

Zur Struktur der schweizerischen Rabenkrähenpopulation *Corvus corone corone*¹

Mit einer Diskussion der Methodik von Populationsberechnungen

von ANDREAS BÖHMER, Basel

Rabenkrähen können, wie Ringfunde ergaben, über zehn Jahre alt werden. Mit zwei Jahren werden sie geschlechtsreif und legen, bei einer Brut im Jahr, in der Schweiz durchschnittlich 4,7 Eier (WACKERNAGEL in GLUTZ 1962). Wenn aus jedem Ei eine zehnjährige Krähe heranwachsen würde, könnte ein einziges Paar während seines Lebens über 30 Junge haben und eine Population ihren Bestand in zehn Jahren etwa vertausendfachen. Andererseits berechnete KALCHREUTER (1971b) anhand von Ringfunden, dass in einer Rabenkrähenpopulation jedes Brutpaar jährlich über vier Junge haben müsste, um bloss den Bestand erhalten zu können. Feldbeobachtungen an mitteleuropäischen Rabenkrähenpopulationen ergaben aber einen durchschnittlichen Bruterfolg von nur 1,2 bzw. weniger als einem Jungen pro Brutpaar und Jahr (WITTENBERG 1968, TOMPA 1975). Die beiden letzteren Autoren erachteten dies als zu niedrig, um die Population zu erhalten. Zum grossen Teil beruhen diese Widersprüche auf Unterschieden im zugrundeliegenden Material, das für die Gesamtpopulation nicht repräsentativ war. Ringfunde haben, speziell bei Krähen, den Nachteil, dass vor allem ältere Individuen ihre Ringe leicht verlieren. Dadurch werden die Populationsberechnungen erheblich verfälscht. Intensivere Feldbeobachtungen wurden in Mitteleuropa bisher vor allem in für Rabenkrähen «günstigen» Gebieten durchgeführt, wo sich überdurchschnittlich viele Nichtbrüter aufhalten, die Bejagung stark und der Bruterfolg sehr niedrig ist. Als TOMPA (1975) seine Beobachtungen aus diesem Grund auf waldreiche Hügellzonen ausdehnte, fand er dort einen Bruterfolg von über 2,5 Jungen pro Paar.

Als für ein grösseres nahrungsökologisches Projekt der Vogelwarte Sempach (RUFENER in Vorb.) aus fast der ganzen Schweiz an die tausend erlegte Rabenkrähen eingesandt wurden, ergriff ich gerne die Gelegenheit, anhand dieses Materials solchen populationsdynamischen Fragen nachzugehen. Hier waren nämlich die oben erwähnten Fehlerquellen weitgehend ausgeschlossen. Vorerst interessierten folgende Fragen: Altersstruktur der Population, Nichtbrüteranteil unter den potentiell geschlechtsreifen Vögeln, Bruterfolg, Mortalität der verschiedenen Altersgruppen und mögliche regionale Unterschiede in der Populationsstruktur. Bei den Populationsberechnungen tauchten jedoch einige Probleme auf, die in der durchgesehenen Literatur nicht befriedigend gelöst sind. Deshalb wird hier vorerst ausführlich auf die Methodik von Populationsberechnungen anhand erlegter Vögel eingegangen: Aus der schweizerischen Rabenkrähenpopulation wird durch Abschuss eine Stichprobe entnommen. Unter Zuhilfenahme von Ringfundmeldungen wird versucht, aus dieser Stichprobe die Anteile der einzelnen Altersklassen während der verschiedenen Jahreszeiten abzuschätzen (Abschnitt 1.2.). Im nächsten Abschnitt wird erläutert, wie solche Altersklassenanteile relativiert, d. h. auf 1000 Individuen zu Beginn des Lebensjahres bezogen werden können, so dass eine Modellpopulation entsteht, die Anhaltspunkte über die Verhält-

¹ Ausgeführt in Zusammenarbeit mit der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

nisse in der realen Population liefert (vergl. auch Abb. 3). Wer sich für die Methodik von Populationsberechnungen nicht interessiert, mag im ersten Kapitel nur den Abschnitt über die Altersklassen (1.1.2) durchsehen und dann gleich mit dem zweiten Kapitel beginnen, wo die hier skizzierte Methode auf das vorliegende Material angewendet wird.

Dank. — An erster Stelle möchte ich — auch im Namen der Schweizerischen Vogelwarte — den vielen Wildhütern und Jägern für die Einsendung der erlegten Krähen meinen Dank aussprechen, ebenso den kantonalen Jagdverwaltungen (speziell der Kantone Luzern, Zürich und Bern) für ihre Mithilfe bei der Organisation und die finanzielle Unterstützung. Dr. E. SUTTER gab mir zur Untersuchung der geschossenen Krähen wertvolle Ratschläge und stellte am Naturhistorischen Museum Basel einen Arbeitsplatz zur Verfügung. Dr. A. SCHIFFERLI, dem damaligen Leiter der Vogelwarte Sempach, und seinen Mitarbeitern, die fast alle irgendwie mit den Krähen zu tun hatten, möchte ich für ihre Hilfe ganz herzlich danken. Gespräche und Diskussionen mit R. LINK (Observatoire ornithologique du Chasseral), Dr. H. C. RUFENER und Dr. F. S. TOMPA gaben mir wertvolle Anregungen. Ganz spezieller Dank gebührt Dr. B. BRUDERER, der sich für die mehrmalige Durchsicht des Manuskriptes viel Zeit genommen und mir mit seiner konstruktiven Kritik sehr geholfen hat. Auch R. LÉVÊQUE, Dr. B. NIEVERGELT (Arbeitsgruppe für Wildforschung, Zürich) und Prof. F. HAMPEL (ETH, Zürich) haben das Manuskript durchgesehen und mir wertvolle Literaturhinweise gegeben. Fräulein J. ERSKINE und R. LÉVÊQUE schrieben das Résumé und verbesserten die englische Zusammenfassung.

1. Populationsberechnungen anhand erlegter Vögel

1.1. Stichprobe

1.1.1. Material. — Vom Januar 1973 bis in den September 1974 wurden 970 erlegte Krähen an die Vogelwarte eingesandt; davon konnten 911 für die vorliegende Arbeit verwendet werden. Bei den übrigen handelte es sich um 10 Saatkrähen *Corvus frugilegus*, 23 in Krähenfallen gefangene und 5 tot gefundene Rabenkrähen, 7 Exemplare mit fehlenden Angaben sowie 14 Krähen aus dem St. Galler-Rheintal (die aus noch zu erläuternden Gründen nicht miteinbezogen werden konnten). Zu jeder erlegten Krähe lieferte der Wildhüter folgende Informationen: Abschussdatum, -zeit und -ort (Gemeinde, Flurname und Aufenthaltsort wie Acker, Maisfeld, Schlafplatz usw.), sowie Abschussart (mit Kugel oder Schrot geschossen). Verf. und zum Teil auch Mitarbeiter der Vogelwarte Sempach bestimmten Alter, Geschlecht, Gewicht, Flügellänge und Rachenfärbung.

TABELLE 1. Aufteilung der 911 Abschnüsse nach Alter, Jahreszeit und Region: Mittelland/Jura/Alpen (davon Gebiete > 1000 m ü.M.)/Voralpen. — *Distribution of the 911 shot Crows according to age, season and region: Lowlands/Jura/Alps (alpine regions > 1000 m above sea-level)/Lower Alps.*

	1j.	2j.	2mj.	3mj.	total
Mai/Juni	6/4/1(-)/2	29/4/11(6)/10		70/32/24(12)10	203
Juli/Aug.	25/10/13(3)/8		25/10/12(2)/10		113
Sept./Okt.	28/8/4(1)/15		28/5/8(1)/15		111
Nov./Dez.	9/3/8(4)/9		24/2/20(9)/8		83
Jan./Feb.	15/4/4(2)/3		48/17/15(7)/5		111
März/April	51/7/14(6)/6		129/24/53(24)/6		290
total	134/36/44(16)/43		353/94/143(61)/64		911

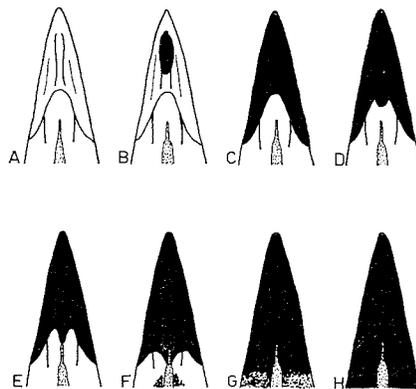


ABB. 1. Acht Stadien der Rachenfärbung (Innerseite des Oberschnabels). Bei A (Jungvögel) ist die ganze Innerfläche rosafleischfarben, die verhornten Partien werden jedoch bald schwarz und nach und nach greift die Dunkelfärbung auf die unverhornten Teile über. — *Eight stages of colour of the inner side of the upper bill. Stage A (young birds) is completely pinkish, stage H (old birds) nearly completely black.*

Zudem wurden der Mageninhalt gesammelt (Dr. H. C. RUFENER) sowie Mauserprotokolle (Dr. E. SUTTER) und einzelne Schädelpräparate für Pneumatisationsstudien (R. WINKLER) angefertigt. Die Altersverteilung der 911 verwertbaren Rabenkrähen ist in Abb. 3 (links unten) und in Tab. 1 zeitlich und räumlich aufgeschlüsselt zusammengestellt (Definition der Altersklassen siehe unten, der Regionen S. 122 und Abb. 8).

1.1.2. Altersklassen und Altersmerkmale. — Das Alter wird hier grundsätzlich in Lebensjahren angegeben, wobei der 1. Mai als «Geburtstag» angenommen wurde. Anhand der gebräuchlichen Gefiedermerkmale (z. B. SVENSSON 1970, KALCHREUTER 1971a) wurden 1j. = Erstjährige (*first year birds*) = Vögel im ersten Lebensjahr und 2mj. = Zweit- und Mehrjährige (*second and more year birds*) = über 12 Monate alte Vögel unterschieden. Über den 1. Mai hinaus konnten die Jungvögel des Vorjahres noch bis in den August hinein von den älteren Individuen unterschieden werden, so dass für die Monate Mai bis Juli eine Aufteilung der 2mj. in 2j. (Zweitjährige) und 3mj. (älter als 24 Monate) möglich war. Die Unterscheidung der 2j. von den 3mj. nach der ersten Vollmauser anhand des Glanzes des zweiten Grossgefieders «etwa zwischen dem bronzeschwarzen Glanz der Jungvogel- und dem stahlblauen Schwarz der Altvogelfedern» (KALCHREUTER 1971a) erschien uns, zumindest bis dieser subtile Unterschied mittels beringter Exemplare belegt ist, zu unsicher.

Auch wurde — leider vergeblich — versucht, die 2j. anhand der Rachenfärbung von den älteren Krähen zu unterscheiden. PUTZIG (1938) wies darauf hin, dass schon die Krähenfänger der Kurischen Nehrung junge Nebelkrähen *Corvus corone cornix* von den Altvögeln (die als weniger schmackhaft galten) nach der Färbung von Rachen und Zunge unterschieden. Bei jungen Nebel- und Rabenkrähen ist diese Partie rosa-fleischfarben (Signalfunktion der Nestlinge), im Alter wird sie ganz schwarz. Für diese Arbeit beschränkte ich mich auf die Kontrolle der Innenseite des Oberschnabels und des vorderen Gaumendachs, wobei ich acht Stadien von ganz fleischfarben bis ganz schwarz unterschied (Abb. 1).

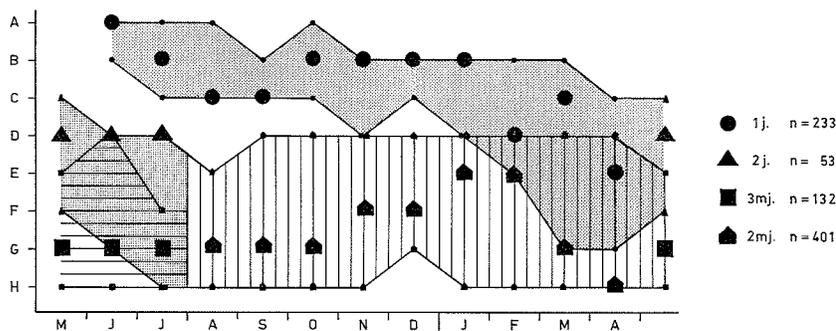


ABB. 2. Jahreszeitliche Verteilung der Rachenfärbung für maximal drei Altersgruppen (soweit anhand anderer Merkmale bestimmbar); die grossen Symbole geben den Modus (Stadium mit den meisten Exemplaren) an, die kleinen die Extremwerte. Für die Jungvögel (Punktraster) kann der Variationsbereich bis Juli des zweiten Lebensjahres angegeben werden, anschliessend geht die Altersklasse der Zweitjährigen in jener der Zweit- und Mehrjährigen (2mj., senkrecht schraffiert) auf; die Dritt- und Mehrjährigen (3mj., waagrecht schraffiert) lassen sich nur von Mai bis Juli ausscheiden. — *Seasonal distribution of the eight colour-stages illustrated in fig. 1; big symbols indicate the mode, small ones the extremes.*

Abb. 2 illustriert den Verlauf der Umfärbung. In Übereinstimmung mit KALCHREUTER (1971a) zeigt sich, dass die Rachenfärbung nur während der ersten acht Lebensmonate als sicheres Altersmerkmal gelten kann, ja schon im November sind einige wenige Extremfälle unter den 1j. anhand der Rachenfärbung nicht mehr eindeutig von älteren Individuen unterscheidbar. Während des zweiten Lebensjahres bleibt der Rachen — zumindest während der ersten Monate — meist deutlich heller als bei älteren Krähen, doch gibt es weite Überschneidungen. Einzelne Individuen behalten die hellrote Färbung bis ins dritte Lebensjahr hinein, während die meisten dann schon einen ganz dunklen Rachen aufweisen. Auch PUTZIG erwähnt eine eineinhalbjährige Krähe, deren Rachen im November «bis auf die Zungenspitze noch ganz fleischfarben war» (l.c., S. 203). Auffallend ist auch, dass bei den 2mj. im Winter hellere, zur Brutzeit dagegen sehr viele ganz dunkle Stadien gefunden wurden (hat die Rachenfärbung auch bei alten Krähen Signalfunktion?).

