

Die *immutabilis*-Mutante als Grundlage populationsgenetischer Untersuchungen am Höckerschwan (*Cygnus olor*)¹⁾

The *immutabilis* Mutant (»Polish Morph«) as a Basis for Population Genetic Studies in the Mute Swan (*Cygnus olor*)

Von Erwin Rudolf Scherner

Key words: Mute Swan (*Cygnus olor*); Polymorphism; Sex-linked genes; Population genetics; Genetic drift; Gene flow.

Zusammenfassung

SCHERNER, E. R. (1984): Die *immutabilis*-Mutante als Grundlage populationsgenetischer Untersuchungen am Höckerschwan (*Cygnus olor*). Ökol. Vögel 6:175-183.

Neben »normal« gefärbten Höckerschwänen leben vielerorts auch *immutabilis*-Tiere. Dunen- und Jugendkleid solcher Individuen sind »weiß«, die Füße und Läufe zeitlebens fleischfarben. Ursache ist eine rezessive Erbanlage im X-Chromosom. Die entsprechende Genfrequenz kann aufgrund der phänotypischen Zusammensetzung einer Stichprobe geschätzt werden. Besondere Formeln gelten, wenn Informationen über die Geschlechtszugehörigkeit der berücksichtigten Vögel fehlen.

Der Farbdimorphismus von *C. olor* bietet günstige Voraussetzungen für das Studium einiger Aspekte der Populationsgenetik (z.B. »Genetische Drift« und Genfluß). Dazu bedarf es auch gesicherter Erkenntnisse über die möglichen Vorteile der *immutabilis*-Merkmale.

Summary

SCHERNER, E. R. (1984): The *immutabilis* Mutant (»Polish Morph«) as a Basis for Population Genetic Studies in the Mute Swan (*Cygnus olor*). Ecol. Birds 6: 175-183.

Two phases, termed »normal« and *immutabilis* respectively, are known in the Mute Swan. The differences between them refer to colours of down coat, juvenile plumage and unfeathered skin parts (e.g., feet). The dimorphism may be treated as being controlled by a single pair of sex-linked alleles with dominance of the »normal« gene.

This paper reviews former and present speculations on the character of the »Polish Swan« since its first description in 1686. Moreover, estimation of gene frequencies and appropriate confidence intervals based on the proportion of *immutabilis* birds in a sample is explained. Different equations refer to ♂, ♀, and mixed assemblages of either fixed or unknown sex composition. Applications of the formulae are illustrated using population data obtained at Wolfsburg (Lower Saxony).

As the polymorphism in *C. olor* is amenable to quantitative analysis it can be used to evaluate fundamental aspects of population genetics involving, e.g., genetic drift (»founder principle«) and gene flow. For further perspectives additional informations about possible advantages for the *immutabilis* phenotype are required.

¹⁾ 8. Mitteilung aus dem Nordwestdeutschen Höckerschwan-Projekt.

1. Einleitung

In vielen Regionen treten neben »normal« gefärbten Höckerschwänen auch *immutabilis*-Tiere auf. Die Varianten sind bereits im Dunenkleid deutlich unterscheidbar (Oberseite »grau« oder »weiß«; genaue Beschreibung und Abbildung s. NELSON 1976). Obwohl nicht wenige, in Mitteleuropa sogar die meisten Populationen beide Phasen enthalten, ist dieser Polymorphismus nur mangelhaft bekannt und in manchen Vogelbestimmungsbüchern unberücksichtigt geblieben (z.B. PETERSON et al. 1965, MAKATSCH 1969, BRUUN et al. 1971, HARRISON 1975).

Der Höckerschwan ist ein auffälliger Großvogel, der häufig auch inmitten von Ortschaften siedelt. Der beide Geschlechter und sämtliche Altersklassen betreffende Farbdimorphismus bietet daher besonders günstige Möglichkeiten für populationsgenetische Forschungen. Die folgende Studie unterrichtet über die erblichen und statistischen Voraussetzungen.

