

Beitrag zum Phänomen der Hybridisierung von
Rabenkrähe (*Corvus corone corone* L.) und
Nebelkrähe (*Corvus corone cornix* L.).
Eine faunistische, morphologische und
elektrophoretische Untersuchung in Niederösterreich.

DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DES DOKTORGRADES
AN DER FORMAL- UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT WIEN

eingereicht von
Gerhard Aubrecht
im April 1979

Ich danke Herrn Professor Schaller für das Interesse, das er mir während meiner Dissertation teilwerden ließ und Herrn Dr. Tunner, der mich in allen technischen Problemen unterstützte.

Besonderer Dank gebührt meinen Eltern, die mir in allen Situationen weiterhalfen und allen meinen Freunden und Kollegen, die mir immer mit Rat und Tat beistanden.

INHALTSVERZEICHNIS:

	Seite
1. Einleitung	
1.1. Historischer Literaturüberblick	1
1.2. Morphologische Differenzierung und Verbreitung von Rabenkrähen, Nebel- krähen und deren Hybriden	3
1.3. Problemstellung	6
2. Untersuchungsgebiet, Material und Methode	
2.1. Untersuchungsgebiet	9
2.2. Material und Methoden	
2.2.1. Beobachtungsdaten	11
2.2.2. Fang und Herkunftsort der Unter- suchungstiere	13
2.2.3. Reifmethode für die morphologischen Merkmale	15
2.2.4. Blutabnahme	18
2.2.5. Muskelentnahme	18
2.2.6. Elektrophorese	18
3. Ergebnisse	
3.1.1. Kartographische Darstellung der Verbreitung von Rabenkrähe, Nebel- krähe und Hybriden	24

3.1.2. Relative Häufigkeit der Hybriden und der Raben- und Nebelkrähen in der Hybridzone.....	Seite 36
3.2. Ergebnisse der Messungen äußerer morphologischer Merkmale von Raben- krähe, Nebelkrähe und Hybriden.....	42
3.3. Elektrophoretische Phänotypen.....	44
3.4. Populationsgenetisches Modell zur Erklärung des Hybridgürtels zwischen Raben- und Nebelkrähen	
3.4.1. Einleitung und Voraussetzungen.....	54
3.4.2. Mathematische Ausführung.....	59
4. Diskussion	
4.1. Vergleich der Ergebnisse mit faunisti- schen Untersuchungen des Hybrid- gürtels, sowie Diskussion über die Fertilität der Hybriden und deren Anteil im Mischgebiet	63
4.2. Diskussion der morphologischen und biochemischen Merkmale.....	70
4.3. Diskussion des populationsgenetischen Modells.....	76
4.4. Allgemeine Diskussion.....	80
Literaturverzeichnis.....	84

1. Einleitung

1.1. Historischer Literaturüberblick

Hybridzonen bei Vögeln sind weltweit bekannt (HAFFER 1974, MEISE 1975, MOORE 1977, MOREAU 1966, VUILLEUMIER 1977). Allein in der paläarktischen Ornithofauna bilden derzeit 43 Arten 72 Mischgebiete mit circa 95 Bastardpopulationen (MEISE 1975).

In der ornithologischen und populationsgenetischen Literatur existiert schon ungefähr 150 Jahre lang das Problem der Hybridisierung zwischen Rabenkrähe (*Corvus corone corone* L.) und Nebelkrähe (*Corvus corone cornix* L.), die in der neueren ornithologischen Literatur zum conspezifischen Formenkreis Aaskrähe (*Corvus corone* L.) zusammengefaßt werden.

In seiner Naturgeschichte der Vögel Deutschlands diskutiert NAUMANN (1822) die Vereinigung von Nebelkrähe und Rabenkrähe zu einer Art.

Andererseits versuchte NATHUSIUS (1874) anhand eines geographisch weitgestreuten Materials den "Nachweis des Speciesunterschiedes von *Corvus corone* und *Corvus cornix*, und ihrer häufigen Verbastardirung an den Eischalen".

THIENEMANN (1896) gibt die Färbung der Jungen eines Paares, bestehend aus Rabenkrähe und Nebelkrähe, aus Mitteldeutschland an, MARSCHALL & PELZELN (1882) von Niederösterreich. STENHOUSE (1925) berichtet von ähnlichen Beobachtungen in Schottland. HARTERT (1910) versuchte erstmals großräumige Verbreitungsgebiete der verschiedenen Aaskrähen anzugeben. 1928 erschien die umfassende Arbeit von MEISE, welche durch die genaue geographische Festlegung der gesamteuropäischen Hybridzone, allen zukünftigen Untersuchungen als Grundlage diente. In dieser Publikation sind umfangreiche faunistische Angaben des vorigen Jahrhunderts verwertet. Auf morphologische Unterschiede zwischen Aaskrähen einer Population aus Norddeutschland macht zum erstenmal KLEINSCHMIDT (1938) aufmerksam. STEINIGER (1950) versuchte anhand einer Rückkreuzung (Rabenkrähe x Mischling) aus einem Gebiet an der Grenze zwischen Dänemark und Deutschland die Vererbung der Gefiederfärbung zu klären. RICHTER (1958) führte Untersuchungen an einer Aaskrähenpopulation in Mittelmecklenburg durch. Er erhob den Anteil verschiedener Färbungstypen in einer Mischpopulation und verglich einige morphologische Messungen. BÄHRMANN (1960)

geht in zwei Arbeiten an einer Mischpopulation in Sachsen auf Größenunterschiede und Färbungsverhältnisse ein. Körpergröße bei Altersklassen von Raben- und Nebelkrähe untersuchte FOCKE (1966) bei Bremen. Ein brütendes Rabenkrähenpaar in Rumänien fand STANESCU (1966). DUBOIS (1974) beobachtete ein Paar aus Rabenkrähe und Nebelkrähe in der Bretagne. Aus Schottland berichtet COOK (1975) über eine räumliche Verschiebung der Hybridzone, und PICOZZI (1976) führt Ergebnisse verschiedener Kreuzungen im Mischgebiet an. WARNCKE (1968) gibt die Farbaufteilung einer Rückkreuzung (Rabenkrähe x Mischling) aus Mittelfranken an und NOTHDURFT (1976) fand übersommernde Nebelkrähen und Hybriden in Oberschwaben vor.

Trotz dieser zahlreichen Untersuchungen und theoretischer Überlegungen von HARTERT (1910), MEISE (1928, 1975), PEUS (1941), VAURIE (1954), BAUER (1958), MAYR (1963, 1970), THOMPSON (1964), SHORT (1969) und SELANDER (1971) bleibt das Problem des zeitlichen Bestehens der Hybridzone offen.

1.2. Morphologische Differenzierung und Verbreitung von Rabenkrähen, Nebelkrähen und deren Hybriden

Die beiden Aaskrähenformen können durch ihre verschiedene Gefiederfärbung leicht auseinander gehalten werden.

Bei der adulten Nebelkrähe sind Kopf, vordere Halsseiten, Kehle, Kropf, Flügel, Schwanz und Schenkelbefiederung schwarz. Der übrige Körper erscheint grau. Rabenkrähen zeichnen sich durch reinschwarzes Gefieder aus.

Das Verbreitungsgebiet (s. Abb. 1) der Rabenkrähe erstreckt sich über England, das südliche und zentrale Schottland, in Europa nördlich bis Schleswig Holstein und östlich bis zur Elbe.

In der Tschechoslowakei besiedeln Rabenkrähen nur die westlichsten Gebiete, ungefähr bis zur Linie Prag - Budweis. In Österreich verläuft die Ostgrenze durch Niederösterreich, Steiermark und Kärnten. ISSEL & STEINBACHER (1956) bestätigen, daß Rabenkrähen in Norditalien bis in die Täler südlich der Alpen vorkommen. Nebelkrähen leben in Irland, im Norden Schottlands, in Skandinavien, östlich der Rabenkrähenverbreitung in Mitteleuropa, in Italien und im östlichen Europa. Dieses Verteilungsmuster fand MEISE (1928) vor. Wo beide Areale aneinanderstoßen, besteht eine Hybridzone. Diese wird charakterisiert durch

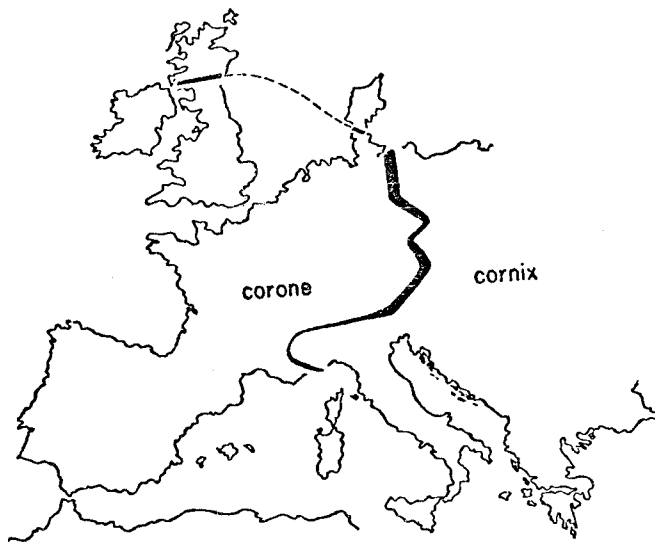


Abb. 1: Verlauf der Hybridzone zwischen Raben- und Nebelkrähe in Europa (nach MEISE 1928 aus MAYR 1963).

Mischlinge, deren Gefiederfärbung alle Übergänge zwischen Raben- und Nebelkrähe aufweist. In der Literatur finden sich widersprüchliche Angaben über die Breite der Hybridzone (MEISE 1928, NIETHAMMER 1937, DOBZHANSKY 1942, RICHTER 1958, BERNDT & MEISE 1966, MELDE 1969), die Fertilität der Hybriden (STENHOUSE 1925, MEISE 1928, HINTUS 1928, STEINIGER 1950, GRAY 1958, BERNDT & MEISE 1958, BIHMANN 1960, THOMPSON 1964, PICCOZZI 1976) und den Hybridenteil im

Mischgebiet (NEISE 1928, STEINIGER 1950, RICHTER 1958, BYHRMANN 1960, PICOZZI 1976).

1.3. Problemstellung

Bis jetzt gibt es noch keine zwingende Erklärung für die Ausdehnung und Beständigkeit der Hybridzone und für die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Aaskrähenformen im Mischgebiet.

Dieser Fragenkomplex ist eng verknüpft mit dem Problem der Artentstehung nach sekundärem Kontakt (vgl. MEISE 1928, PEUS 1941, SALOMONSEN 1931, MILLER 1955, MAYR 1942, 1963, 1970, SIBLEY 1957, BIGELOW 1965, SHORT 1969, 1972, SELANDER 1971, AMADON & SHORT 1976, MOORE 1977, ENDLER 1977).

Entweder führt verminderte Fertilität der Hybriden zur Ausbildung von Kreuzungsbarrieren und weiter zur Artbildung von Raben- und Nebelkrähe oder die Hybriden dienen bei gleicher Fertilität als "Brücke" für den Genfluß zwischen den Ausgangsformen, wobei eine einheitliche Population entstehen müßte. Trotz dieser Postulate muß aber hier eine andere Erklärung gesucht werden wegen des Alters und wegen der Stabilität der Hybridzone zwischen Raben- und Nebelkrähe.

Folgende Probleme sind vorrangig zu behandeln:

Wie drückt sich die Variabilität der Hybriden aus?

Wieviele und welche Merkmale erscheinen gegenüber den beiden Ausgangsformen verändert?

Wie weit ist deren Differenzierung fortgeschritten?

Wie sind die Mischlinge in der Hybridzone verteilt und in welcher zahlenmäßigen Relation stehen sie dort zu den reinen Typen?

Wie breit ist die Zone, wo Hybriden entstehen?

Ändern sich Breite und Lage der Hybridzone regional?

Findet zufällige Paarung statt, oder können Raben- und Nebelkrähe einander unterscheiden?

Liegt senkrecht zur Hybridzone ein meßbarer ökologischer Gradient vor, sodaß Raben- und Nebelkrähe an verschiedene Umweltbedingungen angepaßt sein könnten?

Für einen populationsgenetischen Ansatz, wie er hier versucht werden soll, ist es besonders wichtig, Parameter für das Ausmaß des Genflusses in einer Population zu erfassen. Als Maß dazu dienen Angaben über die Abwanderung von Alt- und Jungvögeln und der Grad der Wahrscheinlichkeit, daß Jungvögel an gleicher Stelle wie ihre

Eltern brüten.

Um diese Fragen in einer natürlichen Population annähernd zu klären, waren zunächst die faunistischen Angaben von MEISE (1928) im Untersuchungsgebiet Niederösterreich zu überprüfen.

Freilandbeobachtungen während aller Jahreszeiten sollten weiterhin Aufschluß über Beziehungen der Krähen zueinander geben.

An gefangenen Tieren waren morphologische Merkmale zu messen. Elektrophoretische Untersuchungen des Blutserums und einiger Muskelenzyme sollten schließlich die Erhebung weiterer Merkmale ermöglichen, um so das Ausmaß der Variabilität abschätzen zu können.

Da Züchtungsexperimente bei Aaskrähen noch nie gelangen (vgl. HEINROTH 1924) und zeitlich zu aufwendig wären, mußten sich Angaben über die Fertilität der Hybriden auch hier nur auf die Literatur und Beobachtungen während der Brutzeit stützen.

Ziel der faunistischen und experimentellen Erhebungen sollte sein, die Grundlagen für ein populationsgenetisches Modell nach MAY et al. (1975) und ENDLER (1977) zu erarbeiten.

Dieses Modell versucht unter realistischen Voraussetzungen die derzeitige Lage und Stabilität des Hybridgürtels zu erklären.

2.1. Untersuchungsgebiet

Beobachtungen zur Abgrenzung des Hybridgürtels wurden in Niederösterreich, im nördlichen Burgenland und in östlichen Randgebieten des Mühlviertels durchgeführt. Alle untersuchten Tiere stammen aus diesem Gebiet (vgl. Abb. 2).

geographische Länge: $14^{\circ}20'$ - $17^{\circ}10'$ O Greenwich

Breite: $49^{\circ}01'$ - $47^{\circ}25'$

Das Untersuchungsgebiet läßt sich charakterisieren durch Regionen mit wärmeren Sommern (Weinviertel, Alpenvorland), kühleren Sommern (Waldviertel) und pannonisch-europäischem Übergangsklima (Wiener Becken, östliches Weinviertel). Subalpine Bereiche und Hochgebirgsklima finden sich im südlichsten Teil von Niederösterreich. Danach richten sich auch weitgehend die Vegetationsverhältnisse. Wiener Becken, Marchfeld, nördliches Burgenland und Teile des Tullner Feldes (ca. 120 - 260 m Seehöhe) stehen unter pannonischem

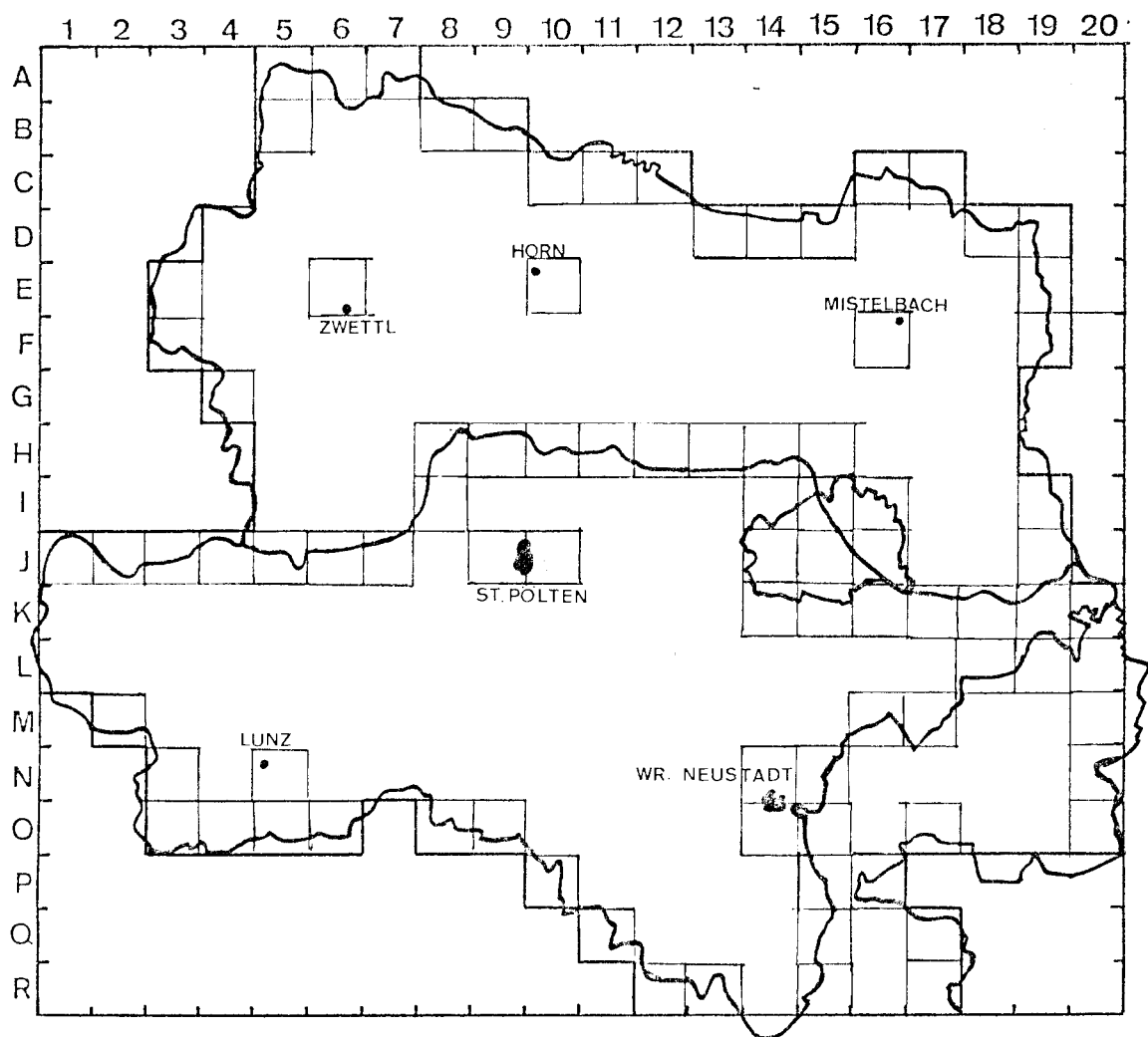


Abb. 2: Übersichtskarte des Untersuchungsgebietes.

Zur Orientierung ist der 10 x 10 km Raster teilweise eingetragen.

Einfluß. Von ca. 200 - 400 m Seehöhe reicht die pannonische Hügelstufe (Weinviertel, Hainburger Berge). Die mitteleuropäische Hügelstufe umfaßt das Alpenvorland (200 - 400 m). Waldviertel, Wiener Wald, Bucklige Welt und niedere Teile der Kalkvoralpen liegen in der mitteleuropäischen montanen Mischwaldstufe (bis ca. 700 m). Höhere Lagen im Waldviertel und in den Kalkvoralpen werden der hochmontanen Buchen- Tannen - Fichten- Mischwaldzone zugeteilt (bis ca. 1000 m). Subalpine Fichtenwälder und Zwergstrauchstufe kommen nur in den höheren Erhebungen der Kalkalpen vor. Alpenvorland, Tullner Feld, Marchfeld, große Flächen des Weinviertel und des Wiener Beckens werden durch Ackerbau genützt.

2.2. Material und Methoden

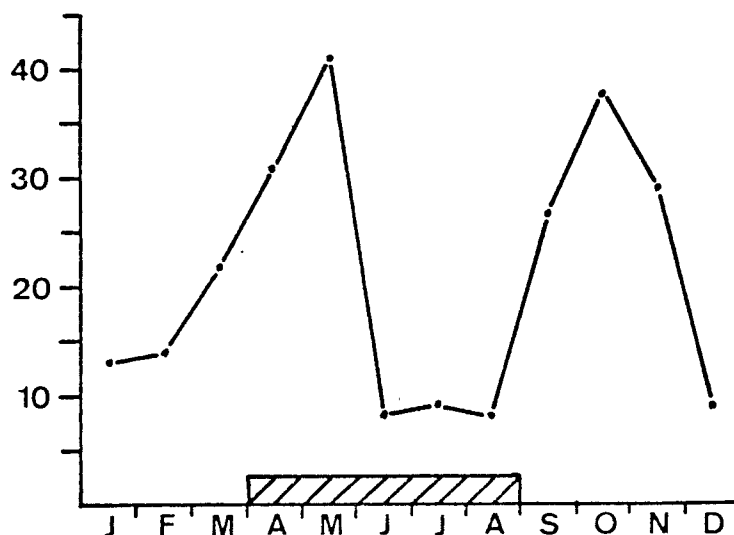
2.2.1. Beobachtungsdaten

Seit 1966 liegen protokollierte Angaben über ca. 5500 Individuen von 251 Beobachtungstagen vor. Zwei Drittel der Beobachtungen stammen von mir selbst.