1.2. Berechnung der Altersklassenanteile durch Zuhilfenahme von Ringfunden

Der Altersaufbau von Populationen wird allgemein mittels Fang oder Abschuss von Individuen aus dem Untersuchungsgebiet oder anhand von Ringfundmeldungen untersucht und in Form von Lebensstafeln dargestellt. Je nach Ausgangsmaterial (Stichprobe) müssen verschiedene Lebensstafeln konstruiert werden, um ein wirklichkeitsgetreues Bild der lebenden Population zu erhalten.

A. Unter der Voraussetzung, dass sich alle Individuen unabhängig von ihrem Alter gleich gut erlegen lassen, entspricht die Altersverteilung von willkürlich aus einem Gebiet erlegten Vögeln direkt der dort lebenden Population. So betrachtet, ergibt das Abschliessen eine *Stichprobe aus der lebenden Population*. Die Daten der Stichprobe können so direkt als l_x (= Zahl der zu Beginn der Altersklasse lebenden Individuen) in die Lebensstafel eingesetzt werden (= *time specific life table*, GILES 1961).

B. Die Altersklassenverteilung unter den Rückmeldungen von «natürlich gestorbenen» beringten Vögeln entspricht dagegen nicht direkt der Altersverteilung (*age distribution*) der lebenden Population, sondern muss vielmehr als eine Zufallsbeobachtung der Lebensdauer-Verteilung (*life time distribution*) angesehen werden (MARTIN-LÖF 1961). Deshalb werden aus Ringfunden sogenannte dynamische Lebens tafeln (*dynamic life tables*) konstruiert, in die nach einer von LACK (1951) entwickelten Methode die Rückmeldungen von toten beringten Vögeln als d_x (= Zahl der im Lebensjahr x gestorbenen Individuen, d von englisch *died*) eingesetzt werden. Bei verschiedenen Vogelarten hat es unter den Rückmeldungen toter Ringvögel einen oft beträchtlichen Anteil erlegter Exemplare, die dann aber meist gleich behandelt werden wie die natürlich gestorbenen Individuen. Erlegte Vögel werden also manchmal auch wie eine Stichprobe aus gestorbenen Exemplaren behandelt.

Wie willkürlich erlegte Exemplare zur Konstruktion beider Lebens tafeln verwendet werden, ohne dass dabei die grundsätzliche Verschiedenartigkeit der beiden Methoden beachtet wird, zeigt sich an der Arbeit von KALCHREUTER (1971b). So wird dort (S. 313) eine aus Abschüssen konstruierte *time specific life table* direkt mit einer dynamischen Lebens tabelle verglichen, die aus einem rund 50 % Abschüsse enthaltenden Material berechnet wurde.

Im folgenden wird anhand von Ringfunden zu klären versucht, wie sich die Altersklassenverteilung von geschossenen Rabenkrähen zu derjenigen der lebenden Population verhält, um so aus unserer Stichprobe die Altersstruktur der letzteren berechnen zu können (Abb. 3). Die Problematik dieses Vorgehens so-

TABELLE 2. Altersverteilung der erlegten und tot gefundenen Krähen unter den 189 Ringfundmeldungen. M-O = Mai—Oktober (erste Lebensjahr-Hälfte), N-A = November—April. Vor dem + sind die Daten aus der Schweiz, dahinter diejenigen aus Deutschland angegeben. l_x = am 1. Mai, resp. 1. November lebende Zahl (nach der Methode von LACK). — *Age-distribution of 189 banded crows (shot and found dead)*. M-O = May—October (= first half of the year of life), N-A = November—April. Dates from Switzerland are indicated ahead of the plus (+), German ones behind it. l_x = number of living birds at May 1st and November 1st (following the method of LACK).

x	erlegt (d_x) _e			tot gefunden (d_x) _t			l_x	
	M—O	N—A	total	M—O	N—A	total	1. Mai	1. Nov.
1j.	8+12 ¹	2+13	35	9+10 ²	4+12	35	90	71
2j.	4+ 7	4+10	25	2+ 7	6+ 8	23	55	46
3j.	2+ 7	6+ 7	22	0+ 6	1+ 7	14	32	26
4j.	0+ 2	3+ 2	7	2+ 4	0	6	18	12
5j.	0+ 3	1+ 1	5	1+ 2	1+ 0	4	12	9
6j.	1+ 0	0+ 1	2	1+ 1	1+ 2	5	8	6
7j.	0	0+ 1	1	0	0	0	3	3
8j.	0	0	0	0	0	0	3	3
9j.	0	0	0	0	0	0	3	3
10j.	0+ 2	0	2	0+ 1	0	1	3	2
11j.	0	0	0	0	0+ 1	1	2	2
12j.	0	0	0	0	0	0	1	1
13j.	0	0	0	1+ 0	0	1	1	0
total	15+33	16+35	99	16+31	13+30	90		

¹ Juli—Oktober = 8+11

² Juli—Oktober = 6+9

wie der beiden oben erwähnten Berechnungsmethoden wird in Abschnitt 1.4. diskutiert. Da aus der Schweiz nur 60 für diesen Zweck brauchbare Ringfunde zur Verfügung standen, sind noch 129 deutsche Ringfunde (KALCHREUTER 1969) mit einbezogen worden. Diese Ringfundmeldungen (Tab. 2) wurden nach folgenden Kriterien ausgewählt: nur «tot gefundene» und «erlegte» Rabenkrähen sowie nur mindestens 12 Jahre vor der Auswertung als Nestling beringte Exemplare.

1.2.1. Altersabhängige Abschussraten und «Korrektur» der Altersklassenverteilung

Zur Beurteilung der Frage, wieweit Krähen in Abhängigkeit ihres Alters der Bejagung zum Opfer fallen, werden altersklassen-spezifische Abschussraten berechnet, die ich — analog zur Mortalitätsrate — als Anzahl der in einer bestimmten Altersgruppe erlegten Exemplare bezogen auf die Zahl der zu Beginn dieses Altersabschnittes lebenden Krähen definiere. Da der absolute Wert für keine der beiden Grössen bekannt ist, werden im folgenden relative Abschussraten s_x diskutiert, in denen für die erlegten Exemplare die Zahl der erlegten beringten Krähen $(d_x)_e$ und für die Lebenden die nach LACK aus den Totfunden erhaltenen Werte l_x eingesetzt werden.

Die Darstellung unserer Stichprobe in Abb. 3 zeigt, dass die einzelnen Altersgruppen nicht während des ganzen Jahres gleichmässig bejagt geworden sein dürften. Deshalb sind für die Abschussraten die Lebensjahre in zwei Hälften von Mai bis Oktober (Sommer) und November bis April geteilt. Eine an sich wünschbare feinere Unterteilung ist wegen des kleinen Materials hier nicht anwendbar. Für jede Hälfte sind separate relative Abschussraten (ss_x für die erste und sw_x

TABELLE 3. Jährliche (s_x) und halbjährliche (ss_x für den Sommer und sw_x für den Winter) Abschussraten von 189 Rabenkrähen-Ringfunden. Die erste Zahl in der Klammer ist der entsprechende Wert für die Schweiz, die zweite für Deutschland. Zum Vergleich sind noch die aus den Totfunden unter diesem Material berechneten jährlichen Mortalitätsraten (q_x) angegeben. Die später zur Populationsberechnung verwendeten Werte sind durch Fettdruck hervorgehoben. — *Annual (s_x) and half-yearly (ss_x for summer and sw_x for winter) shot rates calculated from 189 ringed Carrion Crows. The first bracketed numbers indicate shot rates for Switzerland only, the second ones for Germany. In addition annual mortality rates (q_x) calculated from the same material are given. Bold type indicates values used later on.*

x	s_x		q_x	ss_x		sw_x	
1j.	0,40 ¹	(0,38/0,40) ¹	0,39	0,22¹	(0,31/0,18) ¹	0,21	(0,10/0,26)
2j.	0,45	(0,50/0,44)	0,42	0,20	(0,25/0,18)	0,30	(0,29/0,31)
3j.	0,69	(1,00/0,58)	0,44	0,28	(0,24/0,29)	0,50	(0,75/0,39)
4mj.	0,31	(0,23/0,38)	0,33	0,15	(0,05/0,22)	0,20	(0,31/0,15)
2mj.	0,45	(0,46/0,45)	0,39	0,20	(0,15/0,22)	0,32	(0,36/0,30)
3mj.	0,45	(0,43/0,46)	0,37	0,20	(0,10/0,25)	0,33	(0,40/0,29)

$$s_x = \frac{(d_x)_e}{(l_x) \text{ 1. Mai}} \quad ss_x = \frac{(d_x)_e \text{ M-O}}{(l_x) \text{ 1. Mai}} \quad sw_x = \frac{(d_x)_e \text{ N-A}}{(l_x) \text{ 1. Nov.}} \quad q_x = \frac{(d_x)_t}{(l_x) \text{ 1. Mai}}$$

$$\text{Beisp.: } sw_{3mj.} = \frac{13+5+2+1+1}{26+12+9+6+3+3+3+2+2+1} = 0,33 = \frac{\text{von Nov. bis Apr. erlegte 3mj.}}{\text{am 1. Nov. lebende 3mj.}}$$

¹ Diese Werte umfassen nur die Daten ab 1. Juli (vergl. 1.4.1.)

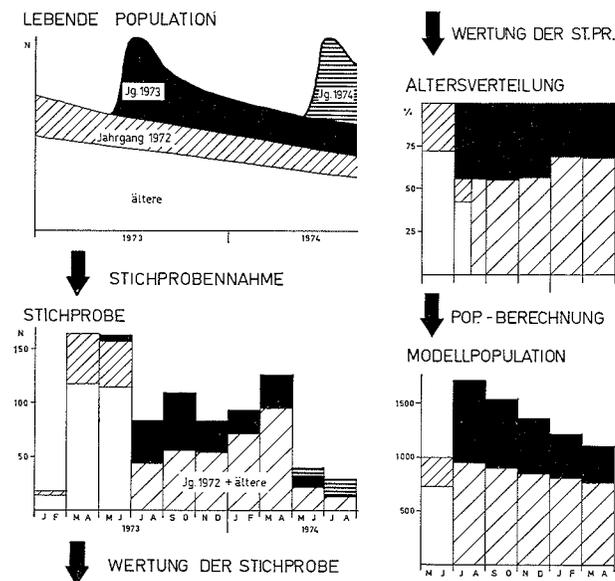


ABB. 3. Berechnung der Modellpopulation: aus der lebenden Population (schematische Darstellung) werden 911 Krähen erlegt, deren Altersklassenverteilung hier wiedergegeben ist (Stichprobe). Anhand von aus Ringfundmeldungen berechneten Abschussraten wird die Altersklassenverteilung während des Jahres beurteilt und schliesslich eine Modellpopulation konstruiert. — *Calculation of the model-population: from the living population (schematic illustration) a sample is taken by shooting 911 crows (Stichprobe). Using shot rates, calculated from ringig data, age-class frequencies are evaluated and finally a model-population is constructed.*

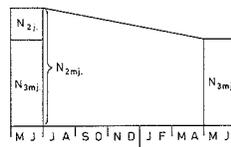
für die zweite Lebensjahr-Hälfte) berechnet und in Tab. 3 zusammengestellt. Wegen ihrer Herleitung dürfen die Werte in dieser Tabelle nur in vertikaler Richtung verglichen werden. Dabei zeigt sich, dass im Sommer (ss_x) weniger ausgeprägt als im Winter (sw_x) 2j. und vor allem 3j. Krähen weitaus am stärksten bejagt zu werden scheinen. In diesem Alter halten sich die Krähen grösstenteils noch in Schwärmen auf, wo sie am ehesten für die Landwirtschaft «schädlich» werden. Möglicherweise macht sie auch die beginnende Revierverteidigung für die Bejagung besonders anfällig. In der Schweiz scheint die Abhängigkeit der Abschussraten vom Alter stärker ausgeprägt zu sein als in Deutschland. Wegen des kleinen Schweizer Ringfundmaterials mussten für die folgenden Berechnungen aber die Mittelwerte aus beiden Ländern verwendet werden.

Eine relativ hohe Abschussrate einer Altersklasse bedeutet, dass diese Vögel stärker der Bejagung zum Opfer fallen als Individuen einer Altersklasse mit niedriger Abschussrate. Erstere werden deshalb in der Stichprobe übervertreten sein, wodurch die Altersverteilung verzerrt wird. Durch Multiplikation der Anzahl in jeder Altersklasse geschossenen Krähen mit dem reziproken Wert ihrer Abschussrate s_x werden Altersgruppen mit hohem s_x entsprechend abgewertet. So kann für die verschiedenen Jahreszeiten das Verhältnis der einzelnen Altersklassen zueinander aus der Stichprobe berechnet werden.