2. Genetische Voraussetzungen

1866 erwähnte PLOT eine offenbar noch unbeschriebene Art, die weiß und so groß wie der Höckerschwan war, aber blaßrote Läufe (»leggs . . . of a blushy red«) besaß und darin der Hausgans (*Anser anser f. domestica*) ähnelte. Er gab ihr deshalb den Beinamen »*Cygnus Anseroides*«. Nachkommen der auf dem Trent bei Rugeley (Staffordshire/England) gehaltenen Vögel trugen bereits als Jungtiere ein weißes Gefieder.

1838 berichtete YARRELL über eine Spezies, die seit einigen Jahren von Londoner Zoohändlern angeboten und wegen ihrer Herkunft (Ostsee) als »Polnischer Schwan« bezeichnet wurde. Obwohl dem Höckerschwan sehr ähnlich, hatte sie nicht tiefschwarze, sondern blaß-ashgraue Füße und Läufe (»of a pale ash-grey colour«). Weil Dunen- und Jugendkleid in England geschlüpfter Vögel weiß waren, erhielt die Art den Namen »*Cygnus immutabilis*« (»Unveränderlicher Schwan«). Im Winter 1837/38 zogen Trupps solcher Tiere sogar entlang der Küste zwischen Schottland und Themse-Mündung südwärts. Dabei fanden mehrere Individuen den Tod (z. B. ein Exemplar in Kent auf dem Medway erlegt).

Schon bald nach 1838 entstanden Zweifel am Artcharakter des »Unveränderlichen Schwans«. Die Klärung brachte SCHLEGEL mit der 1860 durch BLASIUS et al. veröffentlichten Beobachtung, daß weiße und graue Dunenjunge als Geschwister auftreten können. Eine weitere Mischbrut, deren Nachkommen fortpflanzungsfähig waren, beschrieb z. B. BRÜGGEMANN 1875. Damit war erwiesen, daß *C. immutabilis* und *C. olor* Angehörige derselben Spezies sind.

Die hellfüßige Höckerschwan-Variante galt lange als Rarität, für die Sammler und Zoologische Gärten hohe Preise boten. So berichtete PFANNENSCHMIDT 1888, daß in Frankreich »für den frisch erlegten *C. immutabilis* Fleisch 60 bis 75 Mark« zu erzielen seien. Mancherorts wurde auch die Zucht reinerbiger Individuen angestrebt, in den Niederlanden noch im 20. Jahrhundert (HEINROTH in PETERS 1931, KEAR 1972).

In der 1837 durch Aussetzen eines Paares begründeten Population des Genfer Sees wurden weiße Jungvögel erstmals 31 Jahre danach bemerkt. Unter 372 zwischen 1868 und 1899 geschlüpften Individuen erreichten *immutabilis*-Tiere mit 28% jedoch einen relativ hohen Anteil (FOREL 1869, 1899a und b, 1904). Dabei soll es sich stets um ♀ gehandelt haben²⁾. Die Anwendung der MENDELSchen Regeln für den dominant-rezessiven Erbgang konnte das plötzliche Erscheinen und die rasche Vermehrung der Variante aber nicht erklären. MAILLEFER (1921) vermutete deshalb eine Infektion der Keimdrüsen als Ursache der Farbanomalie sowie eine Immunität der ♂ gegenüber den Erregern.

Um 1864 erbrütete in Bremen ein Paar »normaler« (schwarzfüßiger) Höckerschwäne drei Junge, unter denen sich zwei weiße befanden (BRÜGGEMANN 1875). Wie zunächst auch von MAILLEFER (1921) angenommen, ist die genetische Grundlage der *immutabilis*-Merkmale also rezessiv. Trotzdem wurden selbst nach 1930 gegensätzliche, nicht durch Beobachtungen gesicherte Auffassungen über die Qualität der Erbfaktoren vertreten (s. PETERS 1931, GROEBBELS 1936).

1968 konnten MUNRO et al. die Färbungen von Füßen und Läufen sowie Dunen- und Jugendkleid auf Erbanlagen zurückführen, welche sich im X-Chromosom befinden. Die rezessiven *immutabilis*-Merkmale treten daher vorzugsweise bei ♀ äußerlich hervor. So waren in Rhode Island (Nordamerika) 10% der ♂ (n=288), aber 26% der ♀ (n=200) »Unveränderliche Schwäne«.

Wird die *immutabilis*-Anlage als *a* und das dominante, für die »normalen« Merkmale verantwortliche Allel mit *A* bezeichnet, sind drei Kombinationen möglich: *AA* (homozygot »normal«), *Aa* (heterozygot »normal«) sowie *aa* (homozygot *immutabilis*). Dies gilt uneingeschränkt für ♂. Dem ♀ fehlt jedoch ein zweites X-Chromosom (durch *O* angezeigt), weshalb hier nur folgende Genotypen vorkommen können: *AO* (hemizygot »normal«) und *aO* (hemizygot *immutabilis*). Somit ist zwischen sechs Paarungstypen zu unterscheiden (Tab. 1), von denen zwei die Annahme eines dominant-rezessiven, »geschlechtsgebundenen« Erbganges nachträglich bestätigen:

(1) Bei der Kreuzung von *immutabilis*-♂ (*aa*) mit »normalen« ♀ (*AO*) müssen die weißen Pulli ♀ (*aO*), die grauen jedoch ♂ (*Aa*) sein. MUNRO et al. (1968) überprüften zwei derartige Familien und beobachteten, daß Phänotyp und Geschlecht erwartungsgemäß kombiniert waren (16 Individuen). LATZEL (briefl.) entdeckte 1972 ebenfalls ein *aa*-*AO*-Paar mit unterschiedlich gefärbtem Nachwuchs. Das *immutabilis*-Junge wurde beringt und erwies sich, später brütend gefunden, als ♀.

(2) »Unveränderliche Schwäne«, welche der Kreuzung »normaler« Individuen entstammen, müssen ♀ sein (*aO*), und das adulte ♂ ist in diesem Fall heterozygot (*Aa*). LATZEL (briefl.) beringte sechs weiße Junge dieses Ursprunges. Ein Vogel wurde später nistend beobachtet und war erwartungsgemäß ein ♀ (WITTIG briefl.). Auch bei den 1875 von BRÜGGEMANN beschriebenen *immutabilis*-Tieren (s.o.) handelte es sich um ♀ (weitere Beispiele s. RUITENBEEK & ANDERSEN-HARILD 1979).

²⁾ Die Vermutung, daß die Fußfärbung ein Geschlechtsmerkmal sei (CORNU und MONOD in FOREL 1904), konnte FOREL (1899c, 1904) durch Beobachtungen am Zürich-See widerlegen.

		♀		♂	
		AO		aO	
		A	O	a	O
AA	A	AA	AO	Aa	AO
	A	AA	AO	Aa	AO
Aa	A	AA	AO	Aa	AO
	a	Aa	aO	aa	aO
aa	a	Aa	aO	aa	aO
	a	Aa	aO	aa	aO

Tabelle 1. Übersicht der möglichen Genotypen von Elterntieren und Nachkommen bei der Kreuzung von »normalen« Individuen mit *immutabilis*-Vögeln (dunkle Felder zeigen »normale« Phänotypen an; vgl. Text).

Table 1. Synopsis of possible parent and offspring genotypes for matings between »normal« and *immutabilis* birds (shaded squares represent »normal« individuals). A refers to the dominant »normal« gene, while a denotes the recessive *immutabilis* allele. Since the inheritance pattern is sex linked, only two genotypes can be found in ♀ (AO, aO) instead of three combinations in ♂ (AA, Aa, aa).

3. Statistische Grundlagen

Jedes X-Chromosom ist Träger von A oder a, deren relative Häufigkeiten mit p bzw. q bezeichnet werden ($p + q = 1$). Die Genotypen AA, Aa und aa treten, wie bei diploiden Organismen üblich, im Verhältnis $p^2 : 2pq : q^2$ auf ($p^2 + 2pq + q^2 = 1$). Sind von N_m ♂ *immutabilis*-Tiere, so repräsentiert i_m/N_m den Anteil q^2 . Daraus erfolgt als Genfrequenz

$$q = \sqrt{\frac{i_m}{N_m}} \tag{1}$$

Die ♀ haben lediglich ein X-Chromosom, weshalb nur die Genotypen AO und aO möglich sind. Befinden sich unter N_f ♀ *immutabilis*-Vögel, ist

$$q = \frac{i_f}{N_f} \tag{2}$$

Wird der gewogene Mittelwert aus (1) und (2) gebildet, entsteht als relative Häufigkeit von a in der Population

$$q = \frac{\sqrt{\frac{i_m}{N_m}} \cdot N_m + \frac{i_f}{N_f} \cdot N_f}{N_m + N_f} \tag{3}$$

Dabei ist die Genfrequenz auf die Gesamtheit der X-Chromosomen (nicht der Gameten!) bezogen.

Wenn Angaben über das Geschlecht der Vögel fehlen, kann mit i/N nur die relative Häufigkeit der *immutabilis*-Tiere (i) in der Population (N) direkt kalkuliert werden. Bei einem ♂-Anteil S (♀ entsprechend $1-S$) sind von i »Unveränderlichen Schwänen« $q^2 \cdot S \cdot N$ ♂ sowie $q \cdot (1-S) \cdot N$ ♀. Daraus folgen

$$i = q^2 \cdot S \cdot N + q \cdot (1-S) \cdot N$$

und

$$q = \left| \sqrt{\frac{i}{S \cdot N} + \frac{(1-S)^2}{4 S^2}} \right| - \frac{1-S}{2 S} \quad (4).$$

Die angeführten Gleichungen gelten für ideale Bedingungen ($N_m = \infty$, $N_f = \infty$ bzw. $N = \infty$). Die Genfrequenz in realen Populationen kann nur geschätzt werden. Grundlage ist der durch Zählung ermittelte Anteil der *immutabilis*-Vögel (i_m/N_m , i_f/N_f bzw. i/N). Es handelt sich um eine Häufigkeitsziffer, der die von BUNKE (1959) tabellierten Konfidenzgrenzen zukommen (WEBER 1972: Taf. 8 und 8a). Letztere ermöglichen die Kalkulation eines Vertrauensbereiches, der den wahren Wert von q mit genügend hoher Wahrscheinlichkeit einschließt. Die folgenden Beispiele für die Bestimmung von 95%-Intervallen basieren auf Untersuchungen an einer niedersächsischen Population (Tab. 2):

Tabelle 2. Häufigkeit »Unveränderlicher Schwäne« und Frequenz der *immutabilis*-Erbanlage (q , mit 95%-Konfidenzintervall) in der Population von Wolfsburg (Niedersachsen). Die Zählergebnisse stammen aus den Jahren 1965-1981 (LATZEL & SCHERNER unveröff.).
Table 2. Frequencies of the »Polish« variant and the *immutabilis* allele (q) in the Mute Swan population at Wolfsburg (Lower Saxony) based on census results obtained during 1965-81 by LATZEL & SCHERNER. The samples contain 22 marked breeding birds and 141 cygnets (before reaching the flying stage). The values of q and the corresponding 95%-confidence-intervals are estimated from the equations given on pp. 178-180.

		Zählergebnisse		Schätzwerte	
		Individuen insgesamt	davon <i>immutabilis</i> -Tiere	q	
Brutvögel ¹⁾	♂	13	1	0,28	(0,00-0,46)
	♀	9	3	0,33	(0,12-0,67)
	zusammen	22		0,30	(0,02-0,55)
Jungvögel ²⁾		141	27	0,30	(0,20-0,42)

¹⁾ nur beringte Tiere

²⁾ zum Zeitpunkt ihrer Entdeckung (vor Erreichen der Flugfähigkeit)

(1) Bei den reproduktiven ♂ ergibt die Zählung $i_m/N_m = 1/13 = 0,077$. Die zugehörigen Vertrauensgrenzen nach BUNKE sind 0,000 und 0,215. Gleichung (1) liefert den Schätzwert $q = 0,28$ mit dem Konfidenzintervall 0,00-0,46.

(2) Für die reproduktiven ♀ wurde $i_f/N_f = 3/9 = 0,333$ ermittelt. Die Vertrauensgrenzen nach BUNKE lauten 0,120 und 0,667. Gemäß Gleichung (2) sind die Quotienten identisch mit q und dem Konfidenzintervall.

(3) Für die Brutvögel ist $q = 0,30$ (gewogenes Mittel). Werden jeweils gleichzeitig für ♂ und ♀ die unteren bzw. oberen Vertrauensgrenzen nach BUNKE in Gleichung (3) eingesetzt, folgt mit

$$\frac{|\sqrt{0,000}| \cdot 13 + 0,120 \cdot 9}{13 + 9} = 0,02$$

$$\frac{|\sqrt{0,215}| \cdot 13 + 0,667 \cdot 9}{13 + 9} = 0,55$$

das gesuchte Konfidenzintervall.

Gleichung (4) setzt die Kenntnis der Sexilität voraus. Zumindest für Jungvögel kann ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis ($S = 0,5$) erwartet und daher die Schätzformel

$$q = \left| \sqrt{2 \frac{i}{N} + \frac{1}{4}} \right| - \frac{1}{2} \quad (5)$$

verwendet werden. In Stichproben sind zufällige Abweichungen möglich, doch dürfte bei genügend großem N der ♂-Anteil generell 40-60% betragen. Diesem Intervall ($S = 0,4$ bzw. $0,6$) entsprechen

$$q = \left| \sqrt{\frac{5}{2} \cdot \frac{i}{N} + \frac{9}{16}} \right| - \frac{3}{4} \quad (5a)$$

$$\text{und} \quad q = \left| \sqrt{\frac{5}{3} \cdot \frac{i}{N} + \frac{1}{9}} \right| - \frac{1}{3} \quad (5b).$$

Durch Einsetzen der Konfidenzgrenzen nach BUNKE in (5a) bzw. (5b) läßt sich näherungsweise jener Vertrauensbereich konstruieren, der den wahren Wert von q mit hinreichender Wahrscheinlichkeit einschließt.

Beispiel: Unter 141 vor dem Flüggewerden entdeckten Höckerschwänen befanden sich 27 *immutabilis*-Tiere (Tab. 2). Aus Gleichung (5) folgt der Schätzwert $q = 0,30$. Die für $i/N = 27/141$ durch lineare Extrapolation bestimmten 95%-Vertrauensgrenzen nach BUNKE lauten 0,134 und 0,271. Sie ergeben über (5a) bzw. (5b) das gesuchte Konfidenzintervall 0,20-0,42.

Ohne besondere Verfahren wie Sektion oder Kloakentest (z.B. BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1968: 14-16) kann die Geschlechtszugehörigkeit von Höckerschwänen meist nur bei Brutvögeln eindeutig ermittelt werden. Die Anwendung von (1), (2) und (3) beschränkt sich daher allgemein auf diese Gruppe. Für andere Kategorien steht Gleichung (4) zur Verfügung, sofern die Sexilität in der Stichprobe bekannt ist.

Unter den noch nicht flügenden Jungtieren beträgt das Geschlechterverhältnis annähernd 1 : 1 (MATHIASSEN 1976, COLEMAN & MINTON 1979). Größere Abweichungen sind bei älteren Gruppen möglich. So überwogen ♂ in der Population des Berliner Raumes früher offenbar »ganz bedeutend« (BOLLE 1892), und an schwedischen Mauserplätzen kann ihr Anteil 62-68% erreichen (MATHIASSEN 1973a und b, 1976). Gleichung (5) sollte daher stets zusammen mit (5a) und (5b) verwendet werden, letztere eventuell mit $S = 0,7$ statt 0,6.

4. Anmerkungen

Die *immutabilis*-Mutante gilt häufig als Beispiel für Albinismus (HILPRECHT 1970 u. a.) oder Albinoidismus (z.B. GROEBBELS 1936). Dunenjunge dieser und der »normalen« Phase differieren aber lediglich in Farbhelligkeit und -sättigung³⁾. Wahrscheinlich sind zwei im X-Chromosom lokalisierte Genpaare wirksam, von denen das erste den Grau-Anteil, das andere die Dichte einer blassen chromatischen Pigmentierung bestimmt (NELSON 1976). Da ein Kopplungsfall vorliegt, kann der eigentlich dihybride Erbgang vereinfacht wie auf S.177 dargestellt werden (tatsächlich wäre *A* für mehr, *a* für weniger Grau verantwortlich). Ebenso genügt zumindest feldornithologisch die traditionelle, nicht korrekte Unterscheidung zwischen »weißen« und »grauen« Pulli.

Eindeutige Berichte über »Unveränderliche Schwäne« als Angehörige eines vom Menschen unabhängigen Brutbestandes fehlen zumindest für die Zeit vor 1925. Daher muß das *immutabilis*-Gen in den autochthonen, Anfang des 20. Jahrhunderts stark dezimierten Populationen (»Wildvögel«) sehr selten gewesen sein oder sogar gefehlt haben. Sicher aber ist die Frequenz dieser Erbanlage unter den in Gefangenschaft lebenden Tieren nach 1838 erheblich angestiegen (vgl. S. 177). Die nicht erwiesene Annahme, daß helle Tarsen und das weiße Dunenkleid Domestikationserscheinungen darstellen (z.B. FOREL 1904, HILPRECHT 1968), geht darauf zurück. Entsprechend gelten dunkle Pulli häufig als »wildfarben« (NISS 1965 u. a.).

³⁾ Für Tarsus- und Schnabelfärbung dürften diese Verhältnisse nach Ablegen der Nestdunen fortbestehen, doch fehlen kolorimetrische Untersuchungen. Dabei wäre auch zu prüfen, ob *immutabilis*-Tiere ein spezielles Jugendkleid oder aber schon beim Flügwerden ein Adultgefieder tragen.

Polymorphismen gehören zum regulären Erscheinungsbild vieler Spezies. So ist der Farbdichromatismus nicht auf *C. olor* beschränkt. Entsprechende, noch wenig erforschte Phasen gibt es bei Trauerschwan (*C. atratus*; WILMORE 1974, SCHERNER unveröff.), Trompeterschwan (*C. [cygnus] buccinator*; DELACOUR 1954, BANKO 1960) und Zwergschwan (*C. [columbianus] bewickii*; EVANS & LEBRET 1973, HÄLLQUIST & LEWANDER 1977). Trotzdem wird der *immutabilis*-Merkmalskomplex oft als »Entartung« angesehen, vergleichbar etwa einer Schnabel- oder Flügelmißbildung (PETERS 1931, DÖHLING 1932, HILPRECHT 1970 u.a.). Diese Auffassung gipfelt manchmal in der Hoffnung, durch Selektion für eine »gesunde« Population sorgen zu können (NIESS 1965 und 1969, JACOBY et al. 1970).

»Unveränderliche Schwäne« gehören meist jenen Beständen an, die auf Einbürgerungen im 19. oder 20. Jahrhundert zurückgehen (z.B. Nordwestdeutschland; SCHERNER 1981). Der Zusammenhang zwischen Herkunft und Erbgut bedingt Populationen unterschiedlicher Struktur, deren nachträgliche Veränderung etwa durch Individuenaustausch möglich ist. Mit seiner räumlich und zeitlich wechselnden Frequenz bietet das *immutabilis*-Allel so die Gelegenheit zum Studium von Genetischer Drift (»Gründerprinzip«) und Genfluß.