85 % der Daten konzentrieren sich auf den Zeitraum von 1975 bis 1978, 50 % davon auf die Jahre 1977 und 1978. Bei Wanderungen, Auto- und Bahnfahrten wurden, meist mit dem Feldstecher (7 x 42), fünf Färbungsklassen unterschieden.

Nebelkrähe (Typ 1), nebelkrähenähnlicher (Typ 2), rabenkrähenähnlicher (Typ 4), intermediärer (Typ 3) Hybrid und Rabenkrähe (Typ 5) sind im Freiland gut auseinanderzuhalten (vgl. FICOZZI 1976, BÄHRMANN 1960, RICHTER 1958). Die jahreszeitliche Verteilung der Beobachtungen (s. Abb. 3) ist unregelmäßig, weil alle Zufallsbeobachtungen mitgewertet wurden.

Abb. 3: Jahreszeitliche Verteilung der Beobachtungen



Protokolle enthalten möglichst folgende Angaben: Ort, Datum, Zeit, Wetter, Alter, Biotop, Verhalten, Anzahl, Relation der 5 Färbungsklassen. Um die Lage der Hybridzone kartographisch festzuhalten, verwendete ich einen Raster, der das Untersuchungsgebiet in 10 x 10 km Quadrate einteilt. Dadurch können quantitative Vergleiche anschaulich dargestellt werden (vgl. BERTHOLD, BEZZEL, THIELOCKE 1974). Wegen der punktmäßigen Protokollierung aller Beobachtungen kann auch jederzeit in einen anderen Raster übertragen werden.

2.2.2. Fang und Herkunftsort der Untersuchungstiere

Um Blut und Muskelgewebe für elektrophoretische Untersuchungen zu erhalten, müssen die Tiere lebend oder mit noch nicht geronnenem Blut zur Verfügung stehen. Da Aaskröhen in Niederösterreich nicht zum jagdbaren Wild zählen, dürfen sie uneingeschränkt erlegt werden. Nach zeitraubenden Versuchen, diese scheuen und Distanz haltenden Vögel zu schießen, versuchte ich eine andere Methode, lebende Vögel zu erhalten.

Krähenmassenfallen (BUB 1967, KEIL 1967), die bei einigen Jägern in Verwendung stehen, brachten die gewünschten Erfolge. Die gefangenen Vögel wurden zur Untersuchung möglichst schnell ins Labor gebracht oder in einer Voliere (5 x 3 x 2.5. m) zur Beobachtung und für weitere Versuche gehalten.

Gmünd ($48^{\circ}46'$ / $14^{\circ}59'$): 2 Rabenkrähen jg.

Rust im Tullner Feld ($48^{\circ}18'$ / $15^{\circ}56'$):

1 Nebelkrähe jg.

1 Hybrid 2, jg.

2 "- 3, jg.

2 Rabenkrähen (1 jg.,
1 ad.)

St.Veit/Gölsen ($48^{\circ}02'$ / $15^{\circ}40'$):

1 Hybrid 4, Nestling

Wien ($48^{\circ}12'$ / $16^{\circ}20'$): 1 Nebelkrähe, jg.

4 Hybriden 2 (3 jg.,
1 ad.)

4 "- 3, jg.

4 "- 4, jg.

Schwarzbau/Steinfeld ($47^{\circ}44'$ / $16^{\circ}10'$):

1 Hybrid 2, jg.

Stang/Bucklige Welt ($47^{\circ}32'$ / $16^{\circ}18'$):

24 Nebelkrähen (19 jg.,
5 ad.)

3 Hybride 3, ad.

1 "- 3, jg.

5 "- 4, jg.

Kirchschlag/Bucklige Welt (s.Stang):

8 Nebelkrähen, jg.

1 Hybrid 2, jg.

2 "- 3, jg.

2 "- 4, jg.

6 Rabenkrähen (5 jg.,
1 ad.)

Breitenbuch/Bucklige Welt (47°38' / 16°17'):

9 Nebelkrähen (7 jg.,
1 ad.)

5 Hybriden 2 (4 jg., 1 ad.)

5 Rabenkrähen, jg.

Seewinkel (47°45' / 16°50'):

1 Nebelkrähe (Nestling)

2.2.3. Meßmethode für die morphologischen Merkmale

Zehn Maße wurden zum Vergleich herangezogen:

Tarsometatarsus: Die Länge zwischen den Gelenkansätzen wird mit einer Schublehre gemessen (linkes Bein).

Krallenspanne: Der linke Fuß wird auf ein Meßbrett mit Millimetereinteilung gestellt, so-
daß Vorderzehe und Hinterzehe in einer Ebene
liegen. Das Maß stellt die Distanz zwischen
Krallenspitze der mittleren Vorderzehe und
Krallenspitze der Hinterzehe dar.

Die Zehenspanne wird ebenso abgenommen. Sie er-
streckt sich zwischen den Krallenansätzen der
mittleren Vorderzehe und der Hinterzehe bei
aufliegendem Fuß.

Krallenlängen der mittleren Vorderzehe und Hinter-
zehe werden mit der Schublehre vermessen.
Meßpunkte sind die Krallenspitze und der An-
satz der Kralle auf der Zehenoberseite.

Flügelänge: Der Flügel wird leicht an das Meß-
brett angedrückt und der Abstand zwischen Flügel-
bug und distalem Ende der Handschwinge abge-
lesen.

Schwanzlänge: Ein senkrecht aus dem Meßbrett
ragender Stift wird zwischen die Schwanzfedern
geschoben bis er die Haut am Federansatz er-
reicht. Von diesem Punkt bis zum distalen Ende
der längsten Schwanzfeder ergibt das Maß.

3 Schnabelmaße werden mit der Schublehre abge-
nommen:

- 1) Entfernung zwischen Schnabelgelenk und Schnabelspitze
- 2) Entfernung zwischen dem proximalen Rand des Nasenloches und der Schnabelspitze
- 3) Schnabelhöhe beim distalen Rand des Nasenloches

Das Gewicht der Vögel wurde nicht bestimmt, weil die Vögel in der Falle künstlich angefüttert wurden. Aus dem gleichen Grund verzichtete ich auf Magenanalysen.

Aus der Rachenfärbung läßt sich zwischen adulten (dunkel) und juvenilen (hell) Vögeln unterscheiden (RICHTER 1958, FOCKE 1966). Auch die Brauntönung des Gefieders deutet auf noch nicht adulte Vögel hin (s. NIETHAMMER 1937). Stichprobenweise untersuchte ich auch das Geschlecht durch Sektion der Gonaden.

Das Datenmaterial wurde einer multiplen Diskriminanzanalyse unterzogen, um Merkmale zu werten und Rabenkrähe, Nebelkrähe und Hybriden aufzutrennen. LEISLER & WINKLER (1978) erzielten mit dieser mathematischen Methode gute Resultate bei Sylviiden.

2.2.4. Blutabnahme

Die Krähen werden im Labor mit Essigäther betäubt, bis die Muskeln entspannt sind. Cirka 20 ml Blut wird durch Funktion direkt aus dem Herz entnommen und nach der Gerinnung drei Minuten lang zentrifugiert. Das Serum wird von den Blutzellen abgesaugt und tiefgefroren zu Bearbeitung aufbewahrt.

2.2.5. Muskelentnahme

Die Tötung der Krähen erfolgt durch Essigäther. Mit einem sterilen Skalpell wird vom Oberschenkel ein ca. 0.5 cm³ großes Muskelstück abgetrennt und sofort tiefgefroren.

2.2.6. Elektrophorese

Die Auftrennung der Serumproteine erfolgt durch vertikale Acrylamidgel - Diskelektrophorese, weil diese schärfere Banden hervorbringt als die früher übliche Stärkegelelektrophorese (vgl. TUNNER 1973, ALLEN & MAURER 1974).

Das diskontinuierliche Acrylamidgel setzt sich aus einem 2.5 % Sammelgel und einem 7.5 % Trenngel zusammen.

Sammelgel: 1 N HCl.....60 ml
Tris.....10 g
Bis.....6.24 g
Acrylamid.....25 g
ad 1 l Aqua dest.

Trenngel: 1 N HCl.....60 ml
Tris.....45.4 g
Bis.....1.92 g
Acrylamid.....75 g
ad 1 l Aqua dest.

Eine genaue Beschreibung der Chemikalien erfolgt
im Anhang an die Methode.

Die Lösungen werden gefiltert und können gekühlt
einige Wochen aufbewahrt werden. Zur Lösung wird
als Polymerisationsaktivator eine Ammoniumper-
sulfatlösung (1.4 g/ 100 ml H₂O) und Tetramethyl-
äthylendiamin (TEMED: 10 Tropfen / 50 ml) bei-
gefügt.

Als Puffersystem dient ein Tris-Glycin-Puffer,
pH 8.5:

Pufferlösung: Tris.....28.8 g
Glycin.....138 g
ad 2400 ml Aqua dest. (zum Gebrauch
1 : 10 verdünnt)

Eine Probe enthält 10 Mikroliter reines Serum.
Die Zugabe einer 0.32 M Sucroslösung (Serum -
Sucrose 1 : 2) verbessert die Schärfe der Bänder.
Die angelegte Spannung wird bei den Versuchen
zwischen 100 und 300 Volt bei 35 bis 100 mAmpere
variiert. Danach richtet sich auch die Zeit der
Auftrennung (40 bis 140 Minuten).

Um die Wanderungsweite zu erkennen, läuft eine
Standard Hämoglobinlösung mit.

Die Färbelösung besteht aus Methanol, Eisessig
und Wasser (5 : 1 : 5) und dem Farbstoff Amido-
schwarz. Die gleiche Lösung ohne Farbstoff dient
zur Entfärbung und Aufbewahrung der Gele.

Die Untersuchung der Muskelenzyme Lactatdehydro-
genase (LDH), Malatdehydrogenase (MDH) erfolgt
durch horizontale Stärkegelelektrophorese.

Diese Methode findet bei taxonomischen und
systematischen Fragen seit 1957 (HUNTER &
MARKERT) allgemeine Anerkennung. Eine Zusammen-
fassung verschiedener Techniken geben SHAW &
PRASAD (1970).

Zusammensetzung des Gels:

Stärkegel 12 % :

Stärke.....42.0 g

konz.Elektroden-

puffer.....23.38 ml

ad 350 ml Aqua dest.

Elektrodenpuffer: Tris - Citrat, pH 7

Tris.....98.1 g

Zitronensäure...54.2 g

ad 6000 ml Aqua dest.

Für die Untersuchung werden kleine Muskelstücke
zusammen mit 2 Tropfen Aqua dest. zerrieben.

Dieses Homogenisat wird mittels Filterpapier am
Gel aufgetragen.

Die Auftrennung erfolgt bei 130 bis 160 V und
10 bis 30 mAmpere. Sie ist nach cirka 4 Stunden
beendet.

Die Darstellung der Enzyme erfolgt durch Zugabe
des spezifischen Substrates, das im Substrat-
puffer gelöst ist.

Substratpuffer: Tris - HCl, pH 8

Tris.....12.1 g

HCl.....zur Einstellung auf pH 8

ad 1000 ml Aqua dest.

Substratlösung für Lactatdehydrogenase:

In 10 ml Substratpuffer sind gelöst

Lactat 5 M.....400 mikro l

NAD.....10 mg

KCN.....5 mg

MTT.....0.1 ml (40 mg/l)

PMS.....0.2 mg

Substratlösung für Malatdehydrogenase:

In 10 ml Substratpuffer sind gelöst

Malat DL, 2 M.....1.5 ml (3.5 g/10 ml Aqua dest.)

NAD.....18 mg

MTT.....0.1 ml

PMS.....0.2 mg

10 ml einer aufgekochten Agarlösung (1 g Agar / 50 ml Aqua dest.), die der Substratlösung beigemischt werden, binden das Substrat gleichmäßig an die Geloberfläche.

Bei einer Inkubationstemperatur von ca. 35° C werden schon nach wenigen Minuten Enzymreaktionen in Form von Bändern oder Flecken sichtbar.

Beschreibung der Chemikalien:

Tris....Tris(hydroxymethyl)-aminomethan zur

Analyse bzw. Aminomethylidinitrimethanol

$C_4H_{11}NO_3$ (Fa. Merck)

Bis.....N,N'-Methylen-diacrylamid zur Synthese

$C_7H_{10}N_2O_2$ (Fa. Merck)

Acrylamid.... C_3H_5NO zur Synthese (Fa. Merck)

Ammoniumpersulfat: Ammoniumperoxodisulfat zur

Analyse, $(NH_4)_2S_2O_8$ (Fa. Merck)

TEMED....N,N,N',N'-Tetramethyläthylendiamin zur

Synthese, $C_6H_{16}N_2$ (Fa. Merck)

Citrat: Citronensäure-1-hydrat, $C_6H_8O_7 \cdot H_2O$

Lactat: Natriumlactatlösung, 50 % rein (Fa. Merck)

Malat: Malat DL, 2 M, Dinatriumsalz, $C_4H_4Na_2O_5$

(Fa. Merck)

NAD....Triphosphopyridin Nucleotid, Coenzym II

aus Hefe, beta-NAD (Fa. Sigma)

MTT....(3-(4,5-Dimethyl Thiazolyl-2)-2,5-diphenyl

Tetrazolium Bromid) (Fa. Sigma)

PMS....5-Methylphenaziniummethylsulfat (Fa. Merck)

Stärke: Electrostarch Co., Madison, Wis.

3.. Ergebnisse

3.1.1.. Kartographische Darstellung der Verbreitung von Rabenkrähe, Nebelkrähe und Hybriden

Der 10 x 10 km Raster im Untersuchungsgebiet umfaßt 247 Quadrate, wovon aus 135 (55 %) Daten vorliegen. Die Anzahl der Beobachtungen pro Planquadrat variiert stark, weil es für mich technisch nicht möglich war, alle Gebiete regelmäßig zu erfassen (s. Abb. 4). Bei einer Kontrollfahrt im Juli 1978 zeichnete ich auch die Planquadrate, wo keine Krähen von mir gesehen wurden, ein (Nullprobe). In der Karte sind diese Gebiete durch Schrägstriche gekennzeichnet. Rechnet man außerdem die Fläche des Neusiedler Sees und die Gebirgsanteile im Süden dazu, wo kaum Krähen vorkommen, ergibt sich eine Bedeckung des Untersuchungsgebietes von über 70 %.

In einem 20 x 20 km Raster sind 76 % der Fläche erfaßt, nur Randgebiete bleiben offen.

Die einzelnen Beobachtungspunkte sind in Karte 1 punktförmig festgehalten, um eine Gesamtübersicht zu vermitteln. Durch die Fragestellung bedingt, wurde besonderer Wert auf die Gebiete in

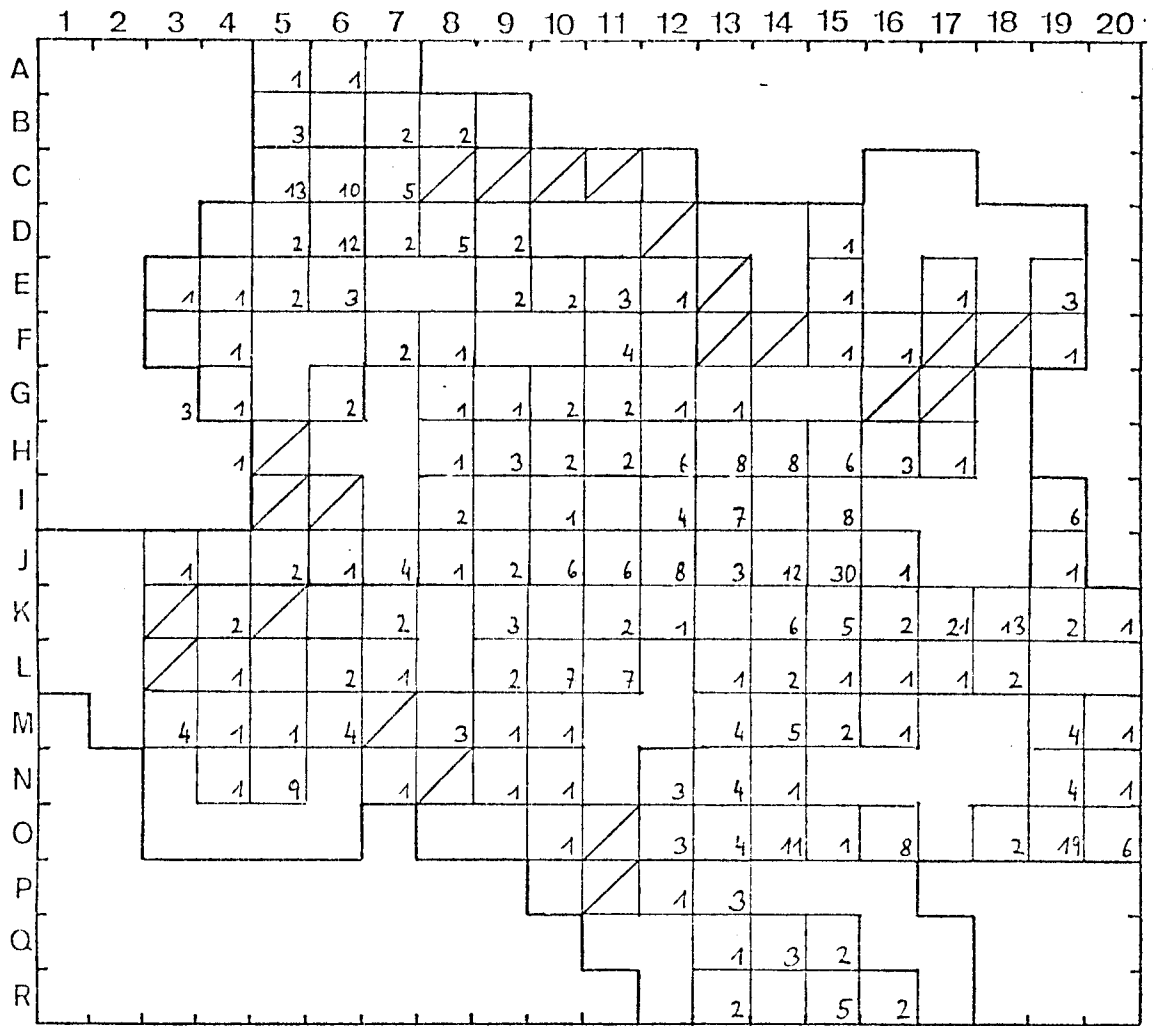


Abb. 4: 10 x 10 km Raster. Anzahl der Beobachtungstage pro Planquadrat. Schrägstriche bedeuten keine Beobachtung bei einer Kontrollfahrt im Juli 1978.

der Hybridzone gelegt.

In Abb. 5 und 6 gehen alle Beobachtungsdaten ein.

Ergebnisse der erfaßten Planquadrante beziehen sich hier nur auf die Anwesenheit auf der Probe-
fläche (qualitativ):

nur Rabenkrähe	35 %	der erfaßten Planquadr.	
nur Nebelkrähe	17 %	"	
Hybriden	39 %	"	
Rabenkr. + Nebelkr.	8 %	"	47 %

Diese Angaben zeigen die flächenmäßigen Anteile der Krähen, sagen aber nichts über die Häufigkeit von Rabenkrähen, Nebelkrähen und Hybriden aus.

