

Aus dem Department für Interdisziplinäre Lebenswissenschaften
der Veterinärmedizinischen Universität Wien

Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung
(Leiter: Univ.-Prof. Dr. Leonida Fusani)

**Partnerwahl bei Haussperlingen (*Passer domesticus*)
Potentielle Ursachen für Hybridisierungstendenzen unter besonderer
Berücksichtigung eines artspezifischen Gefiedermerkmals**

Diplomarbeit

Veterinärmedizinische Universität Wien

vorgelegt von
Verena Steiner

Wien, im Jänner 2022

Betreuer: Univ.-Prof. Dr. Leonida Fusani
Dr. Herbert Hoi

Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung
Department für Interdisziplinäre Lebenswissenschaften
Veterinärmedizinische Universität Wien

Begutachterin: Univ.-Prof. Dr. Alexandra Scope

Service für Vögel & Reptilien
Klinische Abteilung für Interne Medizin Kleintiere
Universitätsklinik für Kleintiere
Veterinärmedizinische Universität Wien

Inhalt

1. Einleitung und Fragestellung	1
1.1. Die Gattung <i>Passer</i>	3
1.1.1. <i>Passer domesticus</i>	3
1.1.2. <i>Passer italiae</i>	5
1.2. Paarungssystem und sexuelle Selektion beim Haussperling	6
1.3. Hybridisierung	8
1.3.1. Hybridzone <i>Passer domesticus x italiae</i>	9
2. Material und Methode	12
2.1. Versuchstiere	12
2.2. Versuchsort.....	12
2.3. Versuchsablauf	12
2.4. Statistische Auswertung	14
3. Ergebnisse	15
3.1. Tests der Zwischensubjekteffekte	19
4. Diskussion	20
5. Zusammenfassung	23
6. Summary	24
7. Literaturverzeichnis	25
8. Abbildungs-/Tabellenverzeichnis	32

1. Einleitung und Fragestellung

Die Frage nach der Entstehung von Arten beschäftigt die Menschheit schon seit Jahrhunderten (Darwin 1859). Auch der Artstatus des Italiensperlings (*P. italiae*) war lange Zeit ein Streitthema in der Wissenschaft. Dessen taxonomischer Status hat sich seit seiner Erstbeschreibung (Vieillot 1817) oft geändert, und es war unklar, ob es sich dabei um eine eigenständige Art handelt, oder ob dieser als Unterart des Haus- oder des Weidensperlings (*P. domesticus italiae* oder *P. hispaniolensis italiae*) angesehen werden soll. Aufgrund morphologischer Ähnlichkeit zwischen Italiensperling, Haussperling (*P. domesticus*) und Weidensperling (*P. hispaniolensis*) wurde angenommen, dass es sich um eine stabile Hybridform zwischen beiden letztgenannten Arten handelt (Töpfer 2006). Der Italiensperling soll dabei vor ein paar tausend Jahren entstanden sein, als der Weidensperling, welcher in der mediterranen Region vorkam und auch dort blieb, und der Haussperling, der sich vor etwa 3000 bis 7000 Jahren vom Zentrum des Nahen Ostens über die gesamte paläarktische Region der menschlichen Landwirtschaft folgend ausgebreitet hat, in Kontakt kamen (Eroukhmanoff et al. 2013, Sætre et al. 2012). Seit 2011 hat der Italiensperling, als eine durch homoploide Hybridisierung zwischen Haus- und Weidensperling entstandene Art, nun den Artstatus. Heute kommt dieser allopatrisch, weitgehend von seinen beiden Elternarten isoliert, auf der italienischen Halbinsel vor (Elgvin et al. 2011, Hermansen et al. 2011). Einzig im Gargano, einem Gebirge im südöstlichen Italien, trifft er auf den Weidensperling und in einer Zone entlang der Alpen auf den Haussperling (Eroukhmanoff et al. 2013).

Die Weibchen genannter Arten sehen nahezu identisch aus, wohingegen die phänotypische Unterscheidung der Männchen am einfachsten anhand der unterschiedlichen Färbung des Kopfgefieders erfolgt. Dieses ist beim Haussperling grau, beim Italien- und Weidensperling hingegen braun gefärbt (Anderson 2006b). Auch in der Ausprägung des schwarzen Brustlatzes, dem dunklen Gefieder unterhalb der Kehle, gibt es Unterschiede. Am spärlichsten ist der Latz beim Haussperling und am größten beim Weidensperling ausgebildet (Hudde 1997b, 1997c, 1997d). Neben dem Phänotyp, und hier vor allem soeben genannte Merkmale, spielt auch das Verhalten wie z.B. akustische Signale des männlichen Haussperlings während der Balz eine wichtige Rolle bei der Wahl des Partners (Hudde 1997b).

Trotz der Annahme, dass die graue Kopfplatte des männlichen Haussperlings das ausschlaggebende Merkmale für die Artabgrenzung und ein wichtiges Kriterium bei der Partnerwahl ist, gibt es immer öfters Berichte über Hybridindividuen zwischen Haus- und

Italiensperling, d.h. also einer phylogenetisch relativ jungen Art, mit seiner Mutterart, in dieser sogenannten Hybridzone entlang der Alpen. Die Frage die sich also stellt ist, ob man in Zukunft in freier Wildbahn vermehrt mit solchen Exemplaren (*P. domesticus x italiae*) rechnen muss und wenn ja, welche Gründe oder Mechanismen dafür verantwortlich sein könnten. Unklar ist, welche Rolle sexuelle Selektion bei diesen Fällen von Hybridisierung spielt. Die Fragen die sich in diesem Zusammenhang stellen sind: Ist die graue Kopfplatte männlicher Haussperlinge für die Artabgrenzung unzureichend? Das heißt können Haussperlingsweibchen bis zu einem gewissen Grad, Entscheidungen bezüglich Partnerwahl auch über die Artgrenze hinweg treffen? Alternativ, gibt es keine Artgrenzen und nur die räumliche Trennung verhindert Hybridisierung? Das würde heißen, dass die Hybridisierungsrate nur den Grad der, momentan zunehmenden, Überlappung ihrer Verbreitungsgebiete reflektiert. Eine verstärkende Wirkung in diesem Zusammenhang könnte auch die Männchenwahl spielen. Gerade bei Haussperlingen sind Verfolgungen und Vergewaltigungsversuche durch die Männchen in der frühen Verpaarungsphase bekannt und ein fixer Teil ihres Paarungssystems (Birkhead und Moller 1992, Møller 1987a). Bei vielen Arten dominiert die intrasexuelle Selektion, dabei kämpfen die Männchen um die Weibchen und die Weibchen haben nur wenig Entscheidungsfreiheit (Witte 2009). Auch die Spermienkonkurrenz, die bei vielen Vogelarten eine reproduktive Strategie darstellt, fällt darunter (Birkhead et al. 1987, Ford 1983).

In dieser Studie liegt der Focus auf der Bedeutung von Weibchenwahl und mit Hilfe von Weibchenwahlexperimenten soll ihre Rolle bei der Hybridisierung untersucht werden (Cerjak 2020).

Konkretes Ziel dieser Untersuchung ist daher herauszufinden, ob für Haussperlingsweibchen artfremde Männchen (*P. italiae*) mit braunem Kopf genauso oder sogar attraktiver sein können als arteigene Männchen (*P. domesticus*). Augenmerk wird dabei hauptsächlich auf die graue Kopfplatte gelegt, wobei gleichzeitig auch andere bekannte Wahlkriterien bei Haussperlingsweibchen wie Verhalten z.B. Dominanzverhalten (Møller 1987a) oder Größe des Brustlatzes (Møller 1987b) oder Schnabelfärbung kontrolliert werden. Die Frage die sich also stellt ist, ob und welche Rolle die Partnerwahl bei der Vermischung zweier Arten, in diesem Fall einer Art mit seiner Mutterart, spielt. In diesem Zusammenhang werden Haussperlingsweibchen in einem Wahlversuch simultan männliche Haus- und Italiensperlinge präsentiert. Unter anderem wird die räumliche Präferenz der Weibchen für eines der beiden Männchen als Wahlkriterium herangezogen. Dieses Kriterium wurde auch schon in früheren Studien mit Vögeln, insbesondere Haussperlingen verwendet (Griggio und Hoi 2010).

1.1. Die Gattung *Passer*

Früher gehörten der Gattung, wegen der weitreichenden disjunkten Verbreitung morphologisch ähnlicher Gruppen, 15 bis 23 Arten an (Anderson 2006c, Johnston und Klitz 2012, Sibley und Monroe 1990, Summer-Smith 1988). Heute zählt die Gattung *Passer* innerhalb der Ordnung der Sperlingsvögel (*Passeriformes*) und Familie der Sperlinge (*Passeridae*) insgesamt 28 Spezies und etliche Subspezies (IOC World Bird List Datasets).

Es handelt sich bei diesen um gesellige Vögel, die in offenen Landschaften leben und entweder einzeln oder auch in Kolonien brüten. Dafür nutzen sie ebenso Nischen und Höhlen wie auch Bäume in denen sie bis zu acht Eier pro Brut ausbrüten (Hudde 1997a). Üblicherweise brüten sie mehrmals in einem Jahr. Die Hauptnahrungsquelle stellen Körner dar die überwiegend am Boden gesucht werden. Vor allem in der Brutzeit werden auch Insekten angenommen, welche an die Jungvögel verfüttert werden. Mit Ausnahme von manchen Populationen des Weidensperlings die als Zugvögel gelten, sind die meisten anderen Arten Standvögel (Hudde 1997a).

Die Gattung ist aufgrund von Unterschieden in der Gefiederfärbung und Zeichnungsmuster des Kleingefieders, vor allem an Bürzel, Kehle, Nacken und Scheitel in fünf Artengruppen gegliedert nämlich die Grauscheitel-Sperlinge, mediterrane Braunscheitel-Sperlinge, übrige Braunscheitel-Sperlinge, Graukopf-Sperlinge und Goldsperlinge (Hudde 1997a). Im Rahmen dieser Arbeit befassen wir uns im Folgenden nur mit dem zu den Grauscheitel-Sperlingen gehörigen Haussperling und den mediterranen Braunscheitel-Sperlingen, zu welcher der Italiensperling zählt.

1.1.1. *Passer domesticus*

Beim Haussperling handelt es sich um eine der weltweit am weitesten verbreitete Singvogelart. Dies ist vor allem dadurch begründet, weil es sich um einen sehr erfolgreichen menschlichen Kommensalen handelt (Anderson 2006a). Er wurde erstmals 1758 vom schwedischen Naturforscher Carl von Linnè beschrieben. Über den Ursprung dieser Art gibt es zwei Theorien. Der Haussperling hat sich als Kulturfolger mit dem Sesshaftwerden der Menschen im mittleren Osten vor 10.000 Jahren entwickelte und ausgebreitet (Johnston und Klitz 2012). Aufgrund vieler älterer Fossilfunde, gilt es aber als wahrscheinlicher, dass der Haussperling schon während dem Pleistozän aus einem Ur-Sperling entstanden ist, der im östlichen Mittelmeerraum und in Afrika lebte und sich dann in östliche und westliche Richtung

ausgebreitet hat. Durch immer wieder vordringende Gletscher, die zu einer periodischen Isolation geführt haben, entstanden die heute bekannten beiden Subspezies-Gruppen, nämlich die *Passer domesticus domesticus* Gruppe im paläarktischen Raum und die Gruppe *Passer domesticus indicus* im orientalischen Raum (Summer-Smith 1988). Die Formen der *domesticus*-Gruppe sind größer, die hellen Gefiederanteile sind grau getönt und weniger weiß und die kastanienfarbenen Pigmente sind weniger kräftig ausgeprägt als bei der *indicus*-Gruppe (Hudde 1997b).

Heute kommt der Haussperling in ganz Europa mit Ausnahme des äußersten Nordens und Italien vor (Bezzel 2019), in letzterem wird er durch die Alpen getrennt, vom Italiensperling vertreten. Östlich reicht sein Verbreitungsgebiet bis an den Amur und westlich bis an den Nordrand der Sahara. Zu den Brutgebieten zählen auch die arabische Halbinsel, Vorderindien, Sri Lanka und Malaysia. Durch Aussetzungen wurde seine Verbreitung weltweit erweitert. So kommen sie auch in Nord- und Südamerika, in der Karibik, im Osten Australiens, in Neuseeland und einigen ozeanischen Inseln des Pazifiks und Atlantiks vor (Bezzel 2019).

Die Männchen der Haussperlinge (Abb. 1) haben eine schwarze oder dunkelgraue Kehle und einen schwarzen Brustlatz (Hudde 1997b). Der Scheitel ist grau und von einem kastanienbraunen Feld begrenzt. Hinter dem Auge erkennt man einen weißen Fleck. Die Wangen sind hellgrau. Der Rücken und die Flügel sind braun mit schwarzen Längsstreifen und einer weißen Flügelbinde. Brust und Bauch sind grau gefärbt. Die Weibchen (Abb. 2) sind weniger kontrastreich grau-braun gezeichnet. Sie haben eine schmale Flügelbinde und hinter dem Auge einen Brauenstreif. Die Jungvögel sehen den weiblichen Tieren ähnlich, haben aber noch einen gelben Schnabelwinkel (Hudde 1997b).



Abb. 1: *P. domesticus* 1.0



Abb. 2: *P. domesticus* 0.1

1.1.2. *Passer italiae*

Der Italiensperling ist wie bereits erwähnt, seit dem Jahr 2011 eine eigene Art (Elgvin et al. 2011, Hermansen et al. 2011). Ebenso wie der Haussperling gilt er im Gegensatz zum Weidensperling, der eher zurückgezogen in Feuchtgebieten lebt, als menschlicher Kommensale. Er besiedelt Italien südlich der Alpen, die Inseln Korsika, Sizilien, Kreta, Malta, Rhodos und Karpathos im Mittelmeerraum sowie Algerien, Tunesien und Lybien (Summer-Smith 1988).

Beim Männchen (Abb. 3) gleicht die Färbung von Kopf, Stirn und Scheitel dem des Weidensperlings, der Rest dem Haussperling. Kopf, Stirn und Nacken sind kastanienbraun bis fuchsrot. Die Wangen sind rein weiß, nicht schmutziggrauweiß wie beim Haussperling und der weiße, meist unterbrochene Überaugenstreif ist deutlicher ausgeprägt. Der Kehlfleck ist schwarz, der Brustlatz deutlicher schwarz geflockt als beim Haussperling. Rücken und Bürzel sind beig-rostbraun gezeichnet (Hudde 1997d). Über den größten Teil seines Verbreitungsgebietes sind die Männchen phänotypisch einheitlich, doch im Südwesten Italiens (Halbinsel Kalabrien und Sizilien) nähern sie sich phänotypisch dem Weidensperling an, mit größeren Lätzchen als weiter nördlich und teilweise schwarz gestreiften Flanken (Töpfer 2006). Die Weibchen (Abb. 4) sehen denen des Haussperlings sehr ähnlich, weshalb eine Unterscheidung im Feld kaum möglich ist (Hudde 1997d).



Abb. 3: *P. italiae* 1.0



Abb. 4: *P. italiae* 0.1

1.2. Paarungssystem und sexuelle Selektion beim Haussperling

Allgemein unterscheidet man bei der Selektion als wichtiger Evolutionsfaktor, zwischen natürlicher, sexueller und künstlicher Selektion. Während natürliche Selektion dazu führt, dass die Mitglieder einer Population sich an die abiotischen und biotischen Faktoren der Umgebung, den sogenannten Selektionsfaktoren, anpassen und nur die am besten an ihre Umgebung angepassten Individuen überleben und sich weiter fortpflanzen, pflanzen sich bei der sexuellen Selektion Individuen, mit im Hinblick auf die natürliche Selektion, eher nachteiligen Merkmalen fort, die aber wichtig für den Fortpflanzungserfolg sind. Gründe dafür sind innerartliche Konkurrenz zwischen einem Geschlecht (meist die Männchen, intrasexuelle Selektion) und weil ein Geschlecht (meist die Weibchen, intersexuelle Selektion) einen bestimmten Phänotyp präferiert. Das führt zu Unterschieden im Phänotyp von Männchen und Weibchen (Kirkpatrick 1987). Unter künstlicher Selektion versteht man hingegen die gezielte Auslese im Rahmen der Zucht durch den Menschen, um gewünschte Merkmale beizubehalten, zu fördern oder eliminieren (Driscoll et al. 2009).

Haussperlinge leben hauptsächlich monogam, zumindest für die Zeit während einer Brut. Manchmal besteht dieses Verhältnis eine ganze Brutsaison lang oder auch Jahre (Summers-Smith 1958). Hält eine Bindung länger als eine Brut dauert, so ist dies eher darauf zurückzuführen, weil der gleiche Nistplatz noch einmal genutzt wird und nicht um die Paarbindung aufrecht zu erhalten (Anderson 2006c).

Trotz ihrer sozial monogamen Lebensweise kommt es beim Haussperling, vor allem zu Beginn der Brutzeit, öfters zu sogenannten Verfolgungsflügen. Dabei verfolgen, meist früh am Morgen, mehrere Männchen ein fertiles Weibchen mit dem Ziel zu kopulieren. Auch bereits vergebene Männchen nehmen daran teil, wobei es zu sogenannten Extra-Pair Copulations (EPC) kommen kann. Diese können von den Männchen erzwungen oder aber von den Weibchen auch gewünscht sein. Die Teilnahme an solchen Flügen ist mit hohen Kosten, nämlich dem Risiko einem Raubtier zum Opfer zu fallen, verbunden. Doch die Vorteile für die Männchen sind neben einem Gewinn an Fitness, von dem auch das verpaarte Weibchen profitiert, auch die Möglichkeit ihre Gene an weitere Weibchen weiterzugeben (Møller 1987a). Weibchen können durch eine EPC mit einem Männchen indirekt profitieren, indem die Nachkommen des Weibchens entweder eine größere Fitness besitzen (Hamilton und Zuk 1982, Kirkpatrick und Ryan 1991) oder, sie sich so vor einer Unfruchtbarkeit ihres eigentlichen Partners schützen können (Wetton und Parkin 1991).

Die genaue Funktion solcher Flüge ist unbekannt (Daanje 1941), es wird davon ausgegangen, dass sie der Synchronisation der Brutaktivität dienen (Summers-Smith 1954). Eine Studie zeigte, dass 41 Prozent der Haussperlingsweibchen mit einem nicht mit ihnen verpaarten Männchen kopulierten und mindestens ein Nachkommen mit diesem zeugte (Whitekiller et al. 2000). Blomqvist, Hoi und Vaclav kamen zu dem Ergebnis, dass ökologische Faktoren, wie das Nahrungsangebot, die Anzahl an EPC stark beeinflussen können (Vaclav et al. 2003).

Die Paarbildung beim Haussperling geht grundsätzlich vom Männchen aus, das im Frühjahr oder späten Winter einen Nistplatz auswählt und diesen durch typische Lautäußerungen den Weibchen präsentiert (Summers-Smith 1958). Mit der ersten Brut wird üblicherweise im Jahr nach dem Schlupf begonnen, wobei die einjährigen Weibchen Schwierigkeiten haben einen guten Nistplatz in der Kolonie zu halten (Anderson 1990) und im Durchschnitt um 7,6 Tage später brüten als ältere Weibchen (Dawson 1972). Aber auch unter den Männchen gibt es Exemplare, die es im Vergleich zu Artgenossen schwieriger haben ein Weibchen zu ergattern, weil auch beim Haussperling die sexuelle Selektion bei der Partnerwahl eine wichtige Rolle spielt.

Der dunkle Brustlatz der Männchen gilt als Statussymbol. Männchen mit großem Brustlatz haben mehrere Nistplätze in ihrem Territorium und diese sind auch sicherer vor Raubtieren und bieten einen besseren Schutz gegen das Herausfallen von Nestlingen. Auch die Größe der Hoden während der Brutsaison korreliert positiv mit der Größe des Latzes (Møller 1988, Møller und Erritzøe 1988). Møllers Aussage, dass je größer und dunkler dieser Latz, umso besser die Chance von einem Weibchen auserwählt zu werden (Møller 1988), konnte in einer anderen Studie nicht bestätigt werden. Griggio und Hoi fanden heraus, dass Weibchen von geringer Qualität (schlechte Körperkondition) zwar Männchen mit durchschnittlich großen Lätzen präferieren, hingegen qualitativ hochwertigere (gute Körperkondition) Weibchen keine klare Präferenz zeigen und die Wahl generell von Population zu Population unterschiedlich ist (Griggio und Hoi 2010). Die dunkle Farbe des Latzgefieders spricht für einen höheren Testosteronspiegel. Je dunkler dieses ist, desto größer die Bereitschaft zu dominantem Verhalten (Keeler et al. 1970). Es wird vermutet, dass Männchen mit größerem Latz auch mehr Erfolg bei der EPC erzielen (Hamilton und Zuk 1982, Kirkpatrick und Ryan 1991).

