

Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten von Heringsmöwen *Larus fuscus* und Silbermöwen *L. argentatus* aus Schleswig-Holstein und Dänemark 2005–2014

Volker Dierschke, Volker Salewski, Thomas Bregnballe, Jochen Dierschke, Bernd Hälterlein, Sönke Martens & Kjeld Tommy Pedersen

Dierschke, V., V. Salewski, T. Bregnballe, J. Dierschke, B. Hälterlein, S. Martens & K. T. Pedersen 2021. Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten von Heringsmöwen *Larus fuscus* und Silbermöwen *L. argentatus* aus Schleswig-Holstein und Dänemark 2005–2014. Corax 24: 321–340.

Mithilfe der Ablesungen farbberingter Herings- und Silbermöwen, die 2005–2014 in Brutkolonien auf Langli (Dänemark, Nordsee), Amrum, Helgoland (Schleswig-Holstein, Nordsee) und auf der Möweninsel bei Schleswig (Schleswig-Holstein, Ostsee) von Ende Juni bis Mitte Juli als nicht flügge oder gerade flügge gewordene Jungvögel markiert worden waren, wurde die jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit ϕ (ϕ) ermittelt.

Unter Verwendung des Programms MARK unterschied sich ϕ bei der Heringsmöwe zwischen drei Altersklassen (nach der Beringung bis 1. August, 1. Lebensjahr, alle weiteren Jahre), zwischen den drei verwendeten Nordsee-Beringungsorten Langli, Amrum und Helgoland sowie zwischen den einzelnen Jahren (Jahreswechsel jeweils am 1.8.). Die Wahrscheinlichkeit, das erste Lebensjahr nach dem Flüggewerden zu überleben, rangierte von 0,48–0,89 (meist zwischen 0,6 und 0,8). In allen weiteren Lebensjahren lag die Überlebenswahrscheinlichkeit im Bereich 0,82–0,97 (meist um 0,9).

Bei der Silbermöwe ergab das beste Modell ebenfalls Unterschiede der jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten zwischen den drei Altersklassen mit einem während des Untersuchungszeitraums abnehmenden Trend beim 1. Lebensjahr und einem zunehmenden Trend ab dem 2. Lebensjahr. Nach diesem Modell ergaben sich keine Unterschiede zwischen den beiden Beringungsorten (Amrum, Schleswig). Gegenüber Heringsmöwen haben Silbermöwen ab dem 2. Lebensjahr eine niedrigere, wenn auch über die Jahre leicht von 0,80 auf 0,84 ansteigende jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit, während die Wahrscheinlichkeit, das erste Jahr nach dem Flüggewerden zu überleben, von 0,77 auf 0,45 fiel. Zusammen mit zuletzt geringen Bruterfolgen im Wattenmeerbereich weisen die niedrigen Überlebenswahrscheinlichkeiten im 1. Lebensjahr darauf hin, dass ungünstige Ernährungsbedingungen im Jahreslebensraum, vor allem wohl reduziertes Angebot an Fischereiabfällen und die Schließung zahlreicher Mülldeponien, für den beobachteten Bestandsrückgang ursächlich sein könnten. Dieses Problem scheint für westeuropäische Heringsmöwen, die sich außerhalb der Brutzeit fern des Brutgebiets zwischen Südwesteuropa und Westafrika aufhalten, nicht zu bestehen.

Im Zusammenspiel mit Bruterfolgsmessungen ist die Ermittlung von Überlebenswahrscheinlichkeiten ein wichtiger Baustein für ein integriertes Populationsmonitoring und kann einen notwendigen Beitrag für die Erklärung von beobachteten Bestandsentwicklungen leisten und die Entwicklung von Schutz- und Managementmaßnahmen liefern.

Volker Dierschke, Tönnhäuser Dorfstr. 20, 21423 Winsen (Luhe), E-Mail: volker.dierschke@web.de

Volker Salewski, Michael-Otto-Institut im NABU, Goosstroot 1, 24861 Bergenhusen, E-Mail: volker.salewski@nabu.de

Thomas Bregnballe, Department of Bioscience, Aarhus University, Kalø, Grenåvej 14, DK-8410 Rønne, Denmark, E-Mail: tb@bios.au.dk

Jochen Dierschke, Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, Postfach 1220, 27494 Helgoland, E-Mail: jochen.dierschke@ifv-vogelwarte.de

Bernd Hälterlein, Nationalparkverwaltung Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Schloßgarten 1, 25832 Tönning, E-Mail: bernd.haelterlein@lkn.landsh.de

Sönke Martens, Carl-Goerdeler-Weg 16, 25524 Itzehoe, E-Mail: s.martens@kh-itzehoe.de

Kjeld Tommy Pedersen, Copenhagen Bird Ringing Centre, Natural History Museum of Denmark, Universitetsparken 15, 2100 København Ø, E-Mail: ktpedersen@snm.ku.dk

1 Einleitung

Im Gegensatz zu vielen anderen Gruppen von Vögeln liegen über die Brutbestände von See- und Küstenvögeln an Nord- und Ostsee seit über 100 Jahren detaillierte Aufzeichnungen vor (z. B. Schulz 1947, Hälterlein et al. 2000, Garthe & Flore 2007, Bregnballe & Lyngs 2014, Herrmann & Junge 2013, Koffijberg et al. 2015, 2017). Je nach Art und Gebiet sind über die Jahrzehnte sowohl starke Bestandsschwankungen als auch deutliche Zu- oder Abnahmen zu erkennen. In vielen Fällen konnte das Zutun des Menschen als Ursache für Bestandsentwicklungen identifiziert werden, seien es Einflüsse auf das Nahrungsangebot (z. B. diverse Auswirkungen der Fischerei, Eutrophierung, Müll), auf die Brutkolonien (Störung bzw. Schutz) oder auf das Überleben von Altvögeln bzw. noch nicht geschlechtsreifen Vögeln (z. B. Bejagung, Akkumulation von Schadstoffen; z. B. Koeman 1975, Camphuysen & Garthe 2000, Garthe et al. 2000, Camphuysen 2013).

Besonders starke Bestandsveränderungen wurden im Bereich von Schleswig-Holstein und Dänemark seit Beginn des 20. Jahrhunderts zunächst bei Silbermöwen *Larus argentatus* und später auch bei Heringsmöwen *L. fuscus* beobachtet. Während Silbermöwen nach deutlicher Zunahme über fast das ganze 20. Jahrhundert hinweg seit den 1990er Jahren wieder merklich seltener wurden, hat der Bestand der Heringsmöwe im betrachteten Gebiet erst seit den 1990er Jahren sehr stark zugenommen und ist derzeit als stabil zu betrachten (Garthe et al. 2000, Koffijberg et al. 2015). Letztendlich wirken die eingangs genannten anthropogenen Faktoren auf die populationsbiologischen Kenngrößen Fortpflanzungserfolg und Sterblichkeit, welche die Zu- und Abnahmen bewirken.

Monitoringprogramme überwachen inzwischen nicht nur die Bestandsgrößen selbst, sondern auch populationsbiologische Parameter, insbesondere die Reproduktionsrate bzw. den Bruterfolg, auch bei Silber- und Heringsmöwe (Thorup & Koffijberg 2016, OSPAR 2017). Im Rahmen eines integrierten Monitorings ist aber auch die Sterblichkeit von Altvögeln, d. h. der Verlust von Individuen aus den Brutpopulationen sowie die Überlebensrate von jüngeren Vögeln, die im Bestand entstehende Lücken auffüllen können, im Auge zu behalten. Insbesondere wenn es sich um Einflüsse außerhalb des Brutgebietes handelt, kann eine hohe Sterblichkeit in einzelnen Jahren auf Probleme für eine Population hinweisen. Beispielsweise ließ sich eine stark rückläufige Überlebensrate adulter Kanadamöwen *Larus smithsonianus* am Ontariosee (Nordamerika) mit geringerer Verfügbarkeit von Beutefi-

schen nach Ausbreitung der Zebrauschel *Dreissena polymorpha* in Verbindung bringen (Breton et al. 2008). Die Erklärung von Bestandsveränderungen ist aber mit großen Unsicherheiten verbunden, wenn man auf Literaturangaben zu Bruterfolg und Überlebensrate zurückgreifen muss, die dann meist aus anderen Gebieten oder Epochen stammen (Camphuysen 2013). Aus diesem Grund sollen an die Seite des im Wattenmeer bereits laufenden Monitorings des Bruterfolgs bei Silber- und Heringsmöwen auch im selben Gebiet erhobene Angaben zur Sterblichkeit treten.

Die Sterblichkeit bzw. das Überleben von Individuen in Vogelpopulationen lässt sich am besten mit Hilfe der Markierung (Beringung) von Individuen erfassen. Neben der herkömmlichen Beringung mit Metallringen werden Möwen bereits seit mehr als 30 Jahren mit codierten Farbringen markiert, die viel leichter als Metallringe ablesbar sind und ein Vielfaches an Wiederfunden ergeben (z. B. Rock 1999). Hier soll für seit 2005 in Schleswig-Holstein und Dänemark farbberingte Heringsmöwen *Larus fuscus* und Silbermöwen *L. argentatus* untersucht werden, inwiefern Kenntnisse zur Überlebenswahrscheinlichkeit von Alt- und Jungvögeln zur Erklärung der Bestandsentwicklungen dieser beiden Arten beitragen können.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete

Diese Untersuchung beschränkt sich auf Silber- und Heringsmöwen, die Ende Juni/ Anfang Juli als noch nicht ganz flügge oder gerade flügge Jungvögel in vier verschiedenen Brutkolonien mit Farbringen markiert wurden. Bei den Kolonien handelt es sich um die dänische Wattenmeerinsel Langli (55° 30' N, 8° 19' E), mehrere hier zusammengefasste Bereiche der Insel Amrum im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer (54° 41' N, 8° 20' E, vor allem aber die Kolonie Amrum-Odde im Norden der Insel), die Nordseeinsel Helgoland (54° 11' N, 7° 55' E) sowie die Möweninsel in der Schlei bei Schleswig (Ostsee, 54° 30' N, 9° 34' E, Abb. 1). Heringsmöwen haben dort über einen Zeitraum von 30 Jahren stark zugenommen, sind zuletzt im Zeitraum 2007–2017 aber auf hohem Niveau stabil geblieben (Amrum-Odde) oder haben wieder leicht abgenommen (Langli, Helgoland, Abb. 2). Bei Silbermöwen ist der Brutbestand der Amrum-Odde langfristig zurückgegangen, während er auf der Möweninsel bei Schleswig nach der Wachstumsphase bis 2005 weitgehend stabil ist (Abb. 2).



Abb. 1: Lage der Kolonien, in denen die in dieser Arbeit berücksichtigten Silber- und Heringsmöwen mit farbigen Codierungen gekennzeichnet wurden. // Location of breeding colonies, in which Herring Gulls and Lesser Black-backed Gulls were colour-ringed for this study.

Tab. 1: Anzahl von als nicht oder gerade flügger Jungvogel in Brutkolonien farbmarkierter Silber- und Heringsmöwen, welche in die vorliegende Auswertung eingingen. // Number of colour-ringed non-fledged or just fledged Herring Gulls and Lesser Black-backed Gulls used for this study.