Die Hybridzone erstreckt sich vom nördlichen Waldviertel südöstlich zum Tullner Feld und zum östlich angrenzenden Wiener Wald, ändert ihren Verlauf in Richtung Süden, wo sie das Wiener Becken umfaßt und ungefähr zwischen Semmering und Wechsel die Grenze zur Steiermark erreicht. Aus Abb. 5 und 6 ist ersichtlich, daß einzelne Nebelkrähen bzw. Rabenkrähen und Mischlinge

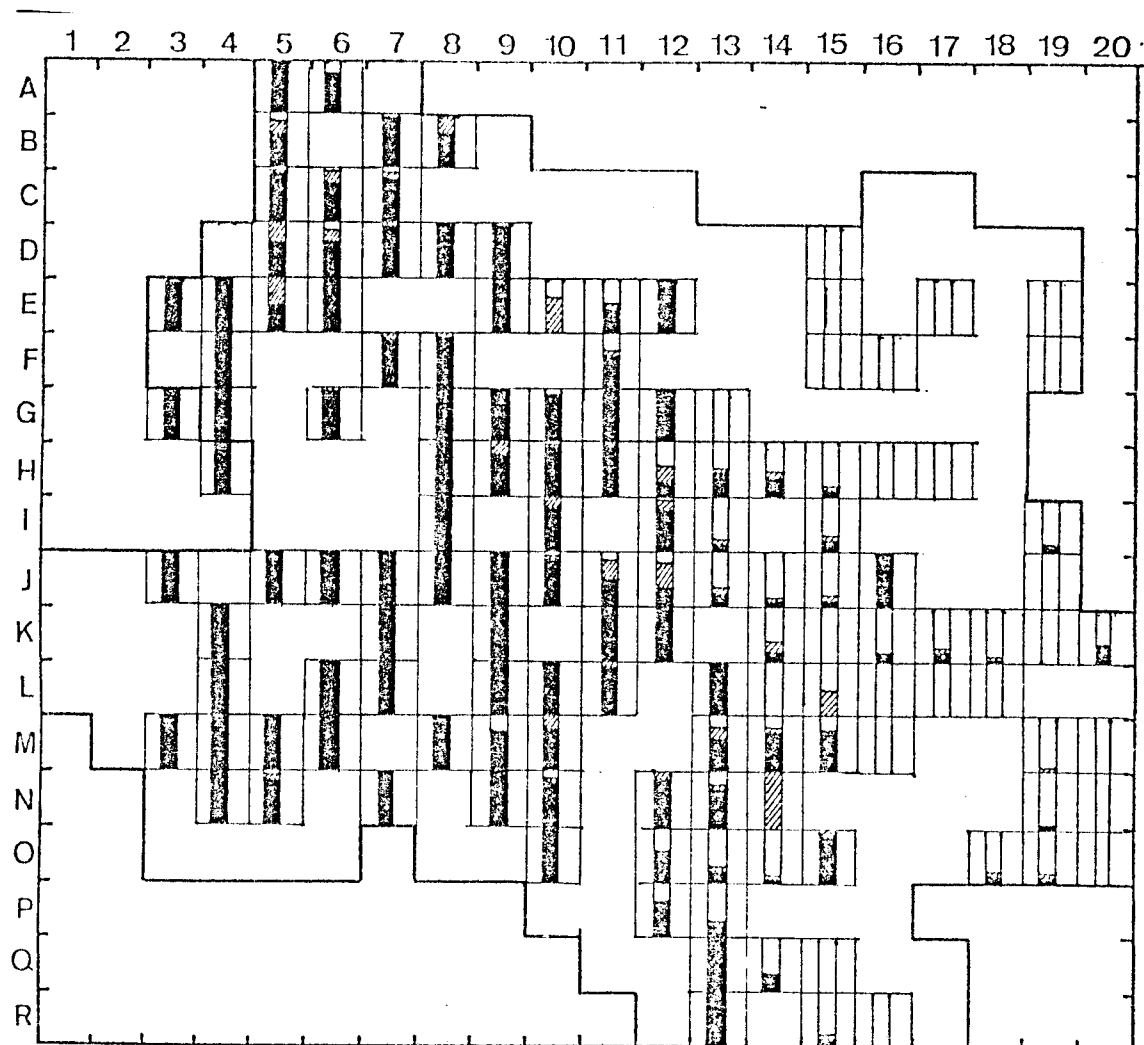


Abb. 5: 10 x 10 km Raster. Verteilung von Rabenkrähe, Nebelkrähe und Hybriden anhand aller Beobachtungsdaten. Schwarz: Rabenkr., weiß: Nebelkr., schraffiert: Hybriden. In den Säulen sind die prozentuellen Anteile der 3 Typen aufgetragen.

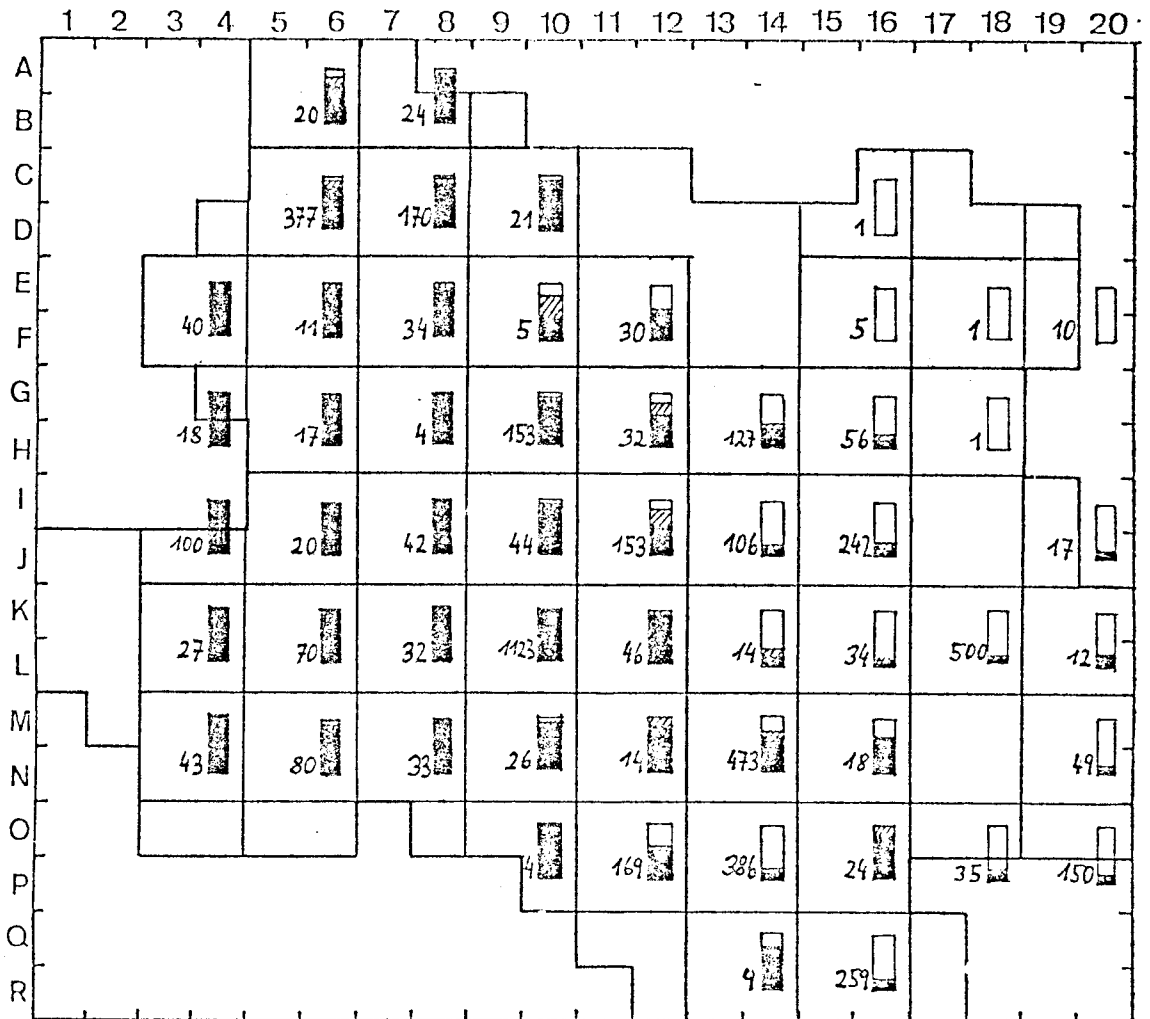


Abb. 6: 20 x 20 km Raster. Verteilung von Raben-
krähe, Nebelkr. und Hybriden anhand aller
Beobachtungsdaten. Die Zahlen bedeuten die
Summe der beobachteten Individuen. Sonst wie
Abb. 5.

außerhalb ihres geschlossenen Verbreitungsgebietes vorkommen.

Um dieses Problem zu klären, trennte ich die Daten nach Sommer- und Wintervorkommen (s. Abb. 7 bis 10). Als "Sommer" wählte ich die Zeit von April bis August. In dieser Zeit brüten die Krähen oder bilden einen Familienverband mit den Jungen und sind deshalb äußerst ortsgebunden. Ein anderes Auswahlkriterium war das relativ solitäre Verhalten während dieser Periode. Aaskrähen werden in Mitteleuropa als Strichvögel bezeichnet, die nur kurze, ungerichtete Wanderungen ausführen. Krähenschwärme konnte ich hauptsächlich zwischen September und März beobachten. Eine Fehlerquelle bilden die herumstreifenden Nichtbrüter.

Der grundsätzliche Verlauf und die Ausdehnung der Hybridzone ändern sich während "Sommer" und "Winter" nicht. (s. Abb. 11).

In beiden Jahresabschnitten kommen vereinzelt Rabenkrähen im Nebelkrähengebiet und umgekehrt vor, bzw. Hybriden im geschlossenen Verbreitungsgebiet von Raben- und Nebelkrähe.

Drei Beobachtungen fallen besonders auf:

- 1) Nebelkrähen und ein Hybrid in Lunz am See
- 2) Rabenkrähen im Marchfeld und Rabenkrähen

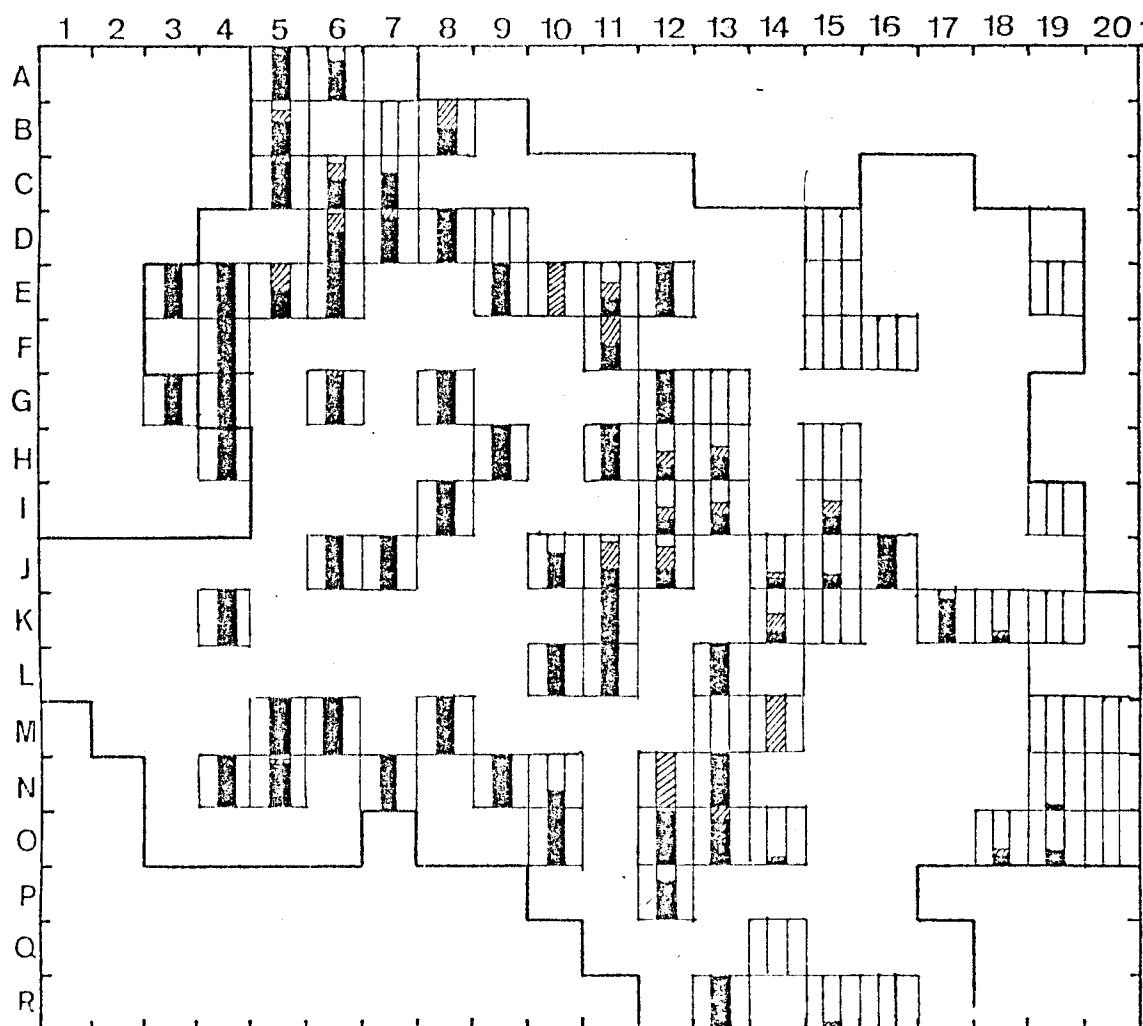


Abb. 7: 10 x 10 km Raster. Verteilung von Raben-
krähe, Nebelkr. und Hybriden zwischen April
und August. Sonst wie Abb. 5.

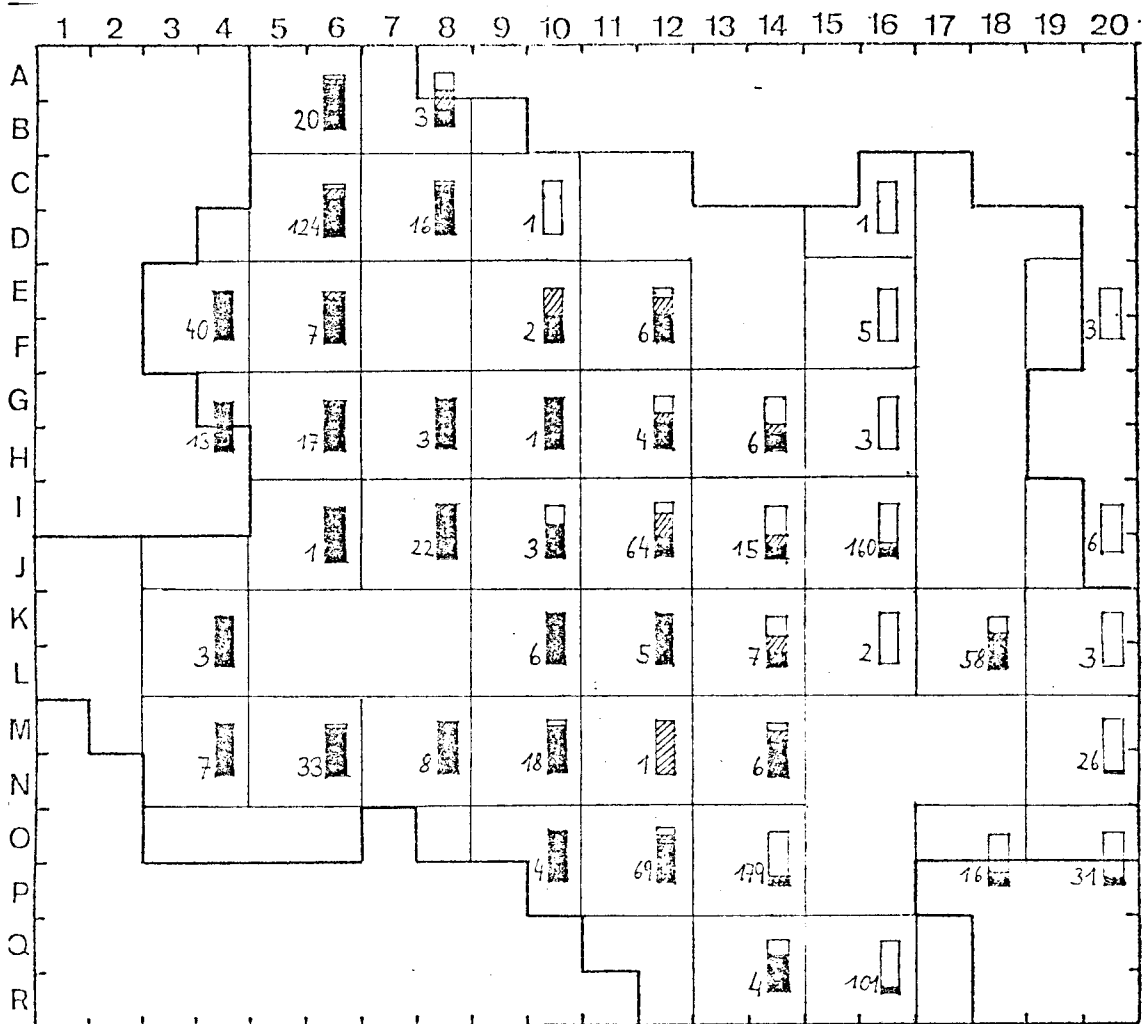


Abb. 8: 20 x 20 km Raster. Verteilung von Raben-
krähe, Nebelkrähe und Hybriden zwischen April
und August. Sonst. wie Abb. 6.

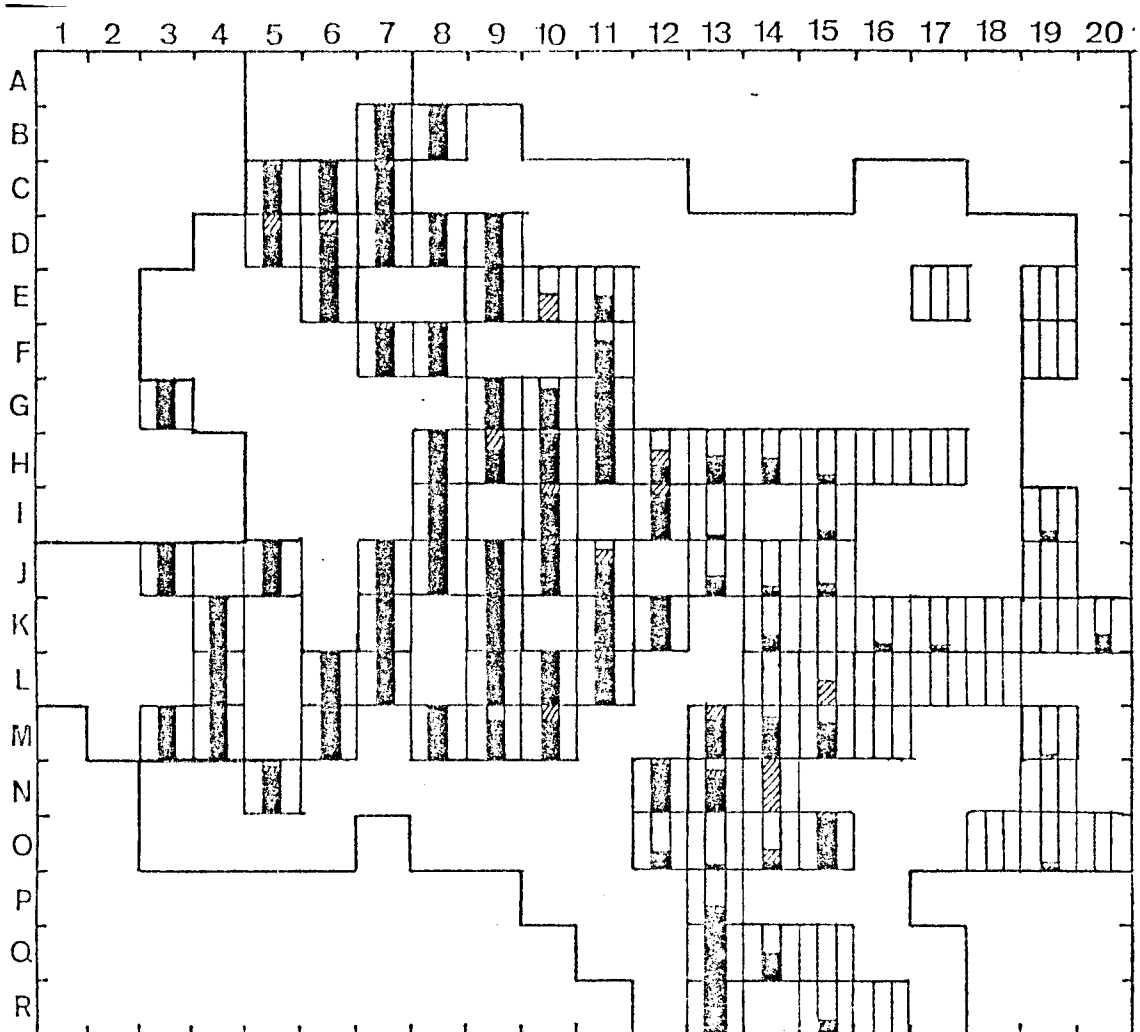


Abb. 9: 10 x 10 km Raster. Verteilung von Rabenkrähe, Nebelkrähe und Hybriden zwischen Sept. und März. Sonst. wie Abb. 5.

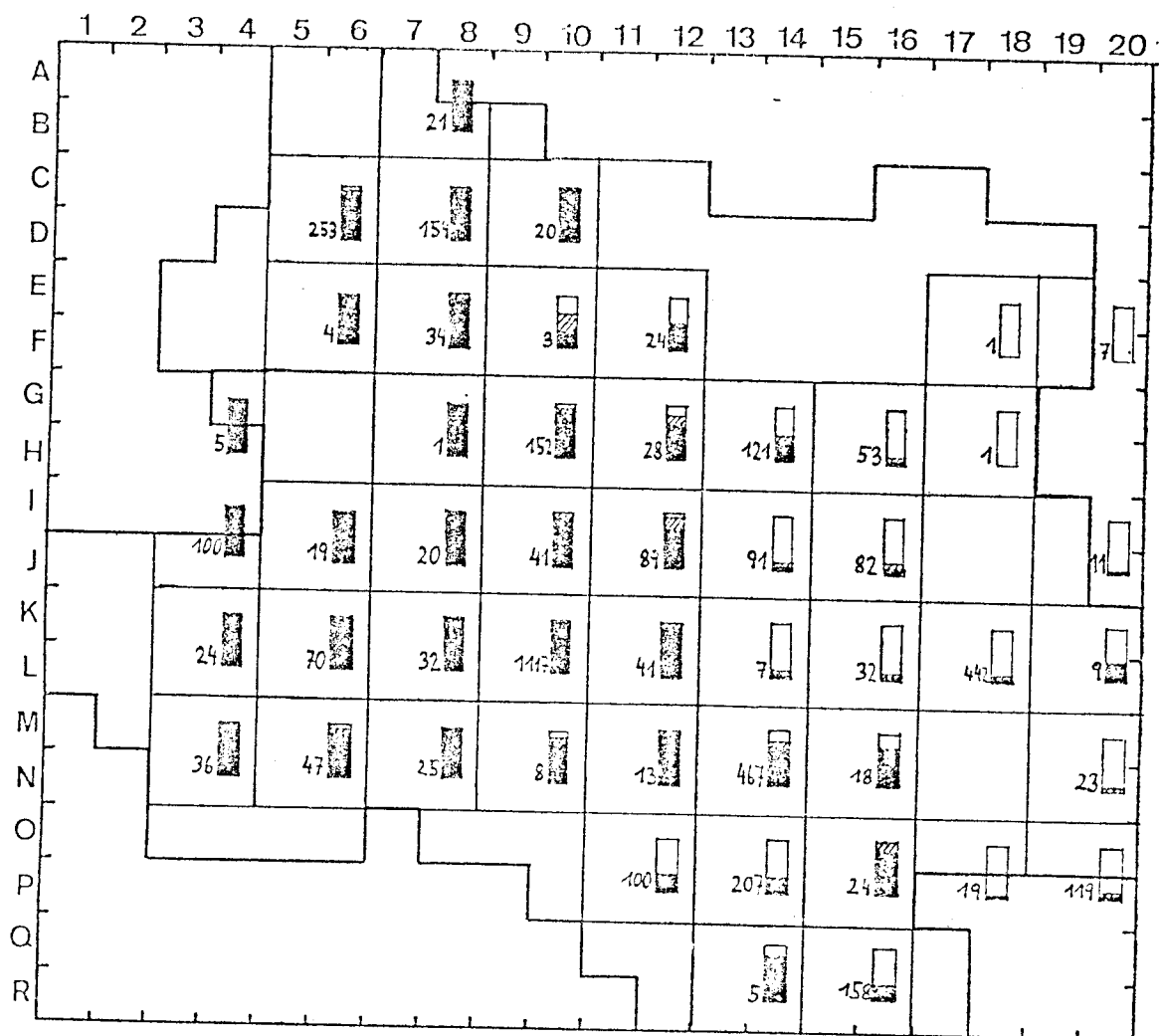


Abb. 10: 20 x 20 km Raster. Verteilung von Raben-
krähe, Nebelkrähe und Hybriden zwischen Sept.
und März. Sonst wie Abb. 6.

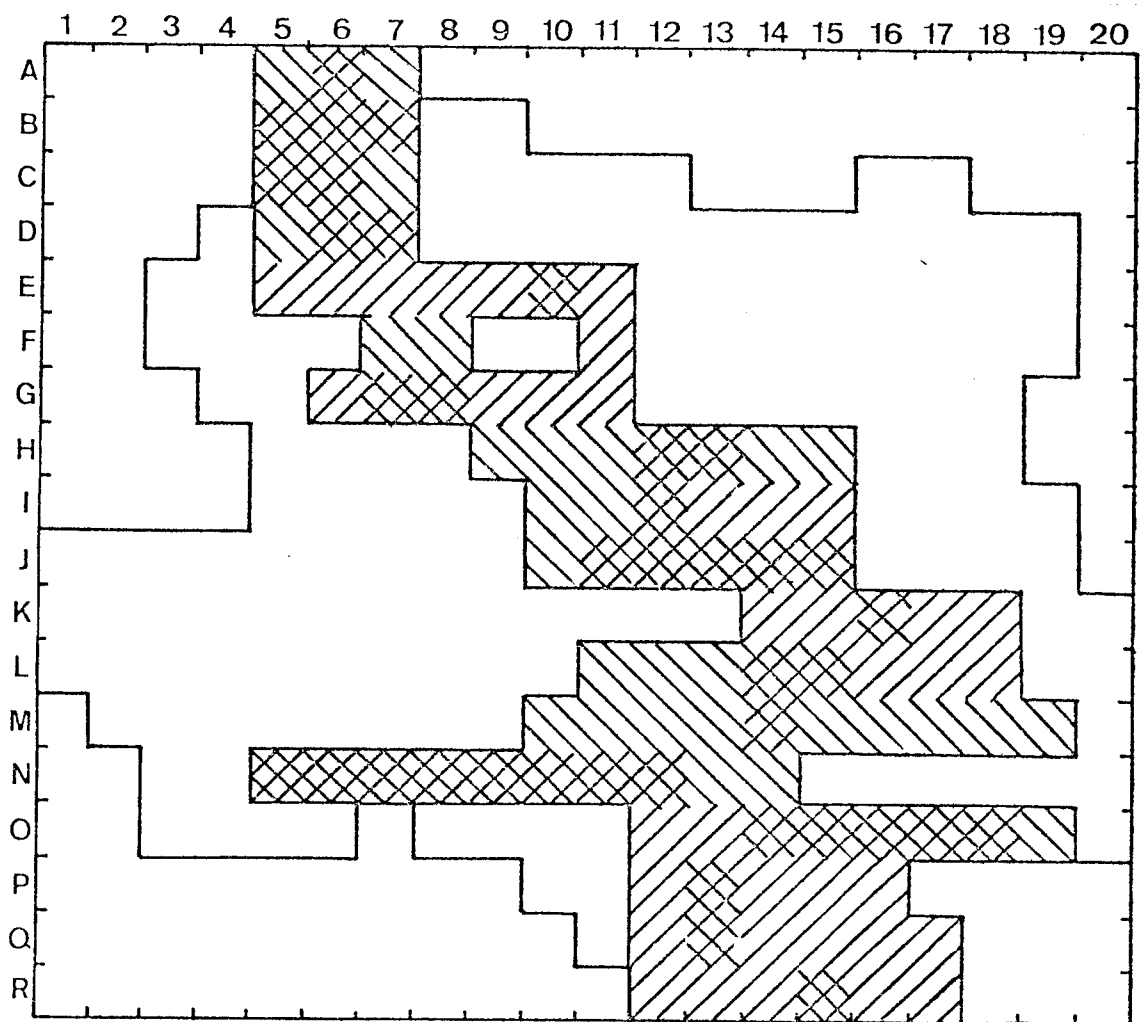


Abb. 11: 10 x 10 km Raster. Hybridzone.

Flanquadrante mit westlichstem und östlichstem
Hybridenvorkommen sind verbunden. /// April bis
August, \\ September bis März.

und Hybriden in den Donauauen östlich von Wien
3) Rabenkrähen und Hybriden östlich des Neusiedler
Sees

Das Donautal mit seinen Auwäldern stellt eine natürliche geographische und ökologische Einheit dar. Hier unternehmen die Krähen entlang eines für sie geeigneten Biotops ausnahmsweise größere "kanalisierte" Ortsveränderungen.

Vom Neusiedler See - Gebiet sind nur brütende Nebelkrähen bekannt. Rabenkrähen und Hybriden stellen wahrscheinlich herumstreifende Nichtbrüter dar.

Südlich der Donau kommen Nebelkrähen und Hybriden entlang von Tälern (Höllental, Triestingtal, Traisental) in von Rabenkrähen dominierten Gebieten vor. Aber es sind keine abgetrennten Vorkommen.

Nur Lunz am See bildet eine Ausnahme. 1976, 1977 und 1978 waren vereinzelt Nebelkrähen und ein Hybrid in Lunz zu sehen. 1977 meldete mir Dr. Jungwirt sogar ein Mischpaar aus Rabenkrähe und Nebelkrähe. Erst ca. 40 km weiter östlich wurden die nächsten Nebelkrähen beobachtet. Diese Distanz ist für Vögel nicht sehr groß; trotzdem

ist dieses isolierte Vorkommen weiter zu untersuchen.

Der Hybridgürtel ist abgesehen von den oben erwähnten Ausnahmen nirgends breiter als 100 km, eher enger (s. Abb. 11).

3.1.2. Relative Häufigkeit der Hybriden und der Raben- und Nebelkrähen in der Hybridzone

5511 Aaskrähendaten liegen vor. Davon sind 61 % Rabenkrähen, 35 % Nebelkrähen und nur 4 % Hybriden. Bemerkenswert ist, daß sogar auf den kleinen Flächeneinheiten (10 x 10 km Quadrate) mit einer Ausnahme (s. Abb. 5: N/14, nur 1 Beobachtung) nie Hybriden allein vorkommen, sondern immer in Gemeinschaft mit Rabenkrähen, Nebelkrähen oder beiden.

Aus der Summe der beobachteten Krähen pro Planquadrat errechnete ich die Prozentanteile der Hybriden, Raben- und Nebelkrähen, die in den Abbildungen als Blockdiagramme dargestellt sind. Je mehr Individuen in die Auswertung eingegangen sind umso wahrscheinlicher erscheinen auch die ermittelten Dominanzverhältnisse.

Zu deren Überprüfung dienten mir Angaben aus Wien über mehrer Jahre hinweg.

Dieses Planquadrat liegt an der östlichen Grenze der Rabenkrähenverbreitung. Abb. 12 zeigt, daß die Relation bei Beobachtung vieler Individuen konstant bleibt, wenn alle Aaskrähentypen berücksichtigt werden und seltene Hybriden nicht überbewertet werden.

Ein Vergleich der Quadrate, aus denen Sommer- und Winterdaten vorliegen, ergibt folgendes: Es ändern sich nur die Prozentverhältnisse von Rabenkrähen, Nebelkrähen und Hybriden in der Mischzone. Der Anteil der Hybriden beträgt maximal 10 Prozent.

Zieht man zur Berechnung nur die Quadrate heran, in denen Hybriden gesehen wurden, ändert sich die Relation ebenfalls nicht. Sogar in der Mischzone beträgt der Anteil der Hybriden nur 7 Prozent, während Raben- und Nebelkrähen dominieren.

Starke prozentuelle Hybridanteile in den einzelnen Planquadraten und wenige Beobachtungen stehen überall in Zusammenhang.

Die Verteilung der drei Hybridtypen 2 bis 4 (s. Einleitung S.12) im Mischgebiet, weist keine besondere Regelmäßigkeit auf (s. Abb.13).

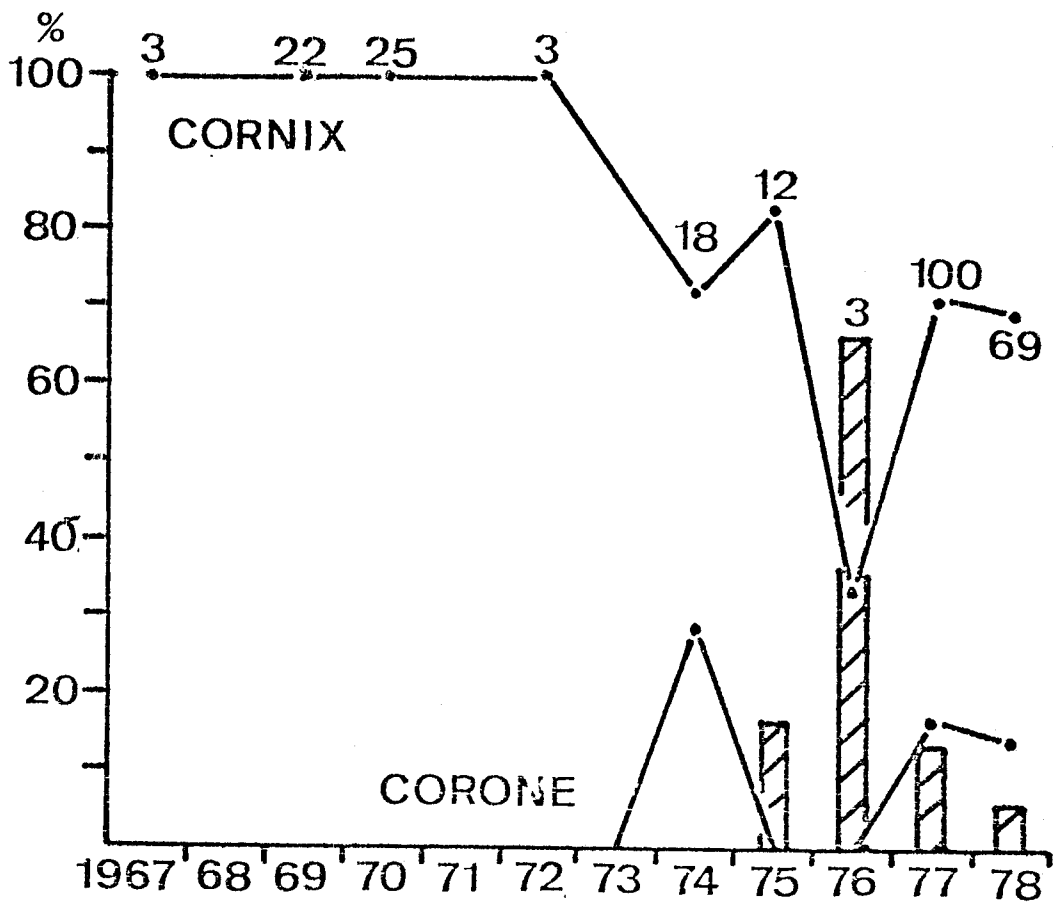


Abb. 12: Auszug aus Flanguadrat IJ/15,16 (Wien).

Prozentanteile von Rabenkr., Nebelkr. und Hybriden (Schraffiert) von 1967 bis 1978. Die Zahlen bedeuten die Summe der beobachteten Individuen.

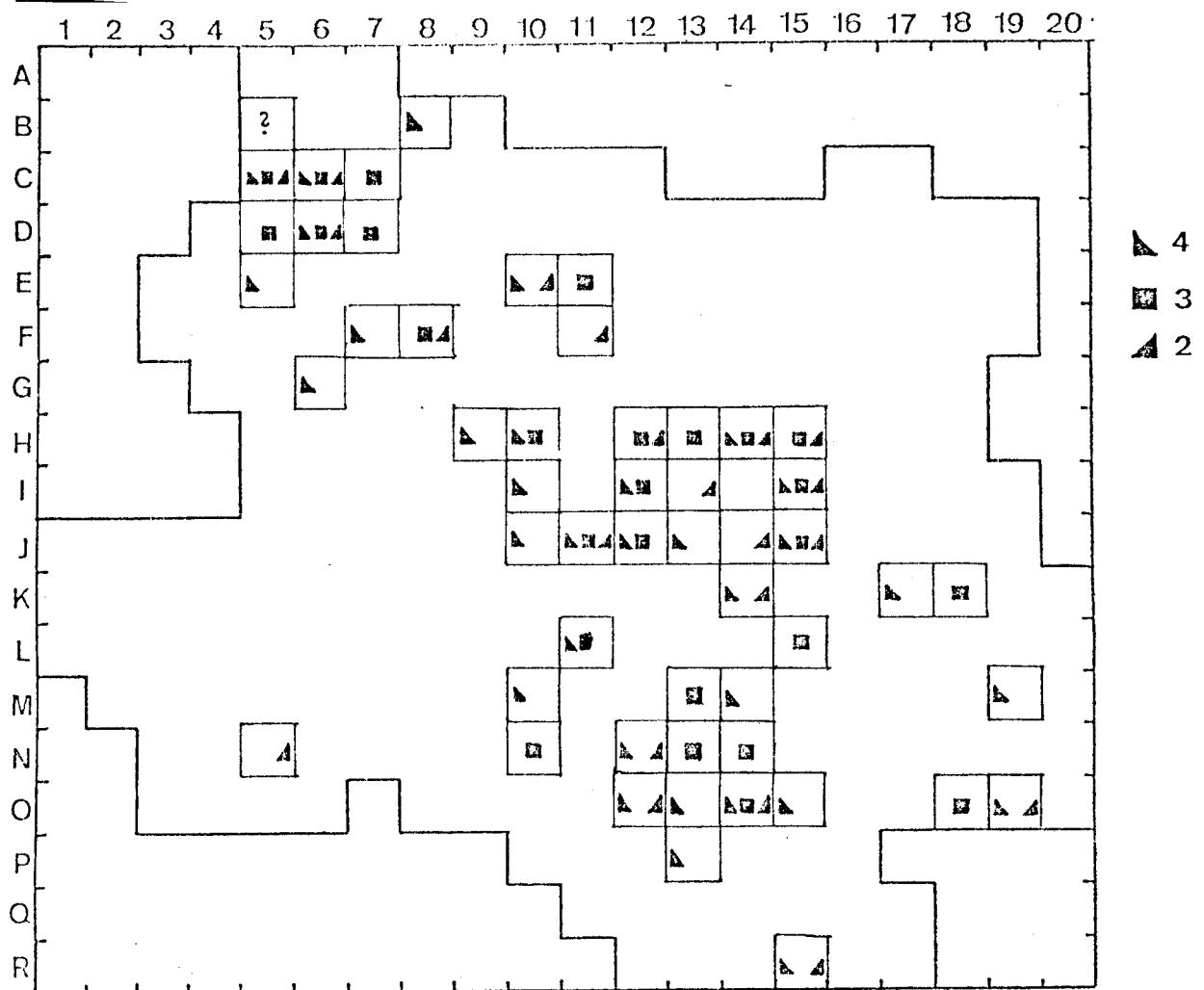


Abb. 13: 10 x 10 km Raster. Verteilung der Hybrid-
typen 2 - 4 anhand aller Beobachtungsdaten.
2: nebelkrähenähnlich, 3: intermediär,
4: rabenkrähenähnlich

In 8 Planquadraten kommen alle 3 Typen vor, in 3 nur nebelkrähenähnliche (Typ 2), in 14 nur rabenkrähenähnliche (Typ 4) und in 11 nur intermediäre (Typ 3) Hybriden.

"Krähentrupps" (mehr als 2 Individuen) mit Hybriden habe ich auf die Häufigkeit des Auftretens der Farbtypen (1 - 5) miteinander verglichen und die Häufigkeit als Anzahl der Beobachtungen ausgedrückt (s. Abb. 14).

Abb. 14: Häufigkeit des gemeinsamen Auftretens der 5 Farbtypen in "Krähentrupps" (mehr als 2 Individuen).

1	X				
2	2	5			
3	5	4	7		
4	4	2	4	12	
5	34	4	15	12	X
	1	2	3	4	5

Rabenkrähen und Nebelkrähen, die beiden "ursprünglichen" Formen, werden am häufigsten gemeinsam festgestellt, aber die Krähen realisieren auch alle anderen Möglichkeiten. Auffällig erscheint, daß Rabenkrähen öfters mit Hybriden vorkommen als Nebelkrähen. Dieses Phänomen bedarf weiterer Beobachtungen.

Mischpaare (Rabenkrähe x Nebelkrähe) wurden in Mauer (Wiener Wald, det. A. Grüll), Lunz (det. M. Jungwirt), Kottlinghörmanns (Waldviertel, det. R. Hacker), Langenrohr (Tullner Feld, det. G. Aubrecht) und Roggendorf (bei Eggenburg, det. G. Aubrecht) gebildet. A. Grüll fand ein Brutpaar aus Rabenkrähe und einem Hybriden im Wiener Stadtpark. Leider wurde der Bruterfolg bei keinem dieser Fälle bekannt. Entweder erhielt ich die Nachricht zu spät oder es war unmöglich, die Jungen im Nest festzustellen.

Aus dem Untersuchungsgebiet liegt keine Beobachtung von miteinander brütenden Hybriden vor.

3.2. Ergebnisse der Messungen äußerer morphologischer Merkmale von Rabenkrähe, Nebelkrähe und Hybriden

Rabenkrähen, Nebelkrähen und Hybriden werden nach ihrer Gefiederfärbung bestimmt. Junge Krähen sind an der hellen Rachenfärbung erkennbar.

Individuen, die zur Berechnung herangezogen werden:

Nebelkrähe adult	11	Gruppe 1
Nebelkrähe jung	28	Gruppe 2
Rabenkrähe adult	3	Gruppe 3
Rabenkrähe jung	8	Gruppe 4
Hybriden adult	6	Gruppe 5
Hybriden jung	19	Gruppe 6

Die multiple Diskriminanzanalyse berücksichtigt in diesem Fall 10 Körpermerkmale (s. Methode).

1. Vergleich der morphologischen Merkmale:

Gruppe 1 - 4, Hybriden sind nicht einbezogen; eine Trennung erfolgt zwischen jungen Rabenkrähen und adulten Nebelkrähen. Alle anderen überschneiden sich in weiten Bereichen.

2. Vergleich:

Gruppe 1 - 6, alle Gruppen gehen in die Berechnung ein. Hybriden liegen weitgehend im Variationsbereich der Raben- und Nebelkrähen.

3. Vergleich:

Gruppe 2,4,6; nur junge Krähen werden zum Vergleich herangezogen. Alle drei Gruppen überlappen einander. Die Hybriden liegen weiter im Nebelkrähen- als im Rabenkrähenbereich.

Wertung der Variablen durch F - Test:

Die Merkmale Flügelänge und Schnabellänge (gemessen vom Nasenloch) tragen am besten zur Trennung der Krähentypen bei (Signifikanz bei der Flügelänge: 0.004 % Niveau, Schnabellänge: 0.3 % Niveau). Auch die Schwanzlänge stellt ein signifikantes Maß dar (0.4 % Niveau).

Bei den jungen Krähen liegt der Trennwert bei den zwei Schnabelmaßen (Nasenloch, Schnabelgelenk) und bei der Flügelänge am höchsten (0.2 %, 2 %, 2 % Niveau).

3.3. Elektrophoretische Phänotypen

1) Gesamtserum

untersuchte Individuen:

Rabenkrähen	14
Nebelkrähen	37
Hybriden 2	14
Hybriden 3	7
Hybriden 4	12

In 81 Versuchen wurde jedes Individuum 2 bis 17mal getestet (810 Proben). 5 mikro l, 10 mikro l und 15 mikro l Serum ergab, daß 10 mikro l die besten elektrophoretischen Muster erbrachten. Spannungen bis zu 200 V bei einer Laufzeit von ca. 90 bis 100 Minuten zeigten die schärfsten Auftrennungen.

Elektrophoretisches Serumbild der Aaskrähen:

Abb. 15:

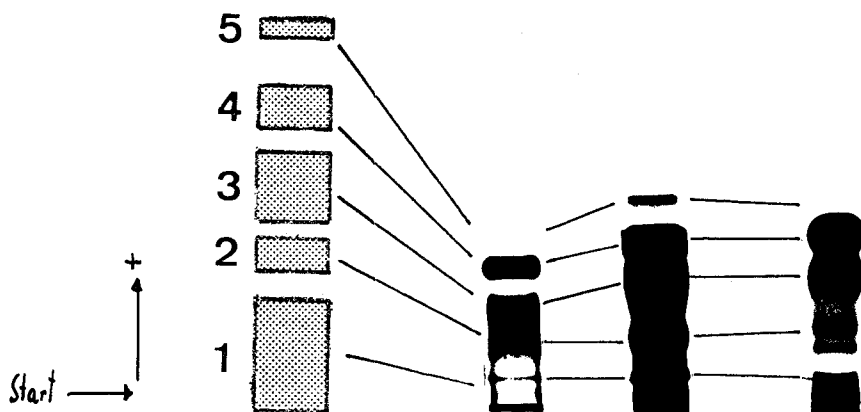


Abb. 15: Bändermuster von 3 verschiedenen Versuchen; links: schematische Einteilung in 5 Zonen

Photos: von links nach rechts Hybrid Typ 4, Nebelkrähe, Hybrid Typ 3. Einander entsprechende Zonen sind durch Striche verbunden.

Zone 1: Die Region dieser Serumproteine umfaßt viele eng beieinander liegende Bänder, die schwer aufzutrennen sind und deswegen für eine Analyse ungeeignet erscheinen.

Zone 2: Die auf halber Strecke zum Albumin (Zone 4) liegende Zone 2, liegt in Form einer langsam und einer schnell wandernden Fraktion vor. Es treten keine Unterschiede zwischen den Krähentypen auf.

Zone 3: Diese Zone besteht offensichtlich aus einer Reihe hintereinander liegender Bänder, die sich auf Grund der relativ hohen Eiweißkonzentration nicht scharf voneinander abgrenzen lassen. Sie zeigt sich bei allen Krähentypen sehr einheitlich.

Zone 4: Das in diesem Bereich liegende Eiweiß ist gegenüber den anderen Serumeiweißen in deutlich höherer Konzentration vorhanden. Entsprechend der Definition des Serumalbumins als 50 % bis mehr des Gesamtserums (vgl. DITTMER 1965), wird diese Zone als Albumin bezeichnet. In der Wanderungsweite des Albuminbandes werden individuelle Unterschiede sichtbar.

Abb. 16:

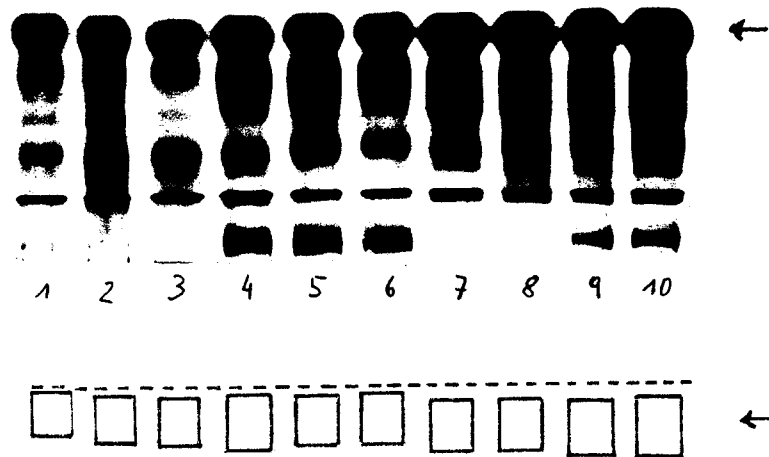


Abbildung 16 zeigt das elektrophoretische Muster des Nebelkrähenserums. Alle Tiere waren juvenil und stammten aus: 1 Breitenbuch, 2 und 3 (ein Individuum) aus Breitenbuch, 4 Kirchschlag,

5 und 6 (ein Individuum) aus Kirchschlag, 7 und 8 (ein Individuum) aus Stang, 9 und 10 (ein Individuum) aus Stang.

Die strichlierte Linie im Schema soll verdeutlichen, daß nicht alle Albuminfraktionen gleich weit wandern.

Spannung: 150 - 180 Volt bei 85 - 70 m Ampere

Laufzeit: 95 Minuten

Abb. 17:

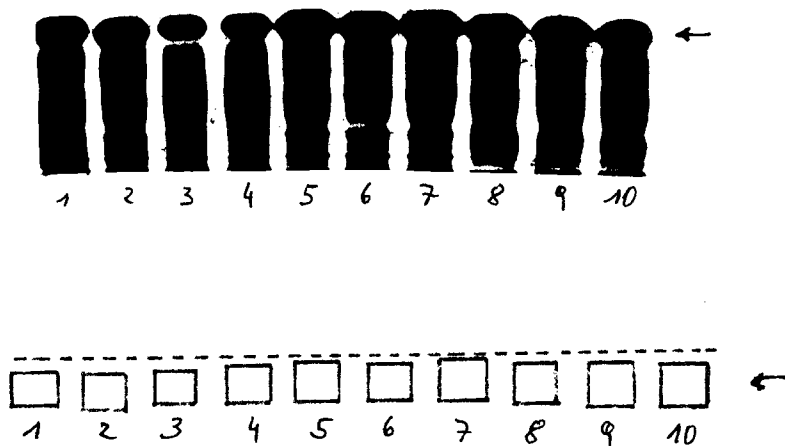


Abbildung 17 zeigt das Muster des Rabenkrühen-serums. Alle Tiere waren juvenil und stammten aus: 1 Breitenbuch, 2 Gmünd, 3 und 4 (ein Individuum) aus Gmünd, 5 Rust, 6 und 7 (ein Individuum) aus Rust, 8 Kirchschlag, 9 und 10 (ein Individuum) aus Kirchschlag.

Spannung: 150 - 160 V bei 100 - 80 m Ampere

Laufzeit: 90 Minuten

Abb. 18:

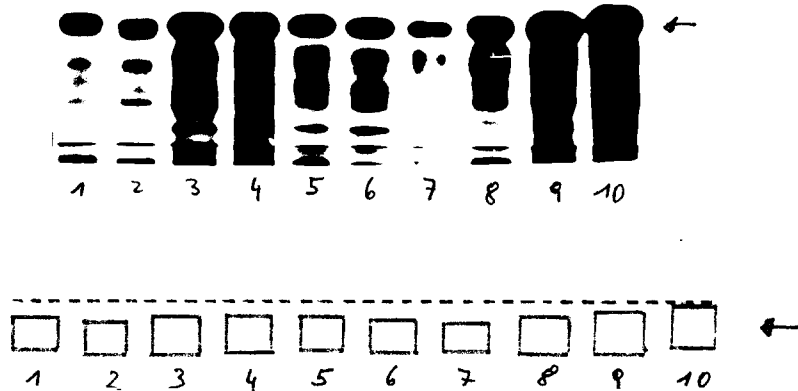


Abbildung 18 zeigt das Muster des Hybridserums.

Außer Individuum 10 befinden sich alle im Juvenil-
stadium und stammen aus:

1, 2 und 3 Rust, 4, 5 und 6 Wien, 7 St.Veit/ Gölsen,
8, 9 und 10 Stang.

Nr. 2, 10.....Typ 2

Nr. 1, 3, 4, 8.....Typ 3

Nr. 5, 6, 7, 9.....Typ 4

Spannung: 150 - 170 V, bei 85 - 70 m Ampere

Laufzeit: 85 Minuten

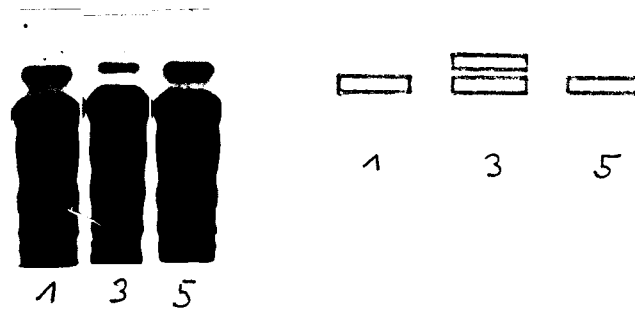
Alle Übergänge zwischen langsam und weit wandern-
der Fraktion können festgestellt werden. Eine

eindeutige Beziehung der Wanderungsweite des Albuminbandes zu Nebelkrähen-, Rabenkrähen- oder Hybridtyp besteht nicht (s. Abb. 16 - 18). Die Lage des Bandes variiert innerhalb der einzelnen Krähentypen. Die Unterschiede liegen offensichtlich auf individueller Ebene und sind nicht typenspezifisch. Die relative Lagebeziehung der Albumine verschiedener Individuen bleibt methodisch unabhängig gleich.

Zone 5: Mindestens ein Prealbuminband ist bei allen Krähentypen (1 - 5) zu finden. Es wird nur bei intensiver Anfärbung sichtbar. Nebelkrähen und Rabenkrähen weisen einheitlich ein Band auf, das bei beiden Typen auch gleich weit wandert (Abb. 19). Die Versuche deuten darauf hin, daß dieses Band aus einer schnelleren und einer langsameren Untereinheit besteht (s. Abb. 20).

Nur bei Hybriden des Typs 3 und 4 kann ein zusätzliches Band vorhanden sein, das deutlich weiter wandert (s. Abb. 19 und 20).

Abb. 19:



Nebelkrähe (1): Stang, juvenil

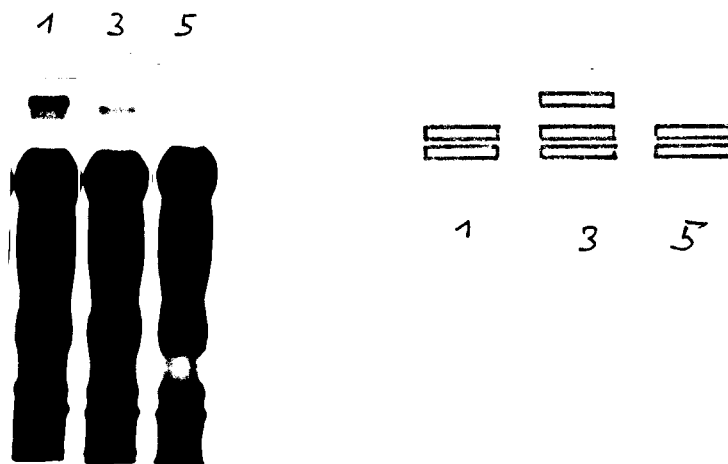
Hybrid Typ 3 (3): Rust, juvenil

Rabenkrähe (5): Gmünd, juvenil

Spannung: 190 Volt bei 100 mAmpere

Laufzeit: 85 Minuten

Abb. 20:



Nebelkrähe (1): Stang, juvenil

Hybrid Typ 3 (3): Wien, juvenil

Rabenkrähe (5): Gmünd, juvenil

Spannung: 200 Volt bei 97 mAmpere

Laufzeit: 90 Minuten

Das Auftreten dieses "Hybridbandes" ist nicht spannungsabhängig (Versuche bei 140 V, 150 V, 190 V, 200 V). Dieses zusätzliche Prealbuminband, das weder bei Rabenkrähe noch bei Nebelkrähe auftrat, konnte allerdings nicht bei allen Hybriden nachgewiesen werden. Nur 6 von 33 Hybriden (18 %) zeigen das "Hybridband". Davon gehören 4 Individuen zum intermediären Typ (3) und 2 zum rabenkrähen-ähnlichen (4).

2) Malatdehydrogenase (MDH) - Stärkegelelektrophorese

In 5 Versuchen (Färbungsreaktion positiv) wurden 50 Proben von 30 Individuen untersucht.

Nebelkrähen: 5 aus Breitenbuch, 4 aus Kirchsschlag

Rabenkrähen: 5 aus "-", 1 aus "-"

Hybriden 2: 6 aus "-"

Hybriden 3: 2 aus Kirchs Schlag, 2 aus Rust, 1 aus
Wien, 1 aus Stang

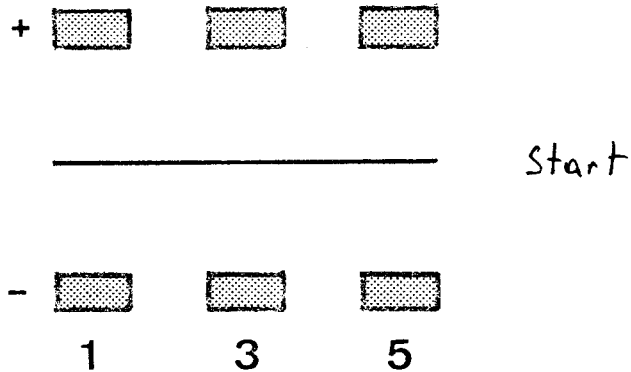
Saatkrähen: 3 aus Breitenbuch

Ein kathodisches und ein anodisches Band treten auf (Abb. 21). Zwischen den Krähentypen besteht kein Unterschied, auch nicht in Hinsicht auf Saatkrähen.

Abb. 21:

Elektrophoretisches

Muster



Spannung: variiert zwischen 130 bis 160 V

Laufzeit: 230 - 265 Minuten

3) Lactatdehydrogenase (LDH) - Stärkegelelektroph.

In 6 Versuchen (positive Färbungsreaktion) wurden
60 Proben von 21 Individuen untersucht.

Nebelkrähen: 3 aus Breitenbuch, 1 aus Kirchschlag

Rabenkrähen: 4 aus "-", 1 aus "-"

Hybriden 2: 2 aus "-"

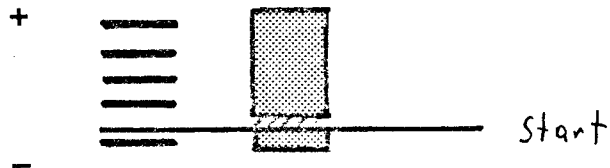
Hybriden 3: 2 aus Kirchschlag, 2 aus Rust, 1 aus
Wien, 1 aus Stang

Seetkrähen: 4 aus Breitenbuch

Abb. 22:

Elektrophoretisches

Muster



Die kathodische Fraktion bewegt sich kaum vom Start weg, während die anodische Fraktion weiter wandert (s. Abb. 22). Bei 5 Versuchen zeigten sich nicht weiter auflösbare Flecken (s. Abb. 22 rechts). Bei einem Versuch kamen 4 kathodische und 1 anodisches Band klar zum Vorschein (s. Abb. 22 links, 3 verschiedene Nebelkrähen). Zwischen den Krähentypen konnten keine Unterschiede festgestellt werden, auch nicht in Bezug auf Saatkrahen.

Spannung: variiert zwischen 140 V - 180 V

Laufzeit: 190 - 280 Minuten

3.4. Populationsgenetisches Modell zur Erklärung des Hybridgürtels zwischen Raben- und Nebelkrähen.

3.4.1. Einleitung und Voraussetzungen

Im Hybridgürtel, der zwischen dem Verbreitungsgebiet von Raben- und Nebelkrähe liegt, nimmt der Anteil der Nebelkrähen von Osten nach Westen sprunghaft ab. Reziprok dazu verhält sich der Rabenkrähenanteil.

Es entsteht eine Merkmalsänderung (Gefiederfärbung), die nicht flach verläuft, sondern abgestuft.

Im Vergleich dazu ändern sich Umweltfaktoren, wie Klima, Meereshöhe und Vegetationsverhältnisse nicht so abrupt, sondern klinal.

MAYR (1970) bezeichnet die Hybridzone zwischen Raben- und Nebelkrähe als alt und beständig, findet aber keine Erklärung dafür.

Ein mathematisches Modell nach ENDLER (1973, 1977) und MAY et al. (1975) bezieht sich auf einige bekannte Faktoren und soll zur Lösung dieses Problems beitragen.

Erklärung der Parameter:

w: Breite der Hybridzone

Meine Ergebnisse weisen auf eine Breite von ca. 100 km hin (vgl. MEISE 1928, RICHTER 1958, DOBZHANSKY 1942, BERNDT-MEISE 1966).

Setzt man w mit der Distanz gleich, entlang der sich die Genfrequenz $\hat{p}$ für das Merkmal Gefiederfärbung (meßbar) ändert, werden hier zwei Möglichkeiten berücksichtigt.

- 1) Die Genfrequenz ändert sich innerhalb w von 0 bis 1 (s. Abb. 23).
- 2) Die Genfrequenz ändert sich innerhalb w von 0.2 bis 0.8 (s. Abb. 24).

Fall 2) scheint für natürliche Populationen wahrscheinlicher, weil möglicherweise nicht alle Heterozygoten erkannt werden (ENDLER 1977).

MEISE (1928) verglich Museumsbälge (Berlin) und Freilandbeobachtungen von Hybriden aus der gleichen Mischzone und fand, daß durch Freilandbeobachtungen weniger Hybride festgestellt wurden als anhand der Balgsammlung.

FISHER (1950) errechnete für Fall 1) und 2) numerische Konstanten: $K = 2.4$ für 1) und $K = 1.66$ für 2).

g: Genflußrate

Genfluß wird definiert als "Die Bewegung von Genen und Genkomplexen und deren Einbau in allochthonen Genpools" (ENDLER 1977).

g ist somit der Wahrscheinlichkeitsgrad (0 bis 1) des Austausches zwischen Individuen aus benachbarten Brutgebieten, die wieder Junge erzeugen. Durch die große Standorttreue der Altvögel wird die Wahrscheinlichkeit, daß Jungvögel nicht im Nest, wo sie geschlüpft sind, brüten, relativ groß (vgl. Beringungsdaten von BUSSE 1969, KALSCHREUTER 1970).

Biologisch sinnvolle Variablen sind somit $g = 0.8, 0.9 (0.5, 0.6, 0.7, 1.0)$.

$\bar{x}$: Genflußdistanz

$\bar{x}$ stellt die durchschnittliche Abwanderungsweite vom Geburtsort zum Brutort zwischen zwei aufeinanderfolgenden Generationen dar.

Beringungsergebnisse von BUSSE (1969), KALSCHREUTER (1970), HOLYOAK (1971) und Angaben von WITTENBERG (1968) weisen darauf hin, daß die Abwanderung der Jungvögel ca. 10 km oder weniger weit führt und 90 % der Jungvögel sich innerhalb eines 25 km Radius ansiedeln.

Biologisch sinnvolle Variablen sind somit

$\bar{x} = 10, 15 (20, 25)$ km.

Weitere Faktoren, die berücksichtigt werden müssen, sind die Paarungsverhältnisse und die Abwanderungsrichtung der Jungen.

HEINROTH (1924), MEISE (1928) und MAYR (1970) nehmen zufällige Paarung zwischen den verschiedenen Krähentypen an. Auch meine Beobachtungen von Mischpaaren (Rabenkrähe x Nebelkrähe) weisen darauf hin, daß eine Bevorzugung bei der Paarbildung nicht stattfindet.

Nach Angaben von BUSSE (1969) und KALCHREUTER (1970) ist auch die Abwanderungsrichtung der Jungvögel zufällig verteilt.

Ein Selektionsgradient, der senkrecht zum Hybridgürtel verläuft, erscheint durch die Lage des Hybridgürtels der Aaskrähen und das Zusammentreffen mit anderen Hybridzonen in dieser geographischen Region wahrscheinlich (s. Diskussion). Ich stütze mich dabei auf Angaben von COOK (1975) und MAYR (1970), wonach klimatische Bedingungen und eventuell Höhenstufen als Selektionsfaktoren bei den Aaskrähen in Betracht kommen.

Δ ist ein Maß für die räumliche Selektionsänderung, d.h. für die Distanz, innerhalb der die Fitness der Homozygoten (0 bis 1) als Funktion des Selektionsfaktors s (1 bis 0) ungleich 1 ist (s. Abb. 23, 24).

Die sich kontinuierlich ändernden Umweltverhältnisse und die abgestufte Merkmalsänderung führen zur Annahme, daß w kleiner als Δ ist (stopped gradient model).

b : Anstieg des Selektionsgradienten von 0 bis 1 innerhalb der Distanz Δ ($b = \text{tg } d$, s. Abb. 23, 24)

s : Abstand zwischen b und Δ (s. Abb. 23, 24)

Wenn die Merkmalsfrequenz (Abnahme von Rebekkrähen und Zunahme von Nebelkrähen von Westen nach Osten) symmetrisch verläuft (eigene Ergebnisse s. Abb. 26, vgl. MEISE 1928) und der Selektionsgradient kontinuierlich verläuft, ist die Fitness der Homozygoten im Abstand $\Delta/2$ vom Nullpunkt (Zentrum der Hybridzone) gleich 1 bzw. 0 (s. Abb. 23, 24). b ist ein Faktor dieses Modells, seine tatsächliche Bedeutung soll diskutiert werden.

Das Modell beruht außerdem auf der Annahme, daß die Fitness der Heterozygoten (Hybriden) intermediär ist und kein Merkmal der Gefiederfärbung dominant ist.

3.4.2. Mathematische Ausführung

Formel 1 nach ENDLER (1977):

$$w = K \left(\frac{\bar{x}^2}{b} g \right)^{1/3}$$

bekannte Faktoren: w , $\bar{x}$, g , K

gesuchter Faktor: b

daraus ergibt sich folgende mathematische Umformung:

$$b = \frac{K^3 \bar{x}^2 g}{w^3}$$

Formel 2 nach ENDLER (1977):

$$s = b \Delta$$

ergibt $\Delta = \frac{s}{b}$ ergibt bei Fitness = 0 $s = 1$

daher $\Delta = \frac{1}{b}$

Aus den konkreten Daten ergeben sich folgende
Werte für $\Delta/2$:

Tab. 1:

w = 100

K = 2.4

$\bar{x}$	10	15	20	25
g				
1	362	161	91	58 km
0.9	402	179	101	65
0.8	<u>452</u>	201	113	73
0.7	517	230	129	83
0.6	603	268	151	97
0.5	724	322	181	116

452 s. Abb. 23

Tab. 2:

w = 100

K = 1.66

$\bar{x}$	10	15	20	25
g				
1	1093	486	274	175
0.9	1215	540	304	195
0.8	<u>1367</u>	608	342	219
0.7	1562	694	391	250
0.6	1822	810	456	292
0.5	2186	972	547	350

1367 s. Abb. 24

Abb. 23: schematische Darstellung für den Modellfall $K = 2.4$, $w = 100$, $\bar{x} = 10$, $g = 0.8$
vgl. Tab. 1 ; $b = tg$, $\hat{p}$ ändert sich von 1 bis 0

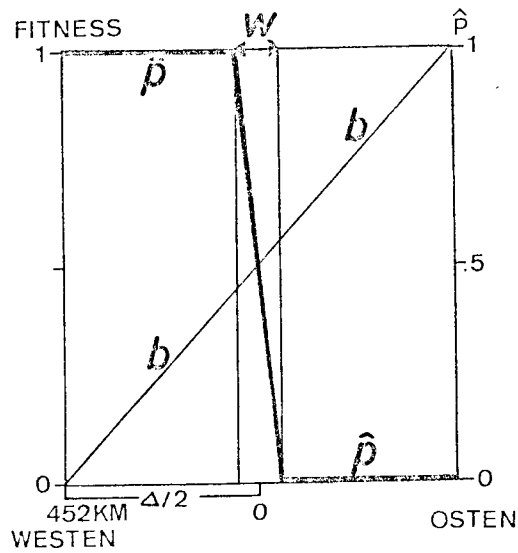
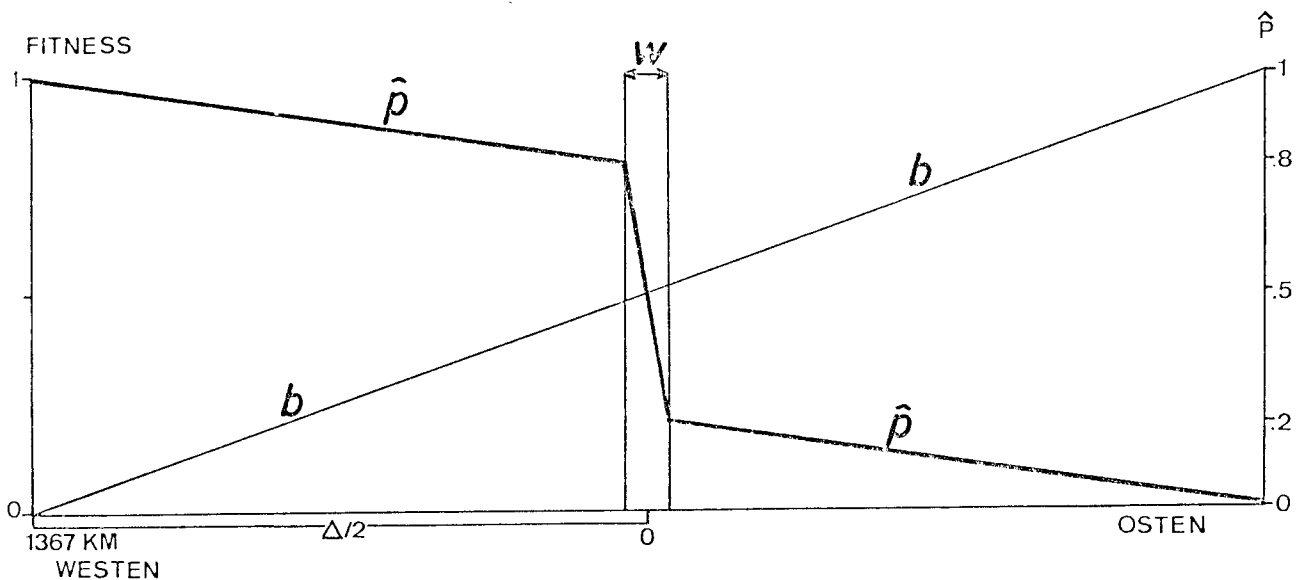


Abb. 24: schematische Darstellung für den Modellfall $K = 1.66$, $w = 100$, $\bar{x} = 10$, $g = 0.8$
vgl. Tab. 2 ; $b = tg$, $\hat{p}$ ändert sich von 0.8 bis 0.2



Die klinale Änderung der $\hat{p}$ - Werte ist im Modell linear dargestellt. Tatsächlich nähern sich die $\hat{p}$ - Werte asymptotisch dem Wert 1 bzw. 0.

Ändert sich die Genfrequenz im Hybridgürtel (100 km) von 0.8 auf 0.2, ergibt sich bei $g = 0.8$ und $\bar{x} = 10$ ein relativ flacher Selektionsgradient ($\Delta = 2734$ km). $\Delta/2$, die Distanz vom Nullpunkt, in der die Fitness der Homozygoten 0 bzw. 1 ist, beträgt danach 1367 km (s. Abb. 24).

Bei einer Genfrequenzänderung von 0 auf 1 im Hybridgürtel (100 km) bei $g = 0.8$ und $\bar{x} = 10$ liegt ein steilerer Selektionsgradient vor:

$\Delta/2 = 452$ km (s. Abb. 23).

Aus den Tabellen 1 und 2 zeigt sich, daß die Genflußdistanz (Abwanderungsweite der Jungvögel) $\bar{x}$ den hypothetischen Selektionsgradienten b stärker beeinflusst als die Genflußrate g (Wahrscheinlichkeitsgrad des Austausches zwischen Individuen aus benachbarten Brutgebieten) es tut.

Bereits ein flacher Selektionsgradient über einige hundert Kilometer führt in diesem Modell dazu, daß eine stark abgestufte Merkmalsänderung in einer Hybridzone im Gleichgewichtszustand vorliegen kann.

4. Diskussion

4.1. Vergleich der Ergebnisse mit faunistischen Untersuchungen des Hybridgürtels, sowie Diskussion über die Fertilität der Hybriden und deren Anteil im Mischgebiet

Durch die Übertragung der Daten von MEISE (1928) in das 20 x 20 km Rastersystem (s. Abb. 25) ist es möglich einen direkten Vergleich der Verbreitung von Aaskrähnen (*Corvus corone* L.) in Niederösterreich aus der Zeit der Jahrhundertwende bis 1928 und im Zeitraum von ca. 1975 bis 1978 anzustellen. Ich wählte einen Transekt, der Niederösterreich entlang der Donau durchschneidet, weil aus diesem Gebiet die meisten Daten von MEISE vorliegen (s. Abb. 26).

Während nach Angaben von MEISE das Zentrum des Hybridgürtels ungefähr bei Krems gelegen ist, befindet es sich nach meinen Beobachtungen derzeit im östlichen Tullner Feld.

MEISE registrierte bis Amstetten Nebelkrähnen. Dieses Gebiet wird derzeit nur von Rabenkrähnen besiedelt. Außerdem liegen meine Hybridbeobachtungen weiter östlich als die von MEISE.

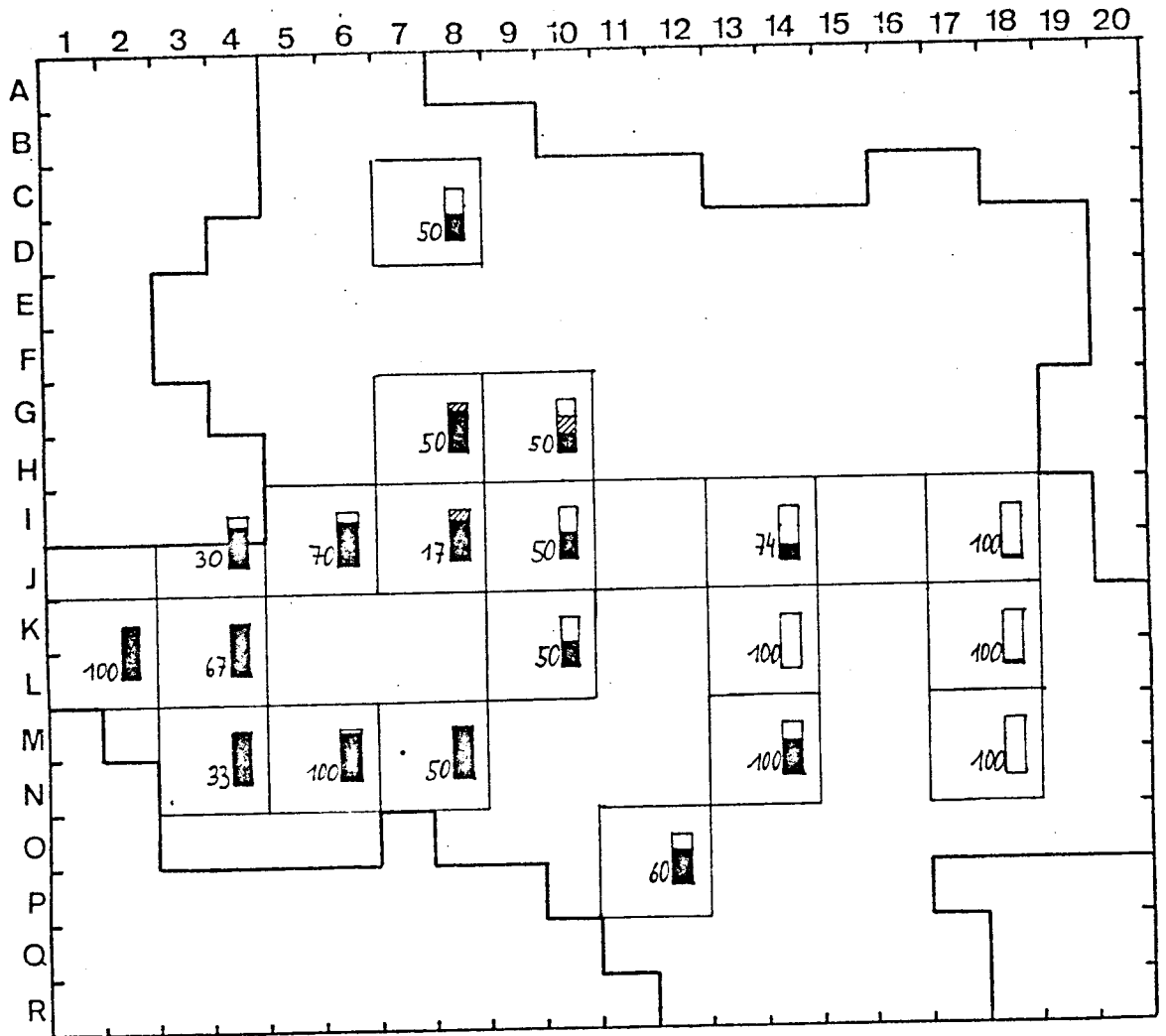


Abb. 25: 20 x 20 km Raster. Übertragung der Daten von PEISE (1928) in das von mir verwendete Rastersystem.

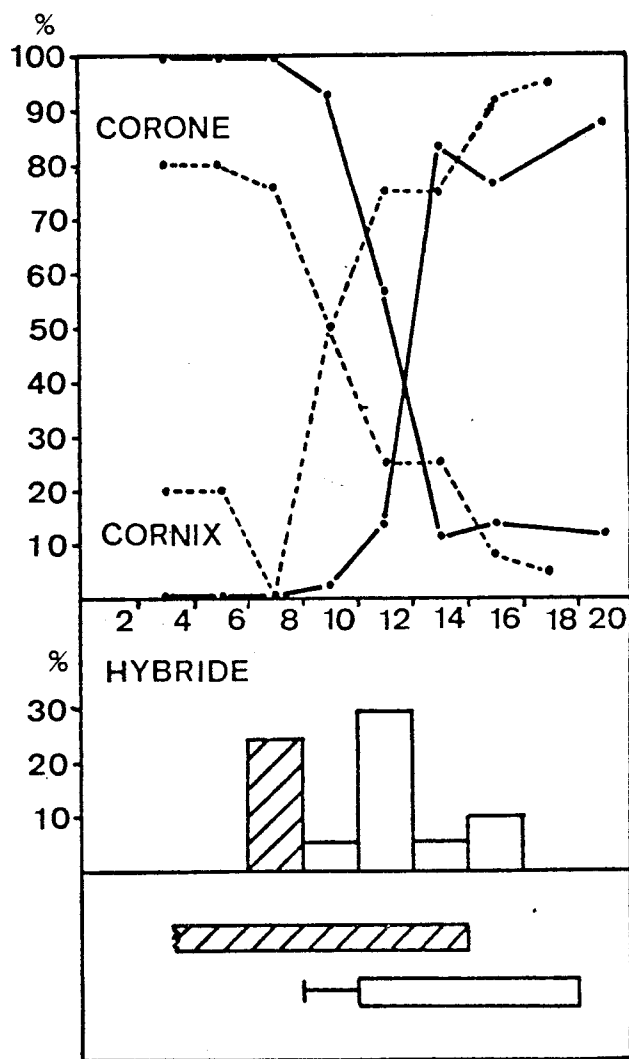


Abb. 26: Vergleich meiner Beobachtungsdaten mit Angaben von MEISE (1928). Gewählt wurde der Transekt IJ (vgl. Abb. 25) durch Niederösterreich. Punktiert und schraffiert: umgezeichnet nach MEISE. Durchgezogene Linie und weiß: eigene Daten.

WETTSTEIN (1919, 1928) und ASCHENBRENNER et al. (1956) geben für die Vogelwelt des Schönbrunner Schloßparks bzw. für Wien nur die Nebelkrähe als Brutvogel an. Im Gegensatz dazu berichten bereits MARSCHALL (1882), EDER (1908) und MINTUS (1928) von brütenden Rabenkrähen und Hybriden-vorkommen in Wien. Derzeit kommen Mischpaare in Wien vor, wenn auch selten.

MINTUS (1928) weist auf Hybriden im Tullner Feld, in den Leiser Bergen und im Wiener Wald hin, EDER (1908) berichtet von Mischlingen in den Donauauen bei Wien. TOMEK (1939) beobachtete Nebelkrähen und Rabenkrähen im Schneeberggebiet. Die Verbreitung der Rabenkrähe in der Gegend südlich von Ybbs, im Gölsental, bei Lilienfeld, Türritz, Gerning und Lackenhof war schon EDER (1908), MARSCHALL (1928) und MINTUS (1928) bekannt.

Meine Beobachtungen, verglichen mit den Angaben von MEISE (1928), weisen auf eine Änderung des Zentrums des Hybridgürtels hin. Dieses liegt heute um ca. 40 km nach Osten versetzt.

In Schottland (COOK 1975) verschob sich die Hybridzone um ca. 100 km nach Nordwesten, verglichen mit der Verbreitungskarte von MEISE (1928).

Klimatische Faktoren werden als Erklärung angeführt.

MEISE (mündl. Mitteilung) bezweifelt dort eine Verschiebung, weil das alte Datenmaterial nicht alle Gebiete so genau erfaßt wie die neuen schottischen Erhebungen (SHARROCK 1976).

HÖLZINGER et al. (1970) berichten, daß in Baden-Württemberg Nebelkrähen noch bis in die 30er Jahre wesentlich häufiger auftraten als heute. Nach BECKMANN (1964) soll die Mittellinie der Mischzone in Schleswig Holstein geringen Schwankungen unterworfen sein. Da aber in Niederösterreich alle Hybridbeobachtungen im Bereich oder am Rand des derzeitigen Mischgebietes liegen, dürfte eine Verschiebung des Hybridgürtels nicht stattgefunden haben.

Ungeklärt war bis jetzt der Verlauf des Hybridgürtels zwischen Raben- und Nebelkrähe in Niederösterreich nördlich der Donau. Das Hybridenvorkommen im Waldviertel konnte ich durch meine Untersuchungen gut abgrenzen. Das südwestliche Waldviertel ist ebenso reines Rabenkrähengebiet wie das an Niederösterreich angrenzende Mühlviertel. Für MEISE (1928) lagen aus diesem Gebiet kaum Daten vor, sodaß die Linie zwischen den Hybridvorkommen in der Tschechoslowakei und an der Donau ziemlich ungenau beschrieben war.

Durch die Untersuchungen im Waldviertel wurde wieder eine Lücke im Verlauf der Hybridzone geschlossen.

Im Gebiet entlang der Donau, von wo viele Stichproben vorliegen, ist der Hybridgürtel etwa 100 Kilometer breit. Da hier keine geographischen Schranken, z.B. Gebirge vorliegen, dürfte diese Zone für Mitteleuropa durchaus repräsentativ sein. Für Niederösterreich halte ich deshalb eine angenommene Breite des Hybridgürtels von 75 km für zu wenig und 150 km für zu viel (vgl. MEISE 1928).

Die relativen Dominanzverhältnisse zwischen Rabenkrähen, Nebelkrähen und Hybriden bleiben im Sommer und Winter in meinem Beobachtungsgebiet ähnlich. Da Aaskrähen in Mitteleuropa als Standvögel oder Strichvögel bezeichnet werden (vgl. MELDE 1969), steht dieser Befund damit in Einklang.

Das Mischpaar und die Hybridbeobachtung in Lunz lassen sich durch zufällige Abwanderung von Nebelkrähen erklären. Durch die dortige geographische Lage (umgeben von Gebirgsmassiven) isoliert wurden sie seßhaft. In diesem Gebiet konnte ich drei Jahre lang immer wieder einzelne Nebelkrähen

beobachten. Ihr weiteres Verbleiben zu verfolgen, wäre interessant. Daß in einem Rabenkrähengebiet Nebelkrähen oder Hybriden durch Rückkreuzung von Rabenkrähen mit heterozygoten Individuen spontan auftreten, scheint mir sehr unwahrscheinlich. Kein derartiger Fall wurde bis jetzt nachgewiesen. Dagegen berichten bereits MEISE (1928), DUBOIS (1974), STANESCU (1966), WARNCKE (1968) und NOTHDURFT (1976) von Nebelkrähen im Rabenkrähengebiet und umgekehrt. Seltene Fernfunde sind auch durch Beringungsdaten (KALCHERAUTER 1970, BUSSE 1969, HOLYOAK 1971) erwiesen.

Meine Befunde aus Niederösterreich weisen auf einen Hybridenanteil von ca. 10 % bis weniger hin. Anhand lokaler Beobachtungen berichtet MEISE (1928) von 13 % und 20 % Mischpaaren in der Hybridzone. Folgende Prozentsätze des Hybridanteils in verschiedenen Populationen sind bekannt:

PICOZZI (1976): 40 % in Kincardineshire in Schottland

STEINIGER (1950): 2/3 Hybriden in Südtondern in Schleswig Holstein

RICHTER (1958): 27.7 % in Mittelmecklenburg

AUSCHBSKY & MAZZUCCO (1964): 25 - 30 % "Nebel-

kräheneinschlag", Anteil an der Gesamtpopulation nirgends über 1 % im Lungau.

MEISE (1928) fand bei Untersuchungen von Bälgen aus einem Mischgebiet mehr Hybriden als bei Freilandbeobachtungen.

Meine Daten beziehen sich nicht auf Brutpaare, sondern auf die Gesamtzahl der beobachteten Vögel. Die starke Streuung führe ich auf die verschiedenen Größen der Untersuchungsgebiete zurück. Zwischen einzelnen Planquadraten variiert der Hybridanteil auch bei meinen Daten.

Das häufigere Auftreten von dunkleren als hellen Hybriden mit Rabenkrähen und Nebelkrähen bzw. untereinander läßt sich eventuell auf die Ummauserung von Hybriden zu Rabenkrähenphänotypen erklären (vgl. STEINIGER 1950, MELDE 1969, MEISE 1928, SCHIEBEL 1920, SMITH & LESLIE 1925, LAUERMANN mündl. Mitteilung).

Worauf dieses Phänomen zurückzuführen ist, wurde noch nicht untersucht.

Meine Beobachtungen von Mischpaaren deuten darauf hin, daß zwischen den verschiedenen Krähentypen zufällige Paarung stattfindet. Alle Krähentypen kommen während der Brutzeit gemeinsam vor.

Es besteht kein Mangel an farbgleichen Partnern und trotzdem bilden sich Mischpaare aus. Nur Lunz bildet eine Ausnahme in dieser Hinsicht. Der Anteil von Hybriden in Niederösterreich ist zwar gering, doch Raben- und Nebelkrähen halten sich in weiten Teilen des Hybridgürtels nebeneinander auf (s. Abb. 4 - 9). Es konnten auch noch keine Verhaltensunterschiede zwischen Raben- und Nebelkrähen gefunden werden. Bereits HEINROTH (1924) schreibt: "Die Tiere halten sich offenbar für dasselbe".

Wie weit die Kreuzungsprodukte zwischen Raben- und Nebelkrähen (Hybriden) fertil sind, konnte ich nicht nachweisen. PICOZZI (1976) gelang erstmals die Beobachtung, daß ein Hybridpaar (nebelkrähenähnliches ♂ x rabenkrähenähnliches ♀) 2 nebelkrähenähnliche Junge aufzog. BÄHRMANN (pers. Mitteilung) nimmt unbegrenzte Fruchtbarkeit an. PICOZZI (1976) berichtet, daß keine Korrelation zwischen Gefiederfärbung des Brutpaares und der Anzahl der Jungen besteht. Noch gibt es keine Untersuchung über die Gonaden der Mischkrähenhybriden um den Grad der Fertilität festzustellen. Fertilität der Hybriden oder wegen der geringen

Anzahl in manchen Mischgebieten auch verminderte Fertilität stellen zwei Möglichkeiten dar.

4.2. Diskussion der morphologischen und biochemischen Merkmale

Die Varianzanalyse zeigt eine beträchtliche Streuung bei den morphologischen Merkmalen. Durch größere Stichproben könnten wahrscheinlich Messungen der Schnabel- und Flügelform Unterschiede zwischen Rabenkrähen und Nebelkrähen aufdecken.

Ein Vergleich der Meßergebnisse verschiedener Untersuchungen (MEISE 1928, KLEINSCHMIDT 1938, RICHTER 1958, BÄHRMANN 1960) erweist sich als nicht sinnvoll, weil keine standardisierten Meßmethoden verwendet wurden.

Die hohe Anpassungsfähigkeit an verschiedene Lebensräume ohne besondere Spezialisierung läßt bei den Aaskrähen keine speziell angepaßten Körpermerkmale erwarten.

In natürlichen Populationen erweist sich die Interpretation von Allozymuntersuchungen als schwierig, weil meistens nur eine Generation erfaßt werden kann, deren Eltern nicht bekannt

sind. Deshalb beziehen sich sehr viele populationsgenetische Arbeiten auf Laboruntersuchungen, die mit Freilandergebnissen oft nur bedingt vergleichbar sind.

Trotzdem ergeben Allozymuntersuchungen zwischen verwandten Arten und innerhalb von Arten interessante Aufschlüsse über genetische und systematische Fragen (vgl. SELANDER 1971, SIBLEY 1970, CURIO 1977). Heterozygote Individuen lassen sich durch den gemeinsamen Besitz von Allelen erkennen, die bei Homozygoten getrennt vorliegen. Solche co-dominant vererbten Allele wurden auch bei Untersuchungen an Vögeln aufgezeigt (vgl. QUINTEROS et al. 1964 bei *Meleagris gallopavo* und *M. ocellata*, FERGUSON & BANFORD 1973 bei *Columba* und *Streptopelia* Species, BECKMAN & NILSON 1965 bei mehreren Vogelarten und hybriden, HALEY 1965 bei *Gallus domesticus*, ZINKHAM et al. 1966 bei Tauben, BRUSH 1970 bei *Agelaius phoeniceus*, *Euphagus cyanocephalus*, *Xanthocephalus xanthocephalus*, BECKMAN et al. 1962 bei einigen Vogelhybriden, LUCOTTE & KANINSKI 1978 bei *Coturnix coturnix japonica*, MUELLER et al. 1962 bei Columbiden, COOPER et al. 1969 bei *Streptopelia* Arten, VALENTA & STRATIL 1978 bei *Anser anser*, VOHS & CARR 1969 bei *Phasianus colchicus*, LEUNG & HALEY 1974 bei *Gallus domesticus* x

Coturnix coturnix).

Für die Auswahl der hier untersuchten Proteine und Enzyme war ausschlaggebend die Möglichkeit, die Ergebnisse mit anderen Arbeiten zu vergleichen.

Albumin

Das klar definierte Albuminband liegt bei den untersuchten Aaskrähen immer nur einfach vor. Die Unterschiede der Albuminwanderungsgeschwindigkeit erscheinen individuell und nicht methodisch bedingt. *Gallus domesticus* weist z.B. ebenfalls nur einen Albuminphenotyp auf (HALEY 1965). Inter-spezifische Kreuzungen von Truthahnarten (QUINTEROS et al. 1964) und Wachtel x Huhn Hybriden (HALEY 1965) zeigen 2 codominant vererbte Allele.

Prealbumin

Die auffällig weit wandernde Prealbuminbande bei einigen Krähenhybriden ist schwierig zu erklären. Weder bei Nebelkrähen noch bei Rabenkrähen entdeckte ich ein vergleichbares Band. Es könnten physiologische Ursachen dafür verantwortlich sein. Doch durch die Einheitlichkeit der Prealbuminbänder aller anderen Individuen wird diese Erklärungsmöglichkeit unwahrscheinlich. Auch zeigten sich keine Unterschiede zwischen immaturen und

adulten, ♂ und ♀ Individuen.

Durch die geringe Intensität der Prealbuminfärbung können Bänder optisch nicht erkennbar bleiben. Weil das "Hybridband" nicht für alle Hybriden nachweisbar ist, bestehen vielleicht nur quantitative Unterschiede in der Prealbuminkonzentration. Da kein vergleichbarer Fall eines solchen "Hybridbandes" bekannt ist, scheint auch die Deutung als seltenes Allel unwahrscheinlich zu sein. Gegen diese Möglichkeit spricht auch das Auftreten des "Hybridbandes" bei Individuen aus verschiedenen Gegenden, trotz geringer Stichprobengröße. Die genaue chemische Zusammensetzung des Prealbuminmoleküls der Aaskrähen ist nicht bekannt. Deshalb kann auch keine Markierung mit radioaktiven Isotopen angewendet werden.

FERGUSON & BANFORD (1973) entdeckten intra-spezifische Variation bei Columba und Streptopelia Arten. Das Auftreten von 1 bis 3 Bändern weist auf Kontrolle durch 3 Allele hin. CLAXTON et al. (1974) fanden 4 codominante Allele bei Mus musculus und GAHNE (1966) beschreibt 4 codominante Allele beim Pferd. Bei Phasianus colchicus erscheinen Prealbumine ebenfalls durch 3 codominante Allele genetisch kontrolliert (BAKER et al. 1966).

Das Auftreten eines weit wandernden Prealbuminbandes bei einigen Hybriden zwischen Raben- und Nebelkrähe, unabhängig von der Lagerungszeit der Serumproben, der Dauer der elektrophoretischen Auftrennung und von Spannungsänderungen, bleibt ein Faktum, das weiterer Untersuchungen bedarf.

Lactatdehydrogenase LDH

5 verschiedene Formen der LDH wurden in den Geweben verschiedener Vögel und Säuger gefunden. APPELLA & MARKERT (1962) zeigten, daß jedes dieser Isoenzyme aus 4 Polypeptideinheiten von der Sorte A und B zusammengesetzt ist. Die Kombination dieser Untereinheiten führt zur Formation von 5 verschiedenen Isoenzymen.

Das Muster der LDH bei den Aaskrähen läßt darauf schließen, daß alle 5 Isoenzyme in der Beinmuskulatur vorhanden sind. Zu gleichen Ergebnissen kamen ZINKHAN et al. (1966) bei Tauben und LINDSAY (1963) bei Hühnern.

Zwischen den Krähentypen ergeben sich keine Unterschiede.

Starker genetischer Polymorphismus tritt dagegen z.B. bei Cypriniden (*Tinca tinca*, *Carassius carassius*, *Cyprinus carpio*) auf (VALENTA et al. 1977).

Malatdehydrogenase MDH

Cytoplasmatische und mitochondriale Form werden unterschieden (vgl. KITTO & WILSON 1966). Die in Kapitel 2.2.6. beschriebene Methode des Homogenisierens läßt das Auftreten der cytoplasmatischen MDH erwarten, weil dabei die Mitochondrien eventuell nicht gesprengt werden. Bei den Aaskrähen zeigt sich ein anodisches und ein kathodisches Band. Zum gleichen Ergebnis kam ALEKSIUK (1973) bei der Untersuchung der cytoplasmatischen MDH von *Corvus brachyrhynchos* (Amerikanische Krähe). KITTO & WILSON (1966) untersuchten über 100 Vogelarten und fanden nur geringe intraspezifische Variation der cytoplasmatischen MDH. Zwischen den MDH-Mustern der verschiedenen Aaskrähentypen konnten keine Unterschiede gefunden werden.

Vertebraten besitzen meist einen niedrigeren Grad an genetischem Polymorphismus auf biochemischer Ebene als Evertebraten (vgl. AVISE 1974, DOBZHANSKY et al. 1977). Innerhalb der Vertebraten werden Vögel als am wenigsten polymorph in Bezug auf Allozyme bezeichnet. AVISE (1974) und AYALA (1975) fanden durch elektro-

phoretische Daten, daß conspezifische Populationen besonders ähnlich in ihrer Allelzusammensetzung sind. WAGNER & SELANDER (1974) nehmen diese Ähnlichkeit ebenfalls an.

Die untersuchten morphologischen und biochemischen Merkmale weisen darauf hin, daß die Gefiederfärbung nach wie vor das wichtigste Differenzierungsmerkmal darstellt. Nur diese erlaubt es, heterozygote Individuen zu erkennen. Auf biochemischer Ebene ergibt sich diese Möglichkeit nicht, obwohl Prealbumine möglicherweise polymorph sind.

4.3. Diskussion des populationsgenetischen Modells

Über die Faktoren, welche die Existenz und die Art des Hybridgürtels zwischen den Verbreitungsgebieten der Raben- und Nebelkrähe bewirken, gibt es verschiedene Vermutungen und Forderungen (vgl. HEISE 1928, FEUS 1941, MAYR 1963, 1970, THOMPSON 1964, SHORT 1969, HEISE 1975, MOORE 1977). In einem Modell werden Faktoren mathematisch logisch verknüpft. Aus bekannten Faktoren kann ein unbekannter Faktor errechnet werden. Durch Variation der Faktorenwerte zeigen sich deren Einflüsse auf das System. Deshalb ist dieses

Modell ein Versuch, Vermutungen faßbar zu machen und die Ergebnisse mit den bekannten Hypothesen zu vergleichen.

In der Ornithologie sind populationsdynamische Vorgänge, wie Weite und Richtung der Wanderungen von Jung- und Altvögeln, durch Beringungsbefunde gut bekannt. Diese Werte gehen in die Berechnung als bekannte Variablen ein ($\bar{x}$, g). Meine Erhebungen bezüglich der Breite des Hybridgürtels im Vergleich mit anderen Arbeiten sichern den Wert w ebenfalls gut ab.

Die Analyse des Verbreitungsgebietes in Niederösterreich hat sehr gut gezeigt, daß Nebelkrähenphänotypen entlang von Transekten, die senkrecht zur Hybridzone liegen, sprunghaft abfallen und Rebekkrähenphänotypen ebenso ansteigen (Frequenz). Die Bedeutung, die Genflußrate und Genflußdistanz zur Regulierung von Genfrequenzen beigemessen werden, wurde schon von HEISE (1928, 1975), MAYR (1963, 1970), BIGLEW (1965), LEWONTIN (1970), SELANDER (1971) und BERNDT & STERLBERG (1969) diskutiert und an Beispielen aufgezeigt (vgl. EHRLICH & RAVEN 1969, LEWONTIN 1974, MOORE 1977, ROCKWELL & COOKE 1977).

Obwohl lokal benachbarte Brutpopulationen fast

alle Individuen untereinander austauschen, kann Differenzierung aufrecht erhalten bleiben, wenn der Hauptanteil des Genaustausches nur über kurze Distanzen stattfindet (vgl. ENDLER 1973, 1977). Die Schwierigkeit, Selektionsgradienten durch Fitnesswerte von Individuen zu messen, bleibt bestehen (vgl. GILLESPIE 1977). Nach ENDLER (1977) gibt es bis jetzt realistische Resultate aus natürlichen Populationen nur von Insekten und Angiospermen, nicht aber von Vertebraten.

MEUSEL (1965) findet in Europa viele Verbreitungsgebiete von Pflanzen, die sich mit Klimastufen in Einklang bringen lassen. WHITE (1968) und WEISE (1975) weisen auf die Häufung von Hybridzonen in bestimmten geographischen Regionen hin.

Alpensüdrand: *Aegithalos caudatus* (*europaeus* x *italiae*) VAURIE, 1959

Passer domesticus (*domesticus* x *italiae*) JOHNSTON, 1969

Mitteleuropa: *Turdus philomelos* (*philomelos* x *clarkei*) PETERS, 1964

Mus musculus x *domesticus*, HUNT & SELANDER, 1973.

Außerdem gleichen sich noch die Verbreitungsgrenzen von *Natrix natrix* - Unterarten, *Phytomyza abdominalis* - Unterarten und von *Erineceus europaeus* und *E. roumanicus*.

Die östliche Verbreitungsgrenze von *Ilex aquifolium*, die 0° - Jännerisotherme und der Aaskrähen-hybridgürtel decken sich ziemlich genau.

Eine klimatische Kline, verstärkt durch geographische Barrieren (MAYR 1970: "Nebelkrähen sind typisch für Tiefland und Ebenen, Rabenkrähen für höhere Lagen") scheint mir deshalb als Selektionsfaktor durchaus möglich (vgl. SALOMONSEN 1931, PEUS 1941, MAYR 1970, COOK 1975, MCCORE 1977, ENDLER 1977, CLARKE 1975, SELANDER 1971, SERVENTY 1977, MILKMAN 1978).

Meine Ergebnisse, die auf konkreten biologischen Daten beruhen, lassen auf einen Selektionsgradienten schließen, der sich über 1000 bis mehr Kilometer erstreckt. Daß sich Klima und Vegetationsverhältnisse in Europa von Westen nach Osten über diese Distanz ändern, ist unumstritten.

Die immer nur kurzfristige Existenz von Rabenkrähenniederlassungen im Osten (STANESCU 1966) und von Nebelkrähen im Westen (DUBOIS 1974), d.h. jeweils im Verbreitungsgebiet der anderen Form, deutet ebenfalls auf einen Selektionsvorgang hin.

4.4. Allgemeine Diskussion

Die Diskussion über Lage und Breite des Hybridgürtels zwischen den Verbreitungsgebieten von Raben- und Nebelkrähe, sowie über Variabilität und Ähnlichkeit morphologischer und biochemischer Merkmale leitet über zu folgenden Fragen:

Lassen sich Phänomene wie die räumliche Verschiebung und die verschiedene Breite des Hybridgürtels in Europa durch obige Ergebnisse erklären?

Welche Folgen hat eventuell verminderte Fertilität der Hybriden?

Wie wirkt sich gezielte Paarung von Nebelkrähen bzw. Rabenkrähen aus?

In welchem Stadium der Evolution befinden sich Raben- und Nebelkrähen?

Räumliche Verschiebungen der Hybridzone und Änderungen innerhalb der Hybridzone könnten durch folgende Effekte bedingt sein:

Findet die Abwanderung der Jungvögel nicht zufällig statt, sondern wird dabei eine Richtung bevorzugt, so resultiert daraus asymmetrischer Genfluß.

Dadurch müßte sich die Hybridzone in Richtung des verstärkten Genflusses verschieben.

Änderungen der Populationsdichte durch Zerstörung oder Änderung des Lebensraumes, Vergiftungsaktionen oder Seuchen können auslösend wirken (vgl. HENDERSON 1977).

Die Selektionswirkung kann sich aus verschiedenen Faktoren ergeben, die nicht immer im gleichen Verhältnis zueinander stehen. Der Anstieg des Selektionsgradienten ist dann nicht linear, woraus sich ebenfalls Verschiebungen der Hybridzone ergeben können. Durch die lange Generationsfolge und die hohe Lebenserwartung der Aaskrähen bedingt, wirken sich solche Einflüsse aber nur langsam aus. Geographische Barrieren, wie die Alpen, bewirken wahrscheinlich ebenfalls eine Selektion (Nebelkrähen in der Poebene und Rabenkrähen im Gebirge bzw. am Gebirgsrand), wodurch sich die Hybridzone an den Alpenbogen anpassen muß.

Steilere Selektionsgradienten durch geographische Barrieren beeinflussen auch die Breite des Hybridgürtels und bewirken wahrscheinlich die schmale Hybridzone entlang der Alpen.

Verminderte Fertilität der Hybriden müßte diesen einen Selektionsnachteil gegenüber den fertilen Individuen bringen, was zu einer Verschmälerung

der Hybridzone führen würde (vgl. MAYR 1970). Überlegenheit der Hybriden muß dagegen zur Ausdehnung der Hybridzone führen, die aber noch nirgends beobachtet werden konnte.

Verminderte Fertilität der Hybriden müßte die Entstehung von Isolationsmechanismen fördern. Ein solcher wäre bereits die gezielte Paarung der beiden Färbungstypen Rabenkrähe bzw. Nebelkrähe. Ein derartiger Effekt ist nicht mit dem Grad der morphologischen oder biochemischen Differenzierung korreliert, sondern beruht auf der Entstehung von Kreuzungsbarrieren (vgl. FISHER 1930, DOBZHANSKY 1951, SIBLEY 1957, MAYR 1963, 1970, WHITE 1968, SHORT 1969). Findet keine zufällige Paarung zwischen den Aaskrähentypen mehr statt, bilden sich allmählich immer stärkere Isolationsmechanismen aus. Der Hybridgürtel müßte im Lauf der Evolution immer enger werden, bis er verschwindet. Damit wäre der Weg zur sympatrischen Verbreitung von Raben- und Nebelkrähen offen, wenn keine dagegenwirkenden Einflüsse auftreten (vgl. SHORT 1969, MAYR 1970).

Meine Beobachtungen in Niederösterreich zeigen im Vergleich mit dem schon vorhanden gewesenen

Datenmaterial, daß sogar bei einem flachen Selektionsgradienten mit geringem Genfluß über kurze Distanz ein Gleichgewichtszustand beibehalten werden kann. Gemessen an evolutiven Zeiträumen erscheint die Dauer des Bestehens des Hybridgürtels zwischen Rabenkrähen- und Nebelkrähenverbreitungsgebieten zu kurz und in Details zu ungenau bekannt, um Änderungen feststellen zu können, die sich populationsgenetisch auswirken könnten.

Der Hybridgürtel kann sich auch schon lange in einem Gleichgewichtszustand befinden, indem er durch die ausgleichende Wirkung von Selektion und Genfluß stabilisiert werden könnte oder er kann sich auch in einem Übergangsstadium befinden, das schließlich mit der Ausbildung von Isolationsmechanismen enden wird.

Beide Entwicklungslinien erscheinen möglich.

Mir scheint am ehesten ein Gleichgewichtszustand bei unveränderten Umwelteinflüssen wahrscheinlich.

Literaturverzeichnis

- ALEKSIUK, M. (1973): Temperature-dependent enzyme kinetics during avian ontogeny: malate dehydrogenase in the common crow (*Corvus brachyrhynchos*) and the pintail (*Anas acuta*). *Can.J.Zool.* 51: 557 - 565.
- ALLEN, R.C. & H.R. MAURER (1974): Electrophoresis and isoelectric focusing in polyacrylamide gel. Berlin, New York (Walter de Gruyter), 316 p.
- AMADON, D. & L. SHORT (1976): Treatment of subspecies approaching species status. *Syst.Zool.* 25: 161 - 167.
- APPELLA, E. & C. MARKERT (1961): Dissociation of lactate dehydrogenase into subunits with guanidine hydrochloride. *Biochem.Biophys. Res. Comm.* 6: 171 - 176.
- ASCHENBRENNER, L., A. BILLEK, H. PETERS, J. SINDELAR (1956): Die Vogelwelt des Schönbrunner Schloßparkes und der angrenzenden Gartenstadt Tivoli. *Vogelk.Nachr.Österr.* 7: 7 - 15.
- AUSCHSKY, A. & K. MAZZUCCO (1964): Die Brutvögel des Landes Salzburg und ihre Vertikal-Verbreitung. *Egretta* 7: 1 - 49.

- AVISE, J. (1975): Systematic value of electrophoretic data. Syst. Zool. 23: 465 - 481.
- AYALA, F.J. (1975): Genetic differentiation during the speciation process. Evol. Biol. 8: 1 - 78.
- AYALA, F.J. (1976): Molecular evolution. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Assoc.
- BÄHRMANN, U. (1960 a): Wie verhalten sich die mitteldeutschen Krähenmischlinge in der Größe zu ihren Ausgangsrassen, den Raben- und Nebelkrähen. Anz. orn. Ges. Bayern 5: 510 - 513.
- BAHRMANN, U. (1960 b): Untersuchungen an einer Krähenpopulation im Mischgebiet der Raben- und Nebelkrähe in Deutschland östlich der Elbe. Abh. Ber. Mus. Tierk. Dresden 25: 71 - 79.
- BAKER, C.M.A., C. MANWELL, R.F. LABINSKY, J. HARPER (1966): Molecular genetics of avian proteins V. Egg, blood and tissue proteins of the ring-necked pheasant, *Phasianus colchicus* L. Comp. Biochem. Physiol. 17: 467 - 499.
- BAUER, K. (1958): Zur systematischen Stellung des Blutspechtes. Johann Friedrich Neumann-Ehrung: 22 - 24. Deutscher Kulturbund, Berlin.
- BECKMAN, L., F. CONTERIO, D. MAINARDI (1962): Protein synthesis in species hybrids of birds. Nature 196: 92 - 93.

- BECKMAN, L. & L.R. NILSON (1965): Variations of serum enzymes in bird species and hybrids. Hereditas 53: 221 - 230.
- BECKMANN, K.O. (1964): Die Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Neumünster, 38 p.
- BERNDT, R. & W. MEISE (1966): Naturgeschichte der Vögel, Bd. 1 und 3. Stuttgart.
- BERNDT, R. & H. STERNBERG (1969): Über Begriffe, Ursachen und Auswirkungen der Dispersion bei Vögeln. Vogelwelt 90: 41 - 53.
- BERTHOLD, P., E. BEZZEL, G. THIELOKE (1974): Praktische Vogelkunde. Kilda Verl., Greven, Westfalen, 144 p.
- BIGELOW, R.S. (1965): Hybrid zones and reproductive isolation. Evolution 19 (4): 449 - 458.
- BLAIR, W.F. (1961): Vertebrate speciation. Univ. Texas Press, Austin, 642 p.
- BOROWSKY, R. (1977): Detection of the effects of selection of protein polymorphism in natural populations by means of a distance analysis. Evolution 31: 341 - 346.
- BRUSH, A.H. (1970): An electrophoretic study of egg whites from three blackbird species. Univ. Connecticut Occas. Papers 1 (4): 243 - 264.
- BUB, H. (1967): Vogelfang und Vogelberingung, Teil

- VALENTINE (1977): Evolution. W.H.Freeman & Co., San Francisco.
- DUBOIS, P. (1974): Nouvelle observation d'une Corneille mantelée en Bretagne. *Alauda* 42: 123 - 124.
- EDER, R. (1908): Die Vögel Niederösterreichs. Mödling bei Wien, Selbstverl.d.Verf., 108 p.
- ENRlich, P.R. & P.H.RAVEN (1969): Differentiation of populations. *Science* 165: 1228 - 1232.
- ENDLER, J.A. (1973): Gene flow and population differentiation. *Science* 179: 243 - 250.
- ENDLER, J.A. (1977): Geographic variation, speciation and clines. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- FERGUSON, A. & D.R.BAMFORD (1973): An electrophoretic study of the plasma and egg white proteins of *Columba* and *Streptopelia*. *Comp.Biochem.Physiol.* 44 B: 803 - 817.
- FISHER, R.A. (1950): Gene frequencies in a cline determined by selection and diffusion. *Biometrics* 6: 353 - 361.
- FOCKE, E. (1966): Über die Alter- und Geschlechtsverteilung sowie Körpermaße bei Corviden im Winter in Nordwestdeutschland. *Veröff.Überseemus.Bremen A 3 (5)*: 259 - 264.

II. Neue Brehm Bücherei 377.

- BUSSE, P. (1969): Results of ringing European Corvidae. *Acta Ornithologica* 11 (8): 263 - 328.
- CLARKE, B. (1975): The causes of biological diversity. *Scientific Amer.* 233 (2): 50 - 60.
- CLAXTON, L., H. V. MALLING, H. E. WALBURG (1974): Serum prealbumin in inbred strains of *Mus musculus*. *Biochem. Genet.* 11 (2): 97 - 102.
- COCK, A. (1975): Changes in the Carrion/Hooded Crow hybrid zone and the possible importance of climate. *Bird Study* 22 (3): 165 - 168.
- COOPER, D. W., M. R. IRWIN, W. H. STONE (1969): Inherited variation in the dehydrogenases of doves (*Streptopelia*). I. Studies on 6-phosphogluconate dehydrogenase. *Genetics* 62: 597 - 606.
- CURIC, E. (1977): Some aspects of individual variation in birds. *Vogelwarte* 29 (Sonderheft): 111 - 120.
- DITTMER, A. (1965): Die Plasmaproteine. In: Plasma-eiweiß und Elektrophorese. A. Dittmer, 1965, G. Fischer, Jena.
- DOBZHANSKY, Th. (1941): Genetics and the origin of species (second edition), New York, Columbia Univ. Press.
- DOBZHANSKY, Th., F. J. AYALA, G. L. STEBBINS, J. W.

- GAHNE, B. (1966): Studies on the inheritance of electrophoretic forms of transferrins, albumins, prealbumins and plasma esterases of horses. Genetics 53: 681 - 694.
- GILLESPIE, J. H. (1977): A general model to account for enzyme variation in natural populations. III. Multiple alleles. Evolution 31 (1): 85 - 90.
- GOLDBERG, E. (1966): Lactate dehydrogenase of trout: hybridization in vivo and in vitro. Science 151: 1091 - 1093.
- GOODWIN, D. (1976): Crows of the world. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York, 354 p.
- GRAY, A. P. (1958): Bird hybrids. Commonwealth Agricultural Bureau, Bucks., England.
- HAFFER, J. (1974): Pleistozäne Differenzierung der amazonischen Vogelfauna. Bonn. zool. Beitr. 25: 87 - 117.
- HALEY, L. E. (1965): Serum albumin polymorphism in quail and chicken - quail hybrids. Genetics 51: 983 - 986.
- HARTERT, E. (1910): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. 1, Berlin.
- HASTINGS, A. & F. J. ROHLF (1974): Gene flow: effect in stochastic models of differentiation. Amer. Nat. 108 (963): 701 - 705.

- HEINROTH, C. (1924): Die Vögel Mitteleuropas, Bd. 1, Berlin.
- HENDERSON, B.A. (1977): The genetics and demography of a high and low density of red grouse *Lagopus l. scoticus*. *J. Anim. Ecol.* 46: 581 - 592.
- HOLYOAK, D. (1971): Movements and mortality of *Corvidae*. *Bird Study* 18: 97 - 106.
- HÖLZINGER, J., G. KNÜTSCH, B. KROYMANN, K. WESTERMANN (1970): Die Vögel Baden Württembergs - eine Übersicht. *Anz. orn. Ges. Bayern* 11: 70 - 110.
- HUNT, W.G. & R.K. SELANDER (1973): Biochemical genetics of hybridization in European house mice. *Heredity* 31: 11 - 33.
- ISSEL, W. & G. STEINBACHER (1956): *Corvus corone cornix* in Südtirol. *Vogelwelt* 77: p. 91.
- JOHNSTON, R.F. (1969 a): Taxonomy of house sparrows and their allies in the Mediterranean basin. *Condor* 71: 129 - 139.
- KALCHREUTER, H. (1970): Ringfundergebnisse bei der Rabenkrähe (*Corvus corone corone*). *Vogelwarte* 25 (3): 245 - 255.
- KARIG, L.M. & A.C. WILSON (1971): Genetic variation in supernatant malate dehydrogenase of birds and reptiles. *Biochem. Genetics* 5: 211 - 221.
- KEIL, W. (1967): Erfahrungen mit einer Falle zur

- Verminderung der Rabenkrähe - *Corvus corone corone*. In: Deutscher Bund für Vogelschutz e.V., Jahresheft 1967, Stuttgart.
- KITTO, G.B. & A.C. WILSON (1966): Evolution of malate dehydrogenase in birds. *Science* 153: 1408 - 1410.
- KLEINSCHMIDT, O. (1938): Die deutschen Raubkrähen. *Falco* 34: p.9.
- KLEINSCHMIDT, O. (1938): Die deutschen Raubkrähen II. *Falco* 34: 47 - 52.
- LEISLER, B. & H. WINKLER (1978): Zur Unterscheidung von Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*). *J. Ornithol.* 119 (3): 340 - 342.
- LEUNG, E.S. & L.E. HALEY (1974): The ontogeny of phosphogluconate dehydrogenase and glucose 6-phosphate dehydrogenase in Japanese Quails and chicken - quail hybrids. *Biochem. Genetics* 11 (3): 221 - 230.
- LEWONTIN, R.C. (1970): On the irrelevance of genes. In: *Towards a theoretical biology. 3 Drafts.* (C.R. Waddington, ed.) pp.63 - 72. Aldine Publ. Co., Chicago, Illinois.
- LEWONTIN, R.C. (1974): The genetic basis of evolutionary change. Columbia Univ. Press,

Princeton, New Jersey.

- LUCOTTE, G. & M. KAMINSKI (1978): Biochemical homeostasis of the heterozygote at the lysozyme locus in Japanese quail. *Biochem. Syst. Ecol.* 6: 145 - 147.
- LINDSAY, D. T. (1963): Isozymic patterns and properties of lactate dehydrogenase from developing tissues of the chicken. *Journ. of exper. Zool.* 152: 75 - 89.
- MARSCHALL, A. F. Graf & A. v. PEI ZELN (1882): *Ornis Vindobonensis. Die Vogelwelt Wiens und seiner Umgebung*, Wien.
- MAY, R. M., J. A. ENDLER, R. E. MC MURTRIE (1975): Gene frequency clines in the presence of selection opposed by gene flow. *Amer. Nat.* 109: 659 - 676.
- MAYR, E. (1942): *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York, 334 p.
- MAYR, E. (1963): *Animal species and evolution*. Acad. Press, Cambridge, Mass., 797 p.
- MAYR, E. (1970): *Populations, species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- MEISE, W. (1928): Die Verbreitung der Aaskröhe (Formenkreis *Corvus corone* L.). *J. Ornith.* 76: 1 - 203.
- MEISE, W. (1928 a): Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen. *Verh. dtsh. zool. Ges.* 1928: 96 - 105.
- MEISE, W. (1975): Natürliche Bastardpopulationen

- und Speziationsprobleme bei Vögeln. Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg 18/19: 187 - 254.
- MELDE, H. (1969): Raben- und Nebelkrähe (*Corvus corone corone* und *Corvus corone cornix*).
Neue Brehm - Bücherei 414, Wittenberg, 110 p.
- MEUSEL, H., E. JÄGER, E. WEINERT (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.
G. Fischer, Jena..
- MILKMAN, R. (1978): Selection differentials and selection coefficients. *Genetics* 88: 391 - 403.
- MILLER, A. H. (1955): Concepts and problems of avian systematics in relation to evolutionary processes.
In: Recent studies in avian biology: 1 - 22,
Urbana, Univ. Illinois Press.
- MINTUS, A. (1928): Unser Krähenvolk. *Bl. Naturk. Naturschutz* 15: 13 - 16.
- MOORE, W. S. (1977): An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *Quarterly Rev. Biol.* 52: 263 - 277.
- MOREAU, R. E. (1966): The bird faunas of Africa and its islands. New York, Acad. Press.
- MUELLER, J. O., O. SMITHIES, M. R. IRWIN (1962): Transferrin variation in Columbidae. *Genetics* 47: 1385 - 1392.
- MURRAY, J. J. (1972): Genetic diversity and natural selection. Edinburgh, Oliver & Boyd.

- NATHUSIUS, W.v. (1874): Nachweis des Speciesunterschiedes von *Corvus corone* und *Corvus cornix*, und ihrer häufigen Verbastardierung an den Eischalen. J.Ornith. 22: 1 - 26.
- NAUMANN, F. (1822): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands II. Leipzig.
- NIETHAMMER, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 1. Leipzig.
- NOTHDURFT, W. (1976): Sommervorkommen schwarzgrauer Aaskrähen *Corvus corone* in Oberschwaben von 1968 bis 1971. Anz.orn.Ges.Bayern 15 (1): 65 - 68.
- PETERS, J.L. (1934 - 1970): Check-list of birds of the world; ab Vol. 10: A continuation of the work of J.L.PETERS. Vol 10: Ripley, S.D. Turdinae, 502 p.
- PEUS, F. (1941): Über Krähenflöhe und Krähen. Z.Morphol.Ökol.Tiere 37: 426 - 454.
- PICOZZI, N. (1976): Hybridization of carrion and hooded crows *Corvus c. corone* and *Corvus c. cornix*, in northeastern Scotland. Ibis 118: 254 - 257.
- QUINTEROS, I.R., R.W.C.STEVENSON, C.STONEPORT, V.S. ASMUNDSON (1964): Albumin phenotypes in turkeys. Genetics 50: 579 - 582.

- RICHTER, H. (1958): Untersuchungen an einer Aas-
krähenpopulation in Mittelmecklenburg. Abh.
u. Ber. staatl. Mus. Tierk. Dresden 21: 219 - 240.
- ROCKWELL, R.F. & F. COOKE (1977): Gene flow and
local adaptation in a colonially nesting dimorphic
bird: the lesser snow goose (*Anser caerulescens*
caerulescens). Amer. Nat. 111 (1977): 91 - 97.
- SALOMONSEN, F. (1931): Diluviale Isolation und
Artenbildung. Proc. VII Intern. Ornithol. Congr.
Amsterdam, 1930: 413 - 438.
- SELANDER, R.K. (1971): Systematics and speciation
in birds. In: Farner, D.S. & King, J.R.: Avian
biology, 1: 57 - 147. New York (Acad. Press).
- SERVENTY, D.L. (1977): The use of data on the
distribution of birds to monitor climatic
changes. Emu 77: 162 - 166.
- SHARROCK, J.T.R. (1976): The atlas of breeding
birds in Britain and Ireland.
- SHAW, C.R. (1965): Electrophoretic variation in
enzymes. Science 149: 936 - 943.
- SHAW, C.R. & R. PRASAD (1970): Starch gel electro-
phoresis of enzymes - a compilation of recipes.
Biochem. Genetics 4: 297 - 320.
- SHORT, L. (1969): Taxonomic aspects of avian
hybridization. The Auk 86: 84 - 105.

- SHORT, L. (1972): Hybridization, taxonomy and avian evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 447 - 453.
- SIBLEY, C.G. (1957): The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. *Condor* 59: 166 - 191.
- SIBLEY, C.G. (1961): Hybridization and isolating mechanisms. In Blair, W.F.: *Vertebrate speciation*. Univ. Texas Press, Austin, 69 - 88.
- SIBLEY, C.G. (1970): A comparative study of the egg white proteins of passerine birds. *Bull. Peapody Mus. nat. Hist.*, Nr. 32, 131 p.
- SIBLEY, C.G. & H.T. HENDRICKSON (1970): A comparative electrophoretic study of avian plasma proteins. *Condor* 72: 43 - 49.
- SIBLEY, C.G., K.W. CORBIN, J.E. AHLQUIST, A. FERGUSON (1974): In Wright, C.A.: *Biochemical and immunological taxonomy of animals*. London, New York, Acad. Press, pp. 89 - 176.
- SMITH, T.L. (1925): Hybrid crows in Dorsetshire. *British Birds* 18: 53 - 54.
- SPERLICH, D. (1973): *Populationsgenetik*. G. Fischer, Stuttgart.
- STANESCU, D. (1966): Brutvorkommen der Rabenkrähe in der Sozialistischen Republik Rumänien. *Falke* 13, p. 268.

- STENHOUSE, J.H. (1925): Mixed plumages in a brood of hybrid crows. *Scott. Nat.* 154: 101 - 105.
- STEINIGER, F. (1950): Über eine Rückkreuzung Rabenkrähe (*Corvus c. corone*) x Mischlingskrähe aus Südtirol. *Vogelwarte* 15: 226 - 232.
- THIENEMANN, J. (1896): Einiges über Krähenbastarde (*Corvus cornix* x *Corvus corone*). *Ornith. Monatschr.* 21: 342 - 354.
- THOMPSON, A.L. (1964): "Crow". In: Thompson, A.L. (ed.), *A new dictionary of birds*: 163 - 168, London, Nelson.
- TOMEK, R. (1939): Vogelkundliche Beobachtungen im Schneeberggebiet. *Bl. Naturk. Natursch.* 26: 106 - 108.
- TUNNER, H.G. (1973): Das Albumin und andere Bluteiweiße bei *Rana ridibunda* Pallas, *Rana lessonae* Camerano, *Rana esculenta* Linne und deren Hybriden. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 11: 219 - 233.
- VALENTA, M. & A. STRATIL (1978): Polymorphism of transferrin and conalbumin in the domestic goose (*Anser anser*). *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.* 9: 129 - 132.
- VALENTA, M., V. SLECHTA, V. SLECHTOVA, I. KALAL (1977): Genetic polymorphism and isozyme patterns of lactate dehydrogenase in tench (*Tinca tinca*),

- crucian carp (*Carassius carassius*) and carp (*Cyprinus carpio*). *Anim.Blood Grps.biochem. Genet.* 8: 217 - 230.
- VAURIE, C. (1954): Systematic notes on Palearctic birds. Nr. 5, Corvidae. *Amer.Mus.Novit.*, 1668: 1 - 23.
- VOHS, P.A. & L.R.CARR (1969): Genetic and population studies of transferrin polymorphism in ring-necked pheasants. *Condor* 71: 413 - 417.
- VUILLEUMIER, F. (1977): Suggestions pour des recherches sur la speciation des oiseaux en Iran. *La Terre et la Vie* 31: 459 - 488.
- WAGNER, R.P. & R.K.SELANDER (1974): Isozymes in insects and their significance. *Ann.Rev.of Entomology* 19: 117 - 138.
- WARNCKE, K. (1968): Nebekröhe brütet in Mittelfranken. *Anz.orn.Ges.Bayern* 8: p. 4.
- WETTSTEIN-WESTERSHEIM, O.v. (1919): Das Vogelleben der Donausuen bei Wien einst und jetzt. *Bl. Naturk.Naturschutz* 6: 29 - 34.
- WETTSTEIN, O. (1928): Das Tierleben der Großstadt Wien. *Bl.Naturk.Naturschutz* 15: 109 - 116.
- WHITE, M.J.D. (1968): Models of speciation. *Science* 159 (3819): 1065 - 1070.

- WHITE, N.J.D. (1978): Modes of speciation. San Francisco. Freeman & Co. 455 p.
- WILSON, E.O. & W.H. BOSSERT (1973): Einführung in die Populationbiologie. Springer Verlag (Heidelberger Taschenbücher), Berlin.
- WITTENBERG, J. (1968): Freilanduntersuchungen zu Brutbiologie und Verhalten der Rabenkrähe (*Corvus corone corone*). Zool.Jb.Syst. 95: 16 - 146.
- ZINKHAM, W.H., L.KUPCHYK, A.BLANCO, H.ISENSEE (1966): A variant of lactate dehydrogenase in somatic tissues of pigeons. J.exp.Zool. 162: 45 - 56.

Lebenslauf:

Ich wurde am 17. Februar 1953 in Wiener Neustadt als Sohn des ÖBB- Bediensteten Johann Aubrecht und der Volksschullehrerin Hermine Aubrecht, geb. Gritsch, geboren. Nach vierjährigem Besuch der Volksschule absolvierte ich das Bundesgymnasium in Wiener Neustadt und maturierte dort 1971. Im selben Jahr begann ich mein Studium an der Universität Wien im Hauptfach Zoologie und Nebenfach Botanik. Mein Dissertations- thema übernahm ich im Herbst 1975 von Herrn Prof. Schaller.

Dr. Gerhard Aubrecht