1.3. Hybridisierung

Hybridisierung ist definiert als die Reproduktion zwischen Mitgliedern genetisch unterschiedlicher Populationen, die Nachkommen gemischter Abstammung hervorbringt (Barton und Hewitt 1985). Es handelt sich dabei um eine Form der sympatrischen Artbildung, die neben der Allopatrie und Parapatrie zur Entstehung neuer Arten führt (Chamary 2016). Sympatrisch bedeutet, dass beide Elternarten in einem Gebiet vorkommen, während bei der Allopatrie zwei Arten vollständig voneinander getrennt werden und bei der Parapatrie die Verbreitungsgebiete zweier Arten aneinandergrenzen (Cain 2014, Chamary 2016, Haffer 1989). Egal um welche Form der Artbildung es sich handelt, es muss zur Ausbildung von reproduktiven Barrieren zwischen einer Art und seinen Elternarten kommen (Comeault und Matute 2018), die den Genfluss unterbrechen und durch welche sich zwei Arten somit letztendlich unterscheiden. Deshalb ist das Verständnis der reproduktiven Isolation, welche man in prä- und postzygotische Isolationsmechanismen unterteilt, wichtig für das Verständnis des Ursprungs neuer Arten (Coyne und Orr 2004). Anfangs besteht bei Individuen der F1-Generation eine schwächer ausgeprägte Isolierung (Brelsford 2011). Die Ausbildung einer vollständigen reproduktiven Isolierung kann Hunderte bis Millionen Generationen andauern (Hewitt 2011). Bei einer ausgebildeten präzygotischen Barriere kommt es erst gar nicht zur Befruchtung der Eizelle, sei es durch Verhinderung der Paarung oder trotz Paarung bleibt eine Befruchtung aus. Kommt es dennoch zur Bildung einer Zygote kann es postzygotisch zu Störungen in der Embryonalentwicklungen oder zur Sterilität kommen (Cain 2014). Als wichtigerer Isolationsmechanismus wird die Bildung präzygotischer Barrieren der Hybridart gegenüber seinen Elternarten angesehen, indem diese entweder vollkommen andere Lebensräume besiedelt oder sich im Verhalten oder Phänotyp zu sehr von den Elternarten unterscheidet (Brelsford 2011).

Es gibt zwei Formen der Hybridisierung, nämlich jene unter Bildung polyploider Arten (Polyploidisierung), also die Vervielfachung des Chromosomensatzes, und die rekombinante Speziation, auch homoploide Hybridspeziation (HHS) genannt, bei der sich die Ploidiestufe der Hybriden nicht von der der Elternarten unterscheidet (Soltis und Soltis 1999), wie im Falle des Italiensperlings. Dessen hybrider Ursprung wurde basierend auf nuklearen und mitochondrialen DNA-Sequenzen, Mikrosatelliten und Gefiederfärbung bestätigt (Brelsford 2011). Vor allem unter Pflanzen und Insekten aber auch Vögeln und Säugetieren ist der Prozess der Hybridisierung verbreitet (Soltis und Soltis 1999). Aber im Gegensatz zur Botanik,

wo insbesondere die Polyploidisierung schon lange Zeit als wichtiger Faktor zur Entstehung neuer Arten angesehen wird, galt die Hybridspeziation bei Tieren lange Zeit als selten. Doch durch verbesserte molekulare Analysemethoden in den letzten Jahren gelang es viele Beispiele aufzudecken und man weiß heute, dass Hybridisierung ohne Polyploidie sowohl bei Pflanzen und Tieren häufiger vorkommt als angenommen (Brelsford 2011, Mallet 2007). Mittlerweile ist davon auszugehen, dass in etwa jede zehnte Vogelart hybridisiert (Grant und Grant 1992, Mc. Carthy 2006).

Der Begriff Hybrid wird oftmals mit Negativem verbunden, ja sogar als Reproduktionsfehler angesehen (Mallet 2005), weil es vorkommt, dass F1 Hybriden eine herabgesetzte Fruchtbarkeit oder eine geringere Lebensfähigkeit im Vergleich zu ihren Elternarten zeigen (Arnold und Hodges 1995). Beispielsweise gingen bei Zuchtversuchen zwischen *Passer domesticus* x *hispaniolensis* (als Vertreter der Braunköpfe) zwar fertile F1- und F2-Hybriden hervor, doch trotzdem kam es zu einer generellen, den Reproduktionserfolg von Mischpaaren senkenden und einer geringeren Fitness der Nachkommen bewirkenden genetischen Inkompatibilität (Haffer und Hudde 1997). Auch Panow und Radjabli fanden wesentliche Differenzen in der Morphologie der Chromosomen, die eine genetische Isolation nahelegen (Panow und Radjabli 1972). Bei einem ähnlichen Versuch fand man heraus, dass die Hälfte der weiblichen Hybride zwischen *Passer domesticus* x *hispaniolensis* atrophierte Ovarien hatten (Eroukhmanoff et al. 2016). Es ist jedoch falsch, daraus zu folgern, dass Hybridisierung aufgrund dessen ein evolutiv unwichtiger Prozess sein muss. Es braucht lediglich erneute Hybridisierungsereignisse um eine geringe Fruchtbarkeitswahrscheinlichkeit zu überwinden (Schroeder 2009). Hybridisierung ist nämlich auch eine wichtige Variationsquelle. Es werden adaptive genetische Variationen über Artengrenzen hinweg übertragen und neue Arten entstehen. Die Grenzen der lebensfähigen Hybridgenombildung sind heute jedoch noch kaum verstanden (Abbott et al. 2013, Runemark et al. 2018).

1.3.1. Hybridzone *Passer domesticus* x *italiae*

Unter einer Hybridzone versteht man ein Gebiet in welchem genetisch distinkte Populationen aufeinandertreffen, sich untereinander verpaaren und Nachkommen zeugen. Solche Zonen sind oftmals nur wenige hundert Meter breit, können aber tausend Kilometer lang sein (Barton und Hewitt 1985). Zur Entstehung dieser Zonen kann es einerseits durch Störungen im Habitat, andererseits auch durch die Ausdehnung eines Verbreitungsgebietes kommen (Abbott et al. 2013). Es handelt sich dabei um dynamische Systeme, deren Ausgang unterschiedlich

verlaufen kann. Zum einen kann die zuvor differenzierte Populationen, solange sich noch keine starke Selektion gegen Hybriden gebildet hat, wieder zu einer verschmelzen. Andererseits kann es durch Beanspruchung der gleichen ökologischen Nische zum Aussterben einer Elternart kommen. Im Falle des Aufeinandertreffens zweier Spezies, deren Genome zu differenziert sind, kommt es zur Entwicklung von effektiveren präzygotischen Fortpflanzungsbarrieren (Moore und Buchanan 1985).

Ein Großteil des Wissens über Hybridzonen stammt aus der Klintheorie von Barton und Hewitt (Barton und Hewitt 1985). Unter einer Kline versteht man die Veränderung eines Merkmals parallel zu einem Gradienten. Hybridzonen sind Spannungszonen, die sich als Linie darstellen. Die Spannung, welche die Zone im Gleichgewicht hält, entsteht einerseits durch die Ausbreitung der Elternarten in einer Hybridzone und andererseits durch die Selektion gegen Hybriden (Hewitt 1988). Bei der geografischen Klinien-Analyse können die Klinien entlang eines Transekts in Breite und Position variieren. Dies erlaubt Rückschlüsse darauf, ob und wenn ja mit welcher Stärke eine Selektion gegen Hybriden vorliegt (Gay et al. 2008). Wenn alle Klinien ungefähr die gleiche Breite und Position aufweisen, spricht dies für eine starke Selektion. Im Gegensatz dazu deuten Variationen in der Breite und den Zentren der Klinien darauf hin, dass die Merkmale unterschiedlich auf den Selektionsdruck reagieren. Die Klinienbreite wird bestimmt durch die Stärke der Selektion gegen Hybriden.

Der Italiensperling hat heute eine weitgehend allopatrische Verbreitung auf der italienischen Halbinsel und einigen Mittelmeerinseln, der durch die Alpen und das Mittelmeer von seinen Elternarten getrennt ist. Es gibt aber eine sympatrische Zone auf der Halbinsel Gargano im Südosten Italiens, in der Italien- und Weidensperlinge gemeinsam vorkommen jedoch ohne einen Hinweis auf deren Kreuzung. Entlang des Alpenbogens existiert eine Hybridzone (Abb. 6), in der Haus- und Italiensperlinge aufeinandertreffen und auch hybridisieren (Hermansen et al. 2011, Trier et al. 2014). Grob verläuft diese Zone von der französisch-italienischen Grenze an der Mittelmeerküste, dem Alpenbogen an der italienischen Grenze folgend bis zur Adriaküste bei Triest auf einer Seehöhe von 500 – 1500m, wobei der Italiensperling südlich und der Haussperling nördlich des Alpenbogens vorkommt (Summer-Smith 1988).

Dabei handelt es sich laut dem Ornithologen Baumgart um ein Mischgebiet ohne fließende Übergänge, in dem lediglich „Gelegenheits-Hybride“ mit differenziertem Phänotyp (Abb. 5) in wechselnder Zahl vorkommen (Baumgart 2003). Es gibt auch Anzeichen dafür, dass beide Spezies außerhalb der Brutsaison weiter in das Brutgebiet der jeweiligen anderen Art

vordringen (Summer-Smith 1988) und das sich die Ausdehnung dieser Hybridzone generell verändert (Lockley 1996). In Ballungszentren scheint die Hybridisierungsrate höher zu sein als in ländlichen Gebieten. Die selektive Bevorzugung arteigener Partner nach Gefiedermerkmalen gegenüber artfremden und Hybriden ist wahrscheinlich. Dafür spricht auch, dass beide bevorzugt unter sich bleiben (Baumgart 2003). In ortsteilgebundenen Kleinpopulationen im Alpenraum dürfte sich das Sozialverhalten beider Arten auch über den „Allee-Effekt“ auswirken, nach welchem Ansiedelungen solcher Arten nur ab einer gewissen Mindestgröße erfolgreich sind. Einzelnen Haussperlingen könnte es danach schwer fallen an von Italiensperlingen besetzten Plätzen Fuß zu fassen, was auch im umgekehrten Falle zuträfe (Moss 2001).



Abb. 5: *P. domesticus* x *P. italiae* 1.0

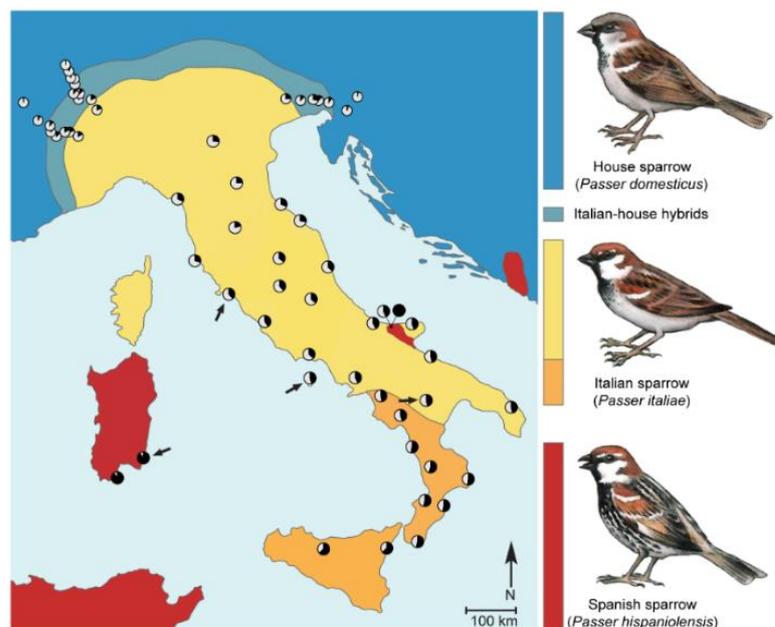


Abb. 6: Hybridzone *P. domesticus* x *italiae* (orange: *P. italiae*, die phänotypisch eher dem Weidensperling gleichen)

2. Material und Methode

2.1. Versuchstiere

Für das Projekt wurden insgesamt 30 weibliche Haussperlinge (*P. domesticus*) getestet. Alle Vögel stammen aus der Vogelpopulation am Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung (KLIVV). Jeder Vogel wurde vor dem Versuch individuell beringt um auszuschließen, dass ein Exemplar mehrmals verwendet wurde.

2.2. Versuchsort

Die Versuche fanden im Juli 2021 am Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung in Wien statt. Die Vögel wurden vor dem Versuch getrenntgeschlechtlich in überdachten Außenvolieren zu kleinen Gruppen von jeweils zwei bis fünf Tieren, gehalten. Die Volieren sind mit Holzplateaus, Ästen und Nistkästen ausgestattet. Die Beobachtungen selbst, fanden in der Experimentierhalle des Institutes statt.

2.3. Versuchsablauf

Pro Durchgang wurden jeweils drei Haussperlingsweibchen getestet. Diese wurden dann einzeln kurzzeitig in speziell präparierte Käfige (Abb. 9) gesetzt, die an beiden Käfigenden über eine Haltevorrichtungen für je ein Tablet verfügten. Der Käfigboden war mit Zeitungspapier ausgelegt. In der Mitte befand sich ein ins Gitter eingehängter Wassernapf, links und rechts waren jeweils eine Futterschüssel am Gitter befestigt. Die Vögel konnten zwischen drei Sitzstangen wählen. Eine befand sich im linken Drittel, eine in der Mitte und eine im rechten Drittel des Käfigs. Nach einer kurzen Eingewöhnungszeit von 15 Minuten wurden die Tablets außer Sichtweite mittels Fernbedienung eingeschaltet. Jedem Vogel wurde dann für eine Stunde über das Tablet auf der rechten Seite das Foto eines Haussperlingmännchens (Abb. 7) und über das zweite Tablet auf der linken Seite das gleiche Foto (Abb. 8), nur die Kopfpartie wurde, um ein Italiensperlingmännchen zu imitieren, statt grau braun eingefärbt, gezeigt. Diese Anordnung, also rechts das Foto des Haussperlings und links jenes vom Italiensperling war bei jedem Vogel sowie jedem Durchgang gleich. Die Fotos der Männchen wurden dabei so angepasst, dass ihre Größe jener der Weibchen entsprach.

Es handelte sich dabei um eine Beobachtungsstudie. Es erfolgte keine Manipulation oder gröbere Beunruhigung der Tiere. Beobachtet wurden die Vögel aus einem anderen Raum, auch mittels Kamera, um unnötige Stresssituationen zu vermeiden.

Die Studie wurde von der Ethik- und Tierschutzkommission der Veterinärmedizinischen Universität Wien im Hinblick auf ihre Übereinstimmung mit der Good Scientific Practice und den einschlägigen nationalen Rechtsvorschriften geprüft und befürwortet (ETK-061/03/2020).



Abb. 7: *P. domesticus* 1.0



Abb. 8: *P. italiae* 1.0 (bearbeitet)



Abb. 9: Versuchsaufbau

2.4. Statistische Auswertung

Während der einstündigen Beobachtung wurde in Intervallen von jeweils einer Minute der Standort des Vogels dokumentiert (Intervallmessung). Dazu wurde der Käfig in elf verschiedene Zonen (Abb. 10) unterteilt, an denen es dem Vogel möglich war zu sitzen bzw. zu fressen oder zu trinken.

Sechs der 30 Weibchen zeigten gar keine Bewegung und wurden deshalb von der Analyse ausgeschlossen.

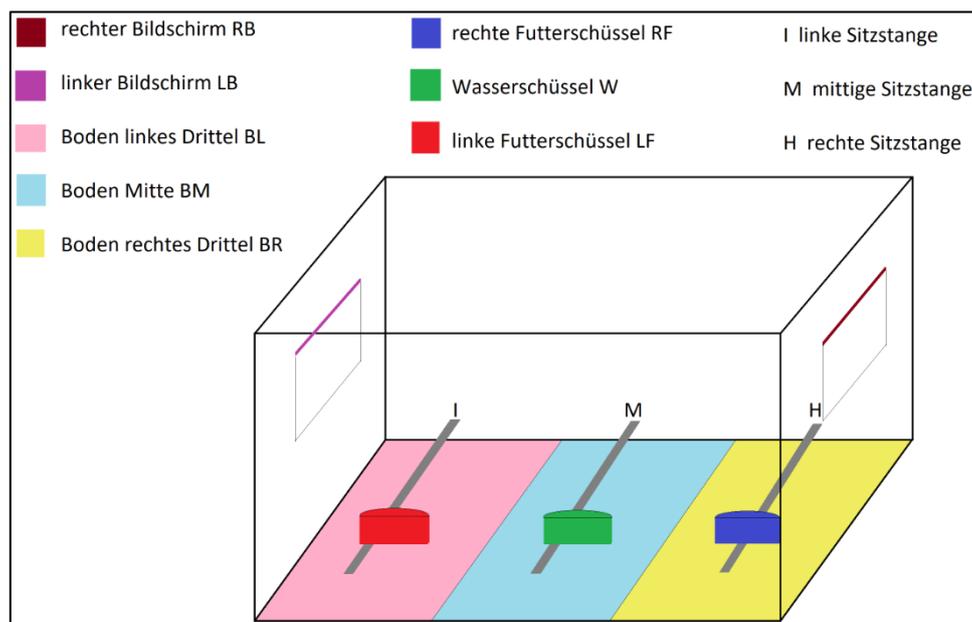


Abb. 10: Gliederung des Versuchskäfigs in Zonen

Ein χ^2 – goodness-of-fit Test wurde verwendet um einerseits signifikante Unterschiede in der Wahl (Aufenthalte bei einem Männchen = Anzahl der 60sec Intervalle) für jedes einzelne Weibchen zu bestimmen (Erwartungswert: $p = 0.5$) und um zu überprüfen, ob Weibchen signifikant häufiger einen der zwei Männchentypen bevorzugen.

Ein Generalisiertes Lineares Modell (GLM) wurde verwendet, um Unterschiede in der Dauer des Aufenthaltes vor dem Italiensperling und dem Haussperling zu testen mit der Zeitdauer vor den Männchen als abhängige Variablen, sowie Männchentyp (Haussperling und Italiensperling) als fixer Faktor (Italien-Haussperling) und Datum des Experimentes als Kovariante.

3. Ergebnisse

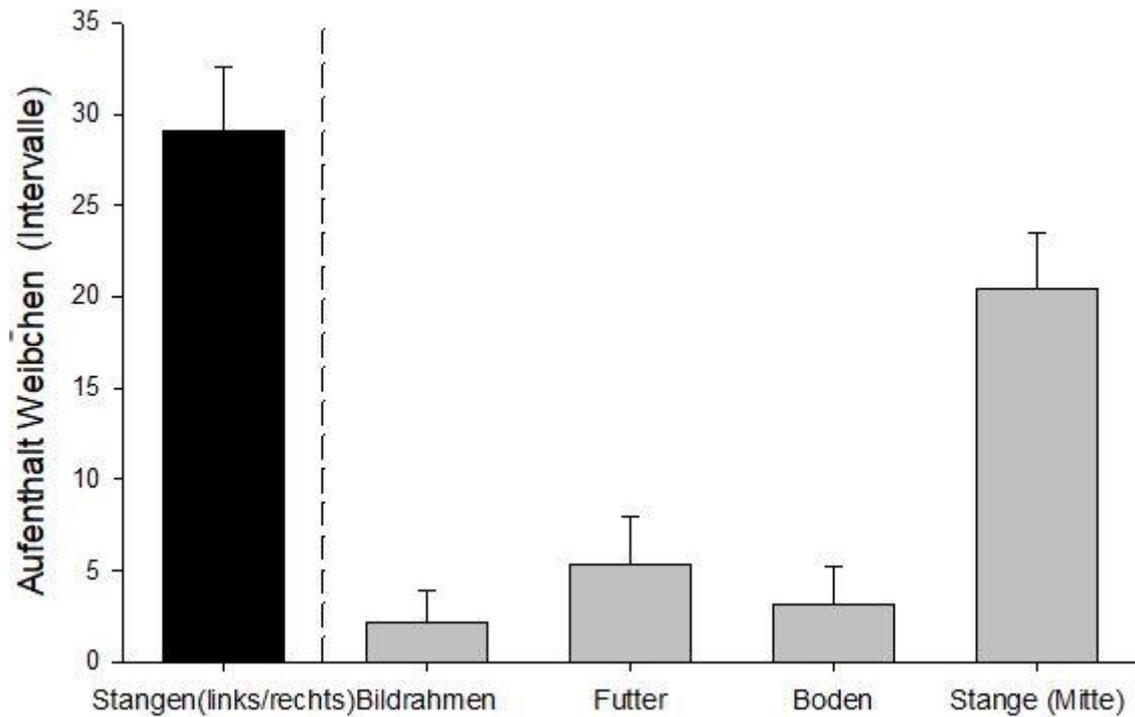


Abbildung 11: Durchschnittliche Zeit + s.e. (Intervalle) / Zeit, die die Weibchen an verschiedenen Strukturen (Standorten) im Versuchskäfig verbringen. Schwarzer Balken = Wahlstangen. Graue Balken = übrige Orte im Versuchskäfig.

Die Ergebnisse zeigen, dass die Haussperlingsweibchen während der Wahlexperimente die unterschiedlichsten Orte und Strukturen benutzen konnten (Abb. 10). Dabei gibt es aber klare Präferenzen für bestimmte Bereiche. Die Stangen vor den jeweiligen Bildschirmen (Fotos mit Haus- oder Italiensperling) werden am häufigsten genutzt, gefolgt von der Stange in der Mitte. Weniger Zeit wird von den Weibchen am Futter, am Boden oder direkt an den Bilderrahmen verbracht (Abb. 11).

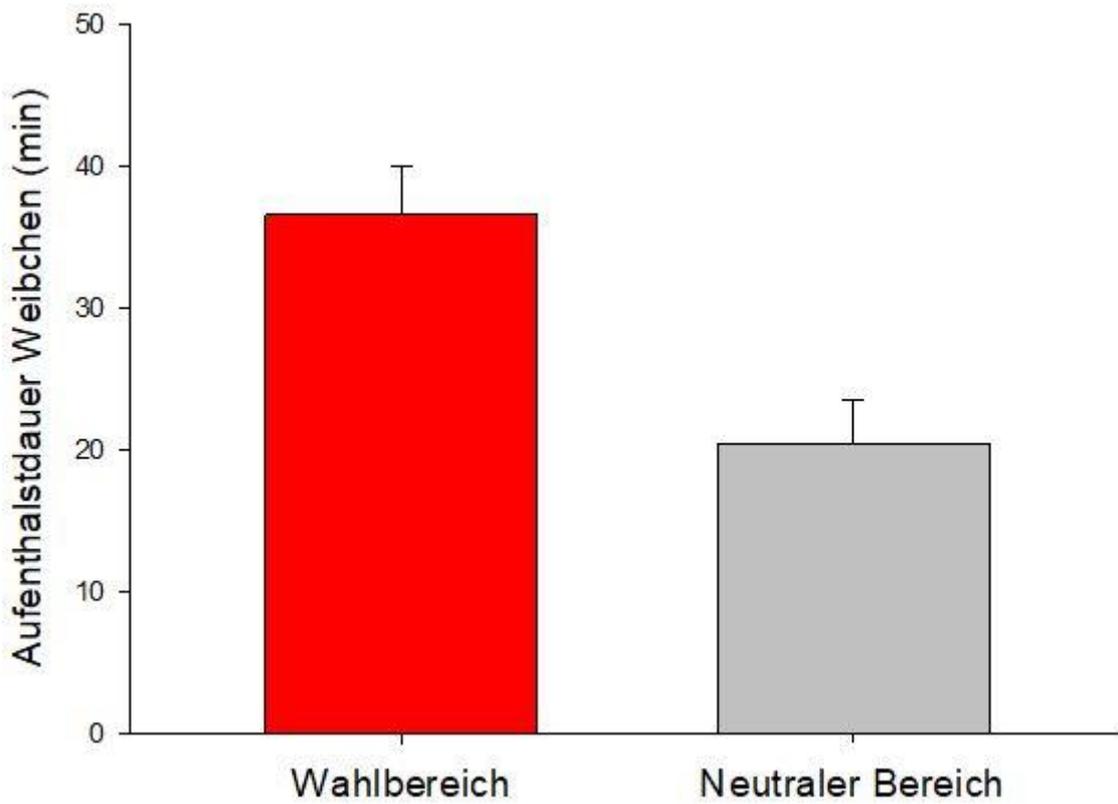


Abbildung 12: Durchschnittlicher Aufenthalt + s.e. / Weibchen in den Wahlbereichen (roter Balken) und den neutralen Bereichen (grauer Bereich).

Nimmt man alle Wahlbereiche (linke und rechte Sitzstange, linker und rechter Bildschirm) zusammen und stellt sie den neutralen Bereichen gegenüber so zeigt sich eine signifikante Präferenz der Weibchen für einen der Wahlbereiche (Abb. 12).

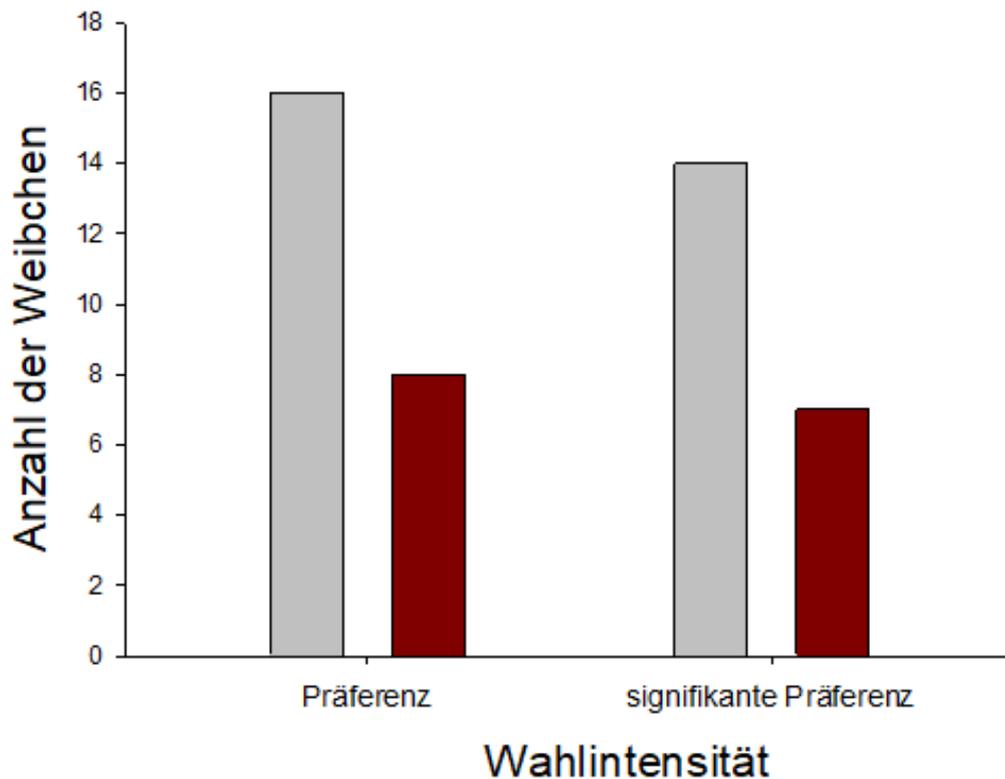


Abbildung 13: Anzahl der Weibchen die mehr Zeit vor dem Haussperling (grauer Balken) und dem Italiensperling (roter Balken) verbracht haben. Sechs Weibchen wurden ausgeschlossen, weil sie sich ausschließlich im neutralen Bereich aufgehalten haben.

Die Ergebnisse der Partnerwahl zeigen, dass von den 30 Weibchen im Wahlexperiment, sechs Weibchen keine Wahl treffen und sich nur im neutralen Bereich aufhalten. Betrachtet man nun die Aufenthalte (Intervalle) der Weibchen vor dem Italiensperling oder dem Haussperling so zeigt sich, mit der Grundannahme, dass sie die gleiche Zeit jeweils vor dem Italien- und Haussperling verbringen, dass doppelt so viele Weibchen mehr Zeit (Intervalle) vor dem arteigenen Männchen verbringen (Abb. 13). 16 (66.7 %) der Weibchen präferieren das arteigene Männchen aber acht (33.3 %) Weibchen verbringen mehr Zeit beim Italiensperling-Männchen. Dieser Unterschied ist aber nicht signifikant ($\chi^2 = 2.66$, $p=0.102$). Betrachtet man nur jene Weibchen, die eine signifikante Wahl getroffen haben, das heißt Weibchen die signifikant mehr Zeit bei einem Männchen verbringen, die also eine klare Präferenz zeigen, ergibt sich ein ähnliches Bild (Abb. 13). Von den 24 Weibchen sind nur drei Weibchen, bei denen es keine signifikante Präferenz gibt. Das Ergebnis ist ebenfalls nicht signifikant. Das Verhältnis beträgt 14:7 ($\chi^2 = 2.33$, $p = 0.127$). Exakt die Hälfte der Weibchen zeigen eine Präferenz für Italiensperlingsmännchen.

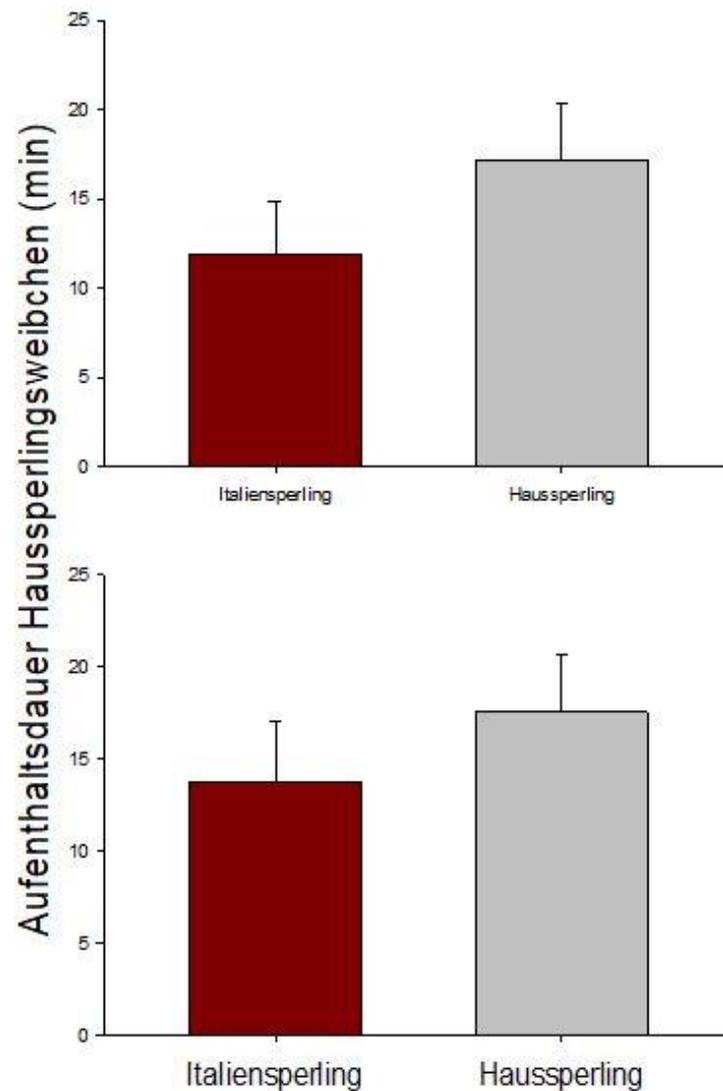


Abbildung 14: Durchschnittliche (\pm s.e.) Aufenthaltsdauer (Anzahl der 60sec Intervalle) der Hausperlingsweibchen vor dem Italiensperling und vor dem Hausperling für alle in der Analyse inkludierten Weibchen ($n = 24$, obere Grafik) und nur Weibchen die eine signifikante Wahl getroffen haben ($n = 22$, untere Grafik).

Analysiert man die Zeit, die jedes Weibchen auf der Stange vor den zwei Männchen verbringt, ergab sich kein signifikantes Modell (Abb. 14).

3.1. Tests der Zwischensubjekteffekte

Tabelle 1: Zusammenfassung des Generalisierten Linearen Modells mit der Zeitdauer als abhängige Variable, Männchentyp als fixer Faktor und Datum als Kovariante.

Quelle		Typ III Quadratsumme	df	Mittel der Quadrate	F	Sig.
konstanter Term	Hypothese	1491,084	1	1491,084	15,449	,004
	Fehler	772,156	8	96,519 ^a		
Zeitdauer	Hypothese	426,667	1	426,667	1,164	,309
	Fehler	3298,667	9	366,519 ^c		
Datum (Saison)	Hypothese	772,156	8	96,519	,263	,963
	Fehler	3298,667	9	366,519 ^c		
Interaktion Zeitdauer und Datum	Hypothese	3298,667	9	366,519	1,198	,323
	Fehler	12238,000	40	305,950 ^d		

Die Zeit, welche die Weibchen vor dem Italien- oder Hausperlingsmännchen verbringen unterscheidet sich nicht signifikant ($F = 1.64$, $p = 0.309$, $df = 1$), und die Zeit ist unabhängig von der Saison ($F = 0.263$, $p > 0.96$, $df = 8$) und es gibt auch keine Interaktion zwischen der Zeit der Weibchen vor den Männchen und dem Datum des Experimentes ($F = 1.198$, $p > 0.323$).

4. Diskussion

Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass bei der Anwesenheit beider Arten (Männchen) Partnerwahl indifferente Ergebnisse liefert, das heißt konkret, dass Haussperlingsweibchen bei einer Wahl zwischen zwei potentiellen Paarungspartner unterschiedliche Entscheidungen treffen. Vergleicht man nur den Aufenthalt der Weibchen vor den beiden Männchentypen so zeigt sich zwar eine Präferenz für arteigenen Männchen (Abb. 13), dieser Unterschied in der Präferenz ist aber nicht signifikant. Betrachtet man die Wahl einzelner Weibchen im Detail, so zeigt sich bei den meisten Weibchen eine klare und signifikante Präferenz für eines der beiden Männchen (Abb. 12). Überraschenderweise zeigen aber nur zwei Drittel (66,7 %) der Haussperlingsweibchen auch eine Präferenz für arteigene Männchen, während ein Drittel (33,3 %) der Weibchen klare Präferenz für Italiensperlinge zeigen (Abb. 13). Das heißt bei Überlappung der Verbreitung unter gleicher Antreffhäufigkeit von Männchen der beiden Arten würde man eine Hybridisierungsrate von ca. 33 % erwarten.

Reflektieren die Ergebnisse auch tatsächlich die Präferenzen der Weibchen? Betrachtet man die Nutzung des Wahlkäfigs so zeigt sich das Weibchen den ganzen Wahlkäfig nutzen konnten aber doch bestimmte Orte bevorzugten (Abb. 11). Die Weibchen scheinen auf jeden Fall die Nähe der Männchen zu suchen, denn sie verbrachten signifikant mehr Zeit vor den Männchenbildern. Es war nur ein geringer Anteil an Weibchen die sich gar nicht bewegten. Diese Weibchen wurden aus der Analyse ausgeschlossen. Von den Weibchen die sich bewegten zeigten fasst alle eine signifikante Präferenz, d.h. sie nutzten den Raum nicht gleichmäßig sondern verbrachten auffallend mehr Zeit vor einem der Bilder. Auch in anderen Studien werden ähnliche Parameter herangezogen (Fracasso et al. 2019, Griggio und Hoi 2010, Tuliozi et al. 2018).

In dieser Studie wurde experimentell nur der Phänotyp, und hier nur die Farbe des Kopfgefieders, bei der Wahl des Partners berücksichtigt, unter der Annahme, dass das graue Kopfgefieder des männlichen Haussperlings das ausschlaggebende Kriterium bei der Partnerwahl, bezüglich arteigener Männchen darstellt. Nur zwei Drittel der Weibchen, haben aber signifikant mehr Zeit vor dem Haussperlings-Männchen verbracht und ein Drittel vor dem Italiensperlings-Männchen. Das deutet darauf hin, dass diese evolutiv gesehen, relativ rezente Entstehung des Italiensperling noch nicht vollständig abgeschlossen ist und nur aufgrund der räumlichen Isolierung die Hybridisierung verhindert wurde (Hermansen et al. 2011).

Aufgrund des Designs der Studie wurde hier auf die Merkmale des Brustlatzes, der wie durch mehrere Studien gezeigt wurde, besonders bedeutend bei der Partnerwahl ist (Griggio und Hoi 2010, Hoi und Václav 2003, Møller 1987b, 1988, Møller und Erritzøe 1988) nicht weiter eingegangen. Die meisten dieser Studien kommen tatsächlich zu dem Ergebnis, dass hauptsächlich die Größe des Brustlatzes der männlichen Haussperlinge entscheidend für den Erfolg bei der Partnerwahl ist (Møller 1988). Dieser Latz ist beim Italiensperling generell noch stärker ausgeprägt als beim Haussperling. Interessant wäre also, zu untersuchen ob und in welcher Weise sich die Weibchenpräferenzen geändert hätten und damit auch die Hybridisierungsrate in einer Population, wenn der Brustlatz des männlichen Italiensperlings ebenso an den Phänotyp des Italiensperlings angepasst worden wäre. Zu erwarten wäre, dass der noch größere Brustlatz beim Italiensperling einen Verstärker darstellt und daher die Wahrscheinlichkeit einer Hybridisierung noch weiter erhöht.

Aufgrund des Studiendesigns hatte auch das Verhalten (Balzverhalten) der männlichen Tiere keinen Einfluss, da es sich bei den männlichen Tieren lediglich um Abbilder in natürlicher Größe handelt. Es ist bekannt, dass auch das Verhalten der Männchen (Dominanzverhalten) eine bedeutende Rolle bei der Partnerwahl spielt (Dolnik und Hoi 2010, Moller 1990, Tuliozi et al. 2018). Der dunkle, auf Melamin basierende Brustlatz der Männchen ist ein Statussignal (Moller 1990, Møller 1987b).

Er spiegelt auch Unterschiede im Verhalten und der Kondition wieder (Dolnik und Hoi 2010). Daher wäre es interessant weitere Wahlexperimente und Beobachtungen in gemeinsamer Volierenhaltung beziehungsweise auch im Freiland, z.B. im Grenzgebiet Italien zu Südkärnten, durchzuführen, wo immer wieder Italiensperlinge in die in Kärnten ansässige Haussperlingspopulation vordringen und sich mit Haussperlingsweibchen verpaaren (Cerjak 2020). Weiters wäre es wichtig die interspezifischen Konkurrenzverhältnisse zwischen den zwei Arten (Männchen) zu bestimmen um damit auch Rückschlüsse auf ihre Bedeutung für Hybridverpaarungen ziehen zu können. Möglicherweise unterscheiden sich die Männchen beider Arten auch in ihrem Dominanzverhalten und damit auch in ihrem Erfolg bei Weibchen. Dieser Unterschied im Erfolg könnte auf ungleiche Attraktivität für die Weibchen oder unterschiedliche Kontrolle oder Manipulation der Weibchen durch aggressives Verhalten der Männchen zurückzuführen sein. Steigt die Anzahl der hybriden Formen zwischen Italien- und Haussperling in Zukunft an und warum? Die bisher besprochenen Faktoren (Phänotyp und Verhalten), die die Hybridisierungsrate beeinflussen sind mehr oder weniger statisch, d.h. sie beruhen auf individuellen Unterschieden bei Interaktionen oder unterschiedlichen

Ausgangssituation. Sie können aber nicht erklären warum sich die Hybridisierungsrate momentan zu Erhöhen scheint (Cerjak 2020).

Italien- und Haussperlinge sind im Gegensatz zum Weidensperling menschliche Kommensalen die sich dem Nahrungsangebot folgend kleinbäuerlichen und touristisch erschlossenen Lebensräumen anschließen. Bisher dringen nur vereinzelt Haus- und Italiensperlinge in das Brutgebiet des jeweiligen anderen vor, doch einerseits durch die Zunahme an Tourismus, auch in höheren Lagen der Alpen (z.B. über Passstraßen), andererseits durch den fortwährenden Klimawandel, wird die geographische Barriere, vor allem in Form von schneebedeckten Feldern, immer kleiner werden. Laut Huntley soll sich der Italiensperling zukünftig sogar bis nach Südschweden ausbreiten (Huntley et al. 2008).

Das „Zurückhybridisieren“ einer Art mit einer seiner Mutterarten ist ein Phänomen, welches bislang noch wenig untersucht ist. Hybridisierung kann Vor- und Nachteile mit sich bringen, doch meistens wird zuerst einmal an die nachteiligen Aspekte gedacht. Natürlich kann es negative Auswirkungen z.B. auf die Fertilität oder die Fitness der Nachkommen haben wie beispielsweise in genannter Studie, in welcher Haus- und Weidensperlinge miteinander verpaart wurden. Die hybriden Weibchen hatten unterentwickelte Ovarien und die Hälfte davon litt an einer Ovarialunterfunktion (Eroukhmanoff et al. 2016). Hybridisierung kann sogar zum Verschwinden von Arten, wie etwa dem großen Baumfinken auf den Galapagos Inseln führen (Kleindorfer et al. 2014). Es gibt aber immer mehr Hinweise auf Artentstehung durch Hybridisierung und die Hybridisierung einer Art mit seiner Mutterart wäre unter Umständen eine Möglichkeit die genetische Diversität und damit Anpassungsfähigkeit an neue Bedingungen zu erhöhen ohne die bekannten Kosten bei Hybridisierung zu bezahlen. Durch die Erhöhung der genetischen Diversität könnte für die Hybriden sogar ein Vorteil gegenüber ihren Mutterarten entstehen, weil sie sich möglicherweise schneller an das Klima anpassen und flexibler auf sich ändernde Umweltbedingungen reagieren können. Die Folge wäre auch eine schnellere und weitere Ausbreitung .

5. Zusammenfassung

Das Ziel dieser Arbeit war es, herauszufinden, ob weibliche Haussperlinge arteigene Männchen mit grauem Kopf (Haussperling) oder artfremde Männchen mit braunem Kopf (Italiensperling) als Partner bevorzugen. Hintergrund ist die Existenz einer Hybridzone zwischen Haus- und Italiensperling entlang des Alpenbogens, wobei der Italiensperling einst selbst durch homoploide Hybridspeziation aus Haus- und Weidensperling entstanden ist. Vor allem dieser Aspekt, die Hybridisierung einer Art mit einer seiner Mutterarten, ist von großem Interesse, da dies aufgrund der oftmaligen geographischen Isolation von Hybriden zu ihren Elternarten schwierig zu beobachten ist.

Insgesamt 30 weibliche Haussperlinge aus der eigenen Population am KLIVV wurden aus ihren Volieren herausgefangen und in speziell präparierte Käfige gesetzt. Danach wurde ihnen nach einer kurzen Eingewöhnungszeit über zwei Tablets je ein Foto eines männlichen Haussperlings und eines männlichen Italiensperlings gezeigt, wobei es sich um dasselbe Foto, nämlich das eines männlichen Haussperlings handelte. Lediglich die Farbe des Kopfes wurde auf einem Bild von grau zu braun geändert um ein Italiensperlings-Männchen zu imitieren. Es wurde direkt und mittels einer Kamera beobachtet, wobei der genaue Standort eines jeden Vogels über einen Zeitraum von 60 Minuten minütlich dokumentiert wurde.

Der Käfig wurde in unterschiedliche Zonen gegliedert und bei der statistischen Auswertung wurde ein χ^2 - Test sowie ein Generalisiertes Lineares Modell verwendet. Es konnte gezeigt werden, dass die Weibchen die beiden Sitzstangen vor den Bildern am häufigsten genutzt haben und diese Wahl auch signifikant war. Trotz der mehrheitlichen Präferenz der weiblichen Haussperlinge gegenüber den arteigenen Männchen (66,7 %) präferierten doch einige Exemplare (33,3 %) das artfremde Männchen.

Letztendlich lässt sich sagen, dass es in Zukunft vermehrt zur Bildung von Hybriden zwischen Haus- und Italiensperlingen kommen kann. Touristisch neu erschlossene Gebiete in den Alpen und der Klimawandel könnten dafür sorgen, dass sich die Ausdehnung dieser Hybridzone verändert und der Italiensperling auch in weiter nördlich gelegene Gebiete ausbreitet. Insgesamt ist dieses Gebiet der Evolutionsbiologie ein noch sehr unerforschtes. Die Grenzen der homoploiden Hybridspeziation sind auch heute noch weitgehend nicht verstanden und es besteht noch viel Forschungsbedarf.

6. Summary

The aim of this work was to investigate whether female house sparrows prefer species-specific males with a gray head (house sparrow) or non-species-specific males with a brown head (Italian sparrow) as mates. The background is the existence of a hybrid zone between house and Italian sparrows along the Alpine arc, whereby the Italian sparrow itself once arose by homoploid hybrid speciation from *Passer domesticus* and *Passer hispaniolensis*. This aspect in particular, the hybridization of a species with one of its parent species, is of great interest, as this is difficult to observe due to the often geographic isolation of hybrids to their parent species.

A total of 30 female house sparrows from our own population at KLIVV were captured from their aviaries and placed in specially prepared cages. After a short acclimation period, a photo of a male House Sparrow and a male Italian Sparrow was simultaneously presented to each female via two tablets, using the same photo, namely a male House Sparrow. Only the color of the head was changed from gray to brown on one picture to imitate a male Italian sparrow. It was observed directly and by means of a camera, documenting the exact location of each bird every minute for a period of 60 minutes.

The cage was divided into different zones and a χ^2 -test and a Generalized Linear Model were used in the statistical analysis. It was shown that females used the two perches in front of the pictures most frequently and this choice was also significant. Despite the majority of female house sparrows seem to show a preference to the conspecific male (66.7 %), some specimens (33.3 %) still preferred the foreign male.

Based on these results one may expect an increased formation of hybrids between House and Italian Sparrows in the future. Newly established tourist areas in the Alps and climate change could cause the extent of this hybrid zone to change and the Italian sparrow to spread to areas further north. Overall, this area of evolutionary biology is one that is still very much unexplored. The limits of homoploid hybrid speciation are still largely unknown today and more research is needed to shed light on this interesting evolutionary process.

7. Literaturverzeichnis

- Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R, Butlin RK, Dieckmann U, Eroukhmanoff F, Grill A, Cahan SH, Hermansen JS, Hewitt G, Hudson AG, Jiggins C, Jones J, Keller B, Marczewski T, Mallet J, Martinez-Rodriguez P, Möst M, Mullen S, Nichols R, Nolte AW, Parisod C, Pfennig K, Rice AM, Ritchie MG, Seifert B, Smadja CM, Stelkens R, Szymura JM, Väinölä R, Wolf JBW, Zinner D. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of evolutionary biology*, 26 (2): 229–246. DOI 10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x.
- Anderson TR. 1990. Excess females in a breeding population of house sparrow. In: Pinowski J, Summer-Smith JD, Hrsg. *Granivorous birds in the Agricultural Landscape*. Warschau: PWN-Polish Scientific Publishers, 87–93.
- Anderson TR. 2006a. *Biology of the Ubiquitous house sparrow. Foraging Behaviour and Food*. Oxford University Press.
- Anderson TR. 2006b. *Biology of the Ubiquitous house sparrow. Plumages and Molt*. Oxford University Press.
- Anderson TR. 2006c. *Biology of the Ubiquitous House Sparrow. Breeding Biology and Reproductive Strategy*. Oxford University Press.
- Arnold ML, Hodges SA. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology & Evolution*, 10 (2): 67–71. DOI 10.1016/S0169-5347(00)88979-X.
- Barton NH, Hewitt GM. 1985. Analysis of Hybrid Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16 (1): 113–148. DOI 10.1146/annurev.es.16.110185.000553.
- Baumgart W. 2003. Gedanken zur Sperlingsfrage – Funktionelle Aspekte einer Neubewertung des Verhältnisses zwischen Haus-, Weiden- und Italiensperling (*Passer domesticus*, *P. h. hispaniolensis* und *P. h. italiae*). *Ornith. Mitt.*, (55): 320–336.
- Bezzel E. 2019. *Das BLV Handbuch Vögel. Alle Brutvögel Mitteleuropas*. Zweite Aufl. München: Gräfe und Unzer Verlag, 430-431.
- Birkhead TR, Atkin L, Møller AP. 1987. Copulation behaviour of birds. *Behaviour*, (101): 101–138.
- Birkhead TR, Moller AP. 1992. *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. London: Academic Press.

- Brelsford A. 2011. Hybrid speciation in birds: allopatry more important than ecology? *Molecular ecology*, 20 (18): 3705–3707. DOI 10.1111/j.1365-294X.2011.05230.x.
- Cain M. 2014. Die Entstehung der Arten. In: Campbell NA, Reece JB, Urry L, Kratochwil A, Hrsg. *Biologie*. Achte Aufl. München: Pearson, 654–679.
- Cerjak. 2020. Sperlingsbericht. Haussperling, Italiensperling x Haussperling und Italiensperling in den Alpen.
- Chamary JV. 2016. 50 Schlüsselideen Biologie. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 192-195.
- Comeault AA, Matute DR. 2018. Genetic divergence and the number of hybridizing species affect the path to homoploid hybrid speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115 (39): 9761–9766. DOI 10.1073/pnas.1809685115.
- Coyne JA, Orr HA. 2004. *Speciation*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Daanje A. 1941. Über das Verhalten des Haussperlings (*Passer d. domesticus* (L.)). *Ardea*, 30 (1-2): 1–41.
- Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859, 44.
- Dawson DG. 1972. *The breeding biology of house sparrows* [D. Phil. Thesis]. United Kingdom: Oxford University.
- Dolnik OV, Hoi H. 2010. Honest signalling, dominance hierarchies and body condition in House Sparrows *Passer domesticus* (Aves: Passeriformes) during acute coccidiosis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99 (4): 718–726. DOI 10.1111/j.1095-8312.2010.01370.x.
- Driscoll CA, Macdonald DW, O'Brien SJ. 2009. From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 Suppl 1: 9971–9978. DOI 10.1073/pnas.0901586106.
- Elgvin TO, Hermansen JS, Fijarczyk A, Bonnet T, Borge T, Saether SA, Voje KL, Saetre G-P. 2011. Hybrid speciation in sparrows II: a role for sex chromosomes? *Molecular ecology*, 20 (18): 3823–3837. DOI 10.1111/j.1365-294X.2011.05182.x.
- Eroukhmanoff F, Hermansen JS, Bailey RI, Sæther SA, Sætre G-P. 2013. Local adaptation within a hybrid species. *Heredity*, 111 (4): 286–292. DOI 10.1038/hdy.2013.47.

- Eroukhmanoff F, Rowe M, Cramer ERA, Haas F, Hermansen JS, Runemark A, Johnsen A, Sætre G-P. 2016. Experimental evidence for ovarian hypofunction in sparrow hybrids. *Avian Research*, 7 (1). DOI 10.1186/s40657-016-0038-1.
- Ford NL. 1983. Variations in mate fidelity in monogamous birds. In: Johnston RF, Hrsg. *Current Ornithology*. New York: Springer US, 329–356.
- Fracasso G, Tuliozi B, Hoi H, Griggio M. 2019. Can house sparrows recognize familiar or kin-related individuals by scent? *Current zoology*, 65 (1): 53–59. DOI 10.1093/cz/zoy018.
- Gay L, Crochet P-A, Bell DA, Lenormand T. 2008. Comparing clines on molecular and phenotypic traits in hybrid zones: a window on tension zone models. *Evolution; international journal of organic evolution*, 62 (11): 2789–2806. DOI 10.1111/j.1558-5646.2008.00491.x.
- Grant PR, Grant BR. 1992. Hybridization of bird species. *Science (New York, N.Y.)*, 256 (5054): 193–197. DOI 10.1126/science.256.5054.193.
- Griggio M, Hoi H. 2010. Only females in poor condition display a clear preference and prefer males with an average badge. *BMC evolutionary biology*, 10: 261. DOI 10.1186/1471-2148-10-261.
- Haffer, Hudde. 1997. Beziehungen zwischen Haussperling *Passer domesticus* und Weidensperling *Passer hispaniolensis*. In: Urs N. Glutz von Blotzheim, Kurt M. Bauer, Hrsg. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Passeriformes*. Wiesbaden: AULA-Verlag, 39–43.
- Haffer J. 1989. Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Region. *Journal für Ornithologie*, 130 (4): 475–512. DOI 10.1007/BF01918466.
- Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science (New York, N.Y.)*, 218 (4570): 384–387. DOI 10.1126/science.7123238.
- Hermansen JS, Saether SA, Elgvin TO, Borge T, Hjelle E, Saetre G-P. 2011. Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow. *Molecular ecology*, 20 (18): 3812–3822. DOI 10.1111/j.1365-294X.2011.05183.x.
- Hewitt GM. 1988. Hybrid zones-natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology & Evolution*, 3 (7): 158–167. DOI 10.1016/0169-5347(88)90033-X.
- Hewitt GM. 2011. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones. *Genetica*, 139 (5): 617–638. DOI 10.1007/s10709-011-9547-3.
- Hoi H, Václav R. 2003. Postmating sexual selection in house sparrows: Can females estimate "good fathers" according to their early paternal effort? *Folia Zoologica*, (52): 299–308.

- Hudde H. 1997a. Passer. In: Urs N. Glutz von Blotzheim, Kurt M. Bauer, Hrsg. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Passeriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag, 35–46.
- Hudde H. 1997b. Passer domesticus - Haussperling. In: Urs N. Glutz von Blotzheim, Kurt M. Bauer, Hrsg. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Passeriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag, 46–125.
- Hudde H. 1997c. Passer hispaniolensis - Weidensperling. In: Urs N. Glutz von Blotzheim, Kurt M. Bauer, Hrsg. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Passeriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag, 125–128.
- Hudde H. 1997d. Passer hispaniolensis italiae. In: Urs N. Glutz von Blotzheim, Kurt M. Bauer, Hrsg. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Passeriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag, 151–163.
- Huntley B, Collingham YC, Willis SG, Green RE. 2008. Potential impacts of climatic change on European breeding birds. PLoS one, 3 (1): e1439. DOI 10.1371/journal.pone.0001439.
- IOC World Bird List Datasets.
- Johnston RF, Klitz WJ. 2012. Variation and evolution in a granivorous bird: the house sparrow. In: Pinowski J, Kendeigh SC, Hrsg. Granivorous Birds in Ecosystems. Cambridge: Cambridge University Press, 15–51.
- Keeler C, Mellinger T, Fromm E, Wade L. 1970. Melanin, adrenalin and the legacy of fear. The Journal of heredity, 61 (2): 81–88. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a108047.
- Kirkpatrick M. 1987. Sexual Selection by Female Choice in Polygynous Animals. Annual Review of Ecology and Systematics, 18 (1): 43–70. DOI 10.1146/annurev.es.18.110187.000355.
- Kirkpatrick M, Ryan MJ. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. Nature, 350 (6313): 33–38. DOI 10.1038/350033a0.
- Kleindorfer S, O'Connor JA, Dudaniec RY, Myers SA, Robertson J, Sulloway FJ. 2014. Species collapse via hybridization in Darwin's tree finches. The American naturalist, 183 (3): 325–341. DOI 10.1086/674899.
- Lockley AK. 1996. Changes in the position of the hybrid zone between the House Sparrow *Passer domesticus domesticus* and the Italian Sparrow *P. d. italiae* in the Alpes Maritimes. Journal für Ornithologie, 137 (2): 243–248. DOI 10.1007/BF01653638.
- Mallet J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. Trends in Ecology & Evolution, 20 (5): 229–237. DOI 10.1016/j.tree.2005.02.010.

- Mallet J. 2007. Hybrid speciation. *Nature*, 446 (7133): 279–283. DOI 10.1038/nature05706.
- Mc. Carthy E. 2006. Handbook of avian hybrids of the world. New York: Oxford University Press.
- Møller AP. 1990. Sexual behavior is related to badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27 (1). DOI 10.1007/BF00183309.
- Møller AP. 1987a. House sparrow, *Passer domesticus*, communal displays. *Animal Behaviour*, 35 (1): 203–210. DOI 10.1016/S0003-3472(87)80225-7.
- Møller AP. 1987b. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour*, 35 (6): 1637–1644. DOI 10.1016/S0003-3472(87)80056-8.
- Møller AP. 1988. Badge Size in the House Sparrow *Passer domesticus*: Effects of Intra- and Intersexual Selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22 (5): 373–378. <http://www.jstor.org/stable/4600164>.
- Møller AP, Erritzøe J. 1988. Badge, body and testes size in house sparrows *Passer domesticus*. *Ornis Scandinavica*, (19.1): 72–73.
- Moore WS, Buchanan EB. 1985. STABILITY OF THE NORTHERN FLICKER HYBRID ZONE IN HISTORICAL TIMES: IMPLICATIONS FOR ADAPTIVE SPECIATION THEORY. *Evolution; international journal of organic evolution*, 39 (1): 135–151. DOI 10.1111/j.1558-5646.1985.tb04086.x.
- Moss S. 2001. The fall of a sparrow. *BBC Wildlife*, (11): 45.
- Panow EN, Radjabli SI. 1972. Relationships between the House Sparrow (*Passer domesticus* L.) and the Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis* Temm.) in Tadjikistan and the possible isolation mechanismus. In: Vorontsov NN, Hrsg. *Problems of Evolution*. Zweite Aufl. Novosibirsk: 263–275.
- Runemark A, Trier CN, Eroukhmanoff F, Hermansen JS, Matschiner M, Ravinet M, Elgvin TO, Sætre G-P. 2018. Variation and constraints in hybrid genome formation. *Nature ecology & evolution*, 2 (3): 549–556. DOI 10.1038/s41559-017-0437-7.
- Sætre G-P, Riyahi S, Aliabadian M, Hermansen JS, Hogner S, Olsson U, Gonzalez Rojas MF, Sæther SA, Trier CN, Elgvin TO. 2012. Single origin of human commensalism in the house sparrow. *Journal of evolutionary biology*, 25 (4): 788–796. DOI 10.1111/j.1420-9101.2012.02470.x.

- Schroeder J. 2009. Fitness hybrider Genotypen in sekundären Kontaktzonen des Rheinsystems bei Groppen (*Cottus*, Pisces) [Diplomarbeit]. Kiel: Christian-Albrechts-Universität.
- Sibley CG, Monroe LB. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. London: Yale University Press.
- Soltis DE, Soltis PS. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 (9): 348–352. DOI 10.1016/S0169-5347(99)01638-9.
- Summer-Smith D. 1988. *The Sparrows. A study of the genus Passer*. Calton: T. & A. D. Poyser.
- Summers-Smith D. 1954. THE COMMUNAL DISPLAY OF THE HOUSE-SPARROW *PASSER DOMESTICUS*. *Ibis*, 96 (1): 116–128. DOI 10.1111/j.1474-919X.1954.tb04115.x.
- Summers-Smith D. 1958. NEST-SITE SELECTION, PAIR FORMATION AND TERRITORY IN THE HOUSE-SPARROW *PASSER DOMESTICUS*. *Ibis*, 100 (2): 190–203. DOI 10.1111/j.1474-919X.1958.tb08790.x.
- Töpfer T. 2006. The taxonomic status of the Italian Sparrow — *Passer italiae* (Vieillot 1817): Speciation by stabilised hybridisation? A critical analysis. *Zootaxa*, 1325 (1): 117. DOI 10.11646/zootaxa.1325.1.8.
- Trier CN, Hermansen JS, Sætre G-P, Bailey RI. 2014. Evidence for mito-nuclear and sex-linked reproductive barriers between the hybrid Italian sparrow and its parent species. *PLoS genetics*, 10 (1): e1004075. DOI 10.1371/journal.pgen.1004075.
- Tuliozi B, Fracasso G, Hoi H, Griggio M. 2018. House sparrows' (*Passer domesticus*) behaviour in a novel environment is modulated by social context and familiarity in a sex-specific manner. *Frontiers in zoology*, 15: 16. DOI 10.1186/s12983-018-0267-8.
- Vaclav R, Hoi H, Blomqvist D. 2003. Food supplementation affects extrapair paternity in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology*, 14 (5): 730–735. DOI 10.1093/beheco/arg059.
- Vieillot L. 1817. *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine, etc.* Nouv. éd. presque entièrement refondue et considérablement augmentée. Paris: Chez Deterville.
- Wetton JH, Parkin DT. 1991. Sperm competition and fertility in the house sparrow. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, (20): 2435–2441.

Whitekiller RR, Westneat DF, Schwagmeyer PL, Mock DW. 2000. Badge Size and Extra-Pair Fertilizations in the House Sparrow. *The Condor*, 102 (2): 342–348.

DOI 10.1093/condor/102.2.342.

Witte K. 2009. Sexuelle Selektion. Die Bedeutung genetischer und sozialer Faktoren für die weibliche Partnerwahl. *PdN-BioS*, (3/58): 18–22.

8. Abbildungs-/Tabellenverzeichnis

Abb. 1: <i>P. domesticus</i> 1.0 (https://ebird.org/species/houspa/ , 30.07.2021).....	4
Abb. 2: <i>P. domesticus</i> 0.1 (http://www.naturfotografie-digital.de/show.php?id=GR10/GRHS170706-0013&info=Haussperling , 29.07.2021).....	4
Abb. 3: <i>P. italiae</i> 1.0 (https://ebird.org/species/itaspa1?siteLanguage=de , 30.07.2021).....	5
Abb. 4: <i>P. italiae</i> 0.1 (https://ebird.org/species/itaspa1?siteLanguage=de , 30.07.2021).....	5
Abb. 5: <i>P. domesticus</i> x <i>P. italiae</i> 1.0 (https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-294X.2011.05230.x?casa_token=IVEtOaiM4goAAAAA%3ASx3cx5yEQ05xjs4V4CKWiWLIxNG0AwCI187R9gu28xxq_AxlfSPd6ARroWJOgQ8Y6kYNVP3CzP0NVdW , 06.08.2021).....	11
Abb. 6: Hybridzone <i>P. domesticus</i> x <i>italiae</i> (https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004075.g001 , 15.09.2021).....	11
Abb. 7: <i>P. domesticus</i> 1.0 (https://www.fotocommunity.de/photo/haussperling-passer-domesticus-detlef-schaefer/39564955 , 12.06.2021).....	13
Abb. 8: <i>P. italiae</i> 1.0 (bearbeitet, https://www.fotocommunity.de/photo/haussperling-passer-domesticus-detlef-schaefer/39564955 , 12.06.2021).....	13
Ab. 9: Versuchsaufbau (eigene Aufnahme).....	13
Abb. 10: Gliederung des Versuchskäfigs in Zonen (eigene Darstellung).....	14
Abb. 11: Durchschnittliche Zeit + s.e. (Intervalle) / Zeit, die die Weibchen an verschiedenen Strukturen (Standorten) im Versuchskäfig verbringen (eigene Darstellung).....	15
Abb. 12: Durchschnittlicher Aufenthalt + s.e. / Weibchen in den Wahlbereichen (roter Balken) und den neutralen Bereichen (grauer Bereich) (eigene Darstellung).....	16
Abb. 13: Anzahl der Weibchen die mehr Zeit vor dem Haussperling (grauer Balken) und dem Italiensperling (roter Balken) verbracht haben (eigene Darstellung).....	17
Abb. 14: Aufenthaltsdauer der Haussperlingsweibchen vor dem männlichen Italien- und Haussperling (eigene Darstellung).....	18

Tab. 1: Zusammenfassung des Generalisierten Linearen Modells mit der Zeitdauer als abhängige Variable, Männchentyp als fixer Faktor und Datum als Kovariante (eigene Darstellung).....	19
--	----