Art und Kolonie	Jahre	Anzahl farbmarkierter Jungvögel
Silbermöwe Amrum	2005–2014	1.339
Silbermöwe Schleswig	2007–2014	1.194
Heringsmöwe Langli	2008–2014	1.997
Heringsmöwe Amrum	2005–2014	2.518
Heringsmöwe Helgoland	2005–2014	877

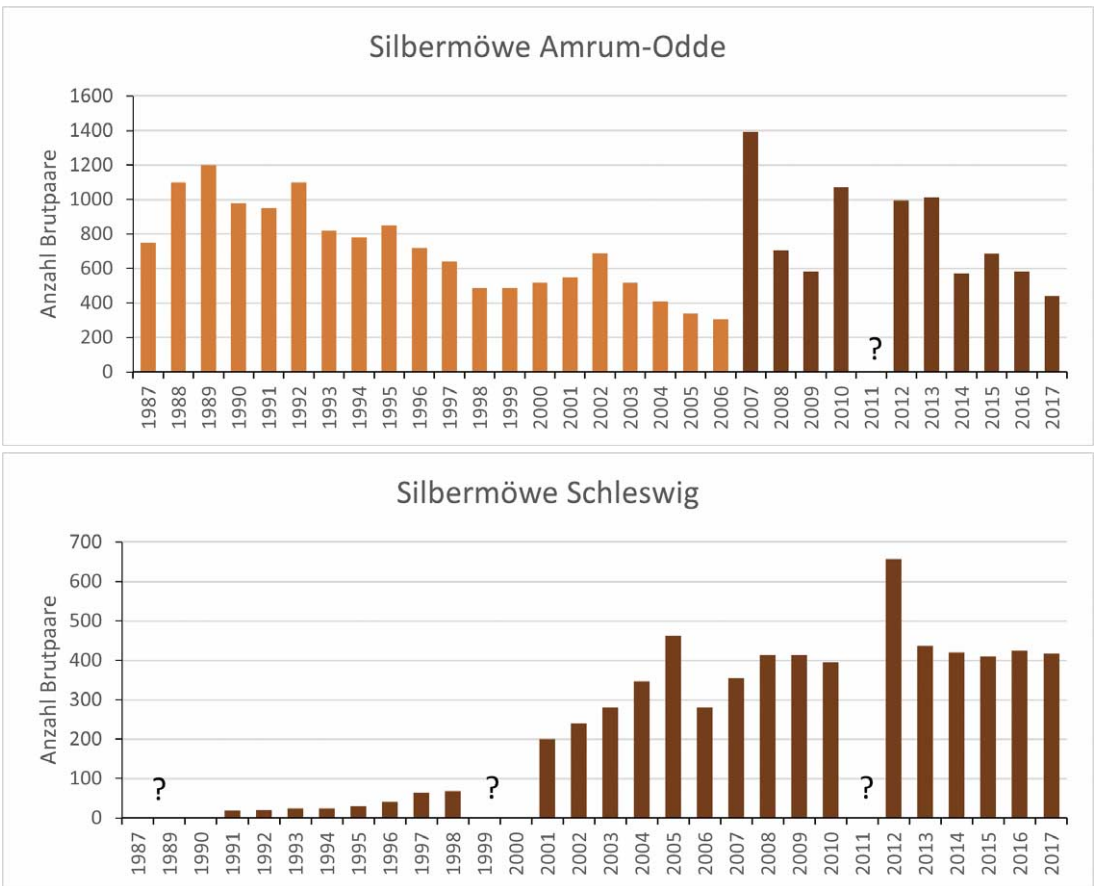
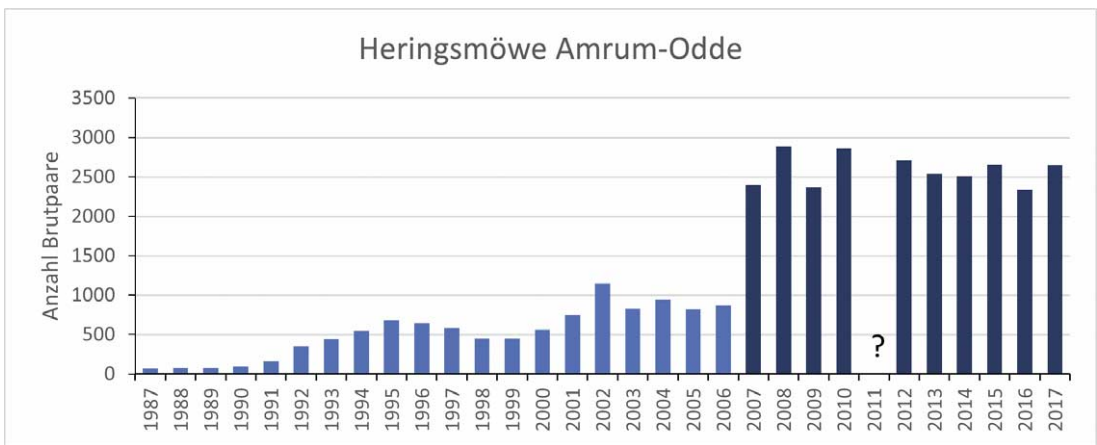
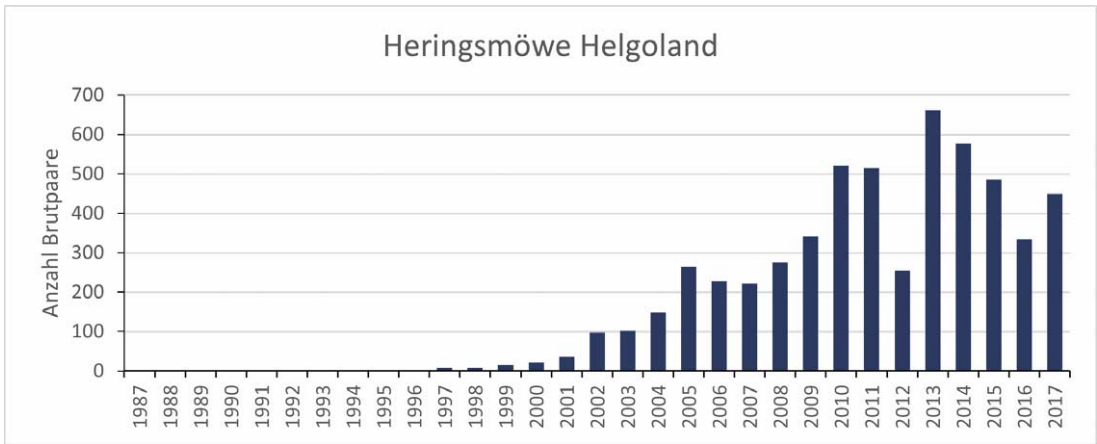
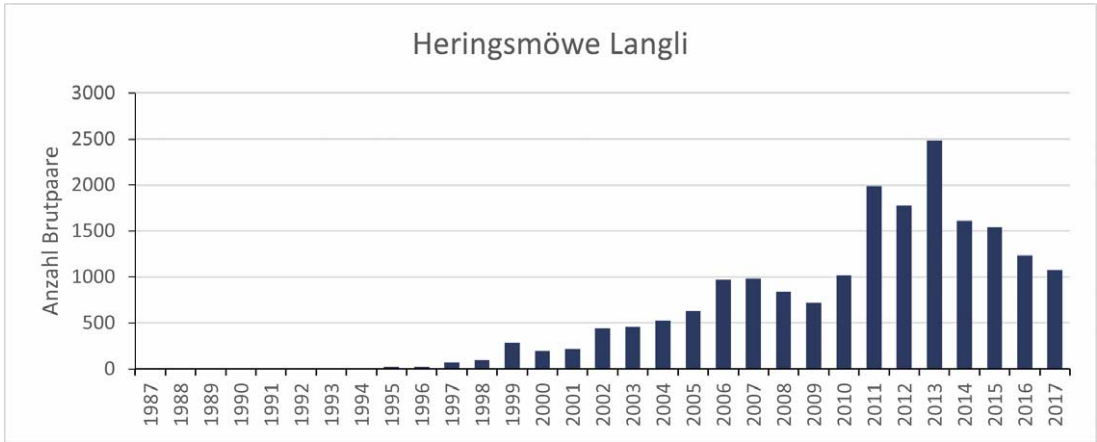


Abb. 2: Entwicklung des Brutbestands 1987–2017 von Silbermöwen auf Amrum (nur Kolonie Amrum-Odde) und auf der Möweninsel bei Schleswig sowie von Heringsmöwen auf Langli, Amrum (nur Kolonie Amrum-Odde) und Helgoland, siehe nächste Seite. Für die Amrum-Odde verdeutlichen heller gefärbte Säulen eine bis 2006 nach anderer Methode durchgeführte und daher wahrscheinlich zu niedrige Bestandsschätzung. Quellen: Langli: unveröff. Daten Aarhus University; Amrum: Verein



Jordsand; Helgoland: Dierschke et al. 2011, Institut für Vogelforschung und OAG Helgoland; Schleswig: Hülsmann & Müller 1999, Verein Jordsand. // Annual numbers of breeding pairs of Herring Gull (Amrum-Odde, Schleswig; see previous page) and Lesser Black-backed Gull (Langli, Amrum-Odde, Helgoland) 1987-2017. Different colours in the charts for Amrum reflect a change in the survey method; the method used in the earlier period probably underestimated numbers of breeding pairs. Sources: Langli: unpublished data Aarhus University; Amrum: Verein Jordsand; Helgoland: Dierschke et al. 2011, Institut für Vogelforschung und OAG Helgoland; Schleswig: Hülsmann & Müller 1999, Verein Jordsand.

2.2 Farbberingung

Zur Beringung wurden die Brutkolonien gegen Ende der Brutzeit zwischen Ende Juni und Mitte Juli aufgesucht. Fast flügge und in geringer Zahl auch gerade flügge Jungvögel wurden sowohl mit einem Metallring der Beringungszentralen Helgoland bzw. Kopenhagen als auch mit einem codierten Farbring markiert. Farbringe bekamen allerdings nur solche Küken, die groß genug waren, um eine sichere Artbestimmung zu erlauben. Dies war normalerweise dann der Fall, wenn das Flügelgefieder im Alter von schätzungsweise 3–4 Wochen so weit herangewachsen war, dass die Färbung von Schwingen und Großen Flügeldecken eine Zuordnung zu Silber- oder Heringsmöwe zuließ (Abb. 3 und 4).

Im Berichtszeitraum (Beringungen bis 2014, Tab. 1) ist für alle Kolonien die Anzahl bzw. der Anteil der Küken, die nicht gefunden und beringt werden konnten, unbekannt. In der Kolonie Amrum-Odde wurden seit 2015 immer zwei Beringungsdurchgänge an auf-

einander folgenden Tagen durchgeführt und mit Hilfe des PETERSEN-Index die Gesamtzahl der Jungvögel geschätzt. Demnach wurden an beiden Beringungstagen zusammen insgesamt 41–58 % der Herings- und 60–74 % der Silbermöwenjungen beringt.

Während der Brutzeit wurde versucht, die genannten Brutkolonien mehrfach aufzusuchen, um nach farbberingten Individuen im Brutbestand Ausschau zu halten (Abb. 5). Dies gelang nur unregelmäßig und in einem zwischen den Kolonien sehr unterschiedlichen Ausmaß. Da viele Möwen an vergleichsweise versteckten Standorten brüteten und Ablesungen in der teilweise hohen Vegetation erschwert waren, blieb die Anzahl der Ablesungen im Vergleich mit Nachweisen außerhalb der Kolonien relativ gering und an den verschiedenen Standorten recht unterschiedlich (Tab. 2 und 3). Daher wurden für die Auswertung auch die Ablesungen im weiteren Umfeld der Kolonien sowie in Rast- und Überwinterungsgebieten außerhalb der Brutzeit herangezogen. Viele dieser Ablesungen gehen auf gezieltes



Abb. 3: Nicht flügge Jungvögel von Silbermöwe (links) und Heringsmöwe (rechts). In den etwa zwei Wochen vor dem Flügwerden sind die Arten am besten an der unterschiedlichen Musterung der Großen Armdecken und der Färbung der inneren Handschwingen zu identifizieren. // *Non-fledged juvenile Herring Gull (left) and Lesser Black-backed Gull (right). In the two weeks before fledging the species are best identified by the pattern of greater coverts and coloration of inner primaries.*
Fotos: B. Hälterlein.



Abb. 4: Fast flügge Heringsmöwen mit farbigem Codering. // *Non-fledged Lesser Black-backed Gull with coded colour-ring.*
Fotos: V. Salewski (links), Kjeld T. Pedersen (rechts).

Tab. 2: Anzahl der Wiederfunde (Farbring-Ablesungen) von Silbermöwen der Kolonien Amrum und Schleswig 2005 bis Juli 2015, welche in die vorliegende Auswertung eingingen. // Number of resightings (colour-ring readings) of Herring Gulls from the colonies Amrum and Schleswig 2005 to July 2015, which have been considered for this analysis.

Ableseorte	Amrum		Schleswig	
	Anzahl Ablesungen	Anteil Ablesungen	Anzahl Ablesungen	Anteil Ablesungen
Amrum-Odde	603	22,1%		
Amrum (ohne Odde)	134	4,9%		
Schleswig, Möweninsel			50	1,5%
Schleswig (ohne Möweninsel)	14	0,5%	239	7,1%
Deutschland (ohne Amrum + Schleswig)	1.045	38,2%	2.391	70,8%
Dänemark	194	7,1%	181	5,4%
Schweden			8	0,2%
Polen			28	0,8%
Niederlande	690	25,2%	447	13,2%
Belgien	13	0,5%	10	0,3%
Frankreich	39	1,4%	15	0,4%
Großbritannien	1	< 0,1%		
Schweiz			10	0,3%

Absuchen von Rastgebieten nicht nur in Deutschland und Dänemark, sondern besonders auch in den Niederlanden, Großbritannien, Frankreich, Spanien, Portugal und Marokko zurück (Tab. 2 und 3). Durch regelmäßige Besuche dieser Gebiete durch zahlreiche Ableser ist dabei von einer hohen Beobachtungsintensität auszugehen. Berücksichtigt wurden somit alle Wiederfunde in Form von Farbringablesungen aus dem gesamten Areal, das die hier bearbeiteten Brutbestände der beiden Arten bewohnen. Bei der Silbermöwe reicht das Gebiet von Dänemark bis Nord-Frankreich, bei der Heringsmöwe von Süd-Norwegen bis West-Afrika. Die räumliche Verteilung der Wiederfunde ist nicht Thema dieser Arbeit, diesbezüglich sei auf die übergreifenden Auswertungen in Bønløkke et al. (2006) und Bairlein et al. (2014) verwiesen. In die Analyse gingen schließlich 7.925 in den Jahren 2005 bis 2014 farbringende Jungvögel ein (Tab. 1). Ablesungen dieser Vögel wurden bis Ende Juli 2015 berücksichtigt und summieren sich auf 20.714 (Tab. 2 und 3).

2.3 Datenaufbereitung

Für die weitere Auswertung mussten die Beobachtungsdaten so aufbereitet werden, dass die Überlebenswahrscheinlichkeiten mit CORMACK-JOLLY-SEBER Modellen

(s. u.) geschätzt werden konnten. Ziel der Auswertung war es, die jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten zu schätzen. Wir definierten als Beginn des „Möwenjahrs“ den Beginn des Monats, in dem wir sicher waren, dass alle diesjährigen Möwen flügge waren. Dies war der August. Das „Möwenjahr“ begann also mit dem 1. August und endete mit dem 31. Juli, da man davon ausgehen kann, dass spätestens am 31. Juli alle bis dahin überlebenden, diesjährigen Möwen flügge sind.

Aus den Beringungsdaten und aus den Wiederbeobachtungen der Möwen wurde für jeden Vogel eine individuelle Beobachtungsgeschichte zusammengestellt. Diese besteht aus einer Folge der Ziffern 0 und 1, wobei eine Ziffer für jedes Möwenjahr der Untersuchungsperiode steht. Eine 0 bedeutet, dass der betreffende Vogel in diesem Jahr weder beringt noch beobachtet wurde. Eine 1 zeigt dagegen an, dass der Vogel entweder in diesem Jahr beringt wurde oder mindestens einmal eine Beobachtung aus dem betreffenden Möwenjahr vorliegt. Jede Beobachtungsgeschichte weist mindestens eine 1 auf, und zwar in dem Jahr, in dem der Vogel beringt wurde. Danach kann die Beobachtungsgeschichte entweder nur aus 0 bestehen, wenn der Vogel nach der Beringung in keinem der folgenden Möwenjahre wieder gesehen wurde, nur aus 1 bestehen, wenn der Vogel danach in jedem weiteren Jahr beobachtet



Tab. 3: Anzahl der Wiederfunde (Farbring-Ablesungen) von Heringsmöwen der Kolonien Amrum, Helgoland und Langli 2005 bis Juli 2015, welche in die vorliegende Auswertung eingingen. // Number of resightings (colour-ring readings) of Lesser Black-backed Gulls from the colonies Amrum, Helgoland and Langli 2005 to July 2015, which have been considered for this analysis.

Ableseorte	Amrum		Helgoland		Langli	
	Anzahl Ablesungen	Anteil Ablesungen	Anzahl Ablesungen	Anteil Ablesungen	Anzahl Ablesungen	Anteil Ablesungen
Amrum-Odde	894	14,2 %	13	0,2 %	9	0,3 %
Amrum (ohne Odde)	161	2,6 %	27	0,5 %	19	0,7 %
Helgoland	205	3,2 %	2.829	52,0 %	12	0,4 %
Langli	25	0,4 %	5	0,1 %	517	18,1 %
Deutschland (ohne Amrum + Helgoland)	477	7,6 %	239	4,4 %	70	2,5 %
Dänemark (ohne Langli)	139	2,2 %	41	0,8 %	644	22,6 %
Norwegen	1	< 0,1 %	3	0,1 %	2	0,1 %
Schweden					6	0,2 %
Finnland	2	< 0,1 %			6	0,2 %
Polen			1	0,0 %		
Großbritannien	245	3,9 %	121	2,2 %	65	2,3 %
Irland					2	0,1 %
Niederlande	537	8,5 %	290	5,3 %	232	8,1 %
Belgien	134	2,1 %	72	1,3 %	32	1,1 %
Frankreich	708	11,2 %	455	8,4 %	326	11,4 %
Guernsey	3	< 0,1 %	2	0,0 %	3	0,1 %
Spanien	2.114	33,5 %	1.004	18,5 %	675	23,7 %
Portugal	474	7,5 %	215	4,0 %	137	4,8 %
Schweiz					5	0,2 %
Österreich					1	< 0,1 %
Italien	5	0,1 %			5	0,2 %
Libyen					1	< 0,1 %
Tunesien	8	0,1 %			7	0,2 %
Algerien	5	0,1 %	3	0,1 %	1	< 0,1 %
Marokko	163	2,6 %	99	1,8 %	62	2,2 %
Westsahara	2	< 0,1 %	8	0,1 %	4	0,1 %
Mauretanien	6	0,1 %	12	0,2 %	2	0,1 %
Gambia	1	< 0,1 %			9	0,3 %

wurde, oder aus einer Kombination der beiden Ziffern, wenn der Vogel in einigen Jahren gesehen wurde und in anderen nicht.

Als Beispiele dienen die Beobachtungsgeschichten zweier Heringsmöwen, die auf Helgoland beringt wurden. Der Vogel mit dem Code H17H wurde 2005 mar-

kirt und in den folgenden drei Möwenjahren wieder-gesehen. 2008/09 gelang keine Beobachtung, jedoch in den nächsten beiden Jahren. Es schlossen sich wieder zwei Jahre ohne Beobachtung an, worauf zumindest eine Beobachtung im Möwenjahr 2013/14 folgte. Im letzten berücksichtigten Jahr wurde die Möwe nicht



Abb. 5: Ablesung beringter Silber- und Heringsmöwen in der Brutkolonie Möwenberg Schleswig. // Checking for colour-ringed Herring and Lesser Black-backed Gulls in the colony of Möwenberg in Schleswig. Foto: B. Hälterlein.

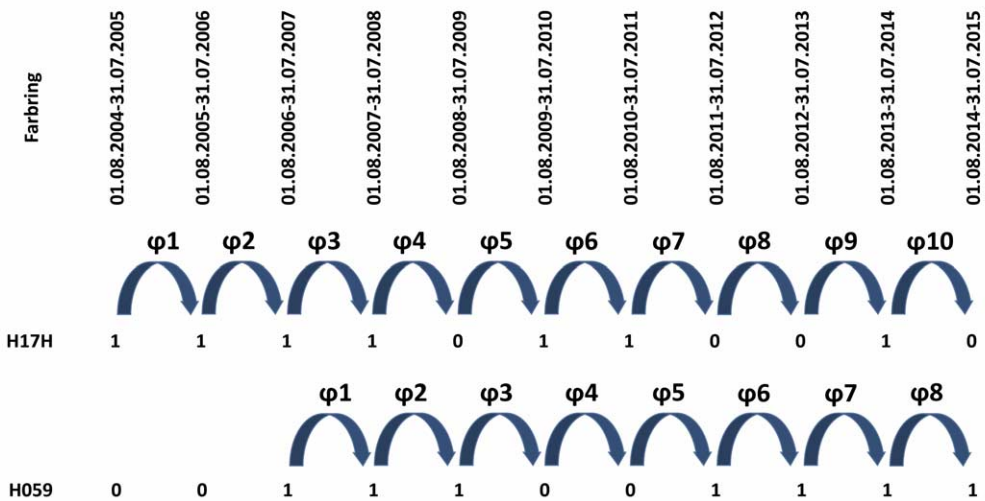


Abb. 6: Beispielhafte Beobachtungsgeschichten zweier Heringsmöwen mit Kennzeichnung der Überlebenswahrscheinlichkeiten φ für einzelne Jahre. Siehe Erläuterungen im Text. // Example recording histories of two Lesser Black-backed Gulls with survival probability φ for individual years.



mehr gesehen. Die Beobachtungsgeschichte für diesen Vogel ist demnach: 11110110010. Bei Möwe H059 enthält die Beobachtungsgeschichte zunächst zwei Nullwerte, da die Möwe erst 2007 beringt wurde. In den beiden Folgejahren wurde sie jeweils beobachtet aber nicht in den beiden sich daran anschließenden Jahren. Während des Rests der Untersuchungsperiode gelang in jedem Jahr mindestens eine Beobachtung. Die Beobachtungsgeschichte ist demnach: 00111001111.