1.3. Berechnung einer Modellpopulation

Die so «korrigierte» Altersklassenverteilung liefert zwar die relative Häufigkeit der einzelnen Altersklassen in den verschiedenen Jahreszeiten, jedoch keine quantitativen Angaben über die Abnahme einzelner Altersgruppen während des Jahres (Mortalitätsraten). Dazu muss aus einem Teil der Abschüsse eine Modellpopulation (MP) berechnet werden, wobei zu fordern ist, dass dazu nur ein möglichst kleiner Teil der Stichprobe verwendet werden soll. Nur so kann im Vergleich mit den regionalen Populationen, wo das ganze Material zugezogen wird, die Genauigkeit der MP einigermaßen abgeschätzt werden. Auch sollten diese wenigen erlegten Krähen nicht irgendwelche regionalen Besonderheiten in ihrer Altersklassenverteilung aufweisen, d. h. es müssen Vertreter aus allen Regionen in ausgewogenem Verhältnis verwendet werden.

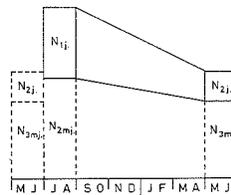
Als kleinste Zeiteinheit für die Darstellung der Veränderungen der Populationsstruktur während des Jahres werden (wegen des kleinen Materials aus Jura, Alpen und Voralpen) Intervalle von zwei Monaten gewählt. Die Daten aus Mai und Juni 1973 dienen als Ausgangspunkt für die 2mj. der MP. In diesen beiden Monaten wurden 157 2mj. Krähen erlegt, von denen 43 am Anfang des 2. Lebensjahres standen; die übrigen 114 über zwei Jahre alten (3mj.) Exemplare machten 73 (72,6) % der Gesamtzahl aus. (Eine Korrektur mit den Altersklassenfaktoren erübrigt sich hier, da $ss_{2j.}$ gleich gross ist wie $ss_{3mj.}$) Von der Annahme ausgehend, es finde über die Schweiz hinaus keine nennenswerte Zu- oder Abwanderung statt (was durch Ringfunde bestätigt wird) und die Gesamtpopulation bliebe über Jahre hinweg konstant, müssten die 27 % 2j. zusammen mit den 3mj. nach einem Jahr (Mai/Juni 1974) 73 % der dann lebenden Population ausmachen. Auch das wird durch die 67 % 3mj. unter den nur 33 Abschüssen vom Mai/Juni 1974 einigermaßen bestätigt. Diese Überlegungen beruhen im Prinzip auf einer leichten Abwandlung der von HALDANE (1955) angegebenen Formel $1 - \check{s} (= q_{1mj.}) = N: (\sum x \cdot d_x)$, in welcher der Quotient aus der Zahl der zu Beginn des 1. Lebensjahres lebenden Individuen und der Summe aller lebenden Exemplare der durchschnittlichen Mortalität der ganzen Population entspricht (\check{s} = durchschnittliche Überlebensrate). Im folgenden wird von konstanten zweimonatlichen Mortalitätsraten (μ_x) ausgegangen, die für die 2mj. 0,052 betragen. (Berechnung siehe Abb. 4). So würden von 1000 2mj. Krä-



$$N_{3mj.(MJ)} = N_{2mj.(MJ)} \times (1 - \mu_{2mj.})^5$$

$$1 - \mu_{2mj.} = \sqrt[5]{\frac{N_{3mj.(MJ)}}{N_{2mj.(MJ)}}} = 0.948$$

$$\mu_{2mj.} = 0.052$$



$$N_{2j.(MJ)} = N_{1j.(JA)} \times (1 - \mu_{1j.})^5$$

$$1 - \mu_{1j.} = \sqrt[5]{\frac{N_{2j.(MJ)}}{N_{1j.(JA)}}} = 0.815$$

$$\mu_{1j.} = 0.185$$

ABB. 4. Berechnung der zweimonatlichen Mortalitätsraten μ_x . — Calculation of two-month-mortality rates μ_x .

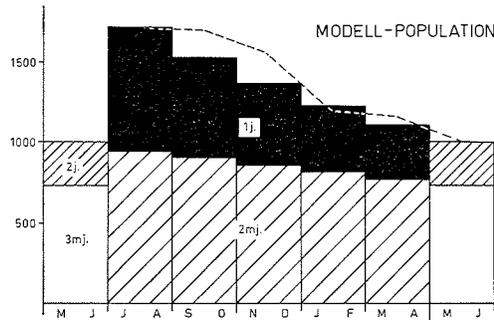


ABB. 5. Altersaufbau der gesamtschweizerischen Modellpopulation im Jahresverlauf, bezogen auf 1000 2mj. im Mai/Juni. Die gestrichelte Linie gibt den prozentualen Jungvogelanteil an (μ_{1j} , nicht konstant; vergl. Text). — *Swiss model-Population related to 1000 second- and more year birds in May/June. Frequency of first year birds is indicated by a dashed line (instantant μ_{1j}).*

hen anfangs Mai am 1. Juli noch 948, am 1. Sept. noch 899 und am nächsten 1. Mai noch 726 (als 3mj.) leben, die dann wieder 72,6 % der dann lebenden Population ausmachen würden.

Für den Anteil der 1j. müssen die Juli/August-Daten verwendet werden, da aus den Monaten Mai und Juni noch kaum erlegte 1j. vorliegen (S. 118). Im Juli/August 1973 wurden 83 Krähen geschossen, unter denen nach Korrektur (S. 115) die 39 1j. 44 % ausmachen. Auf die Modellpopulation übertragen ergibt das am 1. Juli 760 1j., von denen am nächsten 1. Mai noch 274 (als 2j.) leben, woraus eine zweimonatliche Mortalitätsrate der 1j. von 0,185 resultiert (Abb. 4). Aus diesen Mortalitätsraten wird die in Abb. 5 dargestellte Modellpopulation konstruiert, die als Basis für die Untersuchung der regionalen Populationen dienen soll. Geht man nicht von konstanten zweimonatlichen Mortalitätsraten der 1j. aus, sondern zeichnet die Abnahme der 1j. anhand ihrer relativen Häufigkeit während der einzelnen Zweimonats-Intervalle ein, so ergibt sich im Herbst eine geringere und im Winter eine höhere 1j.-Mortalität (gestrichelte Linie in Abb. 5). Das dürfte allerdings weniger die natürlichen Verhältnisse widerspiegeln, als vielmehr durch die hierzu zu groben halbjährlichen Altersklassenfaktoren bedingt sein.

1.4. Diskussion der Methode

1.4.1. Stichprobe und Abschussraten

Bei dieser Art der Berechnung müssen folgende Fehlermöglichkeiten berücksichtigt werden, die sowohl in der Stichprobennahme als auch in der Zuhilfenahme der Ringfunde liegen können. Die Brauchbarkeit der Abschussraten hängt ganz wesentlich davon ab, dass die dynamische Lebensstafel ein richtiges Bild der Population ergibt. Das ist jedoch nur der Fall, wenn alle beringten Individuen bei ihrem Tod die gleiche Chance haben, gefunden und an die Beringungsstation zurückgemeldet zu werden. Schon LACK (1954) hat darauf hingewiesen, dass das nicht unbedingt gewährleistet sei, wenn sich unter den Ringfunden viele erlegte Exemplare befinden. Werden nämlich Jungvögel weit leichter geschossen als erfahrene Altvögel, sind in der Stichprobe die Jungen übervertreten. Demgegenüber wandte PAYNTER (1966) ein, dass unerfahrene Junge, die vermehrt ge-

geschossen werden, auch in ähnlich stärkerem Ausmass natürlichen Umständen wie Raubfeinden und Witterungseinflüssen zum Opfer fallen. Da so die Abschussraten den Mortalitätsraten einigermaßen parallel laufen würden, dürften für Populationsberechnungen erlegte Exemplare wie Totfunde behandelt werden. Tabelle 2 scheint diese Ansicht eigentlich zu bestätigen. Der Chi-Quadrat-Test ergibt keinen signifikanten Unterschied zwischen der Altersverteilung der tot gefundenen und derjenigen der erlegten beringten Krähen ($p > 0,25$). Andererseits aber ist im gleichen Ringfundmaterial beispielsweise die jährliche Abschussrate der 1j. kleiner als diejenige der 3mj., während die Mortalitätsraten gerade ein umgekehrtes Bild zeigen (Tab. 3). Da auch Freilandbeobachtungen eher auf eine verstärkte Bejagung der 2j. und 3j. Krähen hinweisen, scheint es uns richtiger, erlegte Krähen nicht direkt als d_x in die Lebensstafel einzusetzen, sondern zuerst die Altersverteilung anhand der Abschussraten zu «korrigieren».

Als weitere mögliche Fehlerquelle erwähnte LACK den Umstand, dass verschiedene Vogelarten im Alter gehäuft ihre Ringe verlieren. Bei jährlichen Kontrollfängen beringter Rotschenkel *Tringa totanus* mussten beispielsweise nach durchschnittlich drei Jahren die Ringe ersetzt werden, da sie unleserlich zu werden oder gar abzufallen drohten (GROSSKOPF 1964). Auch bei Krähen scheinen solche Ringverluste recht oft vorzukommen (ROWLEY 1966, HOLYOAK 1971, KALCHREUTER 1971b). Bei der Berechnung der Abschussraten kann dieser Fehler aber vernachlässigt werden, da die erlegten beringten Krähen ihre Ringe gleich häufig verloren haben dürften wie die tot gefundenen.

Bei den Abschussraten (Tab. 3) überraschen die niedrigen Werte der 1j. Es wäre eigentlich zu erwarten gewesen, dass gerade bei so intelligenten Vögeln wie Krähen die Erfahrung eine recht grosse Rolle spielt, so dass unerfahrene Jungvögel am häufigsten geschossen würden. Zudem wurde berücksichtigt, dass das Gros der Jungen erst in der zweiten Maihälfte ausfliegt und dann noch einige Zeit recht versteckt lebt², so dass in den Monaten Mai und Juni noch kaum 1j. geschossen werden. So stammt der früheste Jungvogel unter den schweizerischen Ringfunden vom 8. Juli, unter den deutschen vom 29. Juni. Deshalb wurde für die Abschussraten die Zahl der im ersten Lebensjahr erlegten Krähen nicht wie bei den übrigen Altersklassen auf die Anzahl der am 1. Mai sondern am 1. Juli lebenden Exemplare bezogen. Die unverhältnismässig vielen 3j. Krähen in der vorliegenden Stichprobe weisen auf die schwerwiegendste Fehlerquelle in unseren Berechnungen hin, die in der ungleichmässigen Bejagung zu suchen ist. So repräsentiert die Stichprobe zwar die im Abschussgebiet lebende Population, doch muss dieses Abschussgebiet nicht unbedingt mit dem von der ganzen Population bewohnten Gebiet übereinstimmen. Auch TOMPA (pers. Mittlg.) hat darauf hingewiesen, dass — zumindest in der Schweiz — Krähen bevorzugt in offenen Ackerbaugebieten gejagt werden. Dort leben aber vor allem Schwärme von jüngeren Krähen. Wie die im Vergleich zu $q_{1j.}$ und $q_{4mj.}$ auffallend hohen Mortalitätsraten der 2j. und 3j. zeigen, scheinen in solchen Gebieten die Fundchancen für natürlich gestorbene beringte Krähen ebenfalls höher zu sein. Dadurch wird dieser Fehler durch die Abschussraten nicht ganz ausgeglichen.

Ebenso wie eine möglichst gleichmässige Bejagung ist auch eine konstante Art der Stichprobennahme zu fordern. So durften beispielsweise die 23 in Krähen-

² Als von mir aufgezoogene junge Rabenkrähen flügte wurden, zeigten sie anfänglich eine starke Angst vor fremden Krähen und versteckten sich, sobald sie irgendwo Krähenrufe hörten (BÖHMER 1972).

fallen gefangenen Exemplare keinenfalls in die Stichprobe miteinbezogen werden, da es sich dabei durchwegs um 1j. handelte. Unterschiede durch Abschliessen mit Schrot oder mit Kugeln liessen sich dagegen keine feststellen. Schliesslich sollten die bejagten Populationen nicht zu klein sein, da sonst die Beeinträchtigung der Population durch die Stichprobennahme nicht mehr vernachlässigbar bleibt. Von zwei kleinen isolierten Populationen beschreibt KALCHREUTER (1971b) schon nach wenigen Abschüssen eine massive Abnahme der Bestände (durch Abwanderung), von der sich die Populationen auch nach drei Jahren noch nicht erholt hatten. Eine wichtige Voraussetzung für unsere Methode ist auch, dass die Grösse der untersuchten Population über Jahre hinaus konstant bleibt. Bei der Rabenkrähe sprechen, zumindest in Mitteleuropa, alle Beobachtungen für diese Annahme.

1.4.2. Modellpopulation

Gegenüber Populationsberechnungen anhand von Ringfunden hat diese Methode jedoch den Nachteil, dass bei erlegten Vögeln selten mehr als maximal drei Altersklassen unterschieden werden können. Eventuell ermöglichen die zur Zeit noch nicht abgeschlossenen Pneumatisations-Studien von R. WINKLER nachträglich aber noch eine über die erste Grossgefieder-Mauser hinausgehende Unterscheidung der 2j. von den 3mj. Rabenkrähen. Gerade für die Problematik des Brüter-Nichtbrüter-Verhältnisses wäre das von grossem Nutzen.