Bisher ist nicht bekannt, ob den Phänotypen gleiche Überlebensfähigkeiten zukommen (Beringer sollten daher neben Alter und Geschlecht auch die Phasenzugehörigkeit des markierten Vogels vermerken). Zweifellos sind in gemischten Bruten die weißen Jungen durchschnittlich kleiner als die grauen (s. NEWTON 1887, DÖHLING 1932, PETERS 1937). Diese schwächere Konstitution wird offenbar vorgetäuscht durch den bei »Unveränderlichen Schwänen« allgemein erhöhten ♀-Anteil. Sicher erscheint, daß unter verschieden gefärbten Geschwistern die dunklen einen größeren Schutz vor elterlicher Aggression genießen (SOKOLOWSKI 1960, MESTER 1968, NORMAN 1977). Andererseits haben *immutabilis*-♀ vermutlich bessere Aussichten auf eine Verpaarung schon im ersten Lebensjahr (BACON 1980). Einer Klärung bedarf schließlich die Frage nach dem Einfluß der Pigmentierung auf die Thermoregulation (s. RUITENBEEK & ANDERSEN-HARILD 1979).

Literatur

- BACON, P. J. (1980): A possible advantage for the 'Polish' morph of the Mute Swan. *Wildfowl* 31: 51-52. — BANKO, W. E. (1960): the trumpeter swan. Washington (North American Fauna 63). — BAUER, K. M., & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 2. Frankfurt a.M. — BLASIUS, J. H., E. BALDAMUS & F. STURM (1860): J. A. Naumann's Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. Stuttgart. — BOLLE, C. (1892): Der Schwan in der Mark. *Brandenburgia* 1892: 42-60. — BRÜGGEMANN, F. (1875): *Cygnus immutabilis*, eine Varietät des Höckerschwans, *C. olor*. *Zool. Garten* 16: 321-324. — BRUUN, B., A. SINGER & C. KÖNIG (1971): Der Kosmos-Vogelführer. 1. Aufl. Stuttgart. — BUNKE, O. (1959): Neue Konfidenzintervalle für den Parameter der Binomialverteilung. *Wiss. Z. Humboldt-Universität Berlin, Math.-Naturwiss. R.*, 9, 1959/60: 335-363. — COLEMAN, A. E., & C. D. T. MINTON (1979): Pairing and breeding of Mute Swans in relation to natal area. *Wildfowl* 30: 27-30. — DELACOUR, J. (1954): *The Waterfowl of the World*. Bd. 1. London. — DÖHLING, F. (1932): Die Verkrüppelungen bei den Hamburger Alsterschwänen. *Zool. Garten NF* 5: 120-129. — EVANS, M. E., & T. LÉBRET (1973): Leucistic Bewick's Swans. *Wildfowl* 24: 61-62. — FOREL, F.-A. (1869): Faux albinisme de trois jeunes cygnes de Morges, en 1868. *Bull. Soc. Vaudoise Sc. naturelles* 10: 132-136. — Ders. (1899a): *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Naturelles* 35: XXI. — Ders. (1899b): *Cygnus faux-albinos*. *Bibliothèque Universelle, Arch. Sc. physiques naturelles, Année* 104, 4. Période, 8: 490-491. — Ders. (1899c): *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Naturelles* 35: XXXVIII. — Ders. (1904): *Le Léman*. Bd. 3. Lausanne. — GROEBBELS, F. (1936): Über Farbvarietäten und Farbaberrationen der Vögel und ihre Vererbungsweise. *Anz. Orn. Ges. Bayern* 2: 368-373. — HÄLLQUIST, A., & B. LEWANDER (1977): »Polsk« mindre sångsvan *Cygnus bewickii* vid Grågård. *Calidris* 6: 38. — HARRISON, C. (1975): *A Field Guide to the Nests, Eggs and Nestlings of European Birds with North Africa and the Middle East*. London. — HILPRECHT, A. (1968): Der Bestand des Höckerschwans in der Deutschen Demokratischen Republik im Jahre 1966. *Falke* 15: 148-151. — Ders. (1970): Höckerschwan, Singschwan, Zwergschwan. 