© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 39–70	Bonn, Dezember 2000

Die Arten der Familie Passeridae (Gattungen *Montifringilla, Petronia, Passer*) und ihre phylogenetischen Beziehungen

Burkhard Stephan

Abstract. Unsolved problems in the taxonomic evaluation of Mediterranean sparrows of the genus *Passer* require objective criteria. These include, for instance, head design patterns, feather patterns and the comparison of males and females of all species of the family Passeridae. There appear to be many contrary changes of pattern with parallelism within the taxa. The analysis allows conclusions on the phylogenetic relationship between groups and species. Ecology, ethology and zoogeography are also considered.

Key words. Passeridae, *Montifringilla, Petronia, Passer,* phylogenetic relationship, morphology, plumage, feathers, oecology, ethology, zoogeography.

Einleitung

Die Sperlinge (Familie Passeridae) sind eine Gruppe kleiner Sperlingsvögel (Passeriformes) mit drei Teilgruppen jeweils eng miteinander verwandter Arten: den Schneefinken (Gattung *Montifringilla*), Steinsperlingen (Gattung *Petronia*) und Sperlingen (Gattung *Passer*). Die Arten der Gattung *Passer* lassen eine Dreiergruppierung erkennen: die Graukopf-, Braunkopf- und Grauscheitelsperlinge. Die Goldsperlinge können den Braunkopfsperlingen zugeordnet werden.

Anlaß für vorliegende Studie war die noch immer unterschiedliche taxonomische Bewertung des Italiensperlings entweder als Art (*Passer italiae*) oder Unterart des Haus- (*P. domesticus italiae*) oder Weidensperlings (*P. hispaniolensis italiae*). Diese Situation (s. Stephan 1986, 1999) verlangt nach Versuchen einer objektiven Klärung der Sachverhalte.

Hierfür können die Varianten zweier Muster herangezogen werden, 1. das Muster des Kopfgefieders (Kopfzeichnung) und 2. das äußerlich größtenteils verborgene Muster der Federn des Kleingefieders. Beide Muster unterliegen jeweils anderen Regeln des evolutiven Wandels als z. B. die Gefiederfärbung, die Körpergröße oder die Ökologie der Vögel.

Biochemische, karyologische und genetische Untersuchungen liegen noch nicht oder nicht im erforderlichen Umfang vor (Gebauer et al. 1999). Sie könnten morphologische Untersuchungen auch nicht ersetzen, sie sind kein Notbehelf. Das gilt allgemein und ergibt sich allein schon daraus, daß die Bildung von Formen, Strukturen und Mustern nicht von Genen allein determiniert wird (s. Kummer 1996). Um schließlich zu fundierten Erkenntnissen zu gelangen, ist der Einsatz verschiedener Methoden und die wechselseitige Prüfung der Ergebnisse erforderlich.

Die Lösung der Probleme um den Italiensperling gelingt nicht, wenn mit diesem nur *P. domesticus* und *P. hispaniolensis* verglichen werden, und auch nicht mit Methoden, denen das Postulat zugrunde liegt, *italiae* sei aus der Hybridisation von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

domesticus und *hispaniolensis* hervorgegangen, auch wenn der Vergleich der ausgewählten Merkmale durch eine Werteskala, eine Art Mathematisierung, scheinbar objektiviert ist.

Notwendig ist auch hier der Außengruppenvergleich. Deshalb sind alle Arten der Familie Passeridae in die Untersuchung einbezogen, zusätzlich zum ersten Versuch (Stephan 1986) auch die Schneefinken, Stein-, Graukopf- und Goldsperlinge sowie die Weibchen.

Das Ergebnis der Analyse läßt eine Bewertung der phylogenetischen Beziehungen der Artengruppen und Arten zu, wobei eine Vielzahl von Parallelentwicklungen zu berücksichtigen ist. Die jeweilige Lesrichtung wird begründet und kann jederzeit überprüft - und falls erforderlich - korrigiert werden. Die Anordnung und z.T. Zuordnung der Arten ändert sich, da die bisherigen Listen die phylogenetischen Beziehungen der Arten nicht berücksichtigen.

Die Studie besteht aus drei Abschnitten: 1. Das Kopfmuster, 2. Das Muster der Federn des Kleingefieders, 3. Diskussion der Ergebnisse im Vergleich der bisherigen Standpunkte, wobei ich mich dabei hinsichtlich der Gattung *Passer* im wesentlichen auf die Monographie von Summers-Smith (1988) stützen und hinsichtlich der Forschungsgeschichte des Problems Italiensperling auf eine frühere Publikation (Stephan 1986) verweisen kann.

Material und Methode

Für die Studie stand mir die Balgsammlung der Ornithologischen Abteilung des Instituts für Systematische Zoologie des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (des ehemaligen Zoologischen Museums Berlin) zur Verfügung. Um individuelle Unterschiede berücksichtigen zu können, untersuchte ich, soweit vorhanden, jeweils 5 Männchen und 5 Weibchen (im einzelnen ist die Anzahl im Abschnitt Muster der Federn des Kleingefieders angegeben), insgesamt 282 Bälge, 151 Männchen, 124 Weibchen und 7 Ex. ohne Angabe des Geschlechts.

Die Suche nach objektiven Kriterien für den Versuch, die phylogenetischen Beziehungen der Gattungen und Arten zu ergründen, führte zum Muster des Kopfes der Sperlinge sowie dem Muster der Federn ihres Rumpf- und Kopfgefieders. Äußerlich sichtbare Muster werden zusammen mit der Gefiederfärbung schon immer für die Unterscheidung von Arten benutzt, nicht jedoch verdeckte Muster, die unabhängig sind von der Signalwirkung und anderen Bedeutungen äußerer Federpartien.

Jeder Methode liegt eine bestimmte Theorie zugrunde, und bei jeder Methode sind bestimmte Annahmen unumgänglich. Um die Wertung der Merkmale in ancestrale / plesiomorphe und abgeleitete / apomorphe vornehmen und die Lesrichtungen begründen zu können, muß aus den Vergleichen ein Modell der ancestralen Form erschlossen werden. Bei allen rezenten Arten kommen in unterschiedlichem Ausmaß ancestrale und abgeleitete Muster vor. Das Beibehalten von ancestralen Mustern, deren stufenweise bis völlige Reduktion wie auch das Ausbilden neuer Muster während der Evolution zu den rezenten Arten wird auch hierdurch bestätigt.

Für die unerläßliche Rekonstruktion der ancestralen Muster sind folgende Schritte erforderlich:

1. Ordnen der vorgefundenen Varianten der Muster,
2. Gruppieren der Muster, d.h. Bilden von Kategorien,
3. Reihung von Varianten.
4. Die so erhaltenen morphologischen Reihen – in diesem Falle von Mustern – können als Modelle des evolutiven Wandels gelten und damit als Grundlage für die Rekonstruktion der Prozesse und die Begründung der Lesrichtungen dienen.
5. Die Reihen sind die Grundlage des Prüfens, welche Wege der Entwicklung in den einzelnen Artengruppen eingeschlagen wurden, d.h. welche der möglichen Varianten realisiert sind und wie das Fehlen anderer Varianten zu bewerten ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Vorgefunden werden:
1. nur ancestrale Muster,
2. Kombinationen weniger bis vieler Varianten (beispielsweise unterscheiden sich die Federmuster in den einzelnen Partien des Kleingefieders),
3. Übergänge,
4. Parallelentwicklungen, die sich gegenseitig ausschließen, z.B. hinsichtlich Reduktion oder Verstärkung bestimmter Muster.

Vor allem die Parellelismen belegen, daß die Rekonstruktion der evolutiven Vorgänge notwendig ist. Bleibt dies unberücksichtigt, ist der Vergleich lediglich ein numerischer – ohne Wertung der Merkmale in plesiomorphe und apomorphe und damit ohne das Verständnis des Wandels während der Stammesgeschichte der Arten. Bei Anwendung der Methode der konsequent phylogenetischen Methode nach W. Hennig kommt man trotz Unterscheidung apomorpher und plesiomorpher Merkmale je nach Ansatz bzw. Auswahl der Merkmale lediglich zu einer mehr oder weniger großen Anzahl von Kladogrammen. Auf deren Grundlage ist jedoch nicht zu erkennen, wie die Evolution tatsächlich verlief, wo Parallelentwicklungen vorliegen und wo nicht.

Ergebnisse

Das Kopfmuster

Das ancestrale Kopfmuster der Passeridae war demjenigen vieler *Serinus*- und einiger *Carduelis*-Arten der Fringillidae ähnlich – um nur einige Beispiele des Außengruppenvergleichs zu nennen. Es ist bei den Weibchen der meisten Arten und bei jungen Männchen noch erhalten, während es bei ad. Männchen und bei einigen Arten auch bei ad. Weibchen abgeändert ist.

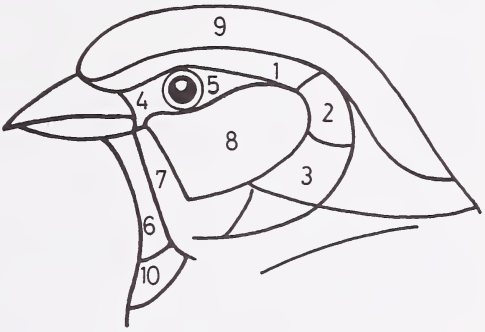

Abb. 1: Schema des Kopfmusters der Sperlinge, Passeridae. 1 Überaugenstreif, Superciliarstreif, 2 Verlängerung des Überaugenstreifs, 3 starke Verlängerung und z.T. Verbreiterung des Überaugenstreifs, 4 Zügel, 5 Augenstreif, 6 Kehlstreif, 7 Bartstreif, 8 Wange, 9 Scheitel, Oberkopf, 10 Brustlatz.

Folgende Gefiederpartien sind unterscheidbar: Überaugenstreif (Superciliarstreif), Zügel, Augenstreif, Wange, Bartstreif, Kehle, Scheitel (Oberkopf) und Hinterkopf, einbezogen wurden auch die Schnabelfärbung und der Brustlatz (Abb. 1). Färbung, Ausdehnung und / oder Ausprägung folgender Merkmale sind ancestral geblieben (1) oder abgewandelt (2).
– Sexualdimorphismus: Männchen und Weibchen 1. verschieden, 2. gleich gefärbt.
– Gelb im Gefieder: 1. vorhanden, 2a. verstärkt nach Intensität und Ausdehnung oder 2b. abgeschwächt und / oder auf kleine Gefiederpartien reduziert bzw. völlig fehlend.
– Überaugenstreif: 1. Ausdehnung wie Abb. 1: 1, gelblichbraun, heller als Wange, 2a. verlängert oder verlängert und an den Halsseiten evtl. bis auf den Nacken verbreitert (Abb. 1: 2 und 3) oder 2b. bis auf einen schmalen Streifen oder völlig reduziert.
– Zügel: 1. bei Männchen schwarz, bei Weibchen grau, 2. farblich nicht abgehoben.
– Augenstreif: 1. kurz, bei Männchen schwarz, bei Weibchen grau, 2. hinter dem Auge verlängert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– Wange: 1. gelblich-grau, Färbung wie Oberkopf, dunkler als Augenstreif, 2. gelb, weißlich, weiß, dunkel, zweifarbig.
– Bartstreif: 1. vorhanden, Färbung wie Überaugenstreif, 2a. farblich stärker unterstrichen oder 2b. in Ausdehnung und Intensität der Färbung reduziert bis völlig fehlend.
– Kehlstreif: 1. bei Männchen schwarz, bei Weibchen grau, 2a. weiß bzw. wie Wange gefärbt oder 2b. fehlend.
– Oberkopf (Scheitel): 1. bei Männchen bräunlich-grau, bei Weibchen gelblich-braun, 2. grau bis blaugrau und schwarz oder gelb, hell sandfarben, hellbraun bis kastanienbraun, rötlich.
– Hinterkopf: 1. Färbung wie Oberkopf, 2. durch Ausdehnung des verbreiterten Überaugenstreifs anders als der Scheitel gefärbt.
– Schnabel: 1. bei Männchen schwarz, bei Weibchen hell, 2. bei Männchen hell, bei Weibchen dunkel.

Überaugenstreif (Superciliarstreif, Abb. 1: 1 bis 3)

Gattung *Montifringilla*
Bei den Arten der Gattung *Montifringilla* ist der Überaugenstreif bei Männchen und Weibchen meistens abgeschwächt und nur kurz. Bei *M. ruficollis* ist er durch die kräftige hellbraune Färbung des Ober- und Hinterrandes der Wange stark betont (was eine Parallele zu *Passer iagoensis* vortäuscht, bei dem der verlängerte Überaugenstreif diese Färbung hat). Reduziert ist der Superciliarstreif (S.) bei den Weibchen dreier Arten und dem Weibchen (W) und dem Männchen (M) einer Art:
– S. vorhanden (Abb. 1:1): *M. davidiana* M, *M. blanfordi* M u. W.
– S. verlängert, aber nicht verbreitert (Abb. 1:1 – 3): *M. taczanowskii* M u. W.
– S. schwach (Abb. 1:1), aber zusammen mit dem Augenstreif (Abb. 1:5) verlängert (parallel zu *P. iagoensis*): *M. ruficollis* M u. W.
– S. ganz schwach (Abb. 1:1): *M. adamsi, M. nivalis* jeweils M.
– S. reduziert: *M. theresae* M u. W., *M. davidiana, M. adamsi, M. nivalis* jeweils W.

Gattung *Petronia*
Nur bei den ad. Weibchen und den juv. Männchen von *P. dentata* ist der Überaugenstreif nicht verlängert, bei den ad. Männchen dagegen sehr. Während hier Zügel und Augenstreif fehlen, ist letzterer bei den juv. *P. xanthocollis* verlängert. Bei den Adulten dieser Art ist das gesamte Muster stark reduziert und der farbliche Kontrast abgeschwächt. Bei der Gattung *Petronia* werden die Unterschiede zwischen den Arten durch die Gesamtwirkung von Überaugenstreif und Augenstreif verstärkt.
– S. (Abb. 1:1): *P. dentata* W u. juv. M.
– S. (Abb. 1:1 + 2): *P. petronia, P. superciliaris* M u. W, in beiden Fällen eingerahmt von dunklen Streifen - der verlängerten Partie des Augenstreifes (Abb. 1: 5) und vom Rande des Oberkopfes.
– S. (Abb. 1:1 + 3, aber nicht verbreitert): *P. dentata* M, ohne 4 u. 5 (Abb. 1), juv. *P. xanthocollis* 4 + 5 (verlängert).
– S. stark reduziert: *P. xanthocollis*, M u. W., 4 + 5 schwach, *P. brachydactyla* M u. W., ohne 4 + 5.
– S. fast völlig reduziert: *P. pyrgita*, M u. W. (ohne 4 + 5).

Gattung *Passer*
Ancestral erstreckt sich der Überaugenstreif vom Schnabelansatz mehr oder weniger gerade nach hinten und ist hinter dem Auge etwa doppelt so lang wie zwischen Schnabel und Auge. Fünf Kategorien lassen sich unterscheiden:
1. Beibehalten der ancestralen Ausprägung (Abb. 1:1)
2. Verbreiterung und Verlängerung oberhalb der Wange (Abb. 1:2)
3. Starke Verlängerung und oftmals Verbreiterung hinter der Wange (Abb. 1:3)
4. Vorhandensein eines Restes
5. Völlige Reduktion.

Diese Kategorien (K.) spiegeln sich in der Gruppierung der Arten deutlich wider.
– K. 1 ist nur bei Weibchen erhalten: von 3 Braunkopfsperlingen – *P. ammodendri stoliczkae, P. luteus, P. euchloris* – und bei M und W eines Graukkopfsperlings – *P. moabiticus*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– K. 2 ist bis auf eine Ausnahme (s. K. 1) ebenfalls nur bei Weibchen vertreten: der Braunkopfsperlinge *P. eminibey, P. rutilans, P. castanopterus, P. italiae, P. hispaniolensis* und der Grauscheitelsperlinge *P. iagoensis, P. melanurus, P. flaveolus, P. domesticus, P. indicus.*
– K. 3 kommt nur bei Grauscheitelsperlingen vor: Männchen von *P. iagoensis, P. melanurus, P. pyrrhonotus, P. ammodendri, P. flaveolus, P. domesticus, P indicus,* Männchen und Weibchen *P. motitensis.*
– K. 4 kommt nur bei Männchen von Braunkopfsperlingen vor: *P. rutilans, P. italiae, P. hispaniolensis.*
– K. 5 kommt bei Männchen von Braunkopfsperlingen vor - *P. castanopterus, P. eminibey, P. luteus, P. euchlorus* - sowie Männchen und Weibchen von *P. simplex* und *P. montanus.*

Zügel und Augenstreif (Abb. 1: 4 und 5)

Gattung *Montifringilla*
– Zügel schwarz, Augenstreif schmal: Männchen und Weibchen von *M. taczanowskii.*
– Zügel und Augenstreif schwarz (Männchen) bzw. dunkelgrau (Weibchen): *M. ruficollis.*
– Zügel leicht hervorgehoben, nicht aber der Augenstreif: Weibchen von *M. theresae, M. blanfordi.*
– Zügel schwarz, Augenstreif ganz kurz: Männchen *M. davidiana* oder fehlend: Männchen *M. theresae, M. blanfordi.*
– Zügel und Augenstreif nicht hervorgehoben: Männchen und Weibchen *M. nivalis, M. adamsi,* Weibchen *M. davidiana.*

Gattung *Petronia*
– Zügel und Augenstreif stark ausgeprägt bei Männchen und Weibchen von *P. superciliaris.*
– Zügel farblich nicht hervorgehoben, Augenstreif stark ausgeprägt bei Männchen und Weibchen von *P. petronia.*
– Zügel und Augenstreif angedeutet bei Männchen, Weibchen und juv. von *P. xanthocollis.*
– Zügel und Augenstreif treten farblich nicht hervor: Männchen und Weibchen von *P. brachydactyla, P. dentata* (schwach bei juv.) und *P. pyrgita.*

Gattung *Passer*
Bei den Graukopfsperlingen sind Zügel und Augenstreif nicht mehr ausgebildet bzw. nur noch angedeutet (etwas dunkler als das Kopfgefieder). Bei *P. luteus* und *P. euchlorus* ist der Zügel nur bei den Weibchen schwach erkennbar. Bei den anderen Arten ist der Zügel bei ad. Männchen schwarz und bei den Weibchen farblich nicht abgesetzt – außer bei *P. montanus.*

Der Augenstreif ist bei den Männchen meist kurz, nur bei *P. ammodendri* und *P. iagoensis* ist er als dünner Strich verlängert, bei *P. motitensis* bei den Subspecies entweder kurz oder als Strich verlängert bis stark verlängert, bei *P. melanurus* infolge der schwarzen Wangen nicht erkennbar. Bei den Weibchen ist er so lang wie der Überaugenstreif, oft nur schwach bräunlich grau, bei *P. pyrrhonotus* deutlicher, bei *P. rutilans* breit und dunkel, bei *P. montanus* kurz, bei *P. motitensis* z.T. bis hinter die Wangen verlängert.

Kehlstreif und Brustlatz (Abb. 1:6 und 10)

Gattung *Montifringilla*
Ein Brustlatz fehlt oder ist nur angedeutet. Bei den Männchen ist der Kehlstreif schwarz (*M. taczanowskii, M. ruficollis*) oder grau, bei den Weibchen ist er grau oder wie der Kopf gelbbräunlich-grau und nur bei *M. theresae* so deutlich wie beim Männchen.

Gattung *Petronia*
Männchen und Weibchen haben eine weiße Kehle mit einem gelben Fleck (außer *P. brachydactyla*). Ein Brustlatz fehlt.

Gattung *Passer*
Die Graukopfsperlinge haben keinen Brustlatz, der Kehlstreif ist so grau wie der Kopf (*P. gongoensis, P. swainsonii*) oder weiß (*P. suahelicus, P. griseus, P. diffusus*).

Bei *P. luteus, P. euchlorus* und *P. eminibey* ist er schwach erkennbar, da grauer als der Bartstreif, nur bei den Weibchen von *P. eminibey* ist er deutlich rostrot abgesetzt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Man kann davon ausgehen, daß bei beiden Gruppen im Adultkleid der Kehlstreif sekundär farblich nicht mehr hervorgehoben wird.

Bei den Arten der Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge ist der Kehlstreif bei den Männchen schwarz, bei den Weibchen weißlich bis weiß. Der Brustlatz ist apomorph. Noch kurz ist dieser bei *P. simplex* und *P. castanopterus*, länger bei den anderen Arten.

Bei *P. domesticus, P. indicus, P. italiae* und *P. hispaniolensis* weisen seine Form und sein Hinterrand eine große individuelle Vielfalt auf (Stephan 1984, 1986).

Bartstreif und Wange (Abb. 1: 7 und 8)

Gattung *Montifringilla*

Der Bartstreif ist bei Männchen und Weibchen am Schnabel angedeutet – *M. nivalis* Männchen und Weibchen weiß, *M. adamsi* Männchen weiß, Weibchen gelblich.

Bei *M. davidiana, M. ruficollis, M. blanfordi* und *M. taczanowskii* ist er bei den Weibchen weiß bis weißlich angedeutet, bei *M. theresae* fehlt er, bei den Männchen – auch von *M. theresae* – ist er weiß und kontrastbildend zur Kehl- und Wangenfärbung.

Die Wange ist farblich nicht abgehoben oder teilweise aufgehellt bis weiß (*M. blanfordi, M. ruficollis*).

Insgesamt ist das Kopfmuster der Schneefinken stark abgewandelt. Bei den Männchen kontrastiert es mit dem hellen Schnabel mit schwarzer Spitze (*M. davidiana, M. taczanowskii*) oder dem schwarzen Schnabel (mit heller Basis des Unterschnabels, *M. nivalis, M. adamsi*). Ancestral ist der Schnabel der Männchen schwarz.

Gattung *Petronia*

Ein Bartstreif ist nur bei *P. petronia* und *P. brachydactyla* (Männchen und Weibchen) ausgeprägt. Die Wange ist bei keiner Art farblich abgehoben. Der Schnabel ist nur noch bei den Männchen von *P. dentata* und *P. xanthocollis* schwarz.

Gattung *Passer*

Bei den Graukopfsperlingen sind Wange und Bartstreif farblich nicht abgesetzt. Bei den anderen Vertretern der Gattung bilden Wange und Bartstreif beim Farbwandel eine Einheit, wobei der Bartstreifbereich am hellsten ist: bei den Männchen zu gelb, weiß, weiß mit schwarzem Fleck, schwarz, bei den Weibchen zu grau, dunkelgrau, weiß mit schwarzem Fleck, creme, gelblich.

Gelbfärbung des Gefieders oder von Gefiederpartien

Gelb ist bei wenigen Arten erhalten: bei den Grauscheitelsperlingen *P. flaveolus, P. moabiticus* (Bartstreif), bei den Braunkopfsperlingen *P. castanopterus, P. rutilans, P. luteus, P. euchlorus, P. simplex* (cremefarben). Bei den meisten Arten ist Gelb völlig reduziert, so daß die Gefiederpartien nun grau oder weiß sind, bei den Männchen von *P. eminibey* grau und rostrot.

Oberkopf (Scheitel) und Hinterkopf (Abb. 1:9)

Gattungen *Montifringilla* und *Petronia* – Farbton wie Mantel

Gattung *Passer*

– Graukopfsperlinge – Farbton wie Mantel

– Grauscheitelsperlinge – Bei Männchen grau (bei *P. ammodendri* und *P. melanurus* schwarz) und im starken Kontrast zur Färbung des verlängerten (und verbreiterten) Überaugenstreifs, bei einigen Arten auch zur Färbung des Mantels.

– Braunkopfsperlinge – Bei den Männchen nicht mehr grau, Oberkopf wie Hinterkopf, oft mit Oberrückenfärbung kontrastierend.

Die farblichen Kontraste der Männchen der Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge sind apomorph.

Parallelismus

– Wegfallen des Sexualdimorphismus: 1. Grauscheitelsperlinge (offenbar schon vor Aufspaltung in die rezenten Arten), 2. *Passer montanus*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– Gelb im Gefieder
--- Verstärkung bei den Braunkopfsperlingen *P. castanopterus, P. rutilans cinnamomeus, P. luteus, P. euchlorus* und dem Grauscheitelsperling *P. flaveolus.*
--- Reduktion der Gelbfärbung - bis auf den Kehlfleck bei der Gattung *Petronia*, bis zum völligen Fehlen bei vielen Arten der Gattung *Passer*. Ob bei diesen und der Gattung *Montifringilla* die Farbtöne Hellbraun, Gelblichbraun und Rötlich nur durch Melanine zustande kommen, bleibt zu prüfen (einschließlich der Färbung der Säume der Federn des Ruhekleides).

– Verlängerung des Überaugenstreifs: Gattung *Petronia: dentata, petronia, superciliaris,* Gattung *Passer*: Grauscheitelsperlinge.

Faßt man *P. domesticus* und *P. indicus* als zur Gruppe der Grauscheitelsperlinge und *P. italiae* und *P. hispaniolensis* als zur Gruppe der Braunkopfsperlinge gehörend auf, dann ist die Färbung der Oberseite von *P. domesticus* und *P. italiae* ein Beispiel für Parallelismus. Interpretiert man diese Arten als enge Verwandtschaftsgruppe, dann sind der unterschiedlich gefärbte Scheitel und die Verstärkung rsp. nahezu völlige Reduktion des Überaugenstreifs als Parallelismus im Vergleich zu den anderen Braunkopf- und Grauscheitelsperlingen zu postulieren. Der Wandel der Färbung erfolgt offenbar einfacher und schneller als der Wandel des Kopfmusters, weshalb ich die erste Variante für die bessere halte.

– Umfärbungen
--- Umfärbung von Grau zu Braun fand offenbar wiederholt statt, siehe z.B. die Rückenfärbung von *P. motitensis* (s. Tafel 69 in Clement 1994): gesamter Rücken grau – *P. m. insularis*, Bürzel und Hinterrücken braun – *P. m. rufocinctus*, das Braun reicht auf dem Rücken noch weiter hoch – *P. m. shelleyi* (auch bei der nahe verwandten Art *P. iagoensis*), das Braun reicht bis auf den Oberrücken – *P. m. cordofanicus.*
--- Umfärbung von Hellgrau zu Dunkelgrau und zu Schwarz: Scheitel von *P. motitensis cordofanicus, P. m. insularis, P. iagoensis, P. melanurus, P. ammodendri.*
--- Umfärbung von Hellbraun zu Mittelbraun (verlängerter Überaugenstreif von Unterarten von *P. motitensis*) und zu Kastanienbraun innerhalb der Gattung *Passer* (Überaugenstreif bei den Grauscheitelsperlingen *P. domesticus* und *P. indicus*, Oberkopf bei den Braunkopfsperlingen *P. hispaniolensis, P. italiae* und *P. montanus*).

Ursprünglich scheint der Grundton des Gefieders der Sperlinge bräunlich-grau gewesen zu sein. Er ist in der Gefiederfärbung der Arten der Gattung *Montifringilla* und der Weibchen vieler Arten der Gattung *Passer* erhalten. Bei der Gattung *Petronia* treten graubraune Töne stärker hervor, bei der Gattung *Montifringilla* verblaßte z.T. das helle Braun, bei der Gattung *Passer* blieben die Brauntöne bei den Graukopfsperlingen auf dem Rücken erhalten, während bei den anderen Arten die Gefiederfärbung der Oberseite oftmals Kontraste zwischen Grau und satten Brauntönen bildet wie z.B. bei *P. flaveolus, P. motitensis, P. iagoensis, P. melanurus, P. castanopterus, P. luteus.*

Radiationen während der Evolution der Passeridae

Die Sperlinge entstanden in Afrika (Summers-Smith 1988). Aus welcher Gruppe der die offene Landschaft bewohnenden Oscines sie hervorgingen, muß hier noch offen bleiben.

Ergebnis der ersten Radiation waren die Vorfahren der drei rezenten Gattungen. Die Gattung *Montifringilla* bildete sich im Gebirge heraus, die Gattung *Petronia* in einem ariden Gebiet, die Gattung *Passer* im lichten Wald am Rande der Steppe. Die erste Radiation ging bei geographischer Isolation zwar unter verschiedenen ariden Bedingungen und in unterschiedlichen Höhenstufen mit einer ökologischen Differenzierung einher, aber unter Beibehaltung der Nutzung gleicher Ressourcen – Insekten zur Jungenaufzucht und Samen von Gräsern und niedriger Stauden.

Die weitere Evolution ergab Unterschiede zwischen den Gattungen: Nur die Gattung *Passer* zeigt mit ihrer Untergruppierung eine weitere Radiation an (Abb. 2). Zunächst müssen die Vorfahren der Arten-Gruppen entstanden sein. Nachweisbar sind drei: die Graukopf-, die Grauscheitel- und die Braunkopfsperlinge.
– Gruppe der Graukopfsperlinge: Männchen und Weibchen bis auf den Kehlstreif bei einigen Arten und die Ausdehnung des Zügels und Augenstreifs gleich oder fast gleich gefärbt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– Gruppe der Grauscheitelsperlinge: Überaugenstreif bei den Männchen nicht verlängert (Abb. 1:1) – *P. moabiticus* –, verlängert (Abb. 1:1 bis 3) – *P. motitensis, P. iagoensis, P. melanurus* –, verlängert (Abb. 1:3) und zum Hinterkopf verbreitert – *P. flaveolus, P. pyrrhonotus, P. indicus, P. domesticus*. Gelb im Gefieder kommt noch bei *P. moabiticus* (im Überaugenstreif, unterhalb der Wange und z.T. an den Flanken) und *P. flaveolus* vor.
– Gruppe der Braunkopfsperlinge: Überaugenstreif bei den Männchen nur noch als (oftmals unterbrochener) weißer Strich erhalten oder ganz fehlend; Scheitel nicht mehr grau, sondern braun (hellbraun bis dunkelbraun, rötlich oder sandfarben). Die Gefiederpartien, die bei den Grauscheitelsperlingen vom verlängerten und z.T. verbreiterten Überaugenstreif eingenommen werden, sind hier wie der Oberkopf gefärbt. Die Weibchen sind nach Muster und Färbung den Grauscheitelsperlingsweibchen sehr ähnlich, was auf die nahe Verwandtschaft beider Gruppen hinweist; nur bei *P. montanus* sind Weibchen und Männchen nahezu gleich gefärbt.

Das Muster der Federn des Kleingefieders und sein Wandel

Das Muster der Federn des Kleingefieders der Sperlinge ist wie ihr Kopfmuster ein objektives Kriterium für die Einschätzung der phylogenetischen Beziehungen der Gattungen, Gruppen und Arten. Das bis auf wenige Ausnahmen äußerlich nicht sichtbare Federmuster ist z.T. ancestral erhalten, z.T. abgewandelt, so daß sich Entwicklungsrichtungen erkennen und Evolutionslinien unterscheiden lassen.

Die Fahnen der frisch vermauserten Federn, die Federn des Ruhekleides, weisen eine Dreiteilung in der Färbung der Fahne auf: sie haben einen cremefarbenen Saum, der bis zur Brutzeit abgerieben wird, und zwei deutlich verschieden gefärbte Abschnitte, einen basalen und einen apikalen, die meistens durch einen hellen, einen hellen und einen dunklen oder nur einen dunklen Querstreifen voneinander getrennt sind, wobei das Vorhandensein eines breiten hellen Querstreifens ohne Ausbildung eines dunklen Musters ancestral ist. Der basale Fahnenteil hat im Schaftbereich ein helles Feld, dessen Ränder parallel oder konkav verlaufen (Stephan 1986). Dieses Feld, der Saum und die Färbung der Fahnenabschnitte bleiben bei der nachfolgenden Analyse unberücksichtigt, da das Feld stets vorhanden ist, der Saum abgerieben wird und die Farbe der Fahnenabschnitte unabhängig vom Federmuster abändert.

Drei unabhängig voneinander ablaufende Entwicklungen sind erkennbar:
1. Der ancestral relativ breite helle Querstreifen wird über Zwischenstufen völlig reduziert. In einigen Fällen verblaßt er, oftmals ist er nur noch schmal, oder Reste von ihm sind im Schaftbereich und in seltenen Fällen an den Fahnenrändern erhalten (Abb. 3, Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens: A bis F).
2. Distal des hellen Querstreifens bildet sich ein Schaftstrich (der von einem durchgängigen Schaftstrich zu unterscheiden ist), ein dunkler Querstreifen oder ein in Form und Ausdehnung unterschiedliches Pfeilmuster, Varianten, die bei allen Stufen des hellen Querstreifens vorhanden sein können (Abb. 3, große Ziffern 1 bis 6: Gruppen des dunklen Musters).
3. Der dunkle Querstreifen und das Pfeilmuster können sich vergrößern und geringfügig bis stark verbreitern (Abb. 3: 2.1–2.4 bis 6.1–6.3: Varianten der Musterbildung).

Die Kombination dieser drei Entwicklungstendenzen ergeben 48 realisierte von 102 möglichen Varianten des Federmusters (Abb. 3).

Die Einbeziehung der Graukopf- und Goldsperlinge sowie der Schneefinken (Gattung *Montifringilla*) und Steinsperlinge (Gattung *Petronia*) in die Untersuchung bedingt kleinere Korrekturen des auf der Analyse des Gefieders der Männchen der Braunkopf- und Grauscheitelsperlinge entwickelten Schemas (vergl. Stephan 1986).

Vorkommen der Varianten des Federmusters bei den einzelnen Sperlingsgruppen

Anzahl der untersuchten Bälge in Klammern, M – Männchen, W – Weibchen, o? Sex unbestimmt.

Gattung *Montifringilla*

M. davidiana M (1) A1, A1 verblassend, F1 --- W ?
M. taczanowskii M (4) A1, E1, F1 --- W (5) A1, E1, F1
M. blanfordi M (3) A1, A1 verblassend, D1, F1 --- W (2) A1, D1, F1

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

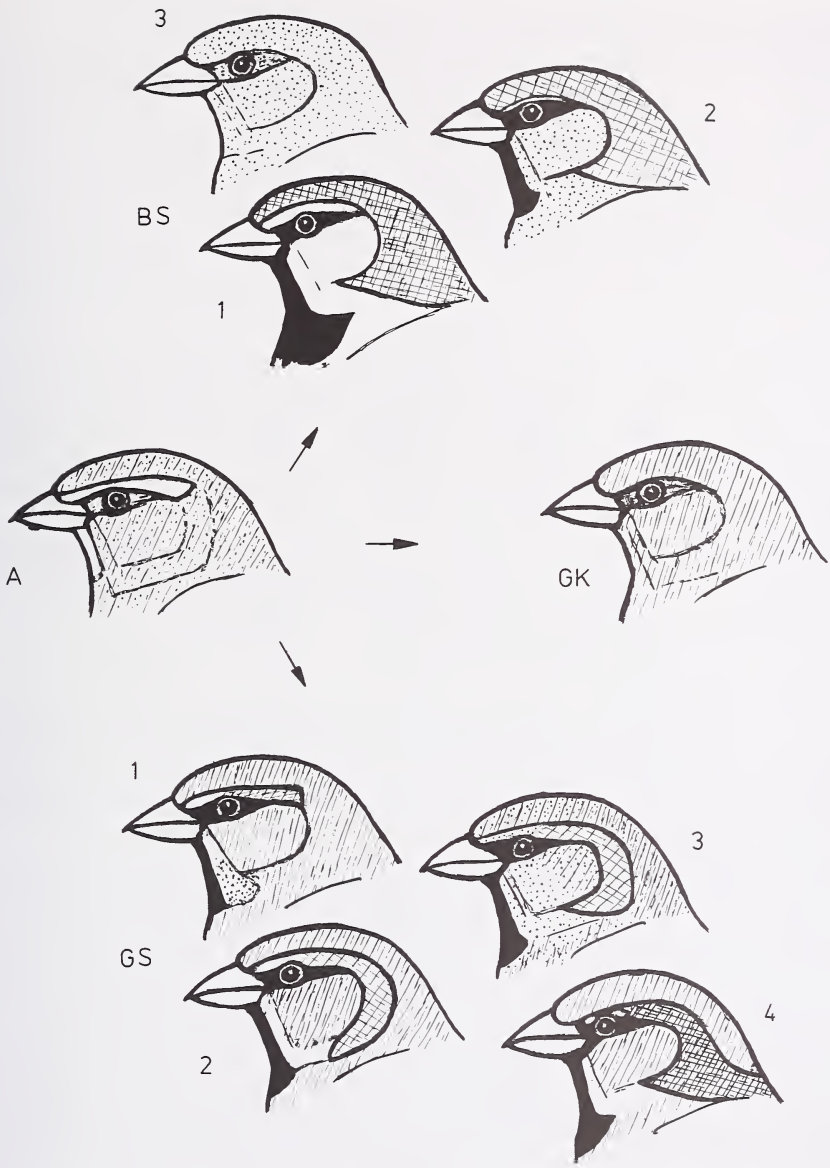

Abb. 2: Die Abwandlung des Kopfmusters bei den Männchen der Gattung *Passer* und die Gruppierung der Arten. A – rekonstruiertes ancestrales Muster, BS – Braunkopfsperlinge, GK – Graukopfsperlinge, GS – Grauscheitelsperlinge; Beispiele: BS: 1 – *P. hispaniolensis*, 2 – *P. castanopterus*, 3 – *P. luteus*, GS: 1 – *P. moabiticus*, 2 – *P. motitensis*, 3 – *P. flaveolus*, 4 – *P. domesticus*. Färbung: punktiert – gelb, gestreift u. punktiert – oliv, gestreift – grau, kariert – braun (hell bis dunkel).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

M. adamsi M (4) A1, E1, F1, F4.2 --- W (4) A1, E1, F1, F4.2
M. ruficollis M (5) A1, D1 + F1, F1, F5.1 --- W (5) A1, D1 + F1, F5.1
M. nivalis M (5) A1, A3.1, D1, E1, F1, F3.1, F3.3 --- W (5) A1, A3.1, D1, F1, F3.1, F3.3

Gesamt 22 M, 21 W. W wie M. A1 alle Arten, A3.1 *nivalis*, D1 *blanfordi, ruficollis, nivalis,* E1 *taczanowskii, adamsi, nivalis,* F1 alle Arten, F3.1 und F3.3. *nivalis*, F4.2. *adamsi,* F5.1 *ruficollis.*

Die Varianten A1 und F1 sind bei allen Arten vertreten. Die Reduktion des hellen Streifens erfolgt durch Verblassen (*M. davidiana, M. blanfordi*) sowie über D1 (*M. blanfordi, M. ruficollis, M. nivalis*) und E1 (*M. taczanowskii, M. adamsi, M. nivalis*) – bei *M. nivalis* kommen beide Varianten vor, bei *M. ruficollis* D1 und F1 an ein und derselben Feder (Asymmetrie).

Ein Pfeilmuster gibt es nur bei 3 Arten (evtl. 4, wahrscheinlich auch bei *M. theresae*), es tritt im Scheitelgefieder (*M. ruficollis* F5.1, *M. adamsi* F4.2) und auch im Rücken- und Bürzelgefieder (*M. nivalis* A3.1, F3.1, F3.3) auf.

Das ancestrale Muster A1 haben bei allen Arten die Federn des Bauch- und Flankengefieders, oft auch die Federn des Bürzel- und Brustgefieders. Vor allem die Federn von Oberkopf und Nacken sowie z.T. von Ober- und Hinterrücken weisen Veränderungen auf. Das dunkle Muster erscheint meistens erst nach Reduktion des hellen Querstreifens (F), nur bei *M. nivalis* auch bei A: 3.1 und bei F: mit Steigerung zu 3.3, bei *M. ruficollis* nur bei F: 5.1 (ausgeprägtes Pfeilmuster), bei *M. adamsi* nur bei F: 4.2 (verbreitertes Pfeilmuster). Männchen und Weibchen unterscheiden sich hinsichtlich des Federmusters nicht. Individuelle Unterschiede wurden nicht festgestellt.

Die schwarzen Federpartien – z.B. bei *M. davidiana* an Stirn, Zügel, Kehle und Brustlatz – kommen durch Abrieb zustande. Bemerkenswert dabei ist, daß offenbar nicht nur der Federsaum abgerieben wird, sondern auch der hier verkürzte apikale Fahnenteil, so daß nur der stark ausgedehnte basale schwarze Fahnenteil übrigbleibt.

Insgesamt liegen recht ancestrale Verhältnisse vor.

Bemerkungen zur Systematik

Das Federmuster und seine Abwandlung läßt keine verwandtschaftlichen Gruppierungen erkennen, auch nicht zwischen *M. ruficollis, M. adamsi* und *M. nivalis*. Auch die Aufhellung des Schnabels der Männchen (beginnend bei *M. nivalis*, bis auf die Spitze bei *M. davidiana* und *M. taczanowskii*) hat keinen verwandtschaftlichen Bezug, es handelt sich um Parallelismus bei den drei Hochgebirgsformen; bei jeder der drei Arten ist das Pfeilmuster in einer anderen Variante ausgebildet.

Die Reduktion des hellen Streifens erfolgt sowohl über C und D als auch über E (Varianten beider Wege sind bei *M. ruficollis* und *M. nivalis* vorhanden), es handelt sich also nicht um Alternativen, wenn eine davon im Gefieder einer Art fehlt. Dies trifft auch auf das Verblassen des hellen Quersteifens zu (bei *M. davidiana* und bei *M. blanfordi*, bei dieser Art ist auch D1 vorhanden). Das Vorhandensein aller Stufen – A, C, D, E und F (vergl. Abb. 3) – könnte als relativ ancestraler Zustand gewertet werden. C kommt bei keiner *Montifringilla*-Art mehr vor, D bei *M. blanfordi, M. ruficollis, M. nivalis*, E bei *M. taczanowskii, M. adamsi, M. nivalis. M. nivalis* würde danach zwischen beiden Gruppen vermitteln, wobei je eine Art *(M. ruficollis* rsp. *M. adamsi*) ein Pfeilmuster ausgebildet hat. *M. davidiana* könnte *M. blanfordi* angeschlossen werden, da bei beiden A1 verblassend vorkommt. Zu dieser Gruppe würde aufgrund des Gesichtsmusters auch *M. theresae* passen, während sich eine engere verwandtschaftliche Beziehung zwischen *M. taczanowskii* und *M. adamsi* von der Kopfzeichnung her nicht erkennen läßt, schon eher zwischen *M. adamsi* und *M. theresae* oder zwischen *M. adamsi* und *M. nivalis.* Nach der Methode der DNA-Hybridisation bilden diese beiden Arten eine Verwandtschaftsgruppe und die anderen 4 Arten eine zweite (Gebauer et al. 1999), weshalb die Autoren für letztere wieder den Gattungsnamen *Pyrgilauda* benutzen.

Radiation der Gattung

Wenn die Musterung des Mantels und beim Männchen ein schwarzer Schnabel, ein schwarzer Zügel und Kehlstreif ancestrale Merkmale sind (s. Passeridae insgesamt), dann wäre *M. theresae* ein Vertreter mit relativ ancestralem Muster. Allerdings hat auch das Weibchen einen schwarzen Schnabel, sind Oberkopf von Männchen und Weibchen gestrichelt und ist das Braun des Gefieders etwas verdeckt.

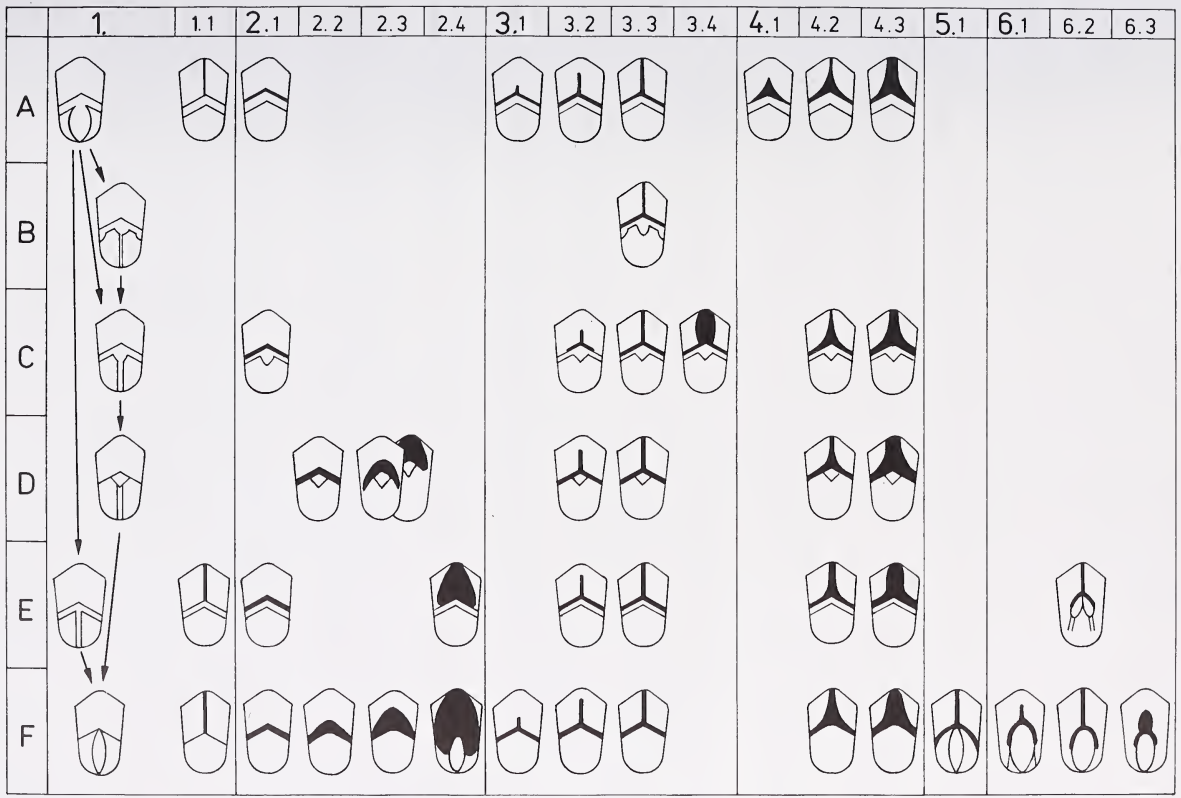

Abb. 3: Das Muster der Federn des Kleingefieders der Passeridae. Der Saum, der bis zur Brutzeit abgerieben wird, ist weggelassen. Apikaler und basaler Abschnitt der Fahne sind stets verschieden gefärbt. Der zentrale Bereich des basalen Teils ist hell, seine Form variiert (s. Spalte 1). Die Kombination der Reduktionsstufen des hellen Querstreifens und Grade der Ausprägung der verschiedenen dunklen Muster ergibt eine Vielzahl von Varianten. A bis F: Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens, 1 bis 6 (große Ziffern): Dunkle Muster distal des hellen Querstreifens, 1.1 bis 6.3 : Graduelle Intensivierung der dunklen Muster.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– *M. blanfordi* hat eine aufgehellte Wange, verblaßte Mantelmusterung, aber noch das helle sandfarbene Braun des Gefieders.
– *M. davidiana* hat (noch) ein kräftig sandfarbenes Gefieder und dunkle Wangen, aber im Kontrast zum Schwarz der Stirn ist der Schnabel auch beim Männchen hell.
– *M. ruficollis* hat noch eine deutliche Musterung des Mantels und ein kräftig hellbraunes Gefieder. Ein Überaugenstreif ist noch erkennbar, die Wange ist zweifarbig: vorn weiß, hinten hell rötlichbraun. Die weißen Stellen im Flügel treten stärker als bei *M. theresae* hervor (bei *M. blanfordi* und *M. davidiana* sind diese Partien nicht weiß).
– *M. taczanowskii* läßt sich *M. ruficollis* anschließen: Deutliche Musterung des Mantels, Zügel, deutlicher Überaugenstreif, Wange vorn wenig, hinten stärker (bräunlich) grau, Gefieder beim Weibchen kräftig sandfarben, beim Männchen zu weißlich aufgehellt.
– *M. adamsi* ließe sich *M. theresae* anschließen. Gefieder sandbraun, aber Zügel beim Männchen nicht mehr schwarz, helle Flügelfelder größer.
– *M. nivalis* hat ein mehr nach grau verändertes Gefieder, wobei das des Mantels nach braun dunkelte (bei *M. n. alpicola* noch nicht in dem Maße wie bei *M. n. nivalis*).

Zusammengefaßt ergibt sich die Entwicklung von einer ancestralen *Montifringilla*-Art zu:
-- *M. theresae* – südlich des Aralsees: hohe Pässe, Felsen, Bergplateaus, die Verbreitung ist offenbar ancestral, die Art bildete sich hier bei bzw. kurz nach der Ausbreitung der Schneefinken von Afrika nach Mittelasien heraus. Maske und Schnabel wurden auch bei den Weibchen schwarz.
-- *M. blanfordi* – Tibet, NW-China; sandige Steppen, Plateaus, Gebirge. Noch kontrastreich, Schnabel schwarz.
– *M. davidiana* – Mongolei, NW-China; Halbwüsten, hohe Lagen. Noch kontrastreich, Schnabel hell.
-- eine Art, aus der zwei rezente hervorgingen:
-- *M. ruficollis* – Tibet, W-China; Sandsteppen, alpines Grasland, Steinsteppen. Kontrastreich, Schnabel beim Männchen schwarz.
-- *M. taczanowskii* – Tibet, W-China; Steinsteppen, in höheren Gebirgslagen als vorige Art. Blasser und größer als diese.
-- *M. adamsi* – Himalaya, NW-China; Gebirge, Plateaus, Geröllfelder. Schnabel beim Männchen schwarz, viel Weiß im Gefieder.
-- *M. nivalis* – W-China, Zentalasien bis Europa; Schneefelder, hohe Lagen. Schnabel beim Männchen schwarz, Basis des Unterschnabels hell, noch mehr Weiß im Gefieder als vorige Art.

Die Vorfahren kamen aus Afrika und breiteten sich bis in die Gebirge Zentralasiens aus. Dabei kam es zu Veränderungen der Färbung, zur Aufhellung des Gefieders und z.T. zur Größenzunahme.

Nach der Ausbreitung erfolgte eine getrennte Entwicklung in Arealen, mit denen die gegenwärtigen nicht übereinstimmen, und in verschiedenen Höhenstufen. Nach einer Zeit der Eigenentwicklung und Erweiterung ihres Areals erlangten die Arten die Fähigkeit, auch in anderen Höhenlagen und Habitaten zu existieren, und es kam zu einer z.T. beträchtlichen Sympatrie.

Offenbar war die Urform der Gattung eine an das Leben in Steppen und Halbsteppen angepaßte Art, die sich bis in die hochgelegenen Gebiete Asiens ausbreitete und von hier aus Halbwüsten, Wüsten, Täler (rezent *M. davidiana*), Grasland, Steinsteppen, Hochplateaus (rezent *M. ruficollis)*, Sandsteppen (rezent *M. blanfordi*), alpine Hänge, Pässe, Geröll- und Schneefelder (rezent *M. nivalis*) besiedelte. Ancestral war das Gefieder farbiger und dem Muster der Urform der Sperlinge (vergl. rekonstruiertes Modell) noch relativ ähnlich, aber mit Vorherrschen gelblich-bräunlicher Farbtöne (die noch weitgehend erhalten sind, insbesondere bei den Weibchen von *M. blanfordi, M. davidiana. M. ruficollis* und *M. adamsi*).

Gattung *Petronia*

P. dentata M (5) A1, F1 --- W (2) A1, E1
P. xanthocollis M (4) E1, E1 verblassend, F1 --- W (3) E1, F1
P. brachydactyla o? (2), M (1) E1, E1 verblassend, F1 --- W (1) E1, F1
P. superciliaris M (5) E1, F1 --- W (5) E1, F1
P. pyrgita M (3) A1, B1, C2.1, F1, F2.1 --- W (4) A1, F1
P. petronia M (5) A1, A2.1, C1, F1, F3.2, F4.2 --- W (5) A1, E1, F1, F3.2, F4.2

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Gesamt 23 M, 20 W, 2 o?. A 1 M u. W *dentata, pyrgita, petronia*, A 2.1 M *petronia*, B 1 M *pyrgita*, C 1 M *petronia*, C 2.1 M *pyrgita*, E 1 M u. W *xanthocollis, brachydactyla, superciliaris*, nur W *dentata, petronia*, F 1 M *dentata*, M u. W *xanthocollis, brachydactyla, superciliaris, pyrgita, petronia*, F 2.1 M *pyrgita*, F 3.2 u. F 4.2 M u. W *petronia*.

Bei drei Arten – *P. dentata, P. pyrgita, P. petronia* – ist das ancestrale Muster A 1 noch erhalten, bei den drei anderen – *P. xanthocollis, P. brachydactyla, P. superciliaris* – nicht mehr, bei ihnen ist der helle Querstreifen bereits schmal (E 1). Die Zwischenstufe B 1 kommt nur bei *P. pyrgita*, Stufe C bei *P. pyrgita* und *P. petronia* vor.

Nur bei Männchen von *P. petronia* (A 2.1, Bauch) und von *P. pyrgita* (C 2.1, Bürzel, F 2.1, Unterrücken) tritt ein dunkler Querstreifen auf, bei *P. petronia* auch das einfache und das verbreiterte Pfeilmuster (Männchen und Weibchen: F 3.2 und F 4.2 – vor allem im Scheitelgefieder, schwächer bis zum Oberrücken).

Von A 1 bis F 1 liegen bis auf D alle Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens vor, die Endstufe F wird bei allen Arten erreicht. Nur bei zwei Arten (*P. pyrgita, P. petronia*) tritt ein dunkler Querstreifen auf, und nur bei einer (*P. petronia*) ein Pfeilmuster.

Hinsichtlich des Federmusters sind *P. xanthocollis, P. brachydactyla* und *P. superciliaris* einheitlich, sie haben nur die Varianten E 1 und F 1, *P. dentata* hat nur A 1 und E 1 (Weibchen) bzw. A 1 und F 1 (Männchen). *P. superciliaris* und *P. petronia* lassen sich nicht zu einer Gruppe zusammenfassen, denn ersterer fehlt die Ausbildung des dunklen Musters. Bei *P. pyrgita* hat das Weibchen nur die Varianten A 1 und F 1, seine Federn haben dunkle Querstreifen (C 2.2 – Bürzel, F 2.1 – Rücken), aber kein Pfeilmuster, ein solches kommt nur bei *P. petronia* vor.

Radiation der Steinsperlinge

Der Ursprung der Steinsperlinge müßte wie derjenige der anderen Sperlinge in Afrika liegen. Das Muster der Federn gibt wenig Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten. Die Befunde deuten darauf hin, daß äußerlich so unterschiedliche Arten wie *P. petronia* und *P. pyrgita* evtl. näher miteiander verwandt sind als *P. petronia* und *P. superciliaris*. Deren Äußeres ist das Ergebnis von Konvergenz.

Die Entwicklung außerhalb Afrikas begann offenbar in Vorderasien. 1. Von hier aus begann die Ausbreitung in Gebiete Mittelasiens sowie von Südeuropa und Nordafrika (Atlas-Gebirge): *P. petronia* bei Herausbildung des kontrastreichen Gefieders und in Asien z.T. des Zugverhaltens. 2. Im Gebiet südlich des Kaspi-Sees entstand *P. brachydactyla* als Zugvogel. 3. In Indien entwickelte sich *P. xanthocollis* und breitete sich offenbar sekundär bis ins südliche Kaspi-Gebiet aus.

P. brachydactyla ist eine helle *P. petronia*. *P. petronia* hat noch das Sperlingsmuster auf dem Mantel, verstärkt ist der Superciliarstreif – weiß, vergrößert und kontrastierend mit der Färbung benachbarter Gefiederpartien (s. oben). Bei *P. xanthocollis* ist der Superciliarstreif noch angedeutet, das einheitliche Braun des Gefieders ist sekundär.

In Afrika gibt es rezent 3 Arten: *P. pyrgita, P. dentata* und *P. superciliaris*. Am ancestralsten wirkt *P. dentata*: bei juv. und Weibchen ist das Sperlingsmuster des Mantels deutlich ausgeprägt, der Überaugenstreif ist vorhanden, der Schnabel des Männchens ist schwarz, der Überaugenstreif ist beim Männchen verlängert und hinter dem Auge hellbraun, beim Weibchen weiß, bei juv. gelblich (wie bei vielen Arten der Gattung *Passer*). Juvenile *P. xanthocollis* haben Ähnlichkeit mit juv. *P. dentata*.

1. *P. dentata* ist der ancestralen *Petronia*-Art offenbar am ähnlichsten geblieben, die Art bewohnt aride Gebiete, Wadis, Halbwüsten. Afrika.

Die Entwicklung verlief:

2. zu *P. xanthocollis*: trockene Wälder, Strauchgebiete, Oasen. Asien.
3. zu *P. petronia* und *P. brachydactyla*: *P. brachydactyla*: Wadis, Steinwüsten, rasige Gebirgshänge. Südl. des Kaspi-Sees, *P. petronia*: trockene Gebiete in Gebirgen. Asien und Ausbreitung bis nach Westeuropa.
4. zu *P. pyrgita*: trockene lichte Wälder, Dornengebüsch. Afrika.
5. zu *P. superciliaris*: Dornengebüsch, Akazienwälder – ähnliche Habitate wie *P. pyrgita*, aber kontrastreiche Färbung durch deutlichen Überaugenstreif, dunklen oberen und unteren Rand der Wange sowie dunklen Oberkopf. Afrika.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die ancestralen Steinsperlinge harrten in Gebieten aus, die immer arider wurden und/oder breiteten sich in Trockengebiete hinein aus und besiedelten Wadis, Halbwüstentäler, Steinwüsten, in Trockengebieten anstehenden Fels. Dabei wurde in einigen Fällen das Sperlingsmuster des Mantels stark reduziert und die Färbung dunkler graubraun (*P. dentata, P. xanthocollis*) oder auch blasser (*P. brachydactyla, P. pyrgita*). Der gelbliche Farbton (wie bei der Gattung *Montifringilla*) ist noch im Winterkleid von *P. superciliaris* vorhanden, die gelbe Farbe im Kehlfleck (außer bei Weibchen einiger Arten und bei *P. brachydactyla* auch beim Männchen). Die ancestrale schwarze Färbung des Schnabels der Männchen kommt nur noch bei *P. dentata* (Afrika) und *P. xanthocollis* (Indien) vor.

Gattung *Passer*

Graukopfsperlinge

P. suahelicus M (5) A1, C3.3, E1, F3.3 Tendenz zu 4.2. --- W (4) A1, C3.3, E1, F3.3
P. diffusus o? (4) M (2) A1, A2.1, C3.3, D3.2, E1, F3.3 --- W ?
P. griseus M (5) A1, A4.1, D1, D4.2, E3.2, F1, F3.2 --- W (5) wie M
P. swainsoni o? (1) M (3) A1, A3.2, B1, B3.3, C4.2, E3.3, F1, F3.3 --- W (2) wie M
P. gongoensis M (5) A1, C3.3, D4.2, E1, E3.3, F6.2 – W (4) A1, A4.2, C3.2, D4.2, E1, F1, F4.2

Gesamt 5 o?, 20 M, 15 W. W wie M außer *suahelicus* und *gongoensis*.
A1 alle Arten, A2.1 *diffusus*, A3.2 *swainsoni*, A4.1 *griseus*, A4.2 nur W *gongoensis*, B1 und B3.3 *swainsoni*, C3.2 *gongoensis*, C3.3 *suahelicus, diffusus, gongoensis*, C4.2 *swainsoni*, D1 *griseus*, D3.2 *diffusus*, D4.2 *griseus, gongoensis*, E1 *suahelicus, diffusus, gongoensis*, E3.2 *griseus*, E3.3 *swainsoni*, nur M *gongoensis*, F1 *griseus, swainsoni*, F3.2 *griseus*, F3.3 *suahelicus, swainsoni, diffusus*, F4.2 nur M *suahelicus*, nur W *gongoensis*, F6.2. nur M *gongoensis*.

Die Reduktion des hellen Querstreifens erfolgt sowohl über die Varianten B bis D, als auch über E und F. Ein dunkler Querstreifen kommt nur bei *P. diffusus* vor (A2.1), ein kräftiges Pfeilmuster (C4.2, D4.2) tritt bei *P. griseus, P. swainsoni* und *P. gongoensis* auf, ein meist nicht sehr markantes (3.2 und 3.3) bei allen Arten, bei *P. swainsoni* bereits bei A, bei den anderen bei C und weiteren Stufen der Reduktion des hellen Streifens. Am weitesten fortgeschritten ist die Ausbildung des Pfeilmusters bei *P. gongoensis*.

Die Federn der meisten Gefiederpartien haben ein ancestrales Muster (A1). Bei den meisten Arten wird der helle Querstreifen in vielen Gefiederpartien teilweise bis vollständig reduziert. Das Pfeilmuster kann bei voller Ausbildung des hellen Querstreifens hinzutreten:
-- Brust und Kehle *P. suahelicus*
-- Brust, Oberrücken und Hinterkopf *P. swainsoni*
-- Brust, Oberrücken, Hinterkopf und Scheitel (Flanken: dunkle Querstreifen) *P. diffusus*
-- Flanken, Oberrücken und Scheitel *P. griseus*
-- Brust, Bauch (Weibchen schwach), Oberrücken, Hinterkopf und Scheitel *P. gongoensis*.

Es ist eine gewisse Steigerung zu erkennen: nur an der Unterseite (*P. suahelicus*) und zunehmende Ausdehnung auf der Oberseite (*P. swainsoni, diffusus, gongoensis*, abweichend *P. griseus*: nicht an Brust und Hinterkopf). Individuelle Unterschiede in der Ausprägung des dunklen Musters können zu einer Strichelung von Gefiederpartien führen.

Radiation der Graukopfsperlinge

Die Graukopfsperlinge stammen entweder von einer Basis-Art der Gattung *Passer* oder der Basis-Art der Grauscheitelsperlinge ab. Als ancestral sind zu werten 1. bräunliches Gefieder, 2. noch erkennbare Musterung des Mantels, 3. heller Kehlstreif.

Die Graukopfsperlinge könnten sich südlich des Äquators entwickelt haben.
– Im Süden Afrikas kommt *P. diffusus* vor. Im Kopfgefieder ist ein bräunlicher Farbton erhalten. Nur bei dieser Art tritt ein dunkler Querstreifen auf und das Pfeilmuster im Brust-, Scheitel-, Hinterkopf und Oberrückengefieder.
– *P. suahelicus*, verbreitet in Ostafrika südlich des Äquators, hat einen weißen Kehlstreif und nur im Kehl- und Brustgefieder ein dünnes Pfeilmuster.
– *P. griseus* ist weit verbreitet – südlich und nördlich des Äquators. Die Art hat noch einen hellen Kehlstreif, aber das Pfeilmuster nur im Flanken- sowie im Scheitel- und Oberrückengefieder.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– *P. gongoensis* ist am und nördlich des Äquators in Ostafrika verbreitet. Im Gefieder ist noch viel Braun enthalten. Beim Männchen ist das Muster des Mantels noch recht gut zu erkennen. Der helle Kehlstreif fehlt; in diesem Bereich ist das Pfeilmuster ausgebildet, ferner im Gefieder von Oberkopf und Oberrücken. Nur diese Art hat das Muster 6.2.
– *P. swainsoni* stimmt in mehreren Merkmalen mit *P. gongoensis* überein. Das ist die Art mit der nördlichsten Verbreitung: nördlich des Äquators östlich des Nils.

Offenbar gehen *P. diffusus, P. suahelicus* und *P. griseus* direkt, *P. gongoensis* und *P. swainsoni* dagegen über eine gemeinsame Elternart auf die Stammform der Gruppe zurück.

Goldsperlinge

P. luteus M (5) A1, A1.1 --- W (2) A1
P. euchlorus M (1) A1, A1.1 --- W (2) A1
P. eminibey M (5) A1, B1, E1 , F1 --- W (3) E1, E1.1, E3.2, F1, F1.1, F6.2.

Gesamt 11 M, 9 W. *P. luteus, P. euchlorus* M und W A1, nur M A1.1.
P. eminibey nur M: A1, B1, M u. W: E1, F1, nur W: E1.1., E3.2., F1.1., F6.2.

Nach den Mustern der Federn ist *P. eminibey* nicht näher mit *P. luteus* und *P. euchlorus* verwandt, sondern steht anderen Braunkopfsperlingen näher als diesen beiden Arten, nämlich *P. rutilans, P. italiae* und *P. hispaniolensis*, bei denen dieselbe Form des Pfeilmusters (Variante 6) vorkommt.

Bei *P. luteus* und *P. euchlorus* gibt es keine Reduktion des hellen Querstreifens. Bei den Männchen haben manche Scheitelfedern Schaftstriche (A 1.1). Dunkle Querstriche und Pfeilmuster treten nicht auf. Das ist ein ancestraler Zustand, der in dieser Form auch nicht bei Graukopfsperlingen auftritt, sondern (ohne A 1.1) nur noch bei einem Braunkopfsperling, nämlich bei *P. simplex*. Nach diesem Federmuster, das nahezu unverändert blieb, sind diese Arten Vertreter der Basisgruppe der Braunkopfsperlinge, bei denen damit das ancestrale Federmuster der Gattung insgesamt erhalten geblieben ist. Bei beiden Arten wurde das ancestrale Gelb des Gefieders intensiviert, am stärksten bei *P. euchlorus*, der sicher aus *P. luteus* hervorgegangen ist, wie das die Kleider der Weibchen beider Arten und der Männchen im Winterkleid nahelegen.

Braunkopfsperlinge

P. simplex M (5) A1 --- W (5) A1
P. castanopterus M (2) A1, C1, E1, F1, F6.3 --- W ?
P. rutilans M (5) A1, F1 --- W (5) A1, A1.1, C2.1, E1, E3.3, F1, F5.1
P. montanus M (5) A1, A4.2, D3.3, E1.1, F1, F3, 3 – W (5) A1, A4.2, D3.3, E1.1, F1, F2.2, F2.4, F3.3
P. italiae M (5) A1, A4.2, C3.4, D3.3, E2.4, F2.2, F2.3, F2.4 – W (2) A1, A3.3, C3.2, D3.3, F 6.2
P. hispaniolensis M (5) A1, D2.2, D2.3, D4.2, E4.2, F1, F2.1, F2.2 – W (5) A1, A3.3, C3.2, C3.3, F2.2, F2.3, F2.4, F5.1, F6.2

Gesamt 27 M, 22 W. A1, A1.1 W *rutilans*, A3.3 W *italiae, hispaniolensis*, A4.2 M *italiae* W *montanus*, C1 M *castanopterus*, C2.1 W *rutilans*, C3.2 u. C3.3 W *italiae, hispaniolensis*, C3.4 M *italiae*, D2.2 u. D2, 3 M *hispaniolensis*, D3.3 M u. W *montanus*, W *italiae*, D4.2 u. D4.3 M *hispaniolensis*, E1 M *castanopterus,* W *rutilans*, E1.1 M u. W *montanus*, E2.4 M *italiae*, E3.3 M *hispaniolensis* W *rutilans*, E4.2 M *hispaniolensis*, F1 M alle Arten außer *simplex*, W nur *rutilans, montanus*, F2.1 *hispaniolensis*, F2.2 M u. W *hispaniolensis,* M *italiae*, W *montanus*, F2.3 M *italiae*, W *hispaniolensis*, F2.4 M *italiae*, W *hispaniolensis, montanus*, F3.3 M u.W. *montanus*, F5.1 W *rutilans, hispaniolensis,* F6.2 W *italiae, hispaniolensis*, F 6.3 M *castanopterus*.

Variante A 1 ist bei allen Arten vorhanden. Der helle Querstreifen wird sowohl über C und D (B fehlt) als auch über E und F reduziert. *P. simplex* hat nur Stufe A, die anderen Arten haben auch die Endstufe F und mehrere Zwischenstufen, *P. italiae* hat alle drei: C, D und E.

Bei *P. castanopterus* tritt das seltene Muster 6.3 auf, und zwar nur bei F. Nach dem Federmuster der Männchen zu urteilen, ist die Art relativ ancestral geblieben. Noch einfach sind die Muster bei den Männchen von *P. rutilans*: nur A1 und F1. Die Musterbildung bei den Weibchen aber zeigt, daß bei den Männchen mehrere Muster nicht mehr ausgebildet werden, falls sie nicht nur im Weibchenkleid entwickelt wurden. Das Pfeilmuster tritt erst bei E auf. Bei *P. hispaniolensis* erscheinen die Muster ab D, bei *P. italiae* und *P. montanus* bereits ab A. Alle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Kategorien sind vertreten. Die Steigerung der Muster ist weit verbreitet, z.B. von 2.1 zu 2.4 – stark bis sehr stark verbreiterter dunkler Querstreifen, von 3.2 bis 3.4, 6.2 zu 6.3 – Verstärkung der verschiedenen Pfeilmuster.

Unterschiede zwischen Männchen (M) und Weibchen (W) gibt es bei mehreren Arten: *P. rutilans* M haben 2, W 7 Varianten, *P. montanus* M und W haben 6 Varianten gemeinsam, die W ferner F2.2 und F2.4., *P. italiae* M und W haben A1, D 3.3, nur die M 7 Varianten, nur die W 4 Varianten, *P. hispaniolensis* M und W haben A1 und F2.2 gemeinsam, nur die M haben 8 Varianten, nur die W 7 Varianten.

Die Weibchen von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* stimmen in folgenden 5 Varianten überein: A1, A3.3, C3.2, C3.3, F6.2, *P. italiae* haben noch D3.3 (wie die M), *P. hispaniolensis* F2.2 (wie die M) und F2.3 und F2.4 (wie die *P. italiae*-M) sowie F5.1; F2.2 und F2.4 kommen auch bei den Weibchen von *P. montanus* vor.

Individuelle Unterschiede treten im Scheitelgefieder von *P. montanus* und *P. italiae* auf – bis zur dunklen Sprenkelung oder sogar Schwarzfärbung des zentralen Bereichs durch starke Ausdehnung des dunklen Querstreifens – F2.4 (prinzipieller Unterschied zur Sprenkelung des Scheitels bei *P. domesticus*!).

Dunkle Muster treten in folgenden Gefiederpartien auf. Oberrücken – *P. montanus*, Männchen von *P. castanopterus*, Weibchen von *P. rutilans,* Scheitel – Weibchen von *P. rutilans*, Bürzel – *P. montanus*, Brust und Kehle – Weibchen von *P. rutilans*. Außer im Bauchgefieder in allen Partien und intensiver als bei den anderen Arten bei *P. italiae* und *P. hispaniolensis.*

Verwandtschaftliche Beziehung der Arten

P. simplex hat nur das ancestrale Muster A1. Beim Männchen von *P. rutilans* mit nur 2 Varianten (A 1 und F) könnten weitere Muster nicht mehr ausgebildet werden, denn das Weibchen hat solche bei A, C, E und F. *P. castanopterus*-Männchen haben Var. 1 von A, C, E und F und ein Pfeilmuster bei F (F6.3). *P. montanus* zeigt einige Übereinstimmungen mit der nächsten Gruppe, die von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* gebildet wird, wobei bei *P. italiae* nichts darauf hindeutet, daß es sich um ein Hybridisationsprodukt handeln könnte.

P. simplex läßt sich *P. luteus* und *P. euchlorus* anschließen, bei denen fast ausschließlich das ancestrale Muster A 1 ausgebildet ist und nur im Gefieder von Brust und Kehle Schaftstriche auftreten (A 1.1, eine Variante, die auch beim Weibchen von *P. rutilans* vorkommt).

Zur Gruppe *P. rutilans, P. castanopterus, P. montanus* könnte *P. eminibey* gestellt werden (Reduktion des hellen Querstreifens bei F 1, bei Männchen ohne dunkle Muster, bei Weibchen bei E und F Schaftstriche (Var. 1.1), bei E Pfeilmuster (Var. 3.2; bei Weibchen von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* bei C) und bei F ein Pfeilmuster der Variante 6.2 (wie bei Weibchen von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* und verstärkt bei Männchen von *P. castanopterus*).

Radiation der Braunkopfsperlinge

1. *P. simplex* gehört nach dem Federmuster zur Basisgruppe der Braunkopfsperlinge. Die Herausbildung der Art ist eine Anpassung an das Leben bei und in Wüsten. Heute ist die Art in N-Afrika weit verbreitet, und sie breitete sich bis Mittelasien aus. Sie besiedelt Oasen, Ränder von Wüsten, Wadis, Sandebenen. Die afrikanische Unterart hat im Weibchenkleid noch das gelbliche helle Braun, wie es z.B. bei Männchen von *P. ammodendri* im verlängerten Überaugenstreif, bei juv. Männchen von *P. motitensis* in den hellen Säumen des Ruhekleides und im Überaugenstreif der Weibchen von *P. castanopterus* auftritt.

2. Asien wurde wiederholt von Braunkopfsperlingen besiedelt. So von Afghanistan bis China und Japan, im Süden bis Laos: Die Ausbreitung erfolgte wie bei dem Schneefinken, Gattung *Montifringilla*, über Kleinasien und führte zur Herausbildung von *P. rutilans*. Als ancestrale Merkmale sind die gelbe Färbung des Gefieders und die Zeichnung des Mantels hervorzuheben.

3. *P. montanus* entstand offenbar im Kaukasusgebiet (bei näherer Verwandtschaft mit der Gruppe *P. italiae / P. hispaniolensis*) oder im Osten Asiens (bei näherer Verwandtschaft mit *P. rutilans*; dann wäre das dunkle Braun des Oberkopfes – das, allerdings nur im verlängerten und verbreiterten Überaugenstreif, auch bei Männchen von *P. domesticus* und *P. indicus* vorkommt – eine Parallelentwicklung zu *P. italiae* und *P. hispaniolensis*). Wie bei den Graukopfsperlingen sind die Weibchen wie die Männchen gefärbt. Es ist die einzige Art mit einem schwarzen Ohrfleck. Das Muster des Mantels ist deutlich. Die Art erreichte eine sehr weite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Verbreitung in Asien und Europa. Nur noch *P. domesticus* ist so weit nach Norden vorgedrungen.

4. *P. hispaniolensis* hat sich als Zugvogel von NW-Afrika über den Mittelmeerraum bis nach Mittelasien ausgebreitet. Die Vögel kehren zum Brüten in ihre Kolonien zurück und nutzen die zu dieser Zeit reichlich vorhandenen Ressourcen.

5. *P. italiae* ist mit *P. hispaniolensis* eng verwandt. Es ist keine (stabilisierte) Hybridform. Die Art entstand im Norden Afrikas östlich von *P. hispaniolensis* – beide haben eine gemeinsame Stammart – und breitete sich über Sizilien in Italien bis zu den Alpen sowie auf einigen Inseln aus. Sie blieb Standvogel.

6. *P. castanopterus* ist in seiner gegenwärtigen Verbreitung im wesentlichen auf das Horn von Afrika begrenzt. Die Art hat das Sperlingsmuster auf dem Mantel und noch Gelb im Gefieder. Das Weibchen ähnelt dem Weibchen von *P. eminibey* sehr. Das Männchen hat einen grauen Rücken wie die Männchen mancher Unterarten von *P. motitensis* (Parallelentwicklung).

7. An die Basis der Gruppe gehören *P. luteus* und *P. euchlorus*, die südlich der Sahara verbreitet sind. Bei ihnen ist die gelbe Färbung des Gefieders intensiviert.

8. *P. eminibey* hat dagegen kein Gelb mehr im Gefieder (es sei denn, es verbirgt sich im Rotbraun). Hervorzuheben ist vor allem das besondere Pfeilmuster (6.2), das auch bei *P. rutilans, P. italiae* und *P. hispaniolensis* vorkommt. In der Verbreitung schließt die Art an *P. castanopterus* an, mit der sie die rotbraune Färbung der Flügeldecken gemeinsam hat. Juv. von *P. eminibey* und Weibchen von *P. castanopterus* sehen sich sehr ähnlich.

Nach diesen Befunden ergibt sich folgende Anordnung der Arten: *P. simplex* (Afrika) – *P. luteus* und *P. euchlorus* (Afrika) – *P. eminibey* und *P. castanopterus* (Afrika) – *P. rutilans* (SO-Asien) – *P. montanus* (fast ganz Asien, Europa) – *P. italiae* (mittleres N-Afrika, Italien, einige Inseln) und *P. hispaniolensis* (N-Afrika, SO-Europa bis Mittelasien), wobei *P. italiae* und *P. hispaniolensis* wie *P. rutilans* in die Nähe von *P. castanopterus* zu stellen wären. Zu *P. montanus* s. Radiation, Pkt. 3.

Von der Stammform der Braunkopfsperlinge abzweigend, paßte sich eine Population an das Leben in Oasen und am Rande der Wüsten an und wurde zu *P. simplex*. Damit verbunden waren die Aufhellung des Gefieders, der Wegfall des Musters auf dem Mantel und die Veränderung der Physiologie. Bei den Männchen von *P. luteus, P. euchlorus* und *P. eminibey*, Arten der Trockenzone, ging das Kopfmuster verloren – eine Parallele zu den Graukopfsperlingen, bei denen allerdings die Weibchen wie die Männchen gefärbt sind. Trockenes offenes Land bevorzugt auch *P. castanopterus*. Bei den nördlich verbreiteten Arten – *P. italiae, P. hispaniolensis, P. montanus* - ist in Parallele zu *P. domesticus* und *P. indicus* das ursprünglich helle Braun zu Kastanienbraun abgeändert.

Grauscheitelsperlinge

P. iagoensis 1 M, 1 W, wie *P. motitensis*

P. motitensis M (5) A1, D3.3, E1, F3.3, F5.1 --- W (5) A1, B1 + C1, C1, F1, F3.3, F5.1

P. pyrrhonotus M (1) A1, A3.3, F1, F5.1 --- W (1) A1, C3.3, F1, F3.3

P. ammodendri M (5) A1, A3.2, A3.3, F1, F5.1 --- W (3) A1, A3.3, D4.2, F5.1

P. moabiticus M (5) A1, E3.2, F1, F3.2, F3.3, F4.3 --- W (3) A1, A3.3, C3.3, D3.2, F5.1

P. melanurus M (5) A1, A4.2, E1, E2.1, F1, F4.3 -- W (5) A1, A3.3, A4.3, C4.3, E1, E3.3, E4.3, F1

P. flaveolus M (5) A1, C2.1, D3.3, E1, F1, F3.3, F4.2 -- W (1) A1, B3.3, F1

P. d. domesticus M (5) A1, A3.2, A3.3, C3.3, E3.2, F1, F3.2, F4.2 -- W (5) A1, C3.2, D3.3, E3.3, F3.3, F5.1

P. d. biblicus M (11) A1, C3.3, C4.2, E3.3, F4.3, F5.1 -- W (8) A1, A2.1, C3.3, D3.3, E3.3, F3.3, F4.2

P. indicus M (5) A1, A3.3, A4.1, C3.3, E3.3, F1, F3.3 – W (5) A1, A3.3, C3.3, D3.3, E3.3, F3.3, F5.1

Gesamt 48 M, 37 W. A1 M u. W alle Arten, A2.1 W *d. biblicus*, A3.2 M *ammodendri, d. domesticus*, A3.3 W u. M *ammodendri, indicus*, M *pyrrhonotus, d. domesticus*, W *moabiticus, melanurus*, A4.1 M *indicus*, A4.2 M *melanurus*, A4.3 W *melanurus*, B1 W *iagoensis, motitensis*, C1 W *iagoensis, motitensis*, C2.1 M *flaveolus*, C3.2 *d. domesticus*,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

C3.3 M u. W *d. biblicus, indicus,* M *d. domesticus,* W *moabiticus, pyrrhonotus, flaveolus,* C4.2 M *d. biblicus,* C4.3 W *melanurus,* D3.2 W *moabiticus,* D3.3 M *iagoensis, motitensis, flaveolus,* W *d. domesticus, d. biblicus, indicus,* D4.2 W *ammodendri,* E1 M u. W *melanurus,* M *iagoensis, motitensis, flaveolus,* E2.1 M *melanurus,* E3.2 M *moabiticus, d. domesticus,* E3.3 M u. W. *indicus, d. biblicus,* W *d. domesticus, melanurus,* E4.3 M *melanurus,* F1 M u. W *pyrrhonotus, flaveolus, melanurus,* M *ammodendri, moabiticus, d. domesticus, indicus,* W *iagoensis, motitensis,* F3.2 M *moabiticus, d. domesticus,* F3.3 M u. W *iagoensis, motitensis, indicus,* M *moabiticus, flaveolus,* W *pyrrhonotus, d. domesticus, d. biblicus,* F4.2 M *flaveolus, d. domesticus,* W *d. biblicus,* F4.3 M *moabiticus, melanurus, d. biblicus,* F5.1 M u. W *iagoensis, motitensis, ammodendri,* M *pyrrhonotus, d. biblicus,* W *moabiticus, d. domesticus, indicus.*

Die Reduktion des hellen Streifens erfaßt bei allen Arten die Stufen A bis F. Alle Zwischenstufen sind nachgewiesen:
– B nur bei W von *P. motitensis* und *P. iagoensis*
– C bei M von *P. flaveolus, P. domesticus,* W von *P. motitensis, P. iagoensis, P. domesticus, P. moabiticus, P. pyrrhonotus, P. flaveolus, P. melanurus*
– D bei M von *P. motitensis, P. iagoensis, P. flaveolus, P. domesticus,* W von *P. ammodendri, P. moabiticus, P. domesticus*
– E bei M von *P. motitensis, P. iagoensis, P. melanurus, P. moabiticus, P. domesticus, P. flaveolus,* W von *P. melanurus, P. domesticus.*

Bemerkenswert ist die Übereinstimmung der Männchen von *P. domesticus* und *P. flaveolus* (C, D, E und einige andere).

Die Bildung dunkler Muster ist vielfältig: Als 2.1 bei W von *P. d. biblicus* (bei A), M von *P. flaveolus* (bei C) und *P. melanurus* (bei E), 3.2 und 3.3 kommen bei allen Arten vor (z.T. schon bei A), 4.2. bei A: M *P. melanurus,* bei C: M *P. d. biblicus,* bei D: W *P. ammodendri,* bei F: M *P. flaveolus, P. d. domesticus,* W *P. d. biblicus,* 4.3 bei A, C und E: bei W *P. melanurus,* bei F: M *P. moabiticus, P. melanurus, P. d. biblicus.*

Asymmetrie wurde eine festgestellt: B1 + C1 in einer Feder zusammen bei einem Weibchen von *P. motitensis.*

Die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen sind recht groß (Anzahl der Varianten):
M u. W: 3 *motitensis, ammodendri,* 2 *pyrrhonotus, flaveolus,* 1 *moabiticus*
nur M: 5 *moabiticus, flaveolus,* 2 *motitensis, ammodendri, pyrrhonotus*
nur W: 4 *moabiticus,* 3 *motitensis,* 2 *pyrrhonotus, flaveolus,* 1 *ammodendri.*

Die Männchen von *P. melanurus* haben 6 Varianten, die Weibchen 8, die Männchen von *P. domesticus* je Unterart bis zu 8, die Weibchen 6–7 Varianten.

Individuelle Unterschiede treten vor allem im Scheitelgefieder auf, so daß dieses einheitlich gestrichelt oder gesprenkelt (durch 4.3 – nicht wie bei Braunkopfsperlingen durch 2.4!) sein kann (vergl. auch Stephan 1984).

Dunkle Muster treten in folgenden Gefiederpartien auf:
P. motitensis, P. iagoensis M: Hinterkopf und Scheitel, W: Scheitel, Kehle
P. ammodendri M u. W: Bürzel, Hinter- und Oberrücken
P. moabiticus M u. W: Bürzel, Hinter- u. Oberrücken, Oberkopf
P. pyrrhonotus M: Flanken, Oberkopf, W: Oberrücken, Scheitel
P. flaveolus M: Bürzel, Hinterrücken, Oberkopf, W: Hinter- und Oberrücken
P. melanurus M u. W: Flanken, Brust, Oberrücken, M außerdem: Kehle
P. domesticus M u.W: Bürzel, Hinter- u. Oberrücken, Oberkopf, Flanken, Brust, W außerdem: Kehle.

Der Anteil von Gefiederpartien mit ancestralem Muster wird immer geringer, sehr hoch ist er noch bei *P. ammodendri, P. motitensis* und *P. iagoensis,* auch noch bei *P. melanurus* und *P. pyrrhonotus,* während der Anteil an Gefiederpartien mit Federn mit dunklem Muster bei *P. flaveolus, P. moabiticus, P. domesticus, P. indicus* hoch ist.

Radiation der Grauscheitelsperlinge

Auch in dieser Gruppe gibt es eine Wüstenform: *P. ammodendri.* Ihr Erscheinungsbild ist recht kontrastreich. Hierzu paßt, daß neben A1 bei den Männchen auch F1 und bei den Weibchen die Zwischenstufe D vorhanden sowie drei Varianten des Pfeilmusters ausgebildet sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Demzufolge hat sich die Stammpopulation der Art relativ spät vom Stamm der Gruppe gelöst. Parallelismus in der Ausprägung der Muster ist wohl auszuschließen, wie der Vergleich der Arten (s. oben) zeigt.

1. *P. ammodendri* stammt von einer Form, die von Afrika bis Mittelasien gelangt ist. Das gelbliche Braun des Gefieders ist bei Männchen und Weibchen von *P. a. stoliczkae* vorhanden, bei der Nominatform im verlängerten Augenstreif des Männchens. Die Weibchen sind den Weibchen von *P. domesticus* recht ähnlich. Die Art könnte *P. pyrrhonotus* nahestehen.

2. Die Gruppe *P. motitensis, P. iagoensis* und *P. melanurus* ist in Afrika verbreitet – im Süden Afrikas, auf den Kapverdischen Inseln (*P. iagoensis* – was auf eine vormals weitere Verbreitung von *P. motiensis* hindeutet) und nördlich des Äquators im Osten. *P. melanurus* fehlt das Sperlingsmuster auf dem Mantel. Bei *P. motitensis* ist die Färbung von Rücken (braun / grau) und Wangen (grau bis weiß) sehr variabel. Die Art ist ein Beispiel dafür, daß das Kopfmuster konstanter als die Rückenfärbung ist: Rücken braun bei *P. m. motitensis*, SW-Afrika, und *P. m. cordofanicus*, Tschad bis S-Sudan; Hinterrücken braun, Oberrücken grau: *P. m. shelley*, Uganda bis SO-Sudan, Äthiopien, Somalia, *P. m. rufocinctus*, Rift-Tal, hierher auch *P. iagoensis*, Kapverden; Rücken grau bei *P. m. insularum*, Inseln: Socotra.

3. Die Ausbreitung nach Asien führte außer zu *P. ammodendri* zu *P. moabiticus*, südlich des Kaspi-Sees (Iran – Irak heute), zu *P. pyrrhonotus*, heute Iran und NW-Indien, und in Hinterindien zu *P. flaveolus* (heute Burma bis Vietnam). Bei den Männchen und Weibchen von *P. flaveolus* ist noch viel Gelb im Gefieder, während andererseits das Sperlingsmuster auf dem Mantel fehlt – eine Parallele zu *P. melanurus* in S-Afrika. Das ancestrale Gelb ist auch bei *P. moabiticus* noch vorhanden (Überaugenstreif, Bartstreif, Flanken), bei *P. pyrrhonotus* fehlt es, weshalb seine äußere Erscheinung an *P. domesticus* erinnert, die Musterbildung der Federn ist aber ärmer als bei *P. domesticus* und *P. indicus*.

4. Die Vorfahren von *P. domesticus* und *P. indicus* sind offenbar im Nilgebiet, also noch in Afrika, entstanden, weit westlich von *P. pyrrhonotus* und südwestlich von *P. moabiticus*. Von hier aus breiteten sich die Arten nach Osten aus, *P. domesticus* nördlicher als *P. indicus, P. domesticus* ferner nach Norden sowie nach Westen – bis nach Europa, wo die Art über die Iberische Halbinsel wieder nach Afrika vordrang, so daß im Nordwesten Afrikas eine andere Unterart als im Nilgebiet vorkommt.

Die Unterarten von *P. domesticus* unterscheiden sich in der Musterbildung der Federn des Kleingefieders (s. oben) und diese von *P. indicus*. Die Männchen von *P. d. biblicus* sind im Muster des Gefieders von Flanken, Brust, Scheitel und Hinterkopf fortgeschrittener als die Männchen von *P. d. domesticus* und *P. indicus*. Im Oberrücken- und Bürzelgefieder ist bei *P. d. domesticus* und *P. indicus* die Reduktion nach E bzw. F vollzogen. Im Oberrückengefieder ist bei *P. indicus* und *P. d. biblicus* das Pfeilmuster 3.3, bei *P. d. domesticus* 3.2 vorhanden usw. Analog unterscheiden sich die Gefiederpartien der Weibchen. Im Rücken- und Bürzelgefieder stimmen *P. d. domesticus* und *P. indicus* hinsichtlich der Reduktion des hellen Streifens überein, *P. d. biblicus* und *P. indicus* im Muster des Brust- und Kinngefieders. Im Vergleich zu *P. motitensis* und *P. iagoensis*, die in der Musterbildung übereinstimmen, sind hinsichtlich des Artstatus von *indicus* keine Schlüsse möglich.

Vergleich zwischen Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen

Bei den Männchen treten die Muster (in Klammern die Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens, vergl. Abb. 3) wie folgt auf:

2.1 – *flaveolus* (C), *hispaniolensis* (F), 2.2 – *hispaniolensis* (D, F), *italiae* (F), 2.3 – *hispaniolensis* (D), *italiae* (F), 2.4 – *italiae* (E, F), 3.2 – *ammodendri* (A), *domesticus* (A, E, F), *moabiticus* (E, F), 3.3 – *ammodendri*, *pyrrhonotus* (A), *domesticus* (A, C, D, E, F), *motitensis, iagoensis*, *flaveolus* (D, F), *moabiticus* (F), *montanus* (D, F), *italiae* (D), *hispaniolensis* (E), 3.4 – *italiae* (C), 4.1 *domesticus* (A), 4.2 – *melanurus* (A), *domesticus* (C, F), *flaveolus* (F), *montanus*, *italiae* (A), *hispaniolensis* (D, E), 4.3 – *moabiticus*, *domesticus* (F), *hispaniolensis* (D), 5.1 – *motitensis, iagoensis*, *ammodendri*, *pyrrhonotus*, *domesticus* (F), 6.3 – *castanopterus* (F).

Von den insgesamt 12 Mustern kommen vor: nur bei Grauscheitelsperlingen 3.2, 4.1, 5.1, häufiger bei Grauscheitelsperlingen 3.3, 4.3, gleich häufig bei beiden Gruppen 2.1, 4.2, häufiger bei Braunkopfsperlingen keines, nur bei Braunkopfsperlingen 2.2, 2.3, 2.4, 3.4, 6.3.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Bei den Weibchen ist die Verteilung der Muster anders als bei den Männchen: 2.1 – *domesticus* (A), *rutilans* (C), 2.2 – *montanus*, *hispaniolensis* (F), 2.3 – *hispaniolensis* (F), 2.4 – *hispaniolensis* (F), 3.2 – *domesticus* (C), *italiae*, *hispaniolensis* (C), 3.3 – *ammodendri* (A), *moabiticus* (A, C), *melanurus* (A, E), *flaveolus* (C), *domesticus* (A, C, D, E, F), *pyrrhonotus*, *motitensis*, *iagoensis* (F), *italiae* (A, C, D), *hispaniolensis* (A, C), *montanus* (D, F), *rutilans* (E), 4.2 – *ammodendri* (D), *domesticus* (F), *montanus* (A), 4.3 – *melanurus* (A, C, E), 5.1 – *motitensis*, *iagoensis*, *ammodendri*, *moabiticus*, *domesticus* (F), *rutilans*, *hispaniolensis* (F), 6.2 – *italiae*, *hispaniolensis* (F).

Von den insgesamt 10 Mustern kommen vor: nur bei Grauscheitelsperlingen 4.3, häufiger bei Grauscheitelsperlingen 3.3, 4.2, 5.1, gleich häufig 2.1, häufiger bei Braunkopfsperlingen 3.2, nur bei Braunkopfsperlingen 2.2, 2.3, 2.4, 6.2.

Männchen und Weibchen zusammengenommen – in Klammern Anzahl der Arten, M Männchen, W Weibchen – nur bei Graukopfsperlingen 4.1, häufiger bei Graukopfsperlingen 3.3, gleich häufig 2.1, häufiger bei Braunkopfsperlingen keines, nur bei Braunkopfsperlingen 2.2, 2.3, 2.4, 3.4 , 6.2, 6.3. – 3.2 kommt bei M Grauscheitelsp. (3) und W Braunkopfsp. (1) vor, 4.2 M häufiger bei Grauscheitelsp. (2 zu 1), W gleich häufig (3 zu 3), 4.3 M häufiger bei Grauscheitelsp. (3 zu 1), W nur bei Grauscheitelsp. (1), 5.1 M nur bei Grauscheitelsp. (5), W häufiger bei Grauscheitelsp. (5 zu 2).

Relevant sind demnach nur die ausschließlich bei Braunkopfsperlingen vorkommenden Muster. Es handelt sich um die Verbreiterung des dunklen Querstreifens (2.2, 2.3), der fast den gesamten apikalen Fahnenteil einnehmen kann (2.4), eine Verbreiterung beider Formen des Pfeilmusters (3.4, 6.3) und eine bestimmte Form des Pfeilmusters (6.2, 6.3). Diese Muster treten nur bei Braunkopfsperlingen – *P. montanus*, *P. castanopterus*, *P. italiae* und *P. hispaniolensis* – auf.

Ein Vergleich zwischen *P. domesticus*, *P. italiae*, *P. hispaniolensis* und *P. montanus* zeigt, daß *P. domesticus* ebenso viele Übereinstimmungen mit *P. montanus* aufweist wie mit *P. italiae* und sogar mehr mit *P.hispaniolensis* (M Männchen, W Weibchen): *montanus* M u. W: 3.3, 4.2, *italiae* W 3.2, M u. W. 3.3, M 4.2, *hispaniolensis* M 4.2, 4.3, M u. W 3,3, W 3.2. und 5.1. Diese Fakten lassen im Vergleich zu *P. montanus* keine nähere Verwandtschaft von *P. domesticus* mit *P. hispaniolensis* und *P. italiae* erkennen.

Die Stammart der Gattung *Passer* war offenbar stärker an Ränder lichter Wälder, Buschwerk und Savannen gebunden. Erst später erfolgte die Besiedlung von Wäldern, offener Grasländer und arider Gebiete. Mit dem Getreideanbau eröffnete sich für diese Sperlinge die Möglichkeit, die zeitweise gehäuft auftretenden Ressourcen zu nutzen. Die Gewöhnung an die Nähe des Menschen führte schließlich zum Brüten in der Nähe von Siedlungen und an Gebäuden sowie innerhalb von Ortschaften. Diese Fähigkeit erlangten fast alle Arten, auch die Graukopfsperlinge und selbst *P. simplex* und *P. ammodendri*.

Vergleich aller Gattungen und Gruppen

Gattung *Montifringilla*

Die Reduktion des hellen Querstreifens erfolgt bei allen 6 Arten von A über D und E bis F. Nur bei drei Arten kam es zur Ausbildung von dunklen Mustern: 3.1 und 3.3 bei *M. nivalis*, 4.2 bei *M. adamsi* und 5.1 bei *M. ruficollis*. Die Varianten 3.3 und 4.2 kommen auch bei Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen vor, 4.2. auch bei *Petronia petronia*, 5.1 bei zwei Braunkopfsperlingen. Dies weist eindeutig auf Parallelentwicklung der Reduktion und der Bildung von Mustern bei den Gattungen und Gruppen hin.

Gattung *Petronia*

Wie bei der Gattung *Montifringilla* haben die Federn des Kleingefieders bei einem Teil der Arten (4 von 6) keine dunklen Muster. Die Reduktion des hellen Querstreifens verläuft von A (3 Arten) über E zu F, bei einer Art kommen B und C, bei einer anderen nur C als Zwischenstufen hinzu. Bei diesen Arten sind auch dunkle Muster ausgebildet: 2.1 allein bei einer Art, 2.2 bei einer anderen, 2.1, 2.3, 3.2 und 4.2 bei einer weiteren.

Die Muster 2.1, 3.2 und 4.2 kommen bei Graukopf, Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen, 4.2 auch bei der Gattung *Montifringilla*, 2.2 bei Braunkopf-, 2.3 bei Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen vor, und zwar immer nur bei wenigen Arten.: 2.1 – *Passer diffusus*,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

P. flaveolus, P. italiae, P. hispaniolensis, 2.2 *P. italiae, P. hispaniolensis, 2.3 P. melanurus, P. italiae, P. hispaniolensis,* 3.2 – *P. griseus, P. gongoensis, P. moabiticus, P. domesticus, P. italiae,* 4.2 – *Montifringilla adamsi, Passer griseus, P. gongoensis, P. melanurus, P. motitensis, P. hispaniolensis.*

Auch diese Verhältnisse belegen Parallelismus sowohl in der Reduktion des hellen Querstreifens als auch in der Ausprägung bestimmter dunkler Muster (Querstreifen und Pfeilmuster).

Gattung *Passer*

Die Weibchen der Graukopfsperlinge haben die gleichen Federmuster wie die Männchen. Dies kommt bei den Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen nicht vor, aber bei der Gattung *Montifringilla* und z.T. bei der Gattung *Petronia*.

Vergleich der drei Gruppen – GK Graukopfsp., GS Grauscheitelsp., B Braunkopfsperling: 2.1 – GK *diffusus*, GS *flaveolus*, B *italiae, hispaniolensis*, 3.2 – GK *gongoensis, griseus*, GS *domesticus, moabiticus*, B *montanus, italiae, hispaniolensis,* 3.3 – GK *gongoensis, swainsoni*, GS *ammodendri, pyrrhonotus, flaveolus, moabiticus, domesticus,* B *montanus, rutilans, italiae, hispaniolensis,* 4.1. GK *griseus, swainsoni*, 4.2 – GK *griseus, swainsoni, gongoensis*, GS *melanurus, motitensis, iagoensis*, B *italiae, hispaniolensis*.

Auch hier wieder deuten die Befunde auf Parallelismus hin, zugleich evtl. auch darauf, daß die Graukopfsperlinge den Grauscheitelsperlingen etwas näher stehen als den Braunkopfsperlingen. Somit ergeben sich zwei Varianten der Ableitung der Graukopfsperlinge: 1. vor der Spaltung einer Gruppe der Gattung *Passer* in Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge oder 2. nach der Trennung des Zweiges, aus dem die Braunkopfsperlinge hervorgingen, und bevor das Kopfmuster bei den Graukopfsperlingen reduziert (und bei den Grauscheitelsperlingen verstärkt) wurde.

Die Größe der Sperlinge

Übereinstimmungen und parallele Entwicklungstendenzen der Gattungen und Gruppen gibt es auch hinsichtlich der Größe der Vögel (gemessen an der Flügellänge, ohne Berücksichtigung der Flügelform) und der Proportionen (nach dem Flügel-Schwanz-Index: Schwanzlänge in % der Flügellänge. Längenmaße nach Summers-Smith 1988).

Die Flügellänge reicht bei den Passeridae von 57 mm (*P. euchloris, P. iagoensis, P. moabiticus*) bis 121 mm (*M. nivalis*). Die Einteilung in Größenklassen läßt Entwicklungstendenzen erkennen: Kategorie 1 sehr klein: 55–60 mm, Kat. 2 klein: 60–70, Kat. 3 mittelgroß 70–80, Kat. 4 mittelgroß 80–90, Kat. 5 groß 90–100, Kat. 6 groß 100–110, Kat. 7 sehr groß 110–120 (121) mm. Die Spanne der individuellen Variation beträgt in der Regel 10 mm, bei *M. nivalis* und *P. domesticus* (Europa) jedoch 20 mm. Die Sperlinge sind relativ kurz- bis langschwänzig: Die Schwanzlänge beträgt 50–90% der Flügellänge.

Gattung *Montifringilla*

Die Arten sind mittelgroß (mit Tendenz nach groß) bis sehr groß (Fl. 85–121 mm), die Schwanzlänge erreicht in der Regel ca. 60% der Flügellänge, wobei die niedrigsten Werte offenbar den ancestralen am nächsten kommen.

- mittelgroß, Kat. 4: *M. davidiana*, Schwanz kurz, ca. 50–60% der Flügellänge
- mittelgroß bis groß, Kat. 4 + 5: *M. theresae*, Schw. relativ kurz, ca. 60% der Flügellänge
- groß, Kat. 5: *M. blanfordi, M. ruficollis*, Schwanzlänge ca. 60% der Flügellänge
- groß, Kat. 6: *M. taczanowskii*, Schwanzlänge ca. 60% der Flügellänge
- sehr groß, Kat. 6 + 7: *M. nivalis, M. adamsi*, Schwanzlänge 60–70% der Flügellänge.

Die Proportionen verändern sich leicht mit der Größenzunahme: Die Flügel werden relativ kürzer bzw. der Schwanz wird relativ länger.

Gattung *Petronia*

Die Arten dieser Gattung sind mittelgroß bis sehr groß, Flügellänge 71–102 mm, der Schwanz ist relativ kurz, seine Länge erreicht 50–60% der Flügellänge.

- mittelgroß, Kat. 3 + 4: *P. dentata, P. xanthocollis*, Fl.-Schw.-Index 0,5–0,6
- mittelgroß bis groß, Kat. 4 + 5: *P. pyrgita, P. superciliaris,* Index 0,6
- groß bis sehr groß, Kat. 5 + 6: *P. brachydactyla, P. petronia*, Index 0,5–0,6.

Bei dieser Gattung ändern sich die Proportionen nicht mit der Größenzunahme.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Gattung *Passer*

Graukopfsperlinge

Die Graukopfsperlinge sind mittelgroß bis groß (Flügellänge 79–102 mm), der Schwanz ist mit 70–80% der Flügellänge relativ lang.
– mittelgroß, Kat. 4: *P. diffusus, P. suahelicus* Index 0,7; *P. swainsoni* 0,8
– groß, Kat. 5: *P. gongoensis* Index 0,7.

Braunkopfsperlinge

Zu dieser Gruppe gehören sehr kleine bis mittelgroße Arten (Fl.l. 57–82 mm), sie sind kurz- bis relativ langschwänzig (Schw.l. ca. 60–80% der Fl.l.):
– sehr klein bis klein, Kat. 1 + 2: *P. euchlorus*, Index 0,6
– klein, Kat. 2: *P. luteus, P. eminibey*, Index 0,6–0,7
– klein bis mittelgroß, Kat. 2 + 3: *P. castanopterus* (Ssp. unterschiedlich groß), *P. rutilans, P. montanus*, Index 0,6 (bis 0,7)
– mittelgroß, Kat. 3: *P. simplex*, Index 0,8 (bis 0,9)
– mittelgroß, Kat. 3 (+ 4): *P. italiae, P. hispaniolensis*, Index 0,7.

Die Sperlinge dieser Gruppe haben z.T. recht ancestrale Proportionen (Index 0,6), z.T. zeigt sich die Tendenz zu einer Proportionsverschiebung, der Schwanz wird relativ länger bzw. die Flügel werden relativ kürzer – auch bei kleineren Formen (Index bis 0,7).

Grauscheitelsperlinge

Auch zu dieser Gruppe gehören sehr kleine bis mittelgroße Arten (Fl.l. 57–89 mm). Sie sind relativ langschwänzig: Schwanzlänge 70–90% der Flügellänge.
– sehr klein bis klein, Kat. 1 + 2: *P. iagoensis,* Index 0,9; *P. moabiticus*, Index 0,8–0,9
– klein, Kat. 2: *P. pyrrhonotus*, Index 0,8
– mittelgroß, Kat. 3: *P. flaveolus*, Index 0,9, *P. ammodendri*, Index 0,8
– mittelgroß, Kat. 4 + 4: *P. motitensis* (Ssp. verschieden), Index 0,7–0,8, *P. melanurus*, Index 0,8, *Passer domesticus,* Index 0,7.

Der Flügel-Schwanz-Index ist z.T. recht hoch, vor allem bei den kleinen und kleineren mittelgroßen Arten. Die Proportionsverschiebung zu einer relativen Langschwänzigkeit ist bei dieser Gruppe noch deutlicher als bei den Graukopfsperlingen.

Parallelismus

Die Abwandlung des Federmusters der Sperlinge belegt einen mehrfachen Parallelismus:
– Reduktion des hellen Querstreifens (A bis F) über verschiedene Zwischenstufen (B, C, D und E)
– Ein dunkler Querstreifen kann bereits bei A hinzutreten und bis E vorhanden sein.
– Ein Schaftstrich kann von A bis D ausgebildet sein.
– Ein Pfeilmuster kann auf allen Stufen schwach bis kräftig und auch verbreitert vorkommen.
– Das Federmuster der Weibchen zeigt mitunter eine von derjenigen der Männchen abweichende Entwicklung.
– Bei den Männchen kann der Weg der Abwandlung stark verkürzt sein (z.B. *P. rutilans*: das Männchen hat A1 und F1, das Weibchen weitere 5 Varianten) im Unterschied zu einem ancestralen Zustand (z.B. *P. simplex, P. luteus*).

Parallelismus tritt auch beim Kopfmuster auf:
– seine völlige Reduktion bei einem Teil der Arten der Gattungen *Montifringilla* und *Petronia*, bei der Gattung *Passer* bei den Männchen von *P. luteus, P. euchlorus, P. eminibey,* bei den Männchen und Weibchen der Graukopfsperlinge.
– starke bis völlige Reduktion des Superciliarstreifs – und zwar 1. bei Reduktion des Kopfmusters und 2. bei den Braunkopfsperlingen ohne diese Reduktion.
– Hervortreten des Superciliarstreifs und anderer Kopfmuster bei einem Teil der Arten der Gattungen *Montifringilla* und *Petronia*, bei den Weibchen der Braunkopfsperlinge sowie den Weibchen und Männchen der Grauscheitelsperlinge der Gattung *Passer*.

Parallelismus gibt es ferner im Wandel der Färbung bestimmter Gefiederpartien:
– Der Wandel der Färbung der Federfahne ist unabhängig vom Wandel des Federmusters (am deutlichsten: Rücken- und Bürzelgefieder von *P. motitensis*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– Wegfallen oder auch Verstärken der gelben Gefiederfarbe.
– Aufhellen der Wangen von grau bis leuchtend weiß.
– Reduktion des Sperlingsmusters auf dem Mantel.

Infolge der Vielzahl von Parallelentwicklungen der Färbung, des Kopfmusters und des Musters der Federn des Kleingefieders ist das Erkennen des ancestralen Zustandes schwierig.

Stets sind plesiomorphe und apomorphe Gefiederfärbungen sowie Kopf- und Federmuster kombiniert. Eben deshalb muß man versuchen, die prinzipiellen evolutiven Wandlungen der Farben und Strukturen jeweils gesondert herauszufinden und nach dieser Analyse die Entwicklungswege der Vögel zu rekonstruieren. Die – wie in vorliegendem Beitrag – so begründete phylogenetischen Beziehungen der Gattungen, Gruppierungen innerhalb der Gattungen und der Arten ist mit anderen Methoden zu prüfen – und zwar ebenfalls stets unter Berücksichtigung sowohl des möglichen Parallelismus, als auch der individuellen Variabilität.

Diskussion

Die Analyse des Kopfmusters und des Musters der Federn des Kleingefieders der Sperlinge, Passeridae, führte zu Ergebnissen, die von bisherigen Vorstellungen abweichen. Letztere sind von Summers-Smith (1988) kritisch zu einer Synthese verarbeitet. Auf diese Synthese stütze ich mich bei der Diskussion der Ergebnisse.

1. Summers-Smith betont u.a., daß phylogenetische Beziehungen und Konvergenz schwer zu erkennen sind. Dies kommt nicht nur im Vergleich der Gattungen zum Ausdruck, sondern auch innerhalb der Gattungen, weshalb es unterschiedliche Klassifikationen gibt (Summers-Smith, Kap. 19). Wie die Analyse der Kopf- und Federmuster zeigt, fördert jeder Versuch, ancestrale/plesiomorphe und abgewandelte/apomorphe Merkmale zu unterscheiden, eine Vielzahl an Parallelentwicklungen zutage. Aus ihnen sind als Voraussetzung für die Rekonstruktion der evolutiven Wandlungen und damit der Phylogenese die ancestralen Muster und Varianten zu erschließen. Es ist leicht erkennbar, daß numerische Methoden diese wichtigen Zusammenhänge verschleiern und sich deswegen für derartige Studien nicht eignen.

Das Erkennen paralleler, bei den einzelnen Gattungen oder Artengruppen gleichartig verlaufender Prozesse (wie z.B. einerseits Reduktion und anderseits gleichzeitig stärkere Ausprägung von Strukturen oder Mustern), das Erkennen von konvergenten Entwicklungsvorgängen, die die Endergebnisse äußerlich kaum oder nicht mehr unterscheiden lassen, beeinflußt in hohem Maße die Schlußfolgerungen für die Gruppierung der Arten und höheren Taxa nach phylogenetischen Gesichtspunkten.

Im Muster des Kopfes und der Federn des Kleingefieders gibt es eine große Vielfalt hinsichtlich Beibehalten, Verstärken oder Reduzieren ancestraler Ausprägungen sowie das Hinzutreten von Neuem. Beim Kopfmuster betrifft das in erster Linie den Superciliarstreif sowie Kehlstreif und Latz im Zusammenhang mit der Reduktion oder Verstärkung der Kontrastierung, aber auch weitere äußerlich sichtbare Gefiederpartien:

– Verstärken der optischen Wirkung des Superciliarstreifs – Gattung *Montifringilla* keine Art, Gattung *Petronia: dentata*, *petronia*, *superciliaris*, Gattung *Passer:* Männchen der Grauscheitelsperlinge.

– Verstärkung des Augenstreifs in Verbindung mit der Kontrastierung des oberen und hinteren Wangenbereichs – Gattung *Montifringilla: ruficollis, blanfordi, taczanowskii,* Gattung *Petronia: petronia, superciliaris,* Gattung *Passer:* Grauscheitelsperlinge – Männchen von *ammodendri, domesticus,* Männchen und Weibchen von *motitensis, iagoensis*, Weibchen von *pyrrhonotus, moabiticus,* Braunkopfsperlinge Männchen von *italiae, hispaniolensis*, Weibchen von *rutilans.*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

– Reduktion des Überaugenstreifs bis hin zur einheitlichen Kopffärbung – Gattung *Montifringilla: nivalis, adamsi,* Gattung *Petronia: pyrgita,* Gattung Passer, Graukopfsperlinge: alle Arten, Braunkopfsperlinge: Männchen, alle Arten, wobei bei *P. italiae* und *P. hispaniolensis* der hier weiße Superciliarstreif individuell verschieden stark ausgeprägt ist (vergl. Stephan 1984, 1986).

Hinsichtlich der Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge gibt es zwei Möglichkeiten der Interpretation: a) die Anerkennung zweier Sperlingsgruppen und jeweils eines einmaligen Prozesses der Reduktion des Superciliarstreifs bei Herausbildung der Gruppe der Braunkopfsperlinge einerseits und der Verstärkung des Superciliarstreifs bei Herausbildung der Gruppe der Grauscheitelsperlinge andererseits und b) Zusammenfassung zu einer Gruppe und Mischung der Arten der Braunkopf- und Grauscheitelsperlinge ohne oder zusammen mit den Graukopfsperlingen bei Anerkennung des mehrfachen Wegfallens rsp. Verstärkens des Überaugenstreifs. Ich halte die erste Variante für die richtige. Sie hat Konsequenzen für die Gruppierung und Anordnung der Arten in den Listen und hinsichtlich der Lösung der Probleme um *P. domesticus, P. italiae* und *P. hispaniolensis* (Stephan 1986, 1999).

2. Ich folge der Auffassung, die Sperlinge (Gattungen *Montifringilla, Petronia, Passer*) als Familie Passeridae zu führen (Diskussion s. Summers-Smith, Kap. 19). Durch die Berücksichtigung phylogenetischer Gesichtspunkte weiche ich jedoch in der Anordnung der Gattungen und Arten von den bisherigen Vorstellungen ab. Ich beginne mit den Schneefinken, Gattung *Montifringilla*, da sich diese Linie zuerst von der Wurzel der Sperlinge abgezweigt haben muß. Die zweite Entwicklungslinie führte zu den Steinsperlingen, Gattung *Petronia*. Die dritte Linie, deren rezente Arten die Gattung *Passer* bilden, verzweigte sich stärker als die beiden anderen Gruppen.

– Gattung *Montifringilla*. Die Schneefinken sind an die Existenz in hohen Gebirgslagen und unter extremen Bedingungen angepaßte Sperlinge. Bisherige Anordnung (vergl. Clement 1994): *M. nivalis, adamsi, taczanowskii, davidiana, ruficollis, blanfordi, theresae*. Neue Anordnung: *M. theresae, blanfordi, davidiana, ruficollis, taczanowskii, adamsi, nivalis*.

Interessanterweise ergibt sich eine nahezu vollständige Umkehr der Reihenfolge – außer *M. davidiana* und *M. ruficollis*, da die Analyse des Musters der Federn des Kleingefieders eine enge Verwandtschaft von *M. ruficollis* und *M. taczanowskii* nahelegt. *M. adamsi* und *M. nivalis* sind näher miteinander verwandt als mit *M. davidiana* und *M. blanfordi* (Gebauer et al. 1999).

– Gattung *Petronia*. Die Steinsperlinge sind spezialisierte Sperlinge, die gewöhnlich in trockenen, stärker ariden Abschnitten von Halbwüsten mit Buschwerk, anstehendem Fels, Schluchten und Wadis leben. Bisherige Anordnung (vergl. Clement 1994): *P. brachydactyla, xanthocollis, pyrgita, petronia, superciliaris, dentata.* Neue Anordnung: *P. dentata, xanthocollis, petronia, brachydactyla, pyrgita, superciliaris.*

Die Arten, die der Stammart noch am ähnlichsten geblieben sind, sind *P. dentata* (Afrika) – bisher am Schluß der Liste, jetzt am Anfang – und *P. xanthocollis* (Indien), in beiden Listen an zweiter Stelle. *P. petronia* und *P. superciliaris* stehen nun weiter auseinander. Ihr auffallendes Kopfmuster ist eine Parallelentwicklung und kein Zeichen phylogenetischer Nähe. Offenbar sind *P. petronia* und *P. brachydactyla* nahe verwandte Arten, was in der bisherigen Anordnung nicht zum Ausdruck kommt.

– Gattung *Passer*. Die Graukopfsperlinge stehen bei Clement (1994) zwischen *P. melanurus* und *P. simplex*, bei Summers-Smith (1988) am Anfang. Die Anordung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

der Arten dieser Gruppe stimmt bei beiden Autoren überein. Ich stelle die Sperlinge dieser Gruppe ebenfalls an den Anfang, weil sie sich von den anderen Arten der Gattung deutlich unterscheiden.

Bisherige Anordnung: *P. griseus, swainsoni, gongoensis, suahelicus, diffusus.* Neue Anordnung *P. suahelicus, diffusus, griseus, swainsoni, gongoensis.* Alle Arten sind untereinander eng verwandt, von Summers-Smith als Supergenus */griseus/* geführt, weshalb *P. griseus* wohl auch den Anfang macht. Die neue Anordnung ergibt sich aus der Zunahme des dunklen Federmusters.

Die Goldsperlinge, die Summers-Smith (1988) und Clement (1994) den übrigen Arten der Gattung *Passer* folgen lassen, bilden nach Summers-Smith das Subgenus *Auripasser* und eine Superspecies */auripasser/*, und *luteus* und *euchlorus* sind Semispecies von *luteus.* Wie Clement fasse ich beide Formen als Arten auf. Sie sind eng miteinander verwandt und wie *P. simplex* Vertreter der Basisgruppe der Braunkopfsperlinge. *P. eminibey* hat ein ähnliches Federmuster wie *P. castanopterus, P. rutilans* und *P. montanus*. Es könnte sich allerdings auch um Parallelismus zwischen den Goldsperlingen – falls *P. eminibey* zu ihnen gerechnet wird – und den Braunkopfsperlingen handeln.

Die Braunkopfsperlinge sind nach dem Kopfmuster der Männchen von den Graukopfsperlingen zu unterscheiden (s. oben). Summers-Smith stellt nicht nur *P. hispaniolensis*, sondern auch *P. simplex* und *P. castanopterus* mit *P. domesticus* und *P. predomesticus* zur Superspecies */domesticus/*, wobei *P. italiae* als Unterart von *P. hispaniolensis* eingestuft ist. Er hält an der Vorstellung fest, *P. italiae* sei aus der Hybridisation von *P. domesticus* und *P. hispaniolensis* hervorgegangen. *P. domesticus* ist aber ein Grauscheitelsperling. Die gesamte Problematik der mediterranen Sperlinge *P. domesticus, P.italiae, P. hispaniolensis* ist einer erneuten Analyse zu unterziehen (Stephan 1999).

P. castanopterus stellt Summers-Smith zu dieser Gruppe aufgrund von Verhaltensweisen und Hybridisation. Dagegen kann eingewendet werden, daß das Verhalten vieler Sperlingsarten Übereinstimmungen zeigt und andere Arten ebenfalls hybridisieren (u.a. *P. domesticus* und *P. montanus*), so daß Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge durchaus Nachkommen zusammen haben können, ohne deshalb so eng miteinander verwandt sein zu müssen.

Nach dem Federmuster ist *P. simplex* ein Vertreter der Basisgruppe der Braunkopfsperlinge. Sowohl der Vorstellung, *P. rutilans* und *P. castanopterus* würden zu einer Art gehören, als auch der Auffassung, *P. rutilans* gehöre in die Superspecies */domesticus/* kann ich mich nicht anschließen.

Die Grauscheitelsperlinge sind eine von drei Gruppen der Gattung. Clement beginnt die Artenliste der Gattung mit *P. ammodendri*, Summers-Smith führt diese Art ziemlich am Schluß auf. Kopfmuster und Federmuster deuten darauf hin, daß die Art kein Vertreter der Basisgruppe ist. Relativ ancestral geblieben sind *P. motitensis* und *P. iagoensis,* die nach Summers-Smith die Superspecies */iagoensis/* bilden. Beide Arten unterscheiden sich nach Größe und Verhalten.

P. melanurus führt Summers-Smith gleich nach *P. motitensis* und betont, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen von *P. melanurus* noch unklar seien. Nun aber kann nach dem Kopf- und auch dem Federmuster auf eine phylogenetische Nähe zu *P. motitensis, P. iagoensis* geschlossen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

P. moabiticus, P. pyrrhonotus und *P. flaveolus* sind bei Summers-Smith nacheinander aufgeführt, in der Liste von Clement nur *P. flaveolus* und *P. moabiticus*. – *P. pyrrhonotus* hat ein relativ ancestrales Federmuster, *P. moabiticus* trotz seines ancestralen Kopfmusters nicht mehr.

P. domesticus besteht nach Summers-Smith aus der *domesticus*-Gruppe und der *indicus*-Gruppe. Zur Superspecies */domesticus/* sind drei Braunkopfsperlinge gestellt, außer *P. predomesticus* aber keine weiteren Grauscheitelsperlinge. Dem kann ich nicht folgen. Außerdem neige ich dazu, *P. indicus* als Art zu führen (Stephan 1984).

Zur neuen Anordnung der Arten s. Abschnitte Radiation der Braunkopfsperlinge und Radiation der Grauscheitelsperlinge.

3. Nach dem biologischen Artkonzept ist Sympatrie ohne oder mit nur geringer Hybridisation ein wichtiges Kriterium der Artabgrenzung. Summers-Smith analysiert die Unterschiede sympatrischer Arten der Gattung *Passer* hinsichtlich Habitatwahl, Nahrungspräferenzen und Verhalten und sucht Unterschiede, die Konkurrenz zwischen den Arten zu reduzieren. Die Überlappungsgebiete sind kartiert. Diese Übersicht ist eine gute Basis für weitere Studien. Wichtig wäre, Veränderungen zu erkennen und diese Vorgänge zu dokumentieren wie z.B. Habitatwechsel oder die weitere Ausdehnung von Arealen. Zu prüfen bleibt generell, ob Konkurrenz tatsächlich ein so wichtiger Faktor ist. Ausbreitungsschranken existieren unabhängig von Konkurrenz, d.h. die Annahme oder ein vorschnelles Postulieren von Konkurrenz verhindert das Aufdecken der wahren Ursachen.

Nach dem Erreichen des Artstatus kamen / kommen Graukopfsperlinge in Kontakt (Klimawechsel, Umweltveränderungen – insbesondere durch den Menschen – und Einbürgerungen werden weitere Arten in Kontakt bringen – Summers-Smith). Das Studium der ökologischen, ethologischen und interspezifischen Vorgänge, ihre genaue Dokumentation und Analyse wären äußerst wertvoll. Einerseits sind die Sperlinge wie alle anderen Arten phylogenetisch „festgelegt": als körnerfressende Oscines, die ihre Jungen mit Insekten füttern, auf bestimmte Bereiche der Körpergröße, der Proportionen, des Baus des Schnabels, auf bestimmte Verhaltensweisen (Art der Nahrungssuche, Art der Balz und Paarbindung usw). Zu diesem Festgelegtsein gehört ihre Anpassungsfähigkeit z.B. hinsichtlich der Nutzung von zeitlich begrenzt anfallenden Ressourcen. Ihr Schnabel ist zur Nutzung mittelgroßer Samen von Gräsern und kleineren Stauden geeignet mit der Tendenz, die größeren Samen der Vorläufer der Kulturgräser und später die Körner der Getreidearten und -sorten einzubeziehen. Der Anschluß an den Ackerbau des Menschen, an den Menschen und dessen Haustiere (Fütterung) und Gebäude bietet ihnen geeignete Ressourcen (Summers-Smith p. 125).

Die Anpassungsfähigkeit der Sperlinge zeigt u.a. auch die Vielfalt der Neststandorte. Wenn 13 von 20 Arten der Gattung *Passer* Höhlen an Gebäuden zu nutzen verstehen, so haben sie auch die Voraussetzung zur Verstädterung sowie – bei Bewässerung der Kulturen in trockenen Gebieten – zur Existenz in Oasen. Summers-Smith (Kap. 17) hat viele Details zusammengestellt. Bei Sympatrie von Sperlingsarten ist nicht so sehr die Konkurrenz (die oft eher postuliert als nachgewiesen ist) von Interesse als vielmehr eine Konvergenz bzw. ein Parallelismus in Ökologie, Ethologie, Morphologie und Physiologie. Ob als Zug- oder Standvogel – die Nutzung gleicher Ressourcen setzt geradezu Übereinstimmungen in ihrer Ökologie und ihrem Verhalten voraus (*P. domesticus, P. indicus; P. hispaniolensis, P. italiae*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Sperlinge sind ursprünglich Vögel der Grasland-Savanne, die auf Bäumen in freistehenden Nestern brüten und ihre Nahrung am Boden und auf niedrigen Pflanzen (Gräsern, Stauden) suchen (Körner, Insekten für die Jungen), kleinere und mehr oder weniger lockere Brutkolonien bilden und außerhalb der Brutzeit in goßen Schwärmen umherstreifen. Von hier aus war der Anschluß an den Menschen und seinen Getreideanbau sowie die Nutzung der Unkrautsamen in den Monokulturen und ihr Brüten an Gebäuden wie auch das Brüten in großen Kolonien (z.B. der Zugvögel) oder das Nomadisieren (*P. luteus, P. euchlorus, P.eminibey, P. hispaniolensis*) möglich. Modifikationen, sich andeutende Wandlungen, Trends bestimmter ökologischer, ethologischer u.a. Aspekte der Existenz der Arten über Jahre hinweg zu verfolgen, sind lohnende Forschungsziele. Auch der Sympatrie der *Montifringilla*-Arten sollten sich spezielle Studien widmen.

4. Abstammung und Evolution. Mit diesem Thema befaßt sich Summers-Smith in Kap. 18 seiner Monographie. Er betont das Spekulative und verweist zugleich auf eine Reihe von Anhaltspunkten. Einige Unterschiede unserer Sicht möchte ich aufzeigen, vor allem um weitere Studien zur Klärung offener Probleme anzuregen.

– Summers-Smith meint, die Sperlinge seien ancestral nicht sexualdimorph, sondern "monomorphic, or at best sesquimorphic" (p. 176) gewesen. Er benutzt das Wort „primitiv", was ich in diesem Zusammenhang wegen der falschen Assoziationen vermeide. Ich gehe davon aus, daß die Sperlinge von Anfang an dimorph waren (s. Abschnitt Kopfmuster) – wie die meisten rezenten Arten der Passeridae und verwandter Taxa.

– Afrika halte ich zwar ebenfalls für das Entstehungsgebiet der Sperlinge, meine aber, daß dies keine Sache der Anzahl der Arten ist; auch die große Divergenz der Arten in Afrika könnte sekundär sein.

– Ob das Brüten in den Kronen von Palmen und in Horsten von Reihern und Greifvögeln als Brüten in Höhlen gewertet werden kann (Summers-Smith p. 277) oder nicht eher dem Nisten in dichtem Gezweig, also eher einem Offenbrüten entspricht, ist sekundär gegenüber der Fähigkeit vieler Arten, in Spalten und Höhlen zu brüten. So nutzen die Arten der Gattung *Montifringilla* von Säugetieren gegrabene Erdhöhlen. Für die Gattung *Passer* sollte das Brüten in Baumhöhlen und das Brüten an Steilhängen oder/und an Gebäuden unterschieden werden. Aus meinen Untersuchungen ergibt sich eine andere Anordnung der Arten bei gleicher Tendenz (Parallismus). Es brüten von den

– Graukopfsperlingen nur frei *P. gongoensis*, frei und in Höhlen *P. griseus, P. swainsoni*, nur in Höhlen *P. diffusus, P. suahelicus,*

– Braunkopfsperlingen nur frei *P. luteus, P. euchlorus, P. eminibey, P. hispaniolensis,* frei und in Höhlen *P. simplex, P. castanopterus*, nur in Höhlen *P. montanus, P. italiae,*

– Grauscheitelsperlingen nur frei *P. moabiticus*, mehr frei als in Höhlen *P. motitensis, P. melanurus, P. flaveolus, P. pyrrhonotus,* mehr in Höhlen als frei *P. iagoensis, P. domesticus*, nur in Höhlen *P. ammodendri.*

Wie die Aufstellung zeigt, ist das Frei- und/oder Höhlenbrüten unabhängig von den verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten und nicht mit morphologischen Veränderungen gekoppelt. Auch hier zeigen sich Parallelentwicklungen in der Verwirklichung von Potenzen.

– Summers-Smith meint, daß *P. hispaniolensis* in Nordafrika unter humiden klimatischen Bedingungen entstand und *P. domesticus* im Euphrat-Tigris-Gebiet und dann

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

in Europa unter trockenen klimatischen Bedingungen existierte, daß beide Arten während ihrer Ausbreitung, die er sich als Ausbreitungsströme vorstellt, in Italien zusammentrafen. Wie Summers-Smith bin ich der Ansicht, daß *P. hispaniolensis* in Nordafrika entstand, allerdings im Westen N-Afrikas, *P. domesticus* evtl. im Nilgebiet und zwischen beiden – ebenfalls in Nordafrika, etwa im Gebiet des heutigen Algerien, *P. italiae*. Auch möchte ich die Entstehung von *P. domesticus* und *P. indicus* nicht so stark an den Menschen binden. Diese Nähe ist sekundär.

P. domesticus und *P. indicus* weisen in ihrem Erscheinungsbild mit *P. pyrrhonotus* große Übereinstimmungen auf (außer Hinterrückengefieder, s. aber die Unterschiede zwischen den Unterarten von *P. motitensis*), nicht jedoch im Muster der Federn des Kleingefieders. Das dunkle Braun des Oberkopfes von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* und des verlängerten Überaugenstreifs von *P. pyrrhonotus, P. indicus* und *P. domesticus* sind Parallelen zwischen Braunkopf- und Grauscheitelsperlingen. Der Klin zwischen *P. italiae* und *P. hispaniolensis*, falls es ihn wirklich gibt, könnte dann wie folgt interpretiert werden. Aus einem gemeinsamen Vorfahren gingen zwei Arten hervor - im NW Afrikas *P. hispaniolensis* – mit dunkler Flankenfleckung, breiterem Brustlatz usw. und vor allem mit einem veränderten Brutverhalten im Zusammenhang mit dem Zugverhalten bzw. Nomadisieren zur Nutzung kurzzeitig reichlich vorhandener Ressourcen in begrenzten Gebieten. Im mittleren Abschnitt Nordafrikas entstand *P. italiae*. Die Art blieb Standvogel, zog sich a) in die Oasen zurück – wo das Gefieder etwas blasser wurde – und breitete sich b) nach Italien und dort bis zu den Alpen aus, wo gegenwärtig die geographisch-ökologische Grenze allmählich überwunden zu werden scheint.

P. domesticus spaltete sich offenbar erst nach seiner Ausbreitung, die aber immer noch nicht abgeschlossen ist (u.a. in Nordafrika und in Kasachstan), in mehrere Unterarten auf. *P. indicus* breitete sich möglicherweise von Indien bis ins Nilgebiet aus, in Mittelasien als Zugvogel bis ca. 45° n. Br. Im Südosten des Kaspigebietes und in Mittelasien gibt es je ein Überlappungsgebiet beider Arten (Karte: Summers-Smith p. 128).

– Summers-Smith favorisiert die Deltagebiete großer Flüsse als Entstehungsgebiete der einzelnen Arten. Während dieser Entstehungsperioden müßten die Bedingungen im Jangtse- und im Mekong-Delta relativ übereingestimmt haben: Der Braunkopfsperling *P. rutilans* und der Grauscheitelsperling *P. flaveolus* sind die beiden ostasiatischen Arten mit noch viel Gelb im Gefieder. Im Indus-Delta, wo nach Summers-Smith der Grauscheitelsperling *P. pyrrhonotus* entstand, müßten etwa zur gleichen Zeit andere Bedingungen geherrscht haben und denen im Nilgebiet und benachbarten Gebieten Asiens sehr ähnlich gewesen sein, wo die Grauscheitelsperlinge *P. domesticus, P. indicus* und *P. moabiticus* ihre Entstehungsgebiete hatten. In Ostasien ist nach Summers-Smith auch der Braunkopfsperling *P. montanus* entstanden, nördlich des Entstehungsgebietes von *P. rutilans*, mit der die Art enger verwandt zu sein scheint, und hat sich von dort über weite Teile Asiens und Europas ausgebreitet. Ich halte für diese Art als Entstehungsgebiet auch das nördliche Kaukasus-Gebiet für möglich.

Von den zwei weiteren Arten mit dem ancestralen Gelb im Gefieder sind der Braunkopfsperling *P. castanopterus* in Afrika und der Grauscheitelsperling *P. moabiticus* im Euphrat-Tigris-Gebiet entstanden.

Für *P. simplex* ergeben sich große Unterschiede unserer Ansichten. Nach Summers-Smith ist die Art aus einer in Halbwüsten verbreiteten Population von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

P. domesticus hervorgegangen und war vom Mittleren Osten bis SO-Asien verbreitet. Vor ca. 5000 Jahren drang sie bis nach Afrika vor, als das Gebiet der heutigen Sahara arid wurde. Demgegenüber sei auf folgende Aspekte verwiesen. 1. *P. simplex* ist kein Grauscheitel-, sondern ein Braunkopfsperling (Summers-Smith unterscheidet diese zwei Gruppen nicht; s. oben, Diskussion Pkt. 2). 2. Das Muster der Federn des Kleingefieders ist bei *P. simplex* primär einfach, ancestral, nicht jedoch bei *P. domesticus*. 3. Das Gefieder der afrikanischen Unterart von *P. simplex* hat noch die ancestrale bräunlich-gelbe Färbung, so daß ich davon ausgehe, daß sich der Vorfahr von *P. simplex* sehr früh vom Stamm der Braunkopfsperlinge abgespalten hat und noch in Afrika zur Wüstenform wurde und als solche bis Mittelasien vordrang, wo heute eine Unterart mit viel hellerem Gefieder lebt.

P. ammodendri ist nach Summers-Smith (p. 288) die nach der Gefiederfärbung am meisten distinkte Art. Dieser Meinung bin ich nicht, denn der Saxaulsperling, bei dem das Grau zu Schwarz dunkelte, ist ein typischer Grauscheitelsperling. Die Musterbildung ist relativ fortgeschritten, so daß die Art nicht auf eine Stammart der Grauscheitelsperlinge hindeutet, sondern relativ spät zur Wüstenform wurde. Sie kommt in einem kleinen Gebiet östlich des Kaspi-Sees sympatrisch mit der Wüstenform der Braunkopfsperlinge, *P. simplex*, vor.

P. luteus und *P. euchlorus* sind sicher nahe miteinander verwandt. Summers-Smith (p 290) postuliert einen direkten Übergang von *P. euchlorus* zu *P. luteus* und weiter zu *P. eminibey*, also von Gelb zu Gelb mit braunem Rücken zu Braun. Gestützt wurde diese Vorstellung durch die Verbreitung der drei Arten. (Diese Lesrichtung kann auch umgekehrt werden: von *luteus* zu *euchlorus*). Im W-Sudan gibt es heute eine schmale Überlappungszone (Karten: Summers-Smith p. 50 u. 63). Nach meinen Untersuchungen gehören diese drei Arten zur Gruppe der Braