland belegen Ansiedlungsentfernungen von bis zu 785 km (von Harchies-Hensies, Belgien, zum Großen Werder/Riems, Mecklenburg-Vorpommern; Herrmann & Zimmermann 2019). Herrmann & Zimmermann (2019) dokumentieren insgesamt sieben Zuwanderungen von Kormoranen nach Mecklenburg-Vorpommern über Entfernungen von mehr als 400 km. Die Ringfunde belegen einen Austausch zwischen den binnenländischen Brutgebieten und den Küstenbrutplätzen.

Brutortstreue ist für den Kormoran offenbar charakteristisch und auch im Ringfundmaterial der BZ Hiddensee vielfach belegt. Mögliche Wechsel zwischen Brutkolonien finden offensichtlich überwiegend im Nahbereich (25 km Umkreis) statt, für einen Wechsel über größere Entfernungen gibt es nur einen Hinweis (Heuwiese – Waschow, 68 km). Für die dänische Kolonie Vorsø konnten Frederiksen & Bregnballe (2000) über einen langen Zeitraum eine nahezu vollständige Brutortstreue nachweisen, zum Ende der Untersuchungsperiode nahm diese dann synchron mit einer Verknappung der Nahrungsressourcen im Kolonieumfeld auf 0,9 ab. Die Ansiedlungsorte der abgewanderten Vögel blieben in dieser Studie unbekannt.

4.5 Winterortstreue

Mehrfachbeobachtungen farbberingter Kormorane am gleichen Ort in aufeinanderfolgenden Jahren belegen die Winterortstreue dieser Art (Yésou 1995; Reymond & Zuchuat 1995). In dem von uns ausgewerteten Datenmaterial wurden nur zwei von 29 Vögeln in dem definierten Winterzeitraum an weit auseinanderliegenden Orten festgestellt, wobei es sich in einem Fall um späten Abzug handelt, der Kormoran hatte sein endgültiges Winterquartier noch nicht erreicht. Der Wechsel des Kormorans BA19259 zwischen zwei Überwinterungsorten über eine Entfernung von 1.890 km stellt in unserem Datenmaterial eine Ausnahme dar. In der Literatur sind vergleichbare Wechsel über große Entfernungen jedoch ebenfalls belegt (Bregnballe et al. 2006; Frederiksen et al. 2002).

Unsere Daten bestätigen die Winterortstreue von Kormoranen, sie lassen jedoch keine Bewertung der Häufigkeit von Wechseln der Überwinterungsgebiete zu. Wechsel zwischen unterschiedlichen Überwinterungsplätzen werden mit geringerer Wahrscheinlichkeit erfasst als Winterortstreue (Frederiksen et al. 2002). Winterortstreue wird in Gebieten bzw. an Orten mit guten Beobachtungsbedingungen nachgewiesen. Dies sind oftmals Häfen, städtische Gewässer oder gut einsehbare Schlafplätze. Der überwiegende Teil der Rastgebiete bietet jedoch keine günstigen Beobachtungsbedingungen, die ein Ablesen von Farbringen ermöglichen würden. Somit besteht für Vögel, die regelmäßig an Orte mit günstigen Beobachtungsbedingungen zurückkehren, eine vergleichsweise hohe Nachweiswahrscheinlichkeit, während Vögel, die den Überwinterungsort wechseln, mit deutlich geringerer Wahrscheinlichkeit wiederbeobachtet werden.

Bregnballe et al. (2006) stellten ebenfalls eine hohe Winterortstreue des Kormorans fest, gleichzeitig aber auch das Auftreten z. T. weiträumiger Wechsel zwischen Überwinterungsgebieten. Das von den Autoren ausgewertete Datenmaterial beinhaltete 150 Kormorane, für die es Nachweise aus mehreren Wintern gab, überwiegend am gleichen Ort. Für 24 Vögel gab es aber auch Nachweise, die mehr als 50 km auseinanderlagen (zehn Ind. 51–200 km, acht Ind. 201–500 km; sechs Ind. 501–1.800 km).

Frederiksen et al. (2002) untersuchten anhand von Farbberingungsdaten die Winterortstreue von Kormoranen, um Erfolgsaussichten lokaler Managementmaßnahmen in Überwinterungsgebieten zu untersuchen. Nach ihren Modellberechnungen kehrten 75–80 % der adulten Kormorane wieder zum Überwinterungsplatz des Vorjahres zurück, unter Berücksichtigung einer Überlebensrate von 0,9 ergibt sich daraus eine Winterortstreue von 85–90 %. Ortswechsel erfolgten überwiegend im Umkreis von 10–50 km, jedoch traten diese auch über große Distanzen (bis 1.891 km) auf. Die Modellrechnungen von Frederiksen et al. (2002) ergaben, dass ungeachtet der hohen Winterortstreue der Austausch zwischen den Überwinterungsgebieten ausreichend groß ist, um lokale Reduktionen von Überwinterungsbeständen durch Abschüsse über Zuwanderung auszugleichen.

Der Wechsel von Überwinterungsorten kann durch eine Reihe von Faktoren veranlasst werden, z. B. Nahrungsverfügbarkeit, Vereisung von Gewässern oder menschliche Störungen (Frederiksen et al. 2002). Die

Vereisung von Gewässern führt zur zeitweisen Aufgabe bzw. Verlagerung von Schlafplätzen an noch offene Gewässer (z. B. Fließgewässer), zunächst in der näheren Umgebung (Herrmann, eigene Beobachtungen; Buchheim 1997). Starke Kälteeinbrüche können jedoch auch Winterflucht verursachen und Kormorane zum weiträumigen Wechsel des Überwinterungsortes zwingen. Ein weiträumiger Ortswechsel im zeitlichen Zusammenhang mit einem Kälteeinbruch ist durch einen aktuellen Ringfund belegt: Der Kormoran UA685 (beringt 2011 bei Schwedt) wurde im Zeitraum 2013–2018 in jedem Winter am Jez. Zarnowieckie (Zarnowitzer See, Polen) abgelesen, ebenso am 12.12.2021. Um die Weihnachtstage 2021 gab es einen Kälteeinbruch, der zur Vereisung der Seen führte und der offenbar die Abwanderung des Vogels veranlasste: Am 26.01.2022 wurde er an der Donau bei Dunakeszi (Ungarn) abgelesen (Entfernung 795 km; die Beobachtung ist durch ein Foto belegt).

Van Eerden & Munsterman (1995) stellten ein opportunistisches Überwinterungsverhalten in sehr harten Wintern fest, die Vögel wichen nach Süden aus. Diese Daten beziehen sich allerdings auf die harten Winter 1985–1987, als sich die europäische Kormoranpopulation noch in einer frühen Wachstumsphase befand. Zu jener Zeit hatten sehr kalte Winter noch keinen dichteabhängigen regulierenden Effekt auf die Population, dieser trat erst bei der Populationsgröße auf, die Mitte der 1990er Jahre erreicht wurde (Frederiksen & Bregnballe 2000; Herrmann et al. 2021). Unter den gegenwärtigen Bedingungen einer gesättigten europäischen Population kann die Reaktion der Kormorane auf harte Winter anders sein. Der sehr harte Winter 2009/10 führte zu einer sichtbar erhöhten Sterblichkeit, einem ostseeweit reduzierten Brutbestand in der nachfolgenden Brutsaison (Herrmann et al. 2019) sowie zu einem anhaltenden Einbruch der Überwinterungsbestände in Mecklenburg-Vorpommern in den Folgejahren. Erst 2017 erreichten diese wieder ihr ursprüngliches Niveau, obwohl die Winter im betreffenden Zeitraum eher mild waren (Herrmann & Zimmermann 2019) und sich die Brutbestände im Ostseeraum bereits ab 2014 wieder erholt hatten (Herrmann et al. 2019). Die niedrigen Winterrastbestände an der Ostseeküste und im nordostdeutschen Binnenland im Zeitraum 2011–2016 lassen sich folglich nur als längerfristige erfahrungsbedingte Reaktion der Kormorane auf den harten Winter 2009/10 erklären. Zu lernbedingten Effekten auf das Zugverhalten gibt es bislang wenig Erkenntnisse. Bregnballe et al. (2015) fanden Hinweise darauf, dass Jungvögel, die in ihrem ersten Winter mit Kälte konfrontiert waren, in den darauffolgenden Wintern weiter südlich überwinterten.

Dank

Wir danken Morten Frederiksen für die Überlassung der digitalen Vorlage der im CORMDIST-Projekt verwendeten Abgrenzung der Überwinterungsgebiete (Abb. 12). Dr. Reinhard Klenke danken wir für seine kritischen Hinweise, die zu einer Verbesserung der Arbeit beitrugen.