2.4 Statistische Auswertung

Die Beobachtungsgeschichten wurden mit CORMACK-JOLLY-SEBER Fang-Wiederfang-Modellen im Programm MARK ausgewertet (White & Burnham 1999, Schaub & Salewski 2006). Mit diesen Modellen wird die Überlebenswahrscheinlichkeit ϕ (ϕ) und die Beobachtungswahrscheinlichkeit ρ (ρ) geschätzt. ϕ ist dabei die Wahrscheinlichkeit, dass ein Vogel, der zum Zeitpunkt t im Untersuchungsgebiet lebt, zum Zeitpunkt $t+1$ immer noch lebt und auch nicht permanent aus dem Untersuchungsgebiet abgewandert ist. Da ϕ das Produkt der Wahrscheinlichkeit zu überleben und der Wahrscheinlichkeit permanent im Untersuchungsgebiet zu bleiben ist, wird es als lokale Überlebenswahrscheinlichkeit bezeichnet. Da Möwenbeobachter in allen europäischen Küstenregionen aktiv sind, umfasst das Untersuchungsgebiet einen großen Teil des Jahreslebensraums. Daher ist davon auszugehen, dass es sich bei der lokalen Überlebenswahrscheinlichkeit ϕ um eine sehr gute Annäherung an die wahre Überlebenswahrscheinlichkeit handelt.

Als Beispiel kann wieder Heringsmöwe H17H dienen, die als Küken 2005 auf Helgoland beringt wurde (Abb. 6). ϕ_1 bezeichnet die Wahrscheinlichkeit vom Möwenjahr 2004/05 auf das Möwenjahr 2005/06 zu überleben. Diese ist eine Annäherung an die Wahrscheinlichkeit der beringten Küken, die ersten Lebenswochen bis zum 1. August zu überleben. Da die einzelnen Küken mit einem unterschiedlichen Alter beringt wurden und bis zum 31. Juli bereits unterschiedlich lange flügge waren, ist dieser Wert schwer zu interpretieren. Daher wird in der weiteren Darstellung der Ergebnisse nicht darauf eingegangen. ϕ_2 bezeichnet die Wahrscheinlichkeit, vom Möwenjahr 2005/06 auf das Möwenjahr 2006/07 zu überleben. Es ist also die Wahrscheinlichkeit, das erste Jahr nach dem Flüggewerden zu überleben. ϕ_3 bis ϕ_{10} beschreiben alle weiteren jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten. Alle ϕ können identisch sein, wenn die Überlebenswahrscheinlichkeiten

immer gleich sind, oder alle können unterschiedlich sein, wenn die Wahrscheinlichkeit auf das nächste Jahr zu überleben in jedem Jahr eine andere ist. Denkbar wäre auch, dass sich nur die Wahrscheinlichkeit, das erste Jahr nach dem Flüggewerden zu überleben (ϕ_2), von allen anderen späteren Überlebenswahrscheinlichkeiten unterscheidet, die aber konstant sind (ϕ_3 bis ϕ_{10} identisch).

Zur Anwendung von CORMACK-JOLLY-SEBER-Modellen müssen vier Voraussetzungen erfüllt sein:

- 1 Alle beringten Möwen, die sich in einem bestimmten Jahr in der Population befinden, haben die gleiche Wahrscheinlichkeit, in diesem Jahr beobachtet zu werden;
- 2 alle Vögel in der Population haben die gleiche Wahrscheinlichkeit, von einem bestimmten Jahr auf das nächste Jahr zu überleben;
- 3 es gehen keine Ringe verloren;
- 4 es werden keine Ringe falsch abgelesen.

Auf Grund der langjährigen Erfahrungen mit den verwendeten Ringen, der bekannten Erfahrung der meisten Personen, die Ringe ablesen und weitermelden sowie der genauen Plausibilitätsprüfung der eingehenden Beobachtungen gehen wir davon aus, dass Probleme bei 3) und 4), wenn überhaupt, nur eine vernachlässigbare Rolle spielen. Die Voraussetzungen 1) und 2) lassen sich mit einem goodness-of-fit Test (GOF-Test) prüfen. Der von uns mit dem Programm U-care V2.3.2 (Choquet et al. 2009) durchgeführte GOF-Test bei einem Modell, das Unterschiede zwischen den Jahren und den einzelnen Kolonien sowohl bei der Überlebens- als auch bei der Beobachtungswahrscheinlichkeit berücksichtigte, zeigte, dass die Voraussetzungen 1) und 2) bei Herings- und Silbermöwe nicht erfüllt waren. Da bekannt ist, dass junge Möwen eine geringere Überlebenswahrscheinlichkeit haben als ältere Möwen (Paludan 1951, Vercrujssse 1999), berücksichtigten wir daraufhin in den Modellen (s. u.) nach Altersklassen unterschiedliche Überlebens- und Beobachtungswahrscheinlichkeiten. Zusätzlich korrigierten wir die Ergebnisse mit einem Überdispersionsfaktor \hat{c} , der mit der median c-hat-Funktion in MARK ermittelt wurde (Heringsmöwe: 1,19, Silbermöwe: 1,21).

Die Überlebens- und die Beobachtungswahrscheinlichkeiten können von verschiedenen Faktoren abhängen. Die Wahrscheinlichkeiten könnten zwischen den Jahren und in Abhängigkeit von den Kolonien, in denen die Vögel beringt wurden, variieren. Weiterhin könnten sie einen zeitlichen Trend (stetige Zu- oder Abnahme)

aufweisen oder über den gesamten Untersuchungszeitraum konstant bleiben. Zusätzlich ist anzunehmen, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit vom Alter der Vögel abhängig ist. Deswegen werden in den Modellen verschiedene Altersklassen berücksichtigt, wobei Alter2 bedeutet, dass sich die Überlebenswahrscheinlichkeit im ersten Jahr von allen anderen unterscheidet; Alter3, dass sich die Überlebenswahrscheinlichkeit des ersten Jahres von der des zweiten Jahres und diese wiederum von allen weiteren Lebensjahren unterscheidet etc.

Die Beobachtungswahrscheinlichkeit p ist die Wahrscheinlichkeit, eine beringte Möwe, die sich in der Population befindet, zu beobachten. Sie ist für die dieser Publikation zu Grunde liegende Fragestellung nicht bedeutend. Die Auswahl ungeeigneter Beobachtungswahrscheinlichkeiten könnte aber die Modellwahl und die Schätzungen der Überlebenswahrscheinlichkeiten beeinflussen. Deshalb gingen wir bei der Analyse der Daten in drei Schritten vor: Im ersten Schritt versuchten wir ein geeignetes Modell für die Beobachtungswahrscheinlichkeit zu finden. Wir hielten deswegen die Überlebenswahrscheinlichkeit konstant [$\varphi_{(.)}$] und variierten die Beobachtungswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit der oben beschriebenen Faktoren [$P_{(.)}$, $P_{(Trend)}$, $P_{(Jahr)}$, $P_{(Kolonie)}$, $P_{(Trend*Kolonie)}$, $P_{(Jahr*Kolonie)}$, $P_{(Alter2)}$, $P_{(Alter2*Trend)}$, $P_{(Alter2*Jahr)}$, $P_{(Alter2*Kolonie)}$, $P_{(Alter2*Trend*Kolonie)}$, $P_{(Alter2*Jahr*Kolonie)}$, $P_{(Alter3)}$, etc.]. Es wurden so viele Modelle gewählt, bis eine Erhöhung der Anzahl der Altersklassen nicht mehr zu einem niedrigeren AIC_C -Wert (s. u.) führte. Im zweiten Schritt modellierten wir φ , wie gerade für p beschrieben und p nach dem Modell, das nach Schritt 1 am besten durch die Daten gestützt wurde (s. u.). Für das Modell, das nach Schritt 2 durch die Daten am besten gestützt wurde, modellierten wir noch einmal in Schritt 3 p , wie oben beschrieben, wobei wir aber die Anzahl der Altersklassen des nach Schritt 1 ermittelten besten Modells beibehielten.

Das Akaike Informationskriterium für kleine Stichproben (AIC_C) diente dazu, die Modelle zu vergleichen (Burnham & Anderson 2002). Das Modell mit dem kleinsten AIC_C -Wert ist das Modell, das die Daten am besten erklärt. Es handelt sich dabei um eine Abwägung zwischen dem Ziel, dass das „beste“ Modell eine ausreichende Zahl an Faktoren enthält, um die Daten ausreichend zu beschreiben, und dem Ziel, dass das „beste“ Modell nicht zu viele Faktoren berücksichtigt, die dann zu unpräzisen Schätzwerten führen (Schaub & Amann 2001). Ist die Differenz (ΔAIC_C) zwischen dem „besten“ Modell und einem anderen Modell > 2 , wird davon ausgegangen, dass das „beste“ Modell deutlich stärker

durch die Daten gestützt wird als das zu vergleichende Modell (Burnham & Anderson 2002). Zusätzlich wird das AIC_C -Gewicht berechnet, welches zwischen 0 und 1 liegen kann und die Wahrscheinlichkeit angibt, dass bei den vorliegenden Daten das betreffende Modell als das „beste“ ausgewählt wird.

3 Ergebnisse

3.1 Heringsmöwe

Analyseschritt 1 ergab für die Heringsmöwe, dass das Modell [$\varphi_{(.)}P_{(Alter5*Jahr*Kolonie)}$] die Beobachtungswahrscheinlichkeit deutlich am besten beschreibt (AIC_C -Gewicht = 0,996). Die Überlebenswahrscheinlichkeiten wurden daher im 2. Analyseschritt zusammen mit einer Beobachtungswahrscheinlichkeit geschätzt, die während der ersten vier Möwenjahre unterschiedlich und während aller weiteren Jahre konstant war und die zwischen den Jahren und den Brutkolonien variierte. Nach dem zweiten Analyseschritt wurde das Modell am stärksten von den Daten gestützt, das von unterschiedlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten während der ersten beiden Altersklassen (φ_1, φ_2) und allen weiteren Altersklassen, einem Unterschied zwischen den Kolonien und einem Unterschied zwischen den Jahren ausging [$\varphi_{(Alter3*Kolonie*Jahr)}$] (Tab. 4). Nach Analyseschritt 3 wurde das Modell bei weitem am besten gestützt, bei dem die Beobachtungswahrscheinlichkeit zwischen fünf Altersklassen, zwischen den Kolonien und mit einem zeitlichen Trend variierte [$\varphi_{(Alter3*Kolonie*Jahr)}P_{(Alter5*Kolonie*Trend)}$] (Tab. 4).

Die Wahrscheinlichkeit, das erste Jahr nach dem Flüggewerden zu überleben (φ_2), variierte stark (0,48 bis 0,89), wobei sich kein bestimmter Trend in Abhängigkeit von der Kolonie, in der die Möwen geschlüpft waren, ablesen ließ. Die Standardfehler waren relativ hoch und die der einzelnen Kolonien überschritten sich in vielen Fällen (Abb. 7 A). Die jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten der Möwen aller Kolonien waren relativ hoch, wenn sie das erste Jahr nach dem Flüggewerden überlebt hatten und schwankten, mit relativ geringen Standardfehlern, zwischen 0,82 und 0,97 (Abb. 7 B).