Wenn diese Methode auch mit einigen Unsicherheitsfaktoren belastet ist (vergl. 1.4.1.), dürfte sie sich doch einigermaßen dazu eignen, die folgenden Fragen zu untersuchen: 1) Vergleich der Ergebnisse mit den aus Ringfund-Auswertungen und aus Feldstudien gewonnenen Befunden, wobei unterschiedliche Resultate auch Hinweise auf die Brauchbarkeit der verschiedenen Methoden liefern können. 2) Vergleich von Altersstruktur, Bruterfolg, Mortalität und Wanderungen der regionalen Populationen. Die Bedeutung der gefundenen Werte liegt dabei weniger in ihrer absoluten Grösse, als in der Möglichkeit, die Populationen zu vergleichen.

Als grundsätzliche Schlussfolgerung ist zur Populationsanalyse anhand erlegter Vögel folgender Punkt hervorzuheben: Bevor die Anteile der einzelnen Altersklassen als direkt den Verhältnissen in der lebenden Population entsprechend angesehen werden, sollte auf jeden Fall geprüft werden, ob nicht einzelne Altersgruppen oder Subpopulationen vermehrt bejagt wurden, indem durch die Abschüsse nicht alle von der Art bewohnten Gebiete gleichmässig erfasst worden sind. Das kann durch Vergleich der Mortalitätsraten mit den relativen Abschussraten anhand von Ringfunden untersucht — und gegebenenfalls korrigiert — werden.

2. Struktur der untersuchten Populationen

2.1. Modellpopulation

2.1.1. Mortalitätsraten q_x

Um die Sterblichkeit in der Modellpopulation mit den Angaben anderer Autoren vergleichen zu können, müssen die Mortalitätsraten auf ein Jahr bezogen werden. So erhält man für die 1j. ein q_{1j} . von 0,71 (von der Abnahme der Jungvögel während der ersten zehn Monate auf ein Jahr extrapoliert), für die Altvögel ein q_{2mj} . von nur 0,27 (1. Mai bis 1. Mai). Der Mittelwert der gesamten Population

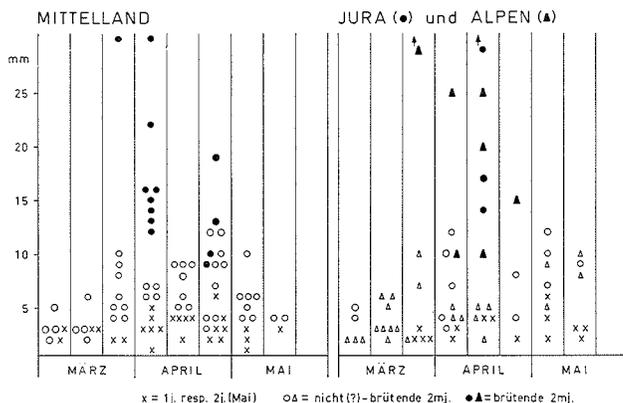


ABB. 7. Durchmesser des Oviduktes (vergl. Text). — Diameter of the oviduct as parameter of breeding activity in females. Solid symbols = breeding crows, open symbols = non breeders (?).

der Testes auf fertile Spermien untersuchen. Dabei wurden nur in Hoden mit einer Grösse (= [Länge + Breite] : 2) von mindestens 14 mm reife Spermien gefunden. Nach diesen Angaben wurde Abb. 6 gezeichnet. Zu Beginn der Brutzeit (letzte Märzdekade, erste Aprildekade) wiesen rund 13 % der 2mj. ♂ Hoden unter 14 mm auf. Doch lässt sich daraus nicht schliessen, dass diese nicht brutaktiv sein können, da in der mittleren Aprildekade alle 15 2mj. ♂ über 14 mm grosse Hoden hatten. Deutlich ist in dieser Abb. auch ein etwas späterer Beginn der sexuellen Aktivität in den höheren Lagen (Jura und Alpen) zu erkennen. Von den 7 1j. ♂ hatten 2 im April Hoden über 14 mm, was sich einigermaßen mit den 16 % (n = 19) deckt, die KALCHREUTER (1971b) angibt. Da auch in Nichtbrüterschwärmen ausgeprägtes Sexualverhalten beobachtet werden kann, das auf Aktivität der Geschlechtsorgane schliessen lässt (S. 132), können aus der blossen Messung der Hodengrösse keine genauen Rückschlüsse auf die Fortpflanzungsaktivität der ♂ gezogen werden.

Anteil der Brüter unter den ♀. — Die anatomischen Veränderungen der ♀ während der Brutzeit laufen sehr rasch ab. Innerhalb weniger Tage wachsen die rund 2 mm messenden Follikel im Ovar stark an und der Ovidukt nimmt an Länge zu, so dass er nun gewunden verläuft. Gleichzeitig macht er auch ein Dickenwachstum durch (Abb. 7). Bei einem Aussendurchmesser (etwa 4 cm proximal der Mündung in die Kloake bei plattgedrücktem Ovidukt gemessen) von 2—5 mm Mitte März muss er Anfangs April genügend breit sein, um die rund 30 mm breiten Eier passieren zu lassen. Fast so rasch wie sie zugenommen hat, nimmt die Oviduktweite dann wieder ab. Am 30. 4. wurde ein brütendes ♀ auf dem Nest erlegt, dessen Ovidukt im Durchmesser noch 9 mm mass. Für das Verhältnis der brütenden zu den nichtbrütenden ♀ konnten deshalb nur die in der ersten Aprildekade erlegten Exemplare verwendet werden (resp. diejenigen aus der zweiten Dekade für Jura und Alpen). In diesem Zeitabschnitt zeigten von 22 2mj. ♀ 14 (= 64 %) sichere Brutzeichen. Dieser Wert ist wohl etwas zu niedrig, da einige der «nichtbrütenden» Individuen möglicherweise etwas später noch zu brüten begonnen hätten. Zudem dürfte es sich bei den Nichtbrütern

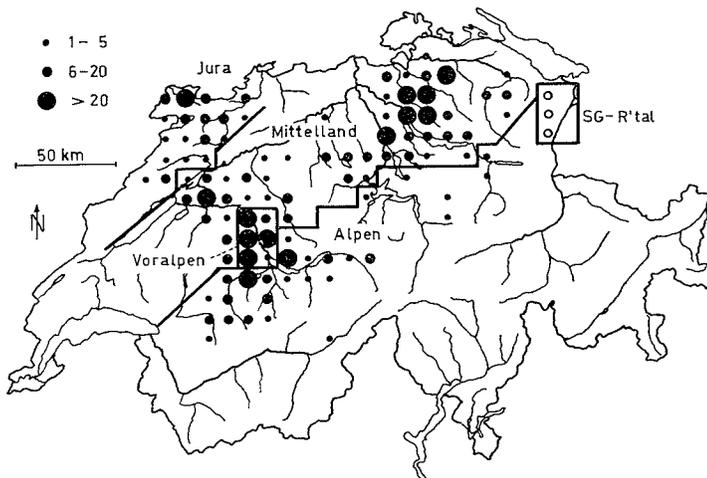


ABB. 8. Geographische Verteilung der erlegten Vögel. — *Regional distribution of the 911 shot crows.* Mittelland = Lowlands, Voralpen («Lower Alps») = plain of the Aare river between Berne and Thun.

grösstenteils um jüngere ♀ handeln, die hier übervertreten sind ($sw_{2j.}$ und $sw_{3j.}$ grösser als $sw_{4mj.}$).

2.1.4. Bruterfolg

Der Bruterfolg wurde hier definiert als Zahl der jährlich flügge werdenden Jungen (1j. im Juli und August) bezogen auf die Zahl der Brutpaare im April. Der Ausdruck Bruterfolg ist also im Sinne des englischen *breeding success* zu verstehen und nicht *brooding success*, der nur das Brüten bis zum Schlüpfen der Jungen umfasst. Auf die Modellpopulation übertragen ergibt die oben gefundene Brutbeteiligung von 64% der 2mj. ♀♀ 245 Brutpaare im März/April, die im Juli/August 760 Junge haben. Der Bruterfolg würde also 3,1 Junge pro Brutpaar und Jahr betragen.

2.2. Regionale Populationen

Zur Darstellung der geographischen Verteilung der Abschüsse (Abb. 8) und zur Zuteilung der einzelnen Krähen zu den verschiedenen Regionen wurde das 10-km-Netz des Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz (in Vorbereitung) verwendet. Es wurden vier Regionen unterschieden: Mittelland, Jura, Alpen und die Aare-Ebene zwischen Thun und Bern als «Voralpenraum». Die wenigen Abschüsse aus dem St. Galler-Rheintal liessen sich keiner dieser Regionen befriedigend zuteilen und mussten, da sie für die Berechnung einer eigenen Population nicht ausreichten, weggelassen werden. Aus Abb. 8 geht auch deutlich hervor, dass sich vor allem die Kantone Bern, Luzern und Zürich in verdankenswerter Weise an der Abschussaktion beteiligt haben. In Tab. 4 sind für jede Region die Altersklassen-Verhältnisse (Jungvogelanteile) der Zweimonatsintervalle zusammengestellt. Zur Quantifizierung dieser Verhältnisse wurden für jeweils eine Altersklasse die entsprechenden Zahlen aus der Modellpopulation eingesetzt. Dabei war zu fordern, dass diese Altersklasse in ihrer Mortalität möglichst der

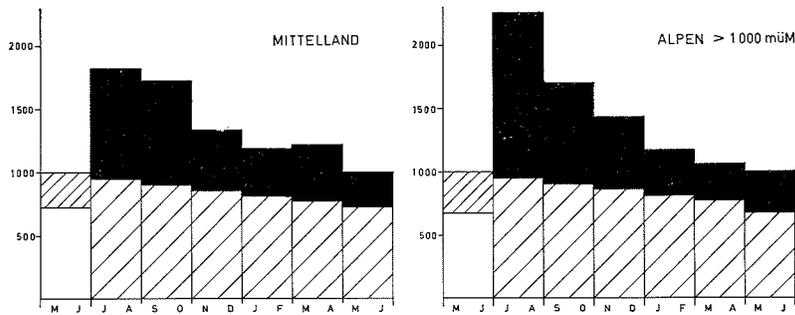


ABB. 9. Altersaufbau der Mittelland- und der Alpenpopulation im Jahresverlauf. Die Signaturen entsprechen denjenigen der Abb. 5. — *Populations of Lowlands and Alps (only places above 1000 m). The symbols are the same as in fig. 5.*

Modellpopulation entsprechen muss und vor allem nicht über die betreffende Region hinaus ab- oder zuwandern darf.

2.2.1. Mittelland

Die 487 Abschüsse aus dem Mittelland erstrecken sich vom Grossen Moos (BE, FR) bis zur Thur (TG) mit einem deutlichen Schwerpunkt im Raum Zürich (Abb. 8). Da die aus Tab. 4 resultierende jährliche Mortalitätsrate der 2mj. von 0,29 (Anteil der 2j. im Mai/Juni) sehr gut mit derjenigen der Modellpopulation (0,27) übereinstimmt, konnten für diese Altersklasse die Werte aus der MP eingesetzt werden. Der 1j.-Anteil wurde so allgemein etwas höher, zeigt aber einen ähnlichen Verlauf wie in der MP (Abb. 9). Die Mortalitätsrate der 1j., $q_{1j.}$ (wie oben von 10 Monaten auf ein Jahr extrapoliert), ist dementsprechend mit 0,73 etwas höher, ebenso der Bruterfolg von 3,4 Jungen pro Brutpaar (bei einer Brutbeteiligung von 67 %).

2.2.2. Alpen

Die Alpenpopulation wird vor allem durch Krähen aus dem Berner Oberland, zum Teil auch aus der Innerschweiz, insgesamt durch 187 Abschüsse vertreten. Der Anteil der 2j. ist im Mai/Juni kaum grösser als im Mittelland und ergibt ein $q_{2mj.}$ von 0,31, so dass auch hier die 2mj. zur Quantifizierung verwendet werden dürfen. Die 1j.-Mortalität liegt bei 0,70. Die Besonderheiten der Alpenpopulation treten jedoch deutlicher zum Vorschein, wenn nur die 77 Exemplare

TABELLE 4. Prozentualer Anteil der Jungvögel (1j.; Mai/Juni = 2j.) in den verschiedenen Regionen. — *Frequency of young crows (first 14 months) in different regions.*

	Jul/Aug	Sept/Okt	Nov/Dez	Jan/Feb	Mrz/Apr	Mai/Juni ¹
Mittelland	48	48	36	32	37	29
Jura	48	59	—36—		30	11
Alpen	50	—35—		29	29	31
Alpen > 1000 m ü.M.	58	—42—		31	28	33
Voralpen	42	48	63	47	60	50

¹ Die wenigen 1j. sind hier nicht berücksichtigt, d. h. 2mj. = 100 %.

berücksichtigt werden, die in Gebieten über 1000 m ü. M. erlegt wurden (Abb. 9). Die Altvögel dieser Subpopulation unterscheiden sich mit einem q_{2mj} von 0,33 nicht von den bisher besprochenen Populationen, dagegen findet sich hier mit 58 % Jungvögel im Juli/August der höchste Jungenanteil aller Populationen, wenngleich dieser Wert wegen des kleinen Materials nur als Tendenz aufgefasst werden darf. Im ersten Jahr nehmen diese Jungvögel um 80 % ab, doch sollte daraus meines Erachtens nicht auf eine so hohe Mortalitätsrate geschlossen werden. Wie die Analyse der Voralpenpopulation zeigen wird, ist diese starke Abnahme eher mit der Abwanderung eines Teiles der Jungen aus den höheren Lagen zu erklären. Der grosse Jungvogelanteil kurz nach der Brutzeit sowie Zeichen von Brutfähigkeit bei drei der vier im April in dieser Region erlegten ♀ lassen auf eine relativ hohe Brutbeteiligung und einen hohen Bruterfolg schliessen.