5 Zusammenfassung

Im Jahr 2009 begann die Beringungszentrale Hiddensee ein Farbberingungsprogramm an Kormoranen. Bis zum Jahr 2020 wurden 5.078 Jungvögel am Erbrütungsort beringt (nichtflügge oder eben flügge), die bis zum 31.10.2020 2.767 Wiederfunde erbrachten. Dieses Ringfundmaterial ermöglicht Erkenntnisse zum Jahresaufenthalt der Kormorane, zur Zugphänologie, zum Ansiedlungsverhalten sowie zur Winterortstreue.

Im Rahmen der Analysen werden zwei Zugwege unterschieden: Der südliche Zugweg führt über den Alpenraum nach Norditalien, von hier aus ggfs. weiter über Korsika/Sardinien bzw. Italien/Malta bis nach Tunesien und Algerien. Der westliche Zugweg umfasst den Abzug nach Südwest-Europa (Holland, Belgien, Frankreich, Spanien, Portugal). Auch Überwinterungen im französischen und spanischen Binnenland und an der Mittelmeerküste sowie Westalgerien und Marokko werden diesem Zugweg zugerechnet.

Die Zugwegentfernung der Kormorane zeigt eine extreme Streuung: Während einige Vögel unweit des Herkunftsortes (in weniger als 100 km Entfernung) überwintern, ziehen andere weiter als 2.500 km.

Unmittelbar nach der Brutzeit vollziehen Kormorane Zerstreuungswanderungen, bei denen sie auch Gebiete nördlich und östlich der Brutgebiete aufsuchen. Der Abzug verläuft zunächst langsam und beschleunigt sich Ende September. Mitte November bzw. in der zweiten Novemberhälfte werden die Winterquartiere überwiegend erreicht. Die Zugentfernungen in der Abzugszeit und im Winter sind abhängig vom Alter, von der Herkunftsregion und vom gewählten Zugweg: Der südliche Zugweg ist deutlich kürzer als der westliche; Herkunftsregion und Altersklasse haben auf dieser Route keinen Einfluss auf die Zugwegentfernung.

Die Herkunft spielt eine Rolle bei der Wahl des Zugweges: Der Anteil der Vögel, der den südlichen Zugweg wählt, ist umso größer, je weiter südlich die Herkunftskolonie liegt.

Auf dem westlichen Zugweg ziehen Jungvögel, die von der Ostseeküste oder aus dem nordostdeutschen Binnenland stammen, weiter als ältere Vögel; im zentralen und südlichen Ostdeutschland besteht eine Tendenz, dass ältere Vögel weiter ziehen als Vögel im 1. Lebensjahr. Die Zugwegentfernung von Jungvögeln nimmt zu, je weiter nördlich die Herkunftskolonie liegt, für Altvögel ist der Gradient umgekehrt.

Der Heimzug von Jung- und Altvögeln unterscheidet sich deutlich: Altvögel verlassen ihre Überwinterungsgebiete überwiegend ab Mitte Februar, in der zweiten Märzhälfte ist der Heimzug weitgehend abgeschlossen. Der Heimzug der Jungvögel erfolgt hingegen langsam und zieht sich bis Ende Mai hin. Dabei kehren die Jungvögel ganz überwiegend in ihre Herkunftsgebiete zurück, ein Verbleib im Überwinterungsgebiet scheint die Ausnahme zu sein.

Kormorane siedeln sich zum Brüten überwiegend an ihrem Geburtsort oder in dessen Umfeld an. Ansiedlungsentfernungen über mehrere Hundert Kilometer sind jedoch belegt. Ein Wechsel von Brutvögeln zwischen nahebeieinanderliegenden Kolonien findet offenbar regelmäßig statt, für Brutplatzwechsel über größere Entfernungen liegen keine sicheren Nachweise vor.
Kormorane sind in hohem Maße winterortstreu, einige Vögel werden über viele Jahre hinweg regelmäßig am gleichen Überwinterungsort abgelesen. Es gibt jedoch auch Belege für weiträumige Wechsel. Diese können u. a. durch Kälteeinbrüche mit einhergehender Vereisung ausgelöst werden.

6 Literatur

Bregnballe T & Gregersen J 1995: Udviklingen i ynglebestanden af Skarv *Phalacrocorax carbo sinensis* i Danmark 1938-1994 (English summary). Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 89: 119–134.

Bregnballe T & Rasmussen T 2000: Post-Breeding Dispersal of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* form Danish Breeding Colonies. Dansk Ornitologisk Tidsskrift 94: 175–187.

Bregnballe T, Frederiksen M & Gregersen J 1997: Seasonal distribution and timing of migration of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* breeding in Denmark. Bird Study 44: 257–276. https://doi.org/10.1080/00063659709461062

Bregnballe T, Frederiksen M & Gregersen J 2006: Effects of distance to wintering area on arrival date and breeding performance in Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*. Ardea 94: 619–630.

Bregnballe T, Lynch J, Parz-Gollner R, Marion L, Volponi S, Paquet JY, Carss DN & van Eerden MR (eds) 2014: Breeding numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic 2012–2013. IUCN-Wetlands International Cormorant Research Group Report. Danish Centre for Environment and Energy, Aarhus University, Scientific Report No. 99: 224 pp. http://dce2.au.dk/pub/SR99.pdf

Bregnballe T, Sterup J & Frederiksen M 2015: Migration patterns and distribution outside the breeding season of Great Cormorants from the Danish breeding population. Cormorant Research Group Bulletin 8: 22–24.

Bregnballe T, Herrmann C., Pedersen TK, Wendt J, Kralj J & Frederiksen M 2021: Long-term changes in winter distribution of Danish ringed Great Cormorants. Ardea 109: 327–340. doi:10.5253/arde.v109i2.a6

Buchheim A 1997: Temporal limits of overwintering in migratory Cormorants and the influence of frost-periods on wintering individuals. In: Baccetti N & Cherubini G (eds): IV European Conference on Cormorants. Suppl. Ric. Biol. Selvaggina XXVI: 111–118.

Cochran WG 1954: Some Methods for Strengthening the Common χ^2 Tests. Biometrics 10: 417–451. JSTOR. https://doi.org/10.2307/3001616

Cowx IG 2013: Between Fisheries and Bird Conservation: The cormorant conflict. European Parliament, Policy Department Structural and Cohesion Policies, Note: 62 pp.

Craik JCA & Bregnballe T 2008: Late breeding by Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*. Seabird 21: 93–97.

Engström H 2001: The occurrence of the Great cormorant *Phalacrocorax carbo* in Sweden, with special emphasise on the recent population growth. Ornis Svecica 11: 155–170.

European Commission, Directorate-General for Environment, Frederiksen M, Bregnballe T, Carss DN 2015: Dynamics of great cormorant population in Europe: Final report. Publications Office: https://data.europa.eu/doi/10.2779/403339

Feige KD 1985: Zur Methodik der Modellwahl und Parameterschätzung in der nichtlinearen Regressionsanalyse. Tag.-Ber. Akad. Landwirtschaftswissenschaften DDR 233: 5–11.

Frederiksen M & Bregnballe T 2000. Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from a combined analysis of recoveries and resightings. J. Animal Ecol. 69: 737–752. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00435.x

Frederiksen M & Bregnballe T 2001: Conspecific Reproductive Success Affects Age of Recruitment in a Great Cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*, Colony. Proceedings Royal Society London: Biological Sciences, 268 (1475): 1519–1526.

Frederiksen M, Lebreton JD & Bregnballe T 2001: The interplay between culling and density-dependence in the great cormorant: a modelling approach. J. Appl. Ecol. 38: 617–627.

Frederiksen M, Bregnballe T, van Eerden MR, van Rijn S & Lebreton JD 2002: Site fidelity of wintering cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Europe. Wildlife Biology 8: 241–250. https://doi.org/10.2981/wlb.2002.021

Frederiksen M, Korner-Nievergelt F, Marion L & Bregnballe T 2018: Where do wintering cormorants come from? Long-term changes in the geographical origin of a migratory bird on a continental scale. J. Appl. Ecol. 55: 2019–2032. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13106

Hartig F 2022: DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.5. https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa

Herrmann C 2011: Der Kormoran *Phalacrocorax carbo sinensis* in Mecklenburg und Pommern vom ausgehenden 18. bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts. Die Vogelwelt 132: 1–16.

Herrmann C & Culmsee H 2021: Bericht der Beringungszentrale Hiddensee. Berichte der Vogelwarte Hiddensee 24: 65–84.

Herrmann C & Zimmermann H 2019: Kormoran *Phalacrocorax carbo.* Beiträge zur Avifauna Mecklenburg-Vorpommerns 3: 23–68.

Herrmann C, Wendt J, Köppen U, Kralj J & Feige KD 2015: Veränderungen im Zugverhalten des Kormorans von den 1930er Jahren bis in die Gegenwart. Vogelwarte 53: 139–154.

Herrmann C, Bregnballe T, Larsson K, Leivits M & Pekkanen R 2019: Population Development of Baltic Bird Species: Geat Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheets. Seen online: 10.05.2022: https://helcom.fi/wp-content/uploads/2020/06/BSEFS-Population-development-of-the-Great-Cormorant.pdf

Herrmann C, Feige KD, Otto D & Bregnballe T 2021: Natural regulation of the Baltic population of the great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*: The interplay between winter severity and density-dependence. Ardea 109: 341–352. doi:10.5253/arde.v109i2.a7

INTERCAFE 2012: Cormorants and the European Environment. Exploring Cormorant ecology on a continental scale. COST Action 635 Final Report I. NERC Centre for Ecology & Hydrology, ISBN 978-1-906698-07-2.

IUCN 1994: IUCN Red List Categories. Approved by the40th Meeting of the IUCN Council. Gland, Switzerland, 30 November 1994. https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/1995-008.pdf

Janiszewski T, Minias P, Lesner B & Kaczmarek K 2017. Age effects on reproductive success, nest-site location, and offspring condition in the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. J. Ornithol. 158: 193–202.

Kieckbusch J, Knief W & Herrmann C 2010: Bestandsanstieg und seine Grenzen: Brutbestandsentwicklung des Kormorans in Deutschland. Falke 57 (Sonderheft): 4–9.

Kieckbusch J 2021: Kormoranbrutbestand Deutschland 2020. Unveröffentlichte Datensammlung im Auftrag der Staatlichen Vogelschutzwarten, Mitt. v. 15.06.2021.

Klenke RA, Ring I, Kranz A, Jepsen N, Rauschmayer F & Henle K (Hrsg) 2013: Human – Wildlife Conflicts in Europe. Fisheries and Fish-eating Vertebrates as a Model Case. Series: Environmental Science and Engineering, Subseries: Environmental Science. Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-34789-7

Köppen U 2007: Saisonale Wanderungen und Ansiedlungsmuster des Kormorans *Phalacrocorax carbo sinensis* - Eine Ringfundanalyse aus ostdeutscher Sicht. Fachtagung Kormorane 2006, BfN-Skripten 204: 165–191.

Köppen U & Heinicke T 2007: Kormoran *Phalacrocorax carbo*. In: Vogelzug in Ostdeutschland l/1; Berichte der Vogelwarte Hiddensee 18: 327–338.

Lekuona JM & Campos F 2000: Site fidelity of Cormorants *Phalacrocorax carbo* wintering in southern France and northern Spain. Ringing & Migration 20: 181–185. https://doi.org/10.1080/03078698.2000.9674240

Paul W 1975: Ein direktes numerisches Verfahren zur Bestimmung der Parameter nichtlinearer Ausgleichsfunktionen. Biom. Z. 17: 487–500.

R Core Team 2021: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.r-project.org/

Reymond A & Zuchuat O 1995: Perch fidelity of Cormorants *Phalacrocorax carbo* outside the breeding season. Ardea 83: 281–284.

Schjørring S, Gregersen J & Bregnballe T 1999: Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. Animal Behaviour 57: 647–654. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0993

Snell KRS, Frederiksen M & Bregnballe T 2021: Differential spatial migration programmes are both sex- and age-specific for migratory Great cormorants. J. Ornithol. 162: 1075–1085. https://doi.org/10.1007/s10336-021-01906-9

van Eerden MR, Munsterman MJ 1986: Importance of the Mediterranean for Wintering Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. In: Monbailliu X (eds): Mediterranean Marine Avifauna. NATO ASI Series, vol 12. Springer, Berlin, Heidelberg: 123–141. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70895-4_6

van Eerden MR & Munsterman MJ 1995: Sex and age dependent distribution in wintering Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in western Europe. Ardea 83: 285–297.

Wickham H 2016: ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4; https://ggplot2.tidyverse.org/

Yésou P 1995: Individual migration strategies in Cormorants *Phalacrocorax carbo* passing through or wintering in western France. Ardea 83: 267–274.

Eine Beschreibung der GLM Ergebnisse, einschließlich Modell-Diagnostik, ist als online-Supplement verfügbar unter: **http://www.do-g.de/publikationen/vogelwarte/inhalte-online/**