3.2 Silbermöwe

Analyseschritt 1 ergab für die Silbermöwe, dass das Modell [$\varphi_{(.)}P_{(Alter4*Jahr*Kolonie)}$] die Beobachtungswahrscheinlichkeit deutlich am besten beschrieb (AIC_C -

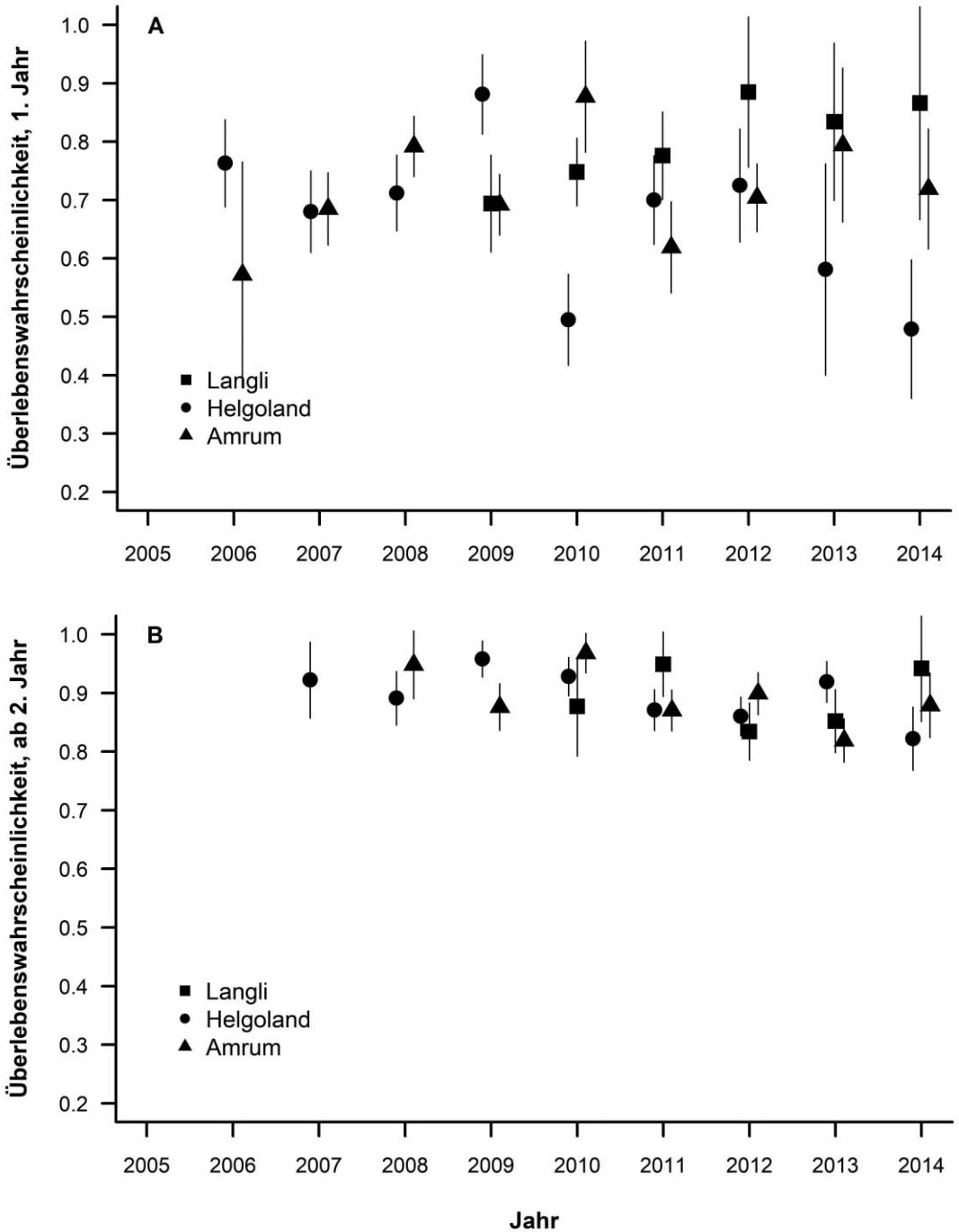


Abb. 7: Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten (und Standardfehler) von Heringsmöwen, die auf Langli, Helgoland und Amrum als Jungvögel beringt wurden. Dargestellt sind die Wahrscheinlichkeiten, das erste Jahr nach dem Flüggewerden (A) und ab dem 2. Lebensjahr jedes weitere Jahr zu überleben (B). // Annual survival probabilities and their standard errors of Lesser Black-backed Gulls colour-ringed in breeding colonies at Langli, Helgoland and Amrum. A: probability to survive the first year of life after fledging; B: probability of surviving any other year of life.

Tab. 4: Modelle zur Schätzung der Überlebenswahrscheinlichkeiten von Heringsmöwen. Dargestellt sind das Akaike-Informationskriterium (AIC_c), ΔAIC_c , das AIC_c -Gewicht und die Anzahl der geschätzten Parameter (N Parameter) für jedes Modell. // Models estimating survival probabilities of Lesser Black-backed Gulls, showing Akaike information criterion (AIC_c), ΔAIC_c , weight of AIC_c and the number of estimated parameters for each model.

Modell	AIC_c	ΔAIC_c	AIC_c -Gewicht	N Parameter
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie*Jahr})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Trend})$	17556,2	0,0	> 0,999	99
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie*Jahr})\rho(\text{Alter5*Kolonie})$	17574,7	18,4	< 0,001	96
$\varphi(\text{Alter4*Kolonie*Trend})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17634,4	78,1	< 0,001	120
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17646,7	90,5	< 0,001	186
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17647,4	91,1	< 0,001	114
$\varphi(\text{Alter4*Kolonie})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17651,5	95,2	< 0,001	117
$\varphi(\text{Alter4*Kolonie*Jahr})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17,675,5	119,3	< 0,001	207
$\varphi(\text{Alter2*Kolonie*Jahr})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17680,6	124,4	< 0,001	162
$\varphi(\text{Alter3*Jahr})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17680,9	124,7	< 0,001	132
$\varphi(\text{Alter4*Jahr})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17690,6	134,4	< 0,001	139
$\varphi(\text{Alter3*Trend})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17695,5	139,2	< 0,001	109
$\varphi(\text{Alter4*Trend})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17699,5	143,3	< 0,001	110
$\varphi(\text{Alter2*Kolonie*Trend})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17701,9	145,7	< 0,001	114
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie*Trend})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17710,8	154,5	< 0,001	117
$\varphi(\text{Alter3})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17713,1	156,9	< 0,001	108
$\varphi(\text{Alter4})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17714,0	157,8	< 0,001	109
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie*Jahr})\rho(\text{Alter5*Jahr})$	17715,6	159,4	< 0,001	121
$\varphi(\text{Alter2*Kolonie})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17717,6	161,3	< 0,001	111
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie*Jahr})\rho(\text{Alter5})$	17717,7	161,4	< 0,001	86
$\varphi(\text{Alter3*Kolonie*Jahr})\rho(\text{Alter5*Trend})$	17720,3	164,0	< 0,001	87
$\varphi(\text{Alter2*Jahr})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17747,1	190,8	< 0,001	124
$\varphi(\text{Alter2*Trend})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17779,0	222,8	< 0,001	108
$\varphi(\text{Alter2})\rho(\text{Alter5*Kolonie*Jahr})$	17797,3	241,1	< 0,001	107
$\varphi(\text{Kolonie*Jahr})\rho(\text{Kolonie*Jahr})$	18164,4	608,2	< 0,001	60

Gewicht = 0,985). Die Überlebenswahrscheinlichkeiten wurden daher im 2. Analyseschritt zusammen mit einer Beobachtungswahrscheinlichkeit, die während der ersten drei Möwenjahre unterschiedlich und während aller weiteren Jahre konstant war und die zwischen den Jahren und den Brutkolonien variierte, geschätzt. Nach dem zweiten Analyseschritt wurde das Modell am stärksten von den Daten gestützt, das von unterschiedlichen Überlebenswahrscheinlichkeiten der ersten beiden Altersklassen (φ_1, φ_2) und allen weiteren Altersklassen und einem Trend im Verlauf des Untersuchungszeitraumes ausging, nicht aber von Unterschieden zwischen den Kolonien [$\varphi_{(\text{Alter3*Trend})}$] (Tab. 5). Nach

Analyseschritt 3 wurde das Modell bei weitem am besten gestützt, bei dem die Beobachtungswahrscheinlichkeit zwischen vier Altersklassen, zwischen den Kolonien und mit einem zeitlichen Trend variierte [$\varphi_{(\text{Alter3*Trend})}\rho_{(\text{Alter4*Kolonie*Trend})}$] (Tab. 5).

Nach dem am besten passenden Modell, das nicht zwischen Vögeln von Amrum und Schleswig unterschied, nahm die Wahrscheinlichkeit, das erste Jahr nach dem Flüggewerden zu überleben (φ_2), von $0,77 \pm 0,02$ auf $0,45 \pm 0,04$ während des 10-jährigen Untersuchungszeitraumes ab. Die jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit aller älteren Vögel nahm hingegen sehr leicht von $0,80 \pm 0,02$ auf $0,84 \pm 0,03$ zu (Abb. 8).

Tab. 5: Modelle zur Schätzung der Überlebenswahrscheinlichkeiten von Silbermöwen. Dargestellt sind das Akaike-Informationskriterium (AIC_c), ΔAIC_c , das AIC_c -Gewicht und die Anzahl der geschätzten Parameter (N Parameter) für jedes Modell. // Models estimating survival probabilities of Herring Gulls, showing Akaike information criterion (AIC_c), ΔAIC_c , weight of AIC_c and the number of estimated parameters for each model.

Modell	AIC_c	ΔAIC_c	AIC_c -Gewicht	N Parameter
$\varphi(\text{Alter3}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Trend})$	7014,1	0,0	0,933	14
$\varphi(\text{Alter3}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*\text{Trend})$	7019,3	5,3	0,067	9
$\varphi(\text{Alter3}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7041,1	27,1	< 0,001	72
$\varphi(\text{Alter4}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7041,8	27,8	< 0,001	73
$\varphi(\text{Alter3}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4})$	7046,2	32,1	< 0,001	8
$\varphi(\text{Alter3}*Kolonie*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7048,2	34,1	< 0,001	76
$\varphi(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7050,9	36,9	< 0,001	78
$\varphi(\text{Alter3})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7052,1	38,0	< 0,001	63
$\varphi(\text{Alter4})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7053,1	39,0	< 0,001	64
$\varphi(\text{Alter3}*\text{Jahr})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7057,1	43,0	< 0,001	87
$\varphi(\text{Alter3}*Kolonie)\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7057,3	43,3	< 0,001	66
$\varphi(\text{Alter4}*Kolonie)\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7060,6	46,6	< 0,001	68
$\varphi(\text{Alter4}*\text{Jahr})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7070,3	56,2	< 0,001	94
$\varphi(\text{Alter3}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie)$	7083,8	69,7	< 0,001	12
$\varphi(\text{Alter3}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*\text{Jahr})$	7084,0	69,9	< 0,001	61
$\varphi(\text{Alter3}*Kolonie*\text{Jahr})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7094,9	80,9	< 0,001	114
$\varphi(\text{Alter2})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7108,5	94,4	< 0,001	62
$\varphi(\text{Alter2}*\text{Jahr})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7108,6	94,5	< 0,001	79
$\varphi(\text{Alter2}*Kolonie)\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7111,0	97,0	< 0,001	64
$\varphi(\text{Alter2}*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7118,8	104,7	< 0,001	79
$\varphi(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7119,0	105,6	< 0,001	128
$\varphi(\text{Alter2}*Kolonie*\text{Jahr})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7130,2	116,2	< 0,001	98
$\varphi(\text{Alter2}*Kolonie*\text{Trend})\rho(\text{Alter4}*Kolonie*\text{Jahr})$	7134,0	119,9	< 0,001	73
$\varphi(Kolonie*\text{Jahr})\rho(Kolonie*\text{Jahr})$	7236,2	222,2	< 0,001	40

4 Diskussion

Bei langlebigen Vogelarten wie Möwen mit relativ geringer jährlicher Reproduktionsrate und hohem Einstiegsalter in die Reproduktion ist es besonders wichtig, dass Altvögel ein hohes jährliches Überleben aufweisen. Während Brutausfälle in einzelnen Jahren durch Bruterfolge in anderen Jahren ausgeglichen werden können, wirkt sich der Verlust von Altvögeln vergleichsweise stark auf die Bestandsentwicklung aus. An Dreizehnmöwen *Rissa tridactyla* konnten McKnight et al. (2018) experimentell zeigen, dass die Überlebensrate der Altvögel der einflussreichste Parameter in der Populations-

dynamik der Art ist, da ein Mehraufwand bei der Reproduktion nicht auf Kosten der Überlebensrate geht, sondern die Reproduktionsrate in nachfolgenden Jahren beeinflusst. Demzufolge ist eine möglichst genaue Kenntnis der Überlebensraten von Altvögeln besonders hilfreich bei der Interpretation von Bestandsentwicklungen.

Im niederländischen Wattenmeer zeigten umfangreiche Untersuchungen, dass sich Silber- und Heringsmöwen in populationsbiologischen Details unterscheiden: Silbermöwen haben einen relativ hohen Bruterfolg (auf Texel im Mittel der Jahre 2006–2012 0,88 flügge Junge pro Jahr, Camphuysen 2013), aber eine vergleichsweise

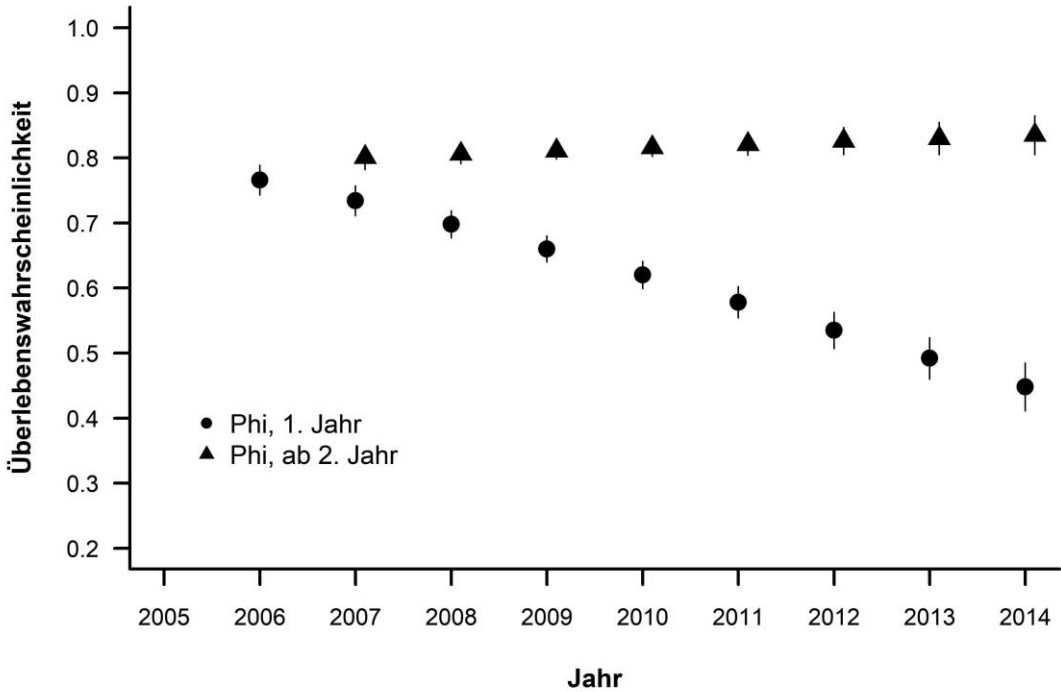


Abb. 8: Überlebenswahrscheinlichkeiten (und Standardfehler) von Silbermöwen, die auf Amrum und in Schleswig als Jungvögel beringt wurden. Dargestellt sind die Wahrscheinlichkeiten, das erste Jahr nach dem Flüge werden (ϕ_2) und ab dem 2. Lebensjahr jedes weitere Jahr zu überleben. // Annual survival probabilities and their standard errors of Herring Gulls colour-ringed as large chicks or just fledged juveniles in breeding colonies on Amrum and near Schleswig (combined): probabilities of surviving the first year (dots) and any other year of life (triangles).

niedrige jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit (auf Texel bei adulten Weibchen 0,79 und bei adulten Männchen 0,86, Camphuysen & Gronert 2012). Bei Heringsmöwen ist die jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit von Altvögeln deutlich höher als bei Silbermöwen (im Mittel 0,91, Camphuysen & Gronert 2012), sie haben aber einen geringeren Bruterfolg (im Mittel 0,49 flügge Junge/Pair pro Jahr von 2006–2012, Camphuysen 2013). Die auf Texel bei Heringsmöwen beobachteten Jahreseffekte auf die Überlebenswahrscheinlichkeit zeigten sich auch bei Heringsmöwen von Langli, Amrum und Helgoland. Bei Silbermöwen gab es solche interannuellen Schwankungen auf Texel nicht (Camphuysen & Gronert 2012), Silbermöwen ab dem 2. Lebensjahr von Amrum und Schleswig zeigten dagegen zwischen 2007 und 2014 einen leicht zunehmenden Trend in der Überlebenswahrscheinlichkeit.

Im Vergleich zu den wenigen anderen Studien zur Überlebenswahrscheinlichkeit adulter Heringsmöwen erreichten die Vögel von Langli, Amrum und Helgoland (hier einschließlich der Vögel ab dem zweiten Lebensjahr) ähnlich hohe Werte (Tab. 6). Inwiefern sich die

Unterschiede zwischen den Brutkolonien auch in einzelnen Jahren auf die Bedingungen in den Kolonien und in ihrem Umfeld zurückführen lassen oder aber den Umständen während des Zuges und der Überwinterung geschuldet sind, kann derzeit nicht geklärt werden. Ebenso ist bisher unklar, ob sich diese Unterschiede auf die Bestandsentwicklung der einzelnen Kolonien auswirken. Der über einen langen Zeitraum (1978–2015) beobachtete abnehmende Trend in der Überlebensrate adulter Heringsmöwen von Skomer Island (Stubbings et al. 2017) zeigt aber, dass für eine realistische Einschätzung der Situation ein langfristiges Monitoring notwendig ist. Hier wie in folgenden Abschnitten ist zu beachten, dass sich die zur Analyse von Überlebenswahrscheinlichkeiten angewandten Methoden zwischen den zitierten Studien unterscheiden.

Im Vergleich zur Heringsmöwe liegen von adulten Silbermöwen mehr Untersuchungsergebnisse zur Überlebenswahrscheinlichkeit aus weiter gestreuten Brutkolonien vor. Hier gehören die Ergebnisse von Amrum/Schleswig zu den niedrigeren Werten und sind den aus etwa dem gleichen Zeitraum stammenden

Tab. 6: Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten von Heringmöwen nach Literaturangaben und aus dieser Arbeit, sortiert nach Altersklassen und Zeitraum. M Männchen, W Weibchen, LJ Lebensjahr, * einschließlich immaturer Vögel ab 2. LJ. // *Annual survival probabilities of Lesser Black-backed Gull from literature and from this study, sorted for age classes and period. M male, W female, 1. LJ first-year, * including immature birds from second-year onwards.*

	Jahre	Alter	jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit	Bemerkungen	Quelle
Skomer Island, GB	1978–2015	adult	0,88 (0,76–0,98)	Abnahme	Stubbings et al. 2017
Isle of May, GB	1989–1994	adult	0,91	M = W	Wanless et al. 1996
Bristol, GB	1990–2007	adult	M 0,74–0,94, W 0,59–0,89	M > W	Rock & Vaughan 2013
Rauna, N	1999–2017	adult	0,83		Anker-Nilssen et al. 2018
Amrum, D	2005–2014	adult*	0,82–0,97	jährl. Variation	diese Arbeit
Helgoland, D	2005–2014	adult*	0,82–0,96	jährl. Variation	diese Arbeit
Texel, NL	2006–2011	adult	0,91	jährl. Variation	Camphuysen & Gronert 2012
Horsvaer, N	2006–2017	adult	0,9		Anker-Nilssen et al. 2018
Langli, DK	2008–2014	adult*	0,83–0,95	jährl. Variation	diese Arbeit
Hordaland, N	2009–2017	adult	0,819		Anker-Nilssen et al. 2018
Amrum, D	2005–2014	1. LJ	0,57–0,88	jährl. Variation	diese Arbeit
Helgoland, D	2005–2014	1. LJ	0,48–0,88	jährl. Variation	diese Arbeit
Texel, NL	2006–2012	1. LJ	0,3		Camphuysen 2013
Langli, DK	2008–2014	1. LJ	0,69–0,89	jährl. Variation	diese Arbeit

Daten von Texel recht ähnlich, aber auch dem Wert aus Dänemark aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts, als die Art noch stark bejagt wurde (Paludan 1951). Deutlich höhere Überlebenswahrscheinlichkeiten stammen in Mittel- und Westeuropa aus der Zeit von den 1950er bis zu den frühen 1990er Jahren (Tab. 7), d. h. aus einer Epoche hoher Nahrungsverfügbarkeit aus Fischereibeifängen (Rückwürfen auf See) und an offenen Mülldeponien für die als Kurzstreckenzieher vergleichsweise nahe den Brutgebieten überwinternden Silbermöwen (Camphuysen 2013). Diese Bedingungen haben sich seit den 1990er Jahren durch Veränderungen in der Fischereipolitik und der Schließung von Mülldeponien in für Möwen ungünstiger Weise entwickelt (Camphuysen 2013) und wirken sich möglicherweise direkt auf das Überleben der Altvögel aus. Da die relativ niedrige Überlebenswahrscheinlichkeit auch junge Silbermöwen, nicht aber die weit entfernt überwinternden jungen und alten Heringsmöwen betrifft, haben Silbermöwen offenbar ein Ernährungsproblem im Überwinterungsgebiet (Camphuysen 2013). Da die Reproduktionsrate die relativ hohe Sterblichkeit nicht ausgleichen kann, nimmt der Bestand auf Texel ab (Camphuysen 2013). Niedrige Bruterfolge, wie sie seit 2009 im dänischen und schleswig-holsteinischen Wattenmeer gemessen

wurden (Thorup & Koffijberg 2016), weisen im Zusammenhang mit den in dieser Arbeit festgestellten Überlebenswahrscheinlichkeiten adulter Silbermöwen darauf hin, dass der Bestand überaltert und Bestandsabnahmen möglicherweise auf mangelnden Bruterfolg und geringe Rekrutierung in die Brutkolonien (geringe Überlebensrate im 1. Lebensjahr, s.u.) zurückzuführen sind.

Zum Überleben immaturer Großmöwen liegen bislang erstaunlich wenig Informationen vor. Nach drei Altersklassen aufgeschlüsselt wurden Beringungsergebnisse der Silbermöwe aus Dänemark für die erste Hälfte des 20. Jahrhunderts ausgewertet (Paludan 1951). Demzufolge war die Überlebensrate im zweiten Lebensjahr mit 0,78 fast so hoch wie bei Altvögeln (0,84). Dies unterstreicht die Ergebnisse von Amrum und Schleswig (diese Arbeit) sowie aus Schouwen/Niederlande (Ver-cruisje 1999) und von Texel (Camphuysen 2013), denen zufolge sich Silbermöwen im zweiten Lebensjahr und ältere Vögel nicht unterscheiden. Auch für die Heringsmöwe ergab sich kein solcher Unterschied, weder in den hier untersuchten Kolonien noch auf Texel (Camphuysen 2013). Offenbar sammeln Großmöwen bereits im ersten Lebensjahr die Erfahrungen, die für ein Überleben wichtig sind. Dabei spielen besonders die ersten

Tab. 7: Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeiten von Silbermöwen nach Literaturangaben und aus dieser Arbeit, sortiert nach Altersklassen und Zeitraum. M Männchen, W Weibchen, LJ Lebensjahr, * einschließlich immaturer Vögel ab 2. LJ. // *Annual survival probabilities of Herring Gull from literature and from this study, sorted for age classes and period. M male, W female, 1. LJ first-year, 2. LJ second-year, * including immature birds from second-year onwards.*

	Jahre	Alter	jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit	Bemerkungen	Quelle
Dänemark	1917–1942	adult	0,85		Paludan 1951
Wilhelmshaven, D	1948–1960	adult	0,92		Drost et al. 1961
Isle of May, GB	1966–1974	adult	0,94		Chabrzyk & Coulson 1976
Skokholm, GB	1968–1969	adult	0,94		Harris 1970
Skomer Island, GB	1978–2016	adult	0,82 (0,61–0,95)	jährliche Variation	Stubbings et al. 2017
Lizard Point, GB	1979–1985	adult	0,92 (M 0,87, W 0,94)		Coulson & Butterfield 1986
Brest, F	1983–1990	adult	0,88 (0,83–0,98)	M = W	Pons & Migot 1995
Schouwen, NL	1987–1993	2. LJ-adult	0,87		Vercrujisse 1999
Isle of May, GB	1989–1994	adult	0,88	M = W	Wanless et al. 1996
Bristol, GB	1990–2007	adult	0,71 → 0,95	M = W, Abnahme	Rock & Vaughan 2013
Rauna, N	2002–2017	adult	0,817		Anker-Nilssen et al. 2018
Amrum und Schleswig, D	2005–2014	adult*	0,80–0,84	leichte Zunahme	diese Arbeit
Texel, NL	2006–2011	adult	M 0,79 W 0,86	M < W	Camphuysen & Gronert 2012
Hordaland, N	2009–2017	adult	0,88		Anker-Nilssen et al. 2018
Denmark	1917–1942	2. LJ	0,78		Paludan 1951
Denmark	1917–1942	1. LJ	0,38		Paludan 1951
Isle of May, GB	1966–1974	1. LJ	0,83 0,83 0,67 (drei Einzeljahre)		Chabrzyk & Coulson 1976
Schouwen, NL	1986–1988	1. LJ	0,65–0,79	Spanne	Vercrujisse 1999
Amrum und Schleswig, D	2005–2014	1. LJ	0,44–0,77	Abnahme	diese Arbeit
Texel, NL	2006–2012	1. LJ	0,26		Camphuysen 2013

Monate nach dem Ausfliegen eine Rolle, denn an farbberingten niederländischen Silbermöwen wurde fast die gesamte Mortalität des ersten Lebensjahres bereits vor dem 1. Januar festgestellt (Vercrujisse 1999).

Im ersten Lebensjahr nach dem Flüggewerden ist die Überlebenswahrscheinlichkeit von Silbermöwen erheblich niedriger als bei älteren Vögeln. Paludan (1951) nennt für dänische Vögel einen sehr niedrigen Wert von 0,38, der auf eine damals starke Bejagung junger Silbermöwen in Dänemark zurückzuführen ist. Chabrzyk & Coulson (1976) geben für die 1960er Jahre drei Einzelwerte (0,83, 0,83, 0,67) von der Isle of May/GB an, Vercrujisse (1999) grenzt das Überleben von Vögeln aus

Schouwen/NL im ersten Lebensjahr mit zwei Methoden zwischen 0,65 und 0,79 ein. Einen ähnlichen Wert (0,77) zeigten die Silbermöwen von Amrum und Schleswig zu Beginn der Untersuchung, doch wurde innerhalb von nur zehn Jahren eine starke Abnahme bis auf 0,44 festgestellt, d. h. auf einen Wert, der fast dem der Epoche starker Bejagung (in Dänemark) entspricht. Noch niedriger ist die Überlebenswahrscheinlichkeit im 1. Lebensjahr mit 0,26 für Silbermöwen von Texel in den Jahren 2006–2012 (Camphuysen 2013). Demgegenüber stammen die in Tab. 7 aufgeführten Ergebnisse für Jungvögel aus Schottland und von Schouwen aus einer Zeit hervorragender Ernährungsbedingungen (s. o.).



Mehr als bei Altvögeln sind bei den Jungvögeln die Verhältnisse im mitteleuropäischen Binnenland zu beachten, das im Winterhalbjahr gerade von dieser Altersklasse häufig aufgesucht wird. Die Schließung der zuvor vielfach zur Nahrungssuche genutzten Mülldeponien bis 2005 (Klein 2001, Dierschke 2006) könnte sich besonders auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Silbermöwen im ersten Lebensjahr ausgewirkt haben. Da sich diese Werte im Verlauf von nur zehn Jahren für Vögel von Amrum und Schleswig nahezu halbiert haben, ist das Ernährungsproblem für junge Silbermöwen offenbar gravierend. Allem Anschein nach haben Silbermöwen im Bereich der südlichen Nordsee und westlichen Ostsee derzeit das Problem, genügend Nachwuchs zu rekrutieren, der die Geschlechtsreife erreicht, was sowohl auf niedrige Bruterfolge (s. o.) als auch auf niedrige Überlebenswahrscheinlichkeiten der Jungvögel zurückzuführen ist.

Von der Heringsmöwe liegen bislang kaum Vergleichswerte für das erste Lebensjahr vor (Tab. 6). Die in den drei hier untersuchten Kolonien beobachteten Überlebenswahrscheinlichkeiten zeigen trotz der starken interannuellen Variation, dass junge Heringsmöwen zumindest in diesem Jahrhundert in viel höherer Rate das erste Lebensjahr überleben als junge Silbermöwen. Da die meisten jungen Heringsmöwen schon sofort oder zumindest wenige Wochen nach dem Flüggeworden das Brutgebiet verlassen (Dierschke 2005, Camphuysen et al. 2013), spielen die Verhältnisse in Mitteleuropa für das Überleben der Jungvögel wahrscheinlich nur eine untergeordnete Rolle. Stattdessen erreichen sie schon im Herbst das Gebiet von Südwesteuropa bis Westafrika, wo neben natürlichen marinen Nahrungsquellen auch heute noch umfangreich Fischereiabfälle und offene Mülldeponien als herausragende Nahrungsquellen zur Verfügung stehen (z. B. Galván et al. 2003, Camphuysen 2013). Wenn – wie oben dargelegt – die Ernährungsbedingungen in den ersten Monaten eine entscheidende Rolle für das Überleben spielen, dann scheint das weiträumigere Agieren der jungen Heringsmöwen gegenüber dem Umherstreichen über kürzere Strecken bei jungen Silbermöwen zumindest unter den derzeit herrschenden Umweltbedingungen von Vorteil zu sein. Unklar ist aber, warum in einem ähnlichen Zeitraum (2006–2012) Heringsmöwen von Texel mit 0,30 eine sehr viel niedrigere Überlebensrate im 1. Lebensjahr hatten (Camphuysen 2013) als der Nachwuchs von Langli, Amrum und Helgoland.

Das gleichzeitige Erheben verschiedener populationsbiologischer Parameter hat sich als Schlüssel zum

Verständnis der Bestandsentwicklung von Großmöwen herausgestellt (Camphuysen 2013). Die Ergebnisse der Farbberingung junger Silber- und Heringsmöwen in Schleswig-Holstein und Dänemark haben gezeigt, dass die Überlebenswahrscheinlichkeiten der verschiedenen Altersklassen nicht konstant sind. Es wurden sowohl interannuelle Variation (Heringsmöwe) als auch Zu- und Abnahmen (Silbermöwe) gefunden. Gemeinsam mit bisher wenigen Daten zum Bruterfolg dieser Arten betrachtet deutet sich an, dass die Ernährungsbedingungen im Bereich von Wattenmeer und südlicher Nordsee derzeit für Silbermöwen nicht ausreichend sind, um den im Laufe des vorigen Jahrhunderts erreichten Brutbestand zu halten. Diese Nachteile betreffen bei der Heringsmöwe nur die Brutperiode und die ersten Wochen nach dem Ausfliegen der Jungen, denn den Rest des Jahreszyklus verbringen die Vögel weiter südlich, vor allem von Südwesteuropa bis Westafrika. Ein integriertes Monitoring, dass sich aus der Erhebung von Bruterfolgen in den Brutkolonien und der Ermittlung von Überlebenswahrscheinlichkeiten verschiedener Altersklassen durch Farbberingung zusammensetzt, kann künftig wesentlich dazu beitragen, die Gründe für weitere Bestandsentwicklungen dieser Arten zu identifizieren.

Dank: Wir danken ungezählten Möwenbegeisterten, die in den verschiedenen Brutkolonien tatkräftig die Beringungsarbeit unterstützt haben – auf Langli besonders Jesper Brinkmann Nielsen, auf Helgoland vor allem Klaus Müller und in Schleswig Matthias Haupt. Ebenso haben zahlreiche Personen, Institutionen und Behörden die Beringungsaktionen logistisch unterstützt, darunter insbesondere der Verein Jordsand als Betreuer der Amrum-Odde (Dieter Kalisch, Henning Volmer, Leonie Enners) und des Möwenbergs Schleswig (Gerd „Pico“ Ross, Thomas Grünkorn), die Danish Nature Agency sowie Bjarne Slaijkær für Transporte nach Langli. Ablesungen farbberingter Möwen verdanken wir mehr als 1.500 Vogelbeobachtenden zwischen Norwegen und Westafrika, seien es Einzelmeldungen, jahrelange regelmäßige Kontrollen bestimmter Rastgebiete (inklusive Mülldeponien) oder gezielte Expeditionen in abgelegene Regionen. Einige Personen im In- und Ausland, die wir hier besonders hervorheben möchten, haben mit (teils deutlich) mehr als 100 Ringablesungen zu dieser Arbeit beigetragen, neben den Verfassern insbesondere Matthias Haupt, Olaf Ekelöf, Juan M. Ruiz, Gerd Pellner, Martin Gottschling, Harry Vercrujssse, Javier Marchamalo und Salvador Garcia. Die Beschaffung der Farbringe wurde im Rahmen des

Trilateralen Monitoring und Bewertungsprogramms im Wattenmeer TMAP (Bruterfolgsmonitoring) von der Nationalparkverwaltung Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer sowie von den Freunden und Förderern der Inselstation der Vogelwarte Helgoland e.V. gefördert, ebenso von der Ornithologischen Arbeitsgemeinschaft für Schleswig-Holstein und Hamburg, die auch diese Auswertung unterstützt hat.

5 Summary: Annual survival of Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* and Herring Gulls *L. argentatus* in Schleswig-Holstein (Germany) and Denmark 2005–2014

Survival of Lesser Black-backed Gulls and Herring Gulls was estimated by use of resighting data of individuals marked with colour-rings as chicks in breeding colonies on Langli (Denmark, North Sea), Amrum, Helgoland (Schleswig-Holstein, Germany, North Sea) and near Schleswig (Schleswig-Holstein, Germany, Baltic Sea) from 2005–2014 (Fig. 1). For Herring Gulls insufficient numbers of chicks had been colour-ringed on Langli and Helgoland to be included in the present analyses, and too few data were available for Lesser Black-backed Gulls from Schleswig. The seasons were defined as lasting from 1st August to 31st July the following year. For each bird a capture-observation history contained a '1' in the year when it was ringed as well as for any other year in which it was observed at least once and a '0' when the respective bird was not observed. The data were analysed using Cormack-Jolly-Seber models implemented in the program MARK that estimate apparent annual survival probability (ϕ) and resighting probability (ρ) independently from each other. A three step analysis was performed for each of the species: (1) we estimated the most appropriate model to estimate ρ , keeping ϕ constant. Then we (2) fitted a model set to estimate ϕ with ρ modelled according to step (1); and (3) we varied ρ in the most parsimonious model after step (2) to get the final model. Models were ranked according to the AIC_c.

In Lesser Black-backed Gulls, the most parsimonious model differentiated between three age classes (from ringing to fledging, first year of life, from start of second year onwards) and between the three breeding colonies (Langli, Amrum, Helgoland), but the model also showed interannual variation. For the first year of life, ϕ was between 0.48 and 0.89 (mostly 0.6–0.8, Fig. 7A). From the second year onwards, annual survival proba-

bility ranged from 0.82–0.97 with low standard errors and usually oscillating around 0.90 (Fig. 7B).

In Herring Gulls, the most parsimonious model again comprised three age classes and trends for each age class, but failed to show interannual variation and differences between the two breeding colonies Amrum and Schleswig. Compared to Lesser Black-backed Gulls, Herring Gulls had a lower, but nearly constant survival probability from the second year of life onwards (slightly increasing from 0.80 to 0.84; Fig. 8). For the first year of life, ϕ declined from 0.77 to 0.44 during the ten years of the study (Fig. 8). In connection with low breeding success observed recently in the Wadden Sea region, the low ϕ values in the first year may indicate unfavourable feeding conditions in the surroundings of the studied Herring Gull colonies. This is probably due to reduced discards from fisheries and the closing of landfills, the latter serving as winter feeding habitat especially for immature Herring Gulls, and may explain the decreasing size of the Herring Gull breeding population in northern Germany. It appears that Lesser Black-backed Gulls do not face such a problem, as they are mostly living far from the southern North Sea outside the breeding season, i.e. between SW Europe and W Africa.

In the future, an integrated monitoring comprising the measurement of breeding success as well as the determination of annual survival probabilities by the help of colour-ringing can provide better understanding of the observed growth rates in large gull populations.

6 Literatur

- ANKER-NILSSEN, T., R. BARRETT, S. CHRISTENSEN-DALSGAARD, S. A. HANSEN, T. K. REIERTSEN, J. O. BUSTNES, S. DESCAMPS, K.-E. ERIKSTAD, A. FOLLESTAD, M. LANGSET, S.-H. LORENTSEN, E. LORENTZEN, H. STRØM & G. H. SYSTAD 2018. Key-site monitoring in Norway 2017, including Svalbard and Jan Mayen. http://www.seapop.no/en/publications/published_seapop/2018/index.html (aufgerufen am 29.11.2020).
- BAIRLEIN, F., J. DIERSCHKE, V. DIERSCHKE, V. SALEWSKI, O. GEITER, K. HÜPPOB, U. KÖPPEN & W. FIEDLER 2014. Atlas des Vogelzugs. Ringfunde deutscher Brut- und Gastvögel. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- BRETNALLE, T. & P. LYNGS 2014. Population development of the Herring Gull *Larus argentatus* in Denmark 1920–2012. Dansk Ornitol. Foren. Tidsskr. 108: 187–198.
- BRETON, A. R., G. A. FOX & J. W. CHARDINE 2008. Survival of adult Herring Gulls (*Larus argentatus*) from a Lake Ontario colony over two decades of environmental change. Waterbirds 31: 15–23.



- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- BØNLOKKE, J., J. J. MADSEN, K. THORUP, K. T. PEDERSEN, M. BJERUM & C. RAHBEK 2006. Dansk Trækfugleatlas. Rhodos, Humlebæk.
- CAMPHUYSEN, C. J. 2013. A historical ecology of two closely related gull species (Laridae): multiple adaptations to a man-made environment. Diss. Univ. Groningen.
- CAMPHUYSEN, C. J., G. AARTS, F. COTTAAR, A. GRONERT, K. VERBEEK & A. L. SPAANS 2013. The annual cycle of a scavenging seabird: a change in phenology. In: CAMPHUYSEN, C. J. A historical ecology of two closely related gull species (Laridae): multiple adaptations to a man-made environment. Diss. Univ. Groningen: S. 49–58.
- CAMPHUYSEN, C. J. & S. GARTHE 2000. Seabirds and commercial fisheries: population trends of piscivorous seabirds explained? In: KAISER, M. J. & S. J. DE GROOT. The effects of fishing on non-target species and habitats. Blackwell Science, Oxford: 163–184.
- CAMPHUYSEN, C. J. & A. GRONERT 2012. Apparent survival and fecundity of sympatric Lesser Black-backed Gulls and Herring Gulls with contrasting population trends. *Ardea* 100: 113–122.
- CHABRZYK, G. & J. C. COULSON 1976. Survival and recruitment in the Herring Gull *Larus argentatus*. *J. Anim. Ecol.* 45: 187–203.
- CHOQUET, R., J.-D. LEBRETON, O. GIMENEZ, A. M. REBOULET & R. PRADEL 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE-RECAPTURE data. *Ecography* 32: 1071–1074.
- DIERSCHKE, J., V. DIERSCHKE, K. HÜPPOP, O. HÜPPOP & K. F. JACHMANN 2011. Die Vogelwelt der Insel Helgoland. OAG Helgoland, Helgoland.
- DIERSCHKE, V. 2005. Die Heringsmöwe (*Larus fuscus*) als Brutvogel auf Helgoland. *Seevögel* 26 (3): 17–20.
- DIERSCHKE, V. 2006. Mülldeponien als winterlicher Lebensraum für Silbermöwen *Larus argentatus* aus der südöstlichen Nordsee. *Vogelwelt* 127: 119–123.
- DROST, R., E. FOCKE & G. FREYTAG 1961. Entwicklung und Aufbau einer Population der Silbermöwe, *Larus argentatus argentatus*. *J. Ornithol.* 102: 404–429.
- GALVÁN, I., J. MARCHAMALO, V. BAKKEN & J. M. TRAVERSO 2003. The origin of Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* wintering in central Iberia. *Ringing & Migration* 21: 209–214.
- GARTHE, S. & B.-O. FLORE 2007. Population trend over 100 years and conservation needs of breeding sandwich terns (*Sterna sandvicensis*) on the German North Sea coast. *J. Ornithol.* 148: 215–227.
- GARTHE, S., B.-O. FLORE, B. HÄLTERLEIN, O. HÜPPOP, U. KUBETZKI & P. SÜDBECK 2000. Brutbestandsentwicklung der Möwen (Laridae) an der deutschen Nordseeküste in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts. *Vogelwelt* 121: 1–13.
- HÄLTERLEIN, B., P. SÜDBECK, W. KNIEF & U. KÖPPEN 2000. Brutbestandsentwicklung der Küstenvögel an Nord- und Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der 1990er Jahre. *Vogelwelt* 121: 241–267.
- HARRIS, M. P. 1970. Rates and causes of increases of some British gull populations. *Bird Study* 17: 325–335.
- HERRMANN, C. & M. JUNGE 2013. Die Brutbestände der Küstenvögel in den Schutzgebieten Mecklenburg-Vorpommerns 2001–2012. *Seevögel* 34: 86–148.
- HÜLSMANN, H. & H.-P. MÜLLER (1999): Der "Möwenberg" bei Schleswig - Zur Geschichte und vogelkundlichen Bedeutung einer "berühmten" Seevogelkolonie an der Ostküste Schleswig-Holsteins. *Seevögel* 20, Sonderband, 47 S.
- KLEIN, R. 2001. Raum-Zeit-Strategien der Silbermöwe *Larus argentatus* und verwandter Taxa im westlichen Ostseeraum. Diss. Univ. Rostock. <http://gull-research.org/papers/26klein.pdf> (aufgerufen am 29.11.2020).
- KOEMAN, J. H. 1975. The toxicological importance of chemical pollution for marine birds in The Netherlands. *Vogelwarte* 28: 145–150.
- KOFFIJBERG, K., K. LAURSEN, B. HÄLTERLEIN, G. REICHERT, J. FRIKKE & L. SOLDAAT 2015. Trends of Breeding Birds in the Wadden Sea 1991 - 2013. *Wadden Sea Ecosystem* 35: 3–51. <https://www.waddensea-worldheritage.org/resources/ecosystem-35-trends-breeding-birds> (aufgerufen am 29.11.2020).
- KOFFIJBERG K., J. FRIKKE, B. HÄLTERLEIN, K. LAURSEN, G. REICHERT & L. SOLDAAT L. 2017. Breeding birds. In: Wadden Sea Quality Status Report 2017. Eds.: KLOEPPER S. et al., Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany. Last updated 21.12.2017. <https://qsr.waddensea-worldheritage.org/reports/breeding-birds> (aufgerufen am 29.11.2020).
- McKNIGHT, A., E. J. BLOMBERG, G. H. GOLET, D. B. IRONS, C. S. LOFTIN & S. T. MCKINNEY 2018. Experimental evidence of long-term reproductive costs in a colonial nesting seabird. *J. Avian Biol.* 49: e01779 [doi: 10.1111/jav.01779].
- OSPAR 2017. Marine Breeding Success / Failure. In: Intermediate Assessment 2017. <https://oap.ospar.org/en/ospar-assessments/intermediate-assessment-2017/biodiversity-status/marine-birds/marine-bird-breeding-success-failure/> (aufgerufen am 29.10.2020).
- PALUDAN, K. 1951. Contributions to the breeding biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. København* 114: 1–128.
- PONS, J. M. & P. MIGOT 1995. Life-history strategy of the herring gull: changes in survival and fecundity in a population subjected to various feeding conditions. *J. Anim. Ecol.* 64: 592–599.
- ROCK, P. 1999. The efficacy of the colour-ringing system used for Herring Gulls *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* in Bristol 1980–1997. *Ringing & Migration* 19: 306–310.

- ROCK, P. & I. P. VAUGHAN 2013. Long-term estimates of adult survival rates of urban Herring Gulls *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*. *Bird Study* 28: 21–29.
- SCHAUB, M. & F. AMANN 2001. Saisonale Variation der Überlebensraten von Sumpfmöwen *Parus palustris*. *Ornithol. Beobachter* 98: 223–235.
- SCHAUB, M. & V. SALEWSKI 2006. Fang-Wiederfang-Statistik zur Schätzung von Überlebensraten und anderer Parameter – Theorie und Beispiele. *Ber. Vogelwarte Hiddensee* 17: 23–31.
- SCHULZ, W. 1947. *Die Welt der Seevögel*. Lettenbauer-Verlag, Hamburg.
- STUBBINGS, E., B. BÜCHE, J. RIORDAN, J. MOSS & M. J. WOOD 2017. Seabird monitoring on Skomer Island in 2017. JNCC Report. <https://www.welshwildlife.org/wp-content/uploads/2017/08/JNCC-Seabird-Monitoring-on-Skomer-Island-in-2017-FINAL.pdf> (aufgerufen am 29.11.2020).
- THORUP, O. & K. KOFFIJBERG 2016. Breeding success in the Wadden Sea 2009-2012: A review. *Wadden Sea Ecosystem* No. 36, Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven.
- VERCRUIJSE, H. J. P. 1999. *Zilvermeeuwen uit de duinen van Schouwen*. Tilburg.
- WANLESS, S. M. P. HARRIS, J. CALLADINE & P. ROTHERY 1996. Modelling responses of herring gull and lesser black-backed gull populations to reduction of reproductive output: implications for control measures. *J. Appl. Ecol.* 33: 1420–1432.
- WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (suppl.): 120–139.