2.2.3. Jura

Die 130 Abschüsse aus dem westlichen Jura sind deutlich vom Mittelland abgrenzbar. Neun Exemplare aus der Region Windlach-Stadel (ZH) wurden, obwohl dieses Gebiet rein geographisch noch zum Jura gehört, zur Mittellandpopulation gezählt. Der auffallend geringe Anteil der 2j. im Mai/Juni von nur 11 % ist durch 36 Abschüsse recht gut belegt (Mai 9 %, Juni 14 %). Deshalb können hier für die 2mj. die Daten aus der MP nicht direkt eingesetzt werden. Unter der Voraussetzung, q_{2mj} unterscheide sich in dieser Population nicht wesentlich von den Mortalitätsraten in den anderen Populationen und im Mai und Juni fänden keine Wanderungen über den Jura hinaus statt, kommen hier auf 1000 2mj. im Mai/Juni 865 1j. im Juli/August. Von diesen sind im nächsten Mai/Juni noch 110 im Jura. Bei gleicher Mortalität wie im Mittelland müssten es aber rund 300 sein (E_{2j} in Abb. 10). Wie in der Alpenpopulation ist anzunehmen, dass die «fehlenden» Jungen grösstenteils abgewandert sind, im Gegensatz zu jener Population scheinen sie später aber wieder als 2mj. (Brutvögel?) in den Jura zurückzukehren, wie die viel zu geringe Abnahme der 2mj. zeigt. Über den Zeitpunkt dieser Wanderungen lässt sich wegen des zu kleinen Materials leider genau so wenig aussagen wie über das Alter der Rückwanderer, da ja das Alter erlegter Krähen nach den ersten 15 Monaten nicht mehr genau bestimmbar ist. Der Bruterfolg liegt bei einer Brutbeteiligung von rund 60 % der 2mj. ♀ (Abb. 7, Jura und Alpen zusammen) bei etwa 3,8 Jungen pro Brutpaar und Jahr.

2.2.4. Voralpen

Die auffallend vielen Jungvögel unter den 107 Abschüssen aus der Aareebene zwischen Thun und Bern veranlassten eine separate Behandlung dieses in Abb. 8 näher bezeichneten Gebietes, das ein fast reines Schwarmareal zu repräsentieren scheint (vergl. Diskussion 3.2.). Der im Juli/August relativ niedrige und bis zum nächsten Frühjahr stark anwachsende Jungvogelanteil weist auf eine bedeutende Zuwanderung von 1j. aus umliegenden Gebieten hin. Damit stellt diese Population das ergänzende Gegenstück zur Jurapopulation dar. Das Ausmass der 1j.-Immigration lässt sich etwas abschätzen, wenn für Brutbeteiligung, Bruterfolg und 1j.-Mortalität dieser Population die Daten aus dem Mittelland eingesetzt werden (67 %, 3,4 Junge pro Brutpaar, q_{1j} = 0,73): So können von den 500 2j. im Mai/Juni nur etwa 200 im Voralpengebiet geboren sein, die übrigen 60 %

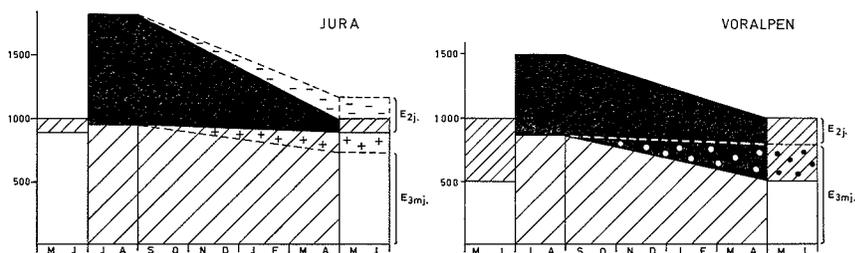


ABB. 10. Altersaufbau der Jura- und der «Voralpen»-Population im Jahresverlauf. — = abgewanderte 1j., ++ = zugewanderte 2mj., .. = zugewanderte 1j./verschwundene 2mj., E = Erwartungswert. — Populations of Jura and Lower Alps. — = emigrated first year birds, ++ = immigrated older crows, .. = immigrated 1j./disappeared 2 mj., E = expected frequency.

müssen eingewandert sein (Abb. 10). Die Abwanderung von Altvögeln muss nicht ebenso gross sein, da die Mortalität der 2mj. hier durchaus grösser sein könnte als in den anderen Populationen (Schwarmareal, hoher Anteil an 2j.).

3. Diskussion

3.1. Mortalitätsraten und Bruterfolg

In Tabelle 5 sind Mortalitätsraten und Bruterfolg-Angaben von *Corvus corone* aus der Literatur zusammengestellt. Die recht uneinheitlichen Angaben sind auf verschiedene Berechnungsarten und vor allem auf Unterschiede im Material zurückzuführen. Ringfundauswertungen ergeben eine deutlich höhere Adultmortalität als meine Methode und die Feldbeobachtungen, was wegen des Ringverlustes auch zu erwarten war. Die Angaben von CHARLES (1972) und TOMPA (1975) beziehen sich jedoch nur auf die Brutpopulation (d. h. ohne Schwarmvögel). Ebenfalls aufgrund von Freilandbeobachtungen fand ROWLEY (1972) bei *Corvus coronoides* in Australien eine Brutvogelmortalität von 0,15—0,25. Ringfundauswertungen dieser Art (ROWLEY 1971) ergaben dagegen bei Mortalitätsraten der 1j. von 0,65 und der 2j. von 0,38 eine durchschnittliche Mortalität der Gesamtpopulation von 0,51, woraus sich ein $q_{3mj.}$ von über 0,3 berechnen lässt. Auch bei der Krähenscharbe *Phalacrocorax aristotelis* wurden bei jährlichen Kontrollen in Brutkolonien eine Mortalitätsrate von höchstens 0,14 festgestellt, aus Ringfunden jedoch eine Adultmortalität von 0,40 berechnet (COULSON & WHITE 1957). Diese Diskrepanz wurde auf wegen Ringverlustes verfälschte Mortalitätsraten zurückgeführt.

Leider liess sich in unserem Material die Mortalität der 2mj. Krähen nicht mehr weiter differenzieren, wie es eigentlich wünschbar gewesen wäre. TOMPA (1975) vermutete bei den Nichtbrütern eine höhere Mortalität als bei gleich alten Brutvögeln. Neuerdings wurde auch die bisher angenommene Konstanz der Adultmortalität in Zweifel gezogen (BOTKIN & MILLER 1974). Diese Autoren verglichen das bekannte Höchstalter verschiedener Vogelarten mit dem Alter, das das älteste von 1000 (10 000 und 100 000) Individuen bei der für die betreffende Art gefundenen (konstanten) Adultmortalität nach Wahrscheinlichkeitsrechnung erreichen sollte. Wäre so beispielsweise beim Albatros *Diomedea epomophora* die Adultmortalität für alle Altersklassen konstant 0,03, so müsste mindestens

TABELLE 5. Mortalitätsraten und Bruterfolg der Raben- und Nebelkrähe. — *Mortality-rates and breeding success of Carrion and Hooded Crow.*

Gebiet	q _{ad.}	Altersgruppe	q _{ti.}	Junge/ Brautpaar	Methode, Quelle
Schweiz	0,27	2mj.	0,71	3	Modellpopulation
Schweiz und Deutschland	0,39	2mj.	0,39	—	Ringfunde (nur tot ge- fundene Ex.), Tab. 2
Deutschland	0,37	3mj.			
Deutschland	0,41	2mj.	0,50	4	Ringfunde (inkl. erlegte Ex.), KALCHREUTER (1971b) ²
	0,43	3mj.			
Europa	0,35—0,45	2—8j.	0,62	—	Ringfunde, BUSSE (1969)
England	0,52	3.—5. Kalenderjahr	0,39 ¹ (0,46) ¹	—	Ringfunde, HOLYOAK (1971)
Bruderholz	—	—	—	1,6	Feldbeobachtungen, BÖHMER (1976)
Wauwilermoos	0,22	Brutvögel	—	1; 0,47	Feldbeobachtungen, TOMPA (1975)
— Ebene					
— Flügel	—	—	—	2,5	
Braunschweig	—	—	—	1,2	Feldbeobachtungen, WITTENBERG (1968)
Schottland	0,08	Brutvögel	—	1,4	Feldbeobachtungen, CHARLES (1972)

¹ 1. Kalenderjahr, in Klammer der entsprechende Wert der Modellpopulation.

² An dieser Stelle sei erwähnt, dass es sich bei den Zahlen, die KALCHREUTER für die Schweiz angibt, keineswegs um «entsprechende Werte» handelt, da in jenem Material (GLUTZ 1965) erstens auch die neusten Daten angeführt sind und zweitens das Alter in Kalenderjahren angegeben wird.

eines von 10 000 Exemplaren 302 Jahre alt werden. Mit dieser Methode können umgekehrt auch gefundene Mortalitätsraten etwas überprüft werden. Das wahrscheinliche Höchstalter X der ältesten von 1000 Krähen berechnet sich demnach als $10^3 \cdot (1 - q_{2mj.})^{X-1} = 1$; für $q_{2mj.} = 0,27$ (Modellpopulation) wird $X = 22$, das heisst von 1000 mj. Krähen sollte mindestens eine 22 Jahre alt werden. Die älteste Krähe unter den hier ausgewerteten Ringfunden wurde dagegen bloss 12 Jahre und 1 Monat alt; bei der hohen Ringverlustrate ist jedoch anzunehmen, dass einzelne Individuen durchaus älter werden können. So erreichte beispielsweise ein Kohlrabe *Corvus corax* in Gefangenschaft ein Alter von 24 Jahren (DORST 1971). Ob demnach die Mortalität im Alter wieder etwas ansteigt, wie es BOTKIN & MILLER (1974) vermuten, oder die Adultmortalität in der Modellpopulation vielleicht etwas zu hoch ist, kann hier nicht entschieden werden. Dass und weshalb in der Modellpopulation die Jungvogelmortalitätsraten vermutlich einiges zu gross sind, wurde bereits diskutiert (1.4.1.).

3.2. Brutareale – Schwarmareale, regionale Populationen

Bei Rabenkrähenpopulationen werden zwei Sozietäten unterschieden. Auf der einen Seite stehen die territorialen Brutvögel, auf der anderen die Nichtbrüter, die in lockeren Schwärmen zusammenleben (WITTENBERG 1968, KALCHREUTER 1971b, YOM-TOV 1974). Je nach Gebiet und Jahreszeit sind auch die letzteren territorial, zumindest indem sie in ihren Nahrungsgebieten jegliche Bruten verunmöglichen. Auf dem Bruderholz bei Basel beispielsweise, wo in einer kleinen,

relativ geschlossene Population rund 40 Brutvögel einer etwa gleich grossen Zahl Nichtbrüter gegenüberstehen, hält sich der Nichtbrüter-Schwarm während des ganzen Jahres in einem rund 1 km² grossen Gebiet auf, in dem sich auch der Schlafplatz befindet (BÖHMER 1976). In anderen Gegenden streifen die Nichtbrüter weiter herum, so dass sich kein eigentliches Schwarmareal abgrenzen lässt (z. B. Plateau de Diesse, Jura, R. LINK und O. BIBER). Das Auftreten der Nichtbrüter scheint in erster Linie vom Nahrungsangebot und vom Biotop (möglichst offene Gebiete) abzuhängen; in hügeligen, waldreichen Gegenden können sie fast ganz fehlen (TOMPA 1975).

Diese beiden Sozietäten kommen in allen der in Abschnitt 2.2. untersuchten Regionen vor, jedoch in unterschiedlichen Verhältnissen. In den Alpen, vor allem in Gebieten über 1000 m ü. M., und auch im Jura dürften die Nichtbrüter nur schwach vertreten sein, während im «Voralpengebiet» extrem viele Schwarmvögel vorkommen. Die Wanderungen der Nichtbrüter als Jungvögel aus den elterlichen Revieren in die Schwarmareale und später als brutreife Individuen zurück in Reviergebiete finden grösstenteils innerhalb der einzelnen Regionen statt. Wenn jedoch dort die eine Sozietät stark überwiegt, kommt es zu Wanderungen über die Region hinaus. Dass aus unserem Material eine Abwanderung von Jungvögeln hauptsächlich aus dem Jura und eine Zuwanderung von Jungvögeln ins Voralpen-Gebiet festgestellt wurde, soll aber nicht heissen, dass Junge aus dem Jura in die Aareebene unterhalb von Thun wandern. Vielmehr dürften die Jungen aus dem Jura in die Schwarmareale im Mittelland ziehen und die Zuwanderung in die Aareebene aus den umliegenden Gegenden erfolgen. Ganz ähnliche Nichtbrüterverschiebungen hat auch TOMPA (1975) zwischen dem Wauwilermoos und den angrenzenden Hügelgebieten beschrieben.

3.3. Regulation der Krähenpopulation

Eines der für mich überraschendsten Resultate dieser Untersuchung ist der hohe Anteil an Nichtbrütern unter den altersmässig geschlechtsreifen 2mj. ♀, wenn dieser Anteil in Wirklichkeit auch unter den gefundenen 36 % liegen dürfte (S. 121). In Süddeutschland brüten 75 % der Krähen im zweiten Frühjahr (Ende des zweiten Lebensjahres) ebenfalls noch nicht, in Schottland sind 70 % der Nichtbrüter mehr als zwei Jahre alt (KALCHREUTER 1971b, CHARLES 1972). Von 21 individuell farbberingten 2j. Krähen (Ende des zweiten Lebensjahres) zeigten nur drei Ansätze von Territorialverhalten, von 12 3j. brüteten erst zwei, während bei den 4j. etwa 5 von 6 brüteten (WITTENBERG 1976). Das deckt sich auch gut mit Feldbeobachtungen, die in der Brutzeit ein Brüter:Nichtbrüter-Verhältnis von 1 : 1 ergaben (Wauwilermoos 1973, 1974 sogar 1 : 3, TOMPA 1975; Bruderholz, eigene Beobachtungen). Würden alle 2mj. Krähen brüten, so müsste dieses Verhältnis bei 2 : 1 liegen. MELDE, der in seiner im übrigen sehr reichhaltigen Arbeit über die Raben- und Nebelkrähe (1969) Nichtbrüterschwärme interessanterweise nur ganz kurz am Rande erwähnt, nennt in einer persönlichen Mitteilung ein solches 2 : 1 Brüter : Nichtbrüter-Verhältnis von seinem Beobachtungsgebiet bei Biehla (DDR). Die wenigen Nichtbrüterschwärme sollen sich dort nur aus einjährigen Vögeln zusammensetzen. In einzelnen Jahren mit relativ hohem Brutbestand wurden sogar überhaupt keine Nichtbrüter gesehen, was vermutlich mit dem dort wegen starker Bejagung niedrigen Populationsdruck zusammenhängt. Auch von anderen Vogelarten ist ein oft sehr grosses — jedoch meist recht unauffällig lebendes — Potential an

nichtbrütenden, geschlechtsreifen Individuen bekannt (WYNNE-EDWARDS 1962).

Der Grund dieses Nichtbrütens von an sich geschlechtsreifen Vögeln dürfte in der Populationsregulation zu suchen sein. Bei den meisten Vogelarten steht der auffallenden Stabilität der Bestandesgrösse eine ganz ausserordentliche Vermehrungspotenz gegenüber. LACK (1954) gibt davon mehrere Beispiele (u. a. Vermehrung des Stars *Sturnus vulgaris* in Nordamerika um einen Faktor 10^6 in weniger als 60 Jahren, PETERSON 1948), die zeigen, dass auch die in der Einleitung angeführte, theoretisch mögliche Vertausendfachung einer Krähenpopulation in zehn Jahren nicht ganz aus der Luft gegriffen ist. Alle Anzeichen sprechen aber dafür, dass die Grösse der mitteleuropäischen Rabenkrähenpopulation über Jahre hinaus weitgehend konstant bleibt. Um das zu ermöglichen, müssen Zuwachs und Verluste recht genau aufeinander abgestimmt werden, das heisst, die Nativität muss gleich der Zahl der gestorbenen Jung- und Altvögel sein. Über die Mechanismen, mit denen diese beiden Grössen in Übereinstimmung gebracht werden, gehen die Meinungen stark auseinander. Weitgehend einig ist man sich nur darüber, dass es sich um dichteabhängige Mechanismen handeln muss, eine Idee, die auf NICHOLSON (1933) zurückgeht. Das heisst, je grösser die Abweichung vom Sollwert wird, desto stärker muss der Korrekturmechanismus wirken (negativer feedback).

LACK (1954) stellte fest, dass bei den meisten Vogelarten die Gelegegrösse weitgehend konstant ist, nach seiner Meinung genau so gross, dass unter durchschnittlichen Verhältnissen die grösstmögliche Zahl von Jungen aufgezogen werden kann. Deshalb müsse die Regulation über eine dichteabhängige Mortalität³ erfolgen, wobei in erster Linie Nahrungsknappheit, in gewissem Ausmass auch Räuber und Krankheiten die Bestandesdichte nach oben begrenzen. Demgegenüber darf nach WYNNE-EDWARDS (1962) eine Population gar nicht bis an die Grenze des Nahrungsangebotes anwachsen, um die Nahrungsgrundlage nicht (irreversibel) zu überbeanspruchen.⁴ Vielmehr hält sie ihren Bestand selbst auf einer optimalen Grösse. Wieder eine andere Hypothese (MEUNIER 1960), die wie jene von LACK von einer weitgehend konstanten und potentiell zu grossen Nativität ausgeht, sieht die Bestandesregulation in einem komplementären Verhältnis von Jugendsterblichkeit und Sterblichkeit im Brutalter: «Niedriger prä-adulter muss hohe adulte Mortalität entsprechen und umgekehrt». Obwohl demnach «nicht die Gleichung Nativität = Gesamtmortalität das Entscheidende ist, sondern die Gleichung Recruitment⁵ = Adultmortalität» (l.c. S. 431, 434; Anmerk. A.B.) will ich im folgenden die erste Formel diskutieren. Letztere beinhaltet nämlich eine Vorwegnahme, die ich für die Diskussion dieses grundlegenden Problems für verfrüht halte. Mathematisch ausgedrückt müsste für eine konstante Populationsgrösse also folgende Gleichung erfüllt sein:

$$N_{ad} \cdot f_B \cdot f_R (= N_E) = (N_E \cdot q_{nj}) + (N_{juv} \cdot q_{juv}) + (N_{ad} \cdot q_{ad})^6$$

In dieser Formel lassen sich zwei Kategorien von Grössen unterscheiden: einer-

³ Überzeugende Nachweise von dichteabhängiger Mortalität fehlen für freilebende Populationen allerdings immer noch (WATSON & MOSS 1970).

⁴ Je nach Art der Nahrung ist die Gefahr eines irreversiblen *overfishing* der Nahrungsgrundlage durch die betreffende Population unterschiedlich gross. Bei Aasfressern beispielsweise besteht sie überhaupt nicht (WYNNE-EDWARDS 1970). Das dürfte auch für die Rabenkrähe als anpassungsfähigen Omnivor zutreffen.

⁵ Recruitment = Zahl der das Brutalter erreichenden Jungvögel.

seits numerische Grössen N ($N_{ad.}$ = Zahl der Adultvögel; $N_{juv.}$ = Zahl der Jungvögel und N_E = Zahl der Eier der gesamten Population) und andererseits Faktoren (f_B = Brutbeteiligung, f_R = Reproduktivitätsrate = Zahl der Eier pro Paar und Jahr, $q_{nj.}$ = Nestlingsmortalität, $q_{juv.}$ und $q_{ad.}$ = Jung- und Altvogelmortalität). Die numerischen Grössen sind weitgehend gegeben, die Regulationsmechanismen können nur an den Faktoren ansetzen.

Der Faktor f_R , die Reproduktivitätsrate, scheint in Übereinstimmung mit LACK bei der Rabenkrähe weitgehend konstant zu sein. In einer Zusammenstellung von WITTENBERG (1968) schwanken die Mittelwerte der Stärke des Vollgeleges in verschiedenen Gebieten Nord- und Mitteleuropas zwischen 4,1 und 4,75. Zweitgelege kommen nur als Ersatzgelege vor.

Die Nestlingsmortalität $q_{nj.}$, die hier auch die Eiverluste umfasst, variiert in den verschiedenen Populationen in Abhängigkeit von Nahrungsangebot und Bestandesdichte. Oft wird in der Futtermenge, welche die Eltern ans Nest bringen können, der wichtigste Faktor in der Begrenzung des Bruterfolges gesehen. So besteht bei Dohlen *Corvus monedula* und Saatkrähen *Corvus frugilegus* ein direkter Zusammenhang zwischen Nestlingsmortalität und Brutgrösse (LOCKIE 1955). Auch das asynchrone Schlüpfen (europäische Corviden beginnen meist nach der Ablage des zweiten Eies zu brüten) wird als Anpassung an diese Situation gesehen, indem so bei Nahrungsverknappung die kleinsten Jungen rasch ausgeschaltet werden können. Neuerdings wurde aber — zumindest für die Aaskrähe — die direkte Wirkung der Nahrungsmenge auf die Nestlingsmortalität in Zweifel gezogen. Magenuntersuchungen an Nestlingen liessen vermuten, dass Nebelkrähen keine Schwierigkeiten haben, genügend Futter für ihre Jungen zu finden (YOM-TOV 1975). Auch liess sich durch zusätzliche Nahrung in einzelnen Reviergebieten weder die Dichte der Brutpaare, die Gelegegrösse, noch das Gewicht der Jungen beim Ausfliegen erhöhen. Die Zahl der flügge werdenden Jungen dagegen war in diesen Gebieten deutlich grösser, da die Eltern sich zur Futtersuche nicht so weit vom Nest entfernen mussten und so ihre Eier und Jungen besser vor Nestplünderungen durch Nichtbrüter schützen konnten (YOM-TOV 1974). In diesem Untersuchungsgebiet (in Schottland) wurden rund 75 % der Gelege- und Nestlingsverluste durch Nichtbrüter verursacht, verhungerte Nestlinge dagegen wurden kaum gefunden. Intraspezifischer Nestraub scheint vielerorts eine der wichtigsten Ursachen der Nestlingsmortalität zu sein (Diskussion siehe WITTENBERG 1968).

Auch die Mortalität der jungen und alten Rabenkrähen scheint grösstenteils nicht direkt durch Nahrungsmangel verursacht zu werden, sondern durch das Sozialverhalten (*socially-induced mortality*, WYNNE-EDWARDS 1962, HOLYOAK 1971). Innerhalb der Population wird nicht direkt um die Nahrung konkurriert, sondern um abstrakte Statussymbole (Stellung in der Schwarmhierarchie, Revierbesitz), so dass eine Unterteilung in «Besitzer» und «Habenichtse» erfolgt. In Krähenschwärmen kommt es zwar im Winter immer wieder zu Streitereien um Nahrung, doch spielt dabei die Rang- und Hackordnung eine so grosse Rolle, dass der sozial niedriger stehende Vogel meist rasch das Feld räumt (LOCKIE 1956). So kann, lange bevor die Nahrung ernstlich knapp wird, ein Teil der

⁶ In der Formulierung von MEUNIER würde diese Formel lauten:
 $N_{juv.} \cdot (1 - q_{juv.}) = N_{ad.} \cdot q_{ad.}$ Die Faktoren f_B , f_R und $q_{nj.}$ «verschwinden» alle im Ausdruck $N_{juv.}$

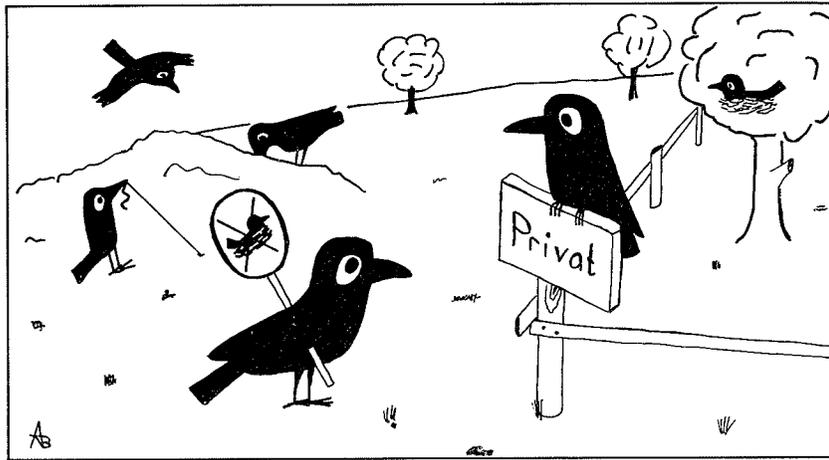


ABB. 11. Nichtbrüter-Schwärme und territoriale Brutpaare (vergl. Text). — *Non-breeder flocks and territorial breeding pairs.*

Population benachteiligt sein. Dass beispielsweise bei Basel die Rabenkrähen im Winter ihr Nahrungsgebiet mit über 10 000 Saatkrähen teilen, ohne dass ihre Bestandesdichte geringer wäre als an Orten, wo keine Saatkrähen überwintern (BÖHMER 1973), weist ebenfalls darauf hin, dass die Populationsdichte kaum an der Grenze des Nahrungsangebotes liegt.

Viel effektiver als über die Mortalität kann das Sozialverhalten aber über die Nativität bestandesregulierend wirken, indem die Habenichtse, obwohl geschlechtsreif, gar nicht zur Fortpflanzung zugelassen werden. Bei der Rabenkrähe ist das leicht möglich, da eines der Statussymbole, das Revier, gleichermaßen notwendige Voraussetzung zum Brüten ist. Es ist zwar längere Zeit bestritten worden, dass Territorialität direkt bestandesregulierend wirkt (LACK 1954); später wurde diese Ansicht dann aber allgemein anerkannt (TINBERGEN 1957, WYNNE-EDWARDS 1962, und weitgehend auch LACK 1970). Bei den koloniebrütenden Saatkrähen wird die Zahl der verfügbaren Nester in der Kolonie durch die Krähen selbst künstlich limitiert, indem die (überzähligen) Nester sozial niedrig stehender Paare ständig geplündert werden. Dass die Zahl der Rabenkrähen-Reviere durch zusätzliche Fütterung nicht erhöht werden kann, spricht ebenfalls für eine Limitierung der Revierzahl, die nicht unmittelbar durch das Nahrungsangebot bestimmt wird (YOM-TOV 1974). Bei Dohlen scheint das intraspezifische Nestplündern durch sozial hoch stehende Individuen sogar so stark ausgeprägt zu sein, dass dagegen ein besonderes Verhalten entwickelt wurde. Sowie eine rangniedere Dohle ihr Nest ernstlich bedroht fühlt, stösst sie einen besonderen «Hilferuf» aus, in den die übrigen Kolonienmitglieder sofort einstimmen und dann dem Ruhestörer zu Leibe rücken (LORENZ 1931).

3.4. Versuch einer Interpretation

In der Schweiz kommt es, wie in vielen anderen Gebieten Europas, durch einen starken Populationsdruck zu einer Aufspaltung der Rabenkrähenpopulation in die beiden Sozietäten Revierkrähen (Brutpaare) und Nichtbrüter-Schwärme mit relativ vielen geschlechtsreifen Individuen (Abb.11). Vor und während der

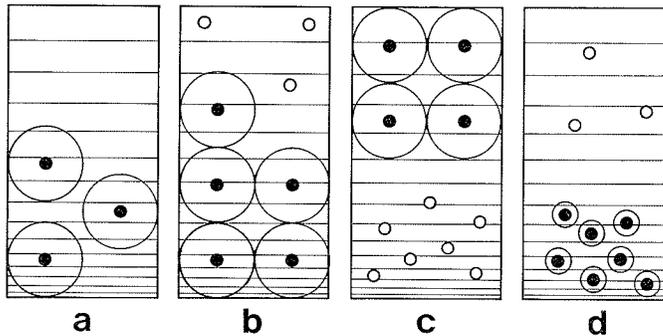


ABB. 12. Räumliche Verteilung von Populationen in Abhängigkeit von Populationsdichte und Nahrungsangebot (die Dichte der horizontalen Linien gibt die Dichte des Nahrungsangebotes an). a. Kleiner Bestand auf die günstigsten Gebiete beschränkt, alle geschlechtsreifen Individuen verteidigen Brut- und Nahrungs-Territorien (grosse Kreise). b. Mittlere Bestandesdichte, in den günstigeren Gebieten Brut- und Nahrungs-Territorien, einige geschlechtsreife Nichtbrüter (kleine offene Kreise) in den schlechteren Gebieten. c. Hoher Bestand, Nichtbrüter als Schwarm in den besten Nahrungsgebieten; Beispiel: *Corvus corone*. d. Weiterentwicklung von c (?), in den günstigsten Gebieten Brutkolonien, in denen nur noch Nest-Territorien (Punkte mit kleinem Kreis), aber keine Nahrungsreviere verteidigt werden; Beispiel: *Corvus frugilegus*. — Dispersion in relation to population density and food resources (abundance of food is indicated by horizontal lines). (a) Low population density with breeding and feeding territories (big circles) in best regions. (b) Medium density, breeding pairs in best regions, non-breeders (open dots) are shifted to areas with less food abundance. (c) High population density, non-breeders as flocks in best areas, breeding territories at places where there are no non-breeders, e.g. *Corvus corone*. (d) Evolved from stage c (?): breeding colonies in best regions where only nest-territories (dots within small circle) are defended, e.g. *Corvus frugilegus*.

Brutzeit ist diese Aufspaltung am deutlichsten ausgeprägt. An Biotopansprüchen stehen bei den Schwarmvögeln ein reichliches Nahrungsangebot an erster Stelle, für die Brutpaare ist vor allem die Möglichkeit zur Verteidigung eines Reviers mit einem günstigen Brutplatz (am besten ein Waldrand) von Bedeutung. Populationsdynamisch scheinen dabei die gemeinsamen Schlafplätze eine wichtige Rolle zu spielen, indem hier (ausserhalb der Brutzeit) alle Individuen eines Gebietes⁷ zusammenkommen und dabei die für die Aufspaltung der Population notwendige Hierarchie ausmachen können. Die auffallenden Flugspiele und Lautäusserungen am Schlafplatz wurden auch als epideiktisches⁸ Verhalten interpretiert, das als Meßsystem für die Bestandesdichte wirken könnte (WYNNE-EDWARDS 1962). Für Rabenkrähenschlafplätze sowie die nordenglischen Saatkrähenschlafplätze, wo ebenfalls nur Standvögel nächtigen, ist diese Interpretation einleuchtend; schwieriger wird es dort, wo zu den ansässigen Vögeln noch eine grosse Zahl Wintergäste kommt (z. B. rund 10 000 fremde Saatkrähen auf die 200 bei Basel brütenden Saatkrähen, BÖHMER 1973). An andern Orten, etwa bei Hamburg, nächtigen die dort brütenden Saatkrähen jedoch an eigenen Schlafplätzen und nicht mit den vielen Überwinterern zusammen (EGGERS 1968).

⁷ Bei Basel haben die Rabenkrähen-Schlafplätze ein Einzugsgebiet von rund 15 km² und umfassen 100—200 Exemplare (BÖHMER 1973).

⁸ Epideictic displays im Gegensatz zu epigamic displays = «Balz»-Verhalten, das auf die Paarbildung und -bindung ausgerichtet ist.

Bei vielen Vogelarten sind die rangniederen Habenichtse entweder zur Abwanderung gezwungen oder führen in ungünstigeren Gebieten ein unauffälliges Dasein (Abb. 12b). Bei der Rabenkrähe dagegen können sie, bedingt durch ihre grosse Zahl, die besten Nahrungsgebiete für sich beanspruchen, vor allem dort, wo die Bedingungen zum Brüten nicht so günstig sind (Abb. 12c). So wurden auch in den besten Nahrungsgebieten die kümmerlichsten Rabenkrähen gefunden (KALCHREUTER 1971b). Allerdings müssen die Schwarmvögel auf Fortpflanzung verzichten. Ihre Sexualität wird jedoch auch im Schwarm nicht ganz unterdrückt. Nach LORENZ (1931) verpaaren sich Corviden schon als 1j. im Schwarm, was für eine gute Position in der Hierarchie von Bedeutung ist (CHARLES 1972). Immer wieder trennen sich zur Brutzeit solche Paare vom Schwarm ab und versuchen am Rand des Schwarmareales ein Revier zu verteidigen, werden aber sowohl von den dort ansässigen Brutpaaren als auch von den anderen Nichtbrütern daran gehindert. Auf dem Bruderholz beobachtete ich sogar einmal eine vollständige Kopulation eines solchen Paares, das sich unmittelbar danach wieder unter die rund 200 m entfernten 30 Nichtbrüter mischte. Neulich berichtete hingegen WITTENBERG (1976) von individuell farbmarkierten Krähen, dass im ersten Lebensjahr überhaupt noch keine Paarbildungen zu beobachten waren; am Ende des zweiten Lebensjahres waren wenigstens 16 von 21 kontrollierten Krähen noch unverpaart, während im Herbst des dritten Lebensjahres von 6 markierten Individuen zwei unverpaart und vier verpaart waren, wobei von den letzteren zwei ihren Partner erst neu bekommen hatten.

Es wäre in diesem Zusammenhang zu überlegen, ob nicht ähnliche Bedingungen die Saatkrähen zum Koloniebrüter werden lassen (Abb. 12d). Beim Höckerschwan *Cygnus olor* konnte REICHHOLF (1973) neulich schön zeigen, wie unter einem Nichtbrüter-Überdruck zwei etablierte Territorien plötzlich zusammenbrachen und an dieser Stelle kleine Brutkolonien entstanden.

Populationsdynamisch bilden die Nichtbrüter eine Art Puffer. Einerseits sind sie ein Reservoir, aus dem allfällig frei werdende Reviere sofort neu besetzt werden können, andererseits wirken sie dichteabhängig regulierend auf die Gesamtpopulation, sowohl direkt durch intraspezifischen Nestraub und indirekt, indem sie durch ihre grosse Zahl eine gebietsweise beträchtliche menschliche Verfolgung auslösen können.

ZUSAMMENFASSUNG

An 911 während eineinhalb Jahren in der Schweiz geschossenen Rabenkrähen werden Altersstruktur, Bruterfolg und Mortalitätsraten verschiedener regionaler Populationen untersucht.

Zur Berechnung einer Modellpopulation anhand erlegter Individuen wird eine Methode vorgeschlagen, die berücksichtigt, dass Krähen im zweiten und dritten Lebensjahr weit häufiger geschossen werden als solche anderer Altersklassen.

Die Jungvogelmortalität (1. Lebensjahr) beträgt in dieser Modell-Population 0,73, was aus verschiedenen Gründen etwas zu hoch zu sein scheint. Die durchschnittliche Mortalität der über ein Jahr alten Krähen liegt bei 0,27. Ringfundausergebnisse ergeben im Gegensatz zu der hier vorgeschlagenen Methode wegen des bei Krähen recht hohen Ringverlustes höhere Adult- und niedrigere Juvenil-Mortalitätsraten.

Nur 64% der altersmässig geschlechtsreifen ♀ wiesen Zeichen von Brutfähigkeit auf. Hodenmessungen liessen keine Rückschlüsse auf die Brutbeteiligung der ♂ zu. Der Bruterfolg der Modellpopulation liegt bei drei Jungen pro Brutpaar und Jahr.

Die Population des Mittellandes entspricht weitgehend der Modellpopulation. Ein höherer Bruterfolg und eine Abwanderung der Jungvögel im ersten Lebensjahr wird für

die Alpenpopulation angenommen. Abwanderung von Jungvögeln und deren Rückkehr (bei Brutreife?) scheinen auch die Jurapopulation zu kennzeichnen. In der Aare-Ebene zwischen Thun und Bern kommen fast nur Nichtbrüter-Schwärme vor, in denen der Anteil der Jungvögel durch Einwanderung während des Winters zunimmt.

In Übereinstimmung mit der Theorie von WYNNE-EDWARDS wird angenommen, die Population halte ihre Grösse selbst weit unter der nahrungsbedingten Grenze. Die wichtigsten Regulationsmechanismen dazu liegen im Ausschluss eines grossen Teils der geschlechtsreifen Vögel vom Brüten und im intraspezifischen Nestraub durch Nichtbrüter. Auch die Mortalität dürfte in gewissem Ausmass durch Sozialverhalten beeinflusst werden.

Durch einen starken Populationsdruck wird die Rabenkrähenpopulation in zwei Sozietäten gespalten: territoriale Brutpaare und Nichtbrüterschwärme. Durch intensive Landwirtschaft begünstigt, können letztere die besten Nahrungsgebiete gegen die Brutpaare verteidigen. Es wird diskutiert, ob nicht ähnliche Bedingungen die Saatkrähe haben zu Koloniebrütern werden lassen.

RÉSUMÉ

La structure de la population suisse de la Corneille noire

On étudie ici la structure de l'âge et les taux de reproduction et de mortalité de la population suisse de la Corneille noire *Corvus corone corone* sur la base de 911 Corneilles tirées de janvier 1973 à septembre 1974. On propose une méthode d'analyse à partir de spécimens tirés.

Par analogie aux taux de mortalité, on a calculé des taux spécifiques de tir par classes d'âge en comparant 99 Corneilles baguées tirées à 90 Corneilles baguées trouvées mortes. Ces taux montrent que les oiseaux de deux et trois ans sont tirés en bien plus grand nombre que les individus d'autres classes d'âge. Il en découle que la distribution des classes d'âge parmi l'échantillon tiré ne correspond pas directement à celle de la population vivante. Pour remédier à cet inconvénient, on a multiplié le nombre d'individus tués dans chaque classe d'âge par l'inverse du taux de tir correspondant.

On a construit une population modèle à partir des fréquences de classes d'âge tellement « corrigées ». La fréquence relative des oiseaux de 2^e année (2j.) au 1^{er} mai (pris comme début de l'année dans ce travail) représente le taux de mortalité des oiseaux de deuxième année et plus (2mj.), qui est de 0,27. Grâce à ce taux de mortalité on a représenté le taux de diminution annuelle des oiseaux de deux ans et plus (rapporté à 1000 individus au début de l'année) en acceptant un taux constant de mortalité bimensuelle. Les oiseaux de 1^{ère} année y sont comptés aussi, selon leur fréquence dans l'échantillon, par périodes de deux mois. Il en découle un taux de mortalité des oiseaux de 1^{ère} année de 0,73. On discute les sources d'erreur de cette méthode.

L'examen des gonades a révélé que seulement 64 % de femelles de deux ans ou plus, qui auraient toutes avoir pu atteint la maturité sexuelle, montraient des signes d'activité reproductrice. La mensuration des testicules ne fournit pas d'indication sur le degré de participation des mâles à l'activité reproductrice. Le succès de reproduction dans la population modèle est d'environ trois jeunes par couple reproducteur et par année.