2. Aufl. Wittenberg Lutherstadt (N. Brehm-Bücherei 177). — JACOBY, H., G. KNÖTZSCH & S. SCHUSTER (1970): Die Vögel des Bodenseegebietes. *Orn. Beob.* 67, Beiheft: 1-260. — KEAR, J. (1972): Reproduction and family life. — In: P. SCOTT: *The Swans*. London: 79-124. — MAILLEFER, A. (1921): Variations des cygnes du Léman. *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Naturelles* 54: 149-154. — MAKATSCH, W. (1969): Wir bestimmen die Vögel Europas. 2. Aufl. Radebeul. — MATHIASSEN, S. (1973a): A moulting population of non-breeding Mute Swans with special reference to flight-feather moult, feeding ecology and habitat selection. *Wildfowl* 24: 43-53. — Ders. (1973b): Moulting grounds of Mute Swans (*Cygnus olor*) in Sweden, their origin and relation to the population dynamics of Mute Swans in the Baltic area. *Viltrevy* 8: 399-452. — Ders. (1976): Studies in Mute Swans in Sweden - aims and problems. — In: E. KUMARI: *Bird Migration*. Tallinn: 190-196. — MESTER, H. (1968): Das Töten von eigenen Jungen. *Anthus* 5: 119-126. — MUNRO, R. E., L. T. SMITH & J. J. KUPA (1968): The genetic basis of color differences observed in the Mute Swan (*Cygnus olor*). *Auk* 85: 504-505. — NELSON, C. H. (1976): The Color Phases of Downy Mute Swans. *Wilson Bull.* 88: 1-3. — NEWTON, A. (1887): Swans with white Cygnets. *Zoologist* 3rd Ser. 11: 463-464. — NIESS, H. (1965): Bestandsregulierung beim Höckerschwan. *Wild Hund* 67: 863-866. — Ders. (1979): Höckerschwäne. *Wild Hund* 82: 338-341. — NORMAN, D. O. (1977): A role for plumage color in Mute Swan (*Cygnus olor*) parent-offspring interactions. *Behaviour* 42: 314-321. — PETERS, N. (1931): 10 Jahre Brutstatistik und Entwicklung der Hamburger Alsterschwäne. *Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg* 23: 1-31. — Ders. (1937): Über Beobachtungen an den Hamburger Alsterschwänen, *Cygnus olor* (Gmel.), in den Jahren 1931 bis 1935. *Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg NF* 1: 195-214. — PETERSON, R., G. MOUNTFORT & P. A. D. HOLLON (1965): *Die Vögel Europas*. 7. Aufl. Hamburg und Berlin. — PFANNENSCHMIDT, E. (1888): Bemerkung. *Dtsch. Jäger-Ztg.* 11: 719. — PLOT, R. (1866): *The Natural History of Stafford-shire*. Oxford. — RUITENBEEK, W., & P. ANDERSEN-HARILD (1979): De Knobbelzwaan. Amsterdam und Antwerpen. — SCHERNER, E. R. (1981): Der Höckerschwan (*Cygnus olor*) in Nordwestdeutschland (Übersicht). *Drosera* '81: 47-54. — SOKOLOWSKI, J. (1960): The mute swan in Poland. *State Council Conservation Nature, Poland, Warsaw*, 1: 1-28. — WEBER, E. (1972): Grundriß der biologischen Statistik. 7. Aufl. Stuttgart. — WILMORE, S. B. (1974): Swans of the World. *Newton Abbot and London*. — YARRELL, [W.] (1838): *Proc. Zool. Soc. London* 6: 19.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Scherner Erwin Rudolf

Artikel/Article: [Die immutabilis-Mutante als Grundlage populationsgenetischer Untersuchungen am Höckerschwan \(Cygnus olor\) 175-183](#)