On a comparé les populations de quatre régions différentes (fig. 8). Celle du Plateau suisse montre des caractéristiques semblables à celle de la population modèle. On suppose un plus grand taux de reproduction et une émigration des jeunes oiseaux (1j.) pour la population alpine. On suppose également l'émigration des jeunes Corneilles de la population jurassienne et leur retour (comme oiseaux aptes à la reproduction?). Dans la plaine de l'Aar, entre Thoun et Berne, on ne trouve pratiquement que des bandes de non-nicheurs avec une fréquence de plus en plus élevée de 1j. durant l'hiver (immigration de 1j.).

Des analyses de populations basées sur des reprises de Corneilles baguées montrent une mortalité adulte supérieure et une mortalité juvénile inférieure à la méthode décrite ici. Si l'on tient compte des pertes de bagues, fréquentes chez les Corneilles, et de la grande quantité d'oiseaux tués parmi les reprises, ces résultats concordent assez bien avec nos conclusions théoriques. Néanmoins, le taux de mortalité de 0,73 des 1j. dans la population modèle, et de ce fait un taux de reproduction de plus de 3 jeunes par couple reproducteur, semble un peu trop élevé.

En admettant la théorie de WYNNE-EDWARDS, on suppose que les Corneilles limitent elles-mêmes la taille de leur population bien au-dessous de la quantité de nourriture disponible. Les mécanismes régulateurs les plus importants semblent être l'exclusion d'un grand nombre d'oiseaux adultes de la reproduction et le pillage intraspécifique des nids par les non-nicheurs. La mortalité semble également influencée dans une certaine mesure par le comportement social.

Une forte pression de la population aboutit à la formation de deux sociétés distinctes de Corneilles noires: les couples nicheurs territoriaux et les bandes non-reproductrices. Favorisées par l'agriculture intensive, ces dernières peuvent défendre les meilleures zones de nourrissage envers les reproducteurs. On se demande si des conditions semblables n'ont pas forcé le Corbeau freux *Corvus frugilegus* à nicher en colonie.

SUMMARY

On the structure of the Swiss Carrion Crow population

Age structure, breeding success, and mortality rates of different Swiss Carrion Crow populations were investigated by analyzing 911 crows which were shot in nearly the whole of Switzerland between January 1973 and September 1974. A method for population analysis based on shot specimens was proposed.

In analogy to methods concerning mortality rates, age class specific shot rates were calculated by comparison between a series of banded crows shot or found dead. These shot rates revealed that many more second- and third-year birds are shot than crows of other age classes. Therefore the age class distribution among the shot sample would be biased. To unbiased it, the number of shot crows of every age group was multiplied with the reciprocal value of its corresponding shot rate.

With the 'corrected' age class frequencies a model population was calculated: The second-year bird's (2j.) frequency at May, 1, the date taken as the begin of the year of life, equals the annual mortality of the second- and more-year birds (2mj.) which was 0.27. The number of 2mj. birds (related to 1,000 2mj. at the begin of the year of life) for every two-months period of the year was calculated with constant two-months'-mortality rates computed from the annual mortality. First year birds (1j.) were added according to their frequency in the sample. Thus an annual mortality of 0.73 for the 1j. crows was found. Errors of this method were discussed.

Examination of the gonads revealed that only 64 % of the 2mj. females which all potentially could have reached sexual maturity showed signs of breeding activity. Testicle measurements gave no information on the breeding activity of males. Breeding success in the model population would thus be about 3 youngsters per breeding pair and year.

Population of four different regions (fig. 8) were compared. The population of the Swiss Lowlands approached the model population. Higher breeding success and emigration of 1j. was supposed in the alpine population. Emigration of young crows and their return (possibly as sexually mature birds) was found in the Jura population. The plains of the river Aare between Thun and Berne represented nearly only flock areas with increasing frequencies of 1j. during the winter (due to immigration of 1j.).

Population analysis using ringing data gave higher adult and lower juvenile mortality than the presented method. This agreed very well with the theoretical expectations, considering ring-losses, well known from crows, and the great numbers of shot specimens among the ringing data. Nevertheless the first year mortality rate of 0.73 in the model population and therefore a breeding success of more than three youngsters per breeding pair and year seemed to be a little too high.

In agreement with WYNNE-EDWARDS' theory the presented findings suggested that population size is kept far below food-limits by the crows themselves. The most important regulatory mechanism probably consists in excluding a great number of mature birds from breeding and in nest-robbery by these non-breeders. Socially-induced mortality might also be of some importance.

Strong population pressure resulted in the splitting of the Carrion Crow population into two societies: the territorial breeders and the flocks of non-breeding crows. The latter defended the optimal feeding grounds against the breeders, favoured by their high number and by intensive agriculture. It was supposed that Rooks *Corvus frugilegus* became social breeders under similar conditions.

LITERATUR

- BÖHMER, A. (1972): Beitrag zur Aufzucht, Haltung und Entwicklung junger Rabenkrähen. *Gef. Welt* 96:21—25.
- (1973): Zur Überwinterung der Saatkrähe bei Basel. *Orn. Beob.* 70:103—112.
- (1976): Bruterfolg einer kleinen Rabenkrähen-Population. *Orn. Beob.* 73:136—140.
- BOTKIN, D. B. & R. S. MILLER (1974): Mortality rates and survival of birds. *Amer. Natural.* 108:181—192.
- BUSSE, P. (1969): Results of ringing European Corvidae. *Acta Orn. (Warschau)* 11:263—328.
- CHARLES, J. (1972) Territorial behaviour and the limitation of population size in the Crow. Unpublished Ph. D. thesis. Aberdeen University.
- COULSON, J. C. & E. WHITE (1975): Mortality of the shag estimated by two independent methods. *Bird Study* 4:166—171.
- DORST, J. (1972): *Das Leben der Vögel*. Lausanne.
- EGGERS, J. (1968): Die Winterschlafplätze der Krähenvögel und ihre Einzugsgebiete im Hamburger Raum. *Hamb. Avifaun. Beitr.* 6:12—32.
- GILES, R. H. (1969): *Wildlife Management Techniques*. Wildlife Soc. Washington.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1962): *Die Brutvögel der Schweiz*. Aarau.
- (1965): Höchstalter schweizerischer Ringvögel, 1. Nachtrag. *Orn. Beob.* 62:170—173.
- GROSSKOPF, G. (1964): Sterblichkeit und Durchschnittsalter einiger Küstenvögel. *J. Orn.* 105:427—449.
- HALDANE, J. B. S. (1955): The calculation of mortality rates from ringing data. *Proc. 11th Int. Orn. Congr. Basel*: 454—458.
- HOLYOAK, D. (1971): Movements and mortality of Corvidae. *Bird Study* 18:80—97.
- KALCHREUTER, H. (1969): Ringfunde der Rabenkrähe. *Auspicious* 3:245—255.
- (1971 a): Alters- und Geschlechtsmerkmale der Rabenkrähe. *Vogelwarte* 26:106—112.
- (1971 b): Untersuchungen an Populationen der Rabenkrähe. *Jh. Ges. Naturkde. Württ.* 126:284—338.
- LACK, D. (1951): Population ecology in birds, a review. *Proc. 10th. Int. Orn. Congr. Uppsala*. p. 409—448.
- (1954): *The natural regulation of animal numbers*. Oxford.
- (1970): Introduction (to the tenth symposium of the British Ecological Society) in: A. WATSON (ed.): *Animal population in relation to their food resources*: xiii—xx. Oxford and Edinburgh.
- LOCKIE, J. D. (1955) The breeding and feeding of Jackdaws and Rooks, with notes on the Carrion Crows and other Corvidae. *Ibis*: 97:341—369.
- (1956) Winter fighting in feeding flocks of Rooks, Jackdaws and Carrion Crows. *Bird Study* 3:180—190.
- LORENZ, K. (1931): Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. *J. Orn.* 79:67—127.
- MARTIN-LÖF, P. (1961): Mortality rate calculations on ringed birds with special references to the Dunlin. *Ark. Zool.* 13:483—491.
- MELDE, M. (1969): Raben- und Nebelkrähe. *Neue Brehm-Bücherei*, Wittenberg.
- MEUNIER, K. (1960): Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Vögel. *Z. wiss. Zool.* 163:397—445.
- NICHOLSON, A. J. (1933): The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2:132—178.
- PAYNTER, R. A. (1966): A new attempt to construct life tables for Kent Island Herring Gulls. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 133:489—528.
- PETERSON, R. T. (1948): *Birds over America*. New York.
- PUTZIG, P. (1938): Zur Alterskennzeichnung von Nebelkrähen. *Vogelzug* 9:203.
- REICHHOLF, J. (1973): Die Bestandesentwicklung des Höckerschwans und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen. *Anz. Orn. Ges. Bayern* 12:15—46.
- ROWLEY, I. (1966): Rapid band wear on Australian Ravens. *Australian Bird Bander* 4: 47—49.
- (1971): Movements and longevity of ravens in south-eastern Australia. *CSIRO Wildl. Res.* 16:49—72.
- (1972): The comparative ecology of Australian Corvids. *CSIRO Wildl. Res.* 18:25—65.

- SPIEGEL, M. R. (1972): Theory and problems of statistics. New York.
- SVENSSON, L. (1970): Identification Guide to European Passerines. Stockholm.
- TINBERGEN, N. (1957): The function of territory. *Bird Study* 4: 14—27.
- TOMPA, F. S. (1975): A preliminary investigation of the Carrion Crow problem in Switzerland, part I: General introduction and population problems. *Orn. Beob.* 72: 181—198.
- WATSON, A. & R. MOSS (1970): Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. In: A. WATSON (ed.) *Animal populations in relation to their food resources*: 167—218. Oxford and Edinburgh.
- WITTENBERG, J. (1968): Freilanduntersuchungen zu Brutbiologie und Verhalten der Rabenkrähe. *Zool. Jb. Syst.* 95: 16—146.
- (1976): In welchem Alter beginnt die Rabenkrähe mit der Fortpflanzung? *Vogelwarte* 28: 230—232.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh.
- (1970): Feedback from food resources to population regulation. In: A. WATSON (ed.) *Animal populations in relation to their food resources*: 413—427. Oxford and Edinburgh.
- YOM-TOV, Y. (1974): The effect of food and predation on breeding density and success, clutch-size and laying date of the Crow. *J. anim. ecol.* 43: 479—498.
- (1975): Food of nestling Crows in Northeast Scotland. *Bird Study* 22: 47—51.

A. Böhmer, Pilgerstrasse 12, 4055 Basel

KURZE MITTEILUNGEN

Bruterfolg einer kleinen Rabenkrähen-Population. — Wie bei den meisten Vogelarten ist die Bestandesdichte der Rabenkrähe *Corvus c. corone* — zumindest in Mitteleuropa — über Jahre hinweg auffallend konstant. Das erfordert Regulationsmechanismen, die Mortalität und Bruterfolg recht genau aufeinander abstimmen. Merkwürdigerweise konnte aber bei der Rabenkrähe, trotz zahlreicher Untersuchungen zu diesem Thema, eine solche Übereinstimmung bis heute nicht gefunden werden. Die (meist auf Ringfundauswertungen beruhenden) Mortalitätsraten liegen alle so hoch, dass zur Konstanterhaltung der Population ein Mehrfaches des durch Feldbeobachtungen ermittelten Bruterfolges notwendig wäre (vergl. BÖHMER 1976, *Orn. Beob.* 73: 109—136). Die vorliegende Feldstudie, bei der es in erster Linie um das Erfassen des Bruterfolges ging, ist als Ergänzung zur gleichzeitig durchgeführten Populationsberechnung an erlegten Krähen gedacht und soll zudem Vergleiche zu ähnlichen Arbeiten aus der Schweiz (TOMPA 1975, *Orn. Beob.* 72: 135—133; BIBER, in Vorb.) und dem übrigen Europa (WITTENBERG 1968, *Zool. Jb. Syst.* 95: 16—146, u. a.) liefern. Gleichzeitig wird noch kurz auf die Effizienz der Linientaxierung zur Erfassung von Rabenkrähen-Populationen eingegangen.

UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODE. Beobachtet wurde auf einer knapp 3 km² grossen Fläche auf dem Bruderholz, einem 350 m ü. M. liegenden, tafelförmigen Hügelzug unmittelbar südlich von Basel. Das Gebiet besteht vor allem aus Obstgärten (Kirschbäumen), Getreide- und einigen Maisfeldern sowie wenigen Wiesen und Weiden. Drei Seiten sind von stark gegliedertem Laubmischwald begrenzt, während im Norden ein Einfamilienhäuserquartier anschliesst, das stellenweise ins Untersuchungsgebiet hineinreicht. Im Süden des Gebietes befindet sich ein traditioneller Rabenkrähen-Schlafplatz mit einem weit über das Untersuchungsgebiet hinausreichenden Einzugsgebiet. Im Winter nächtigen dort ausser rund 300 Rabenkrähen zeitweise auch bis zu 1000 Saatkrähen *Corvus frugilegus* (BÖHMER 1973, *Orn. Beob.* 70: 103—112). Das Bruderholz ist ein ausgeprägtes Naherholungsgebiet mit vielen Speziergängern, was eine für schweizerische Verhältnisse recht niedrige Fluchtdistanz der Krähen von unter 50 m bedingt.

Da der Schwerpunkt der Arbeit auf dem Bruterfolg lag, mussten zuerst möglichst alle Brutpaare erfasst werden. Letzere halten sich fast das ganze Jahr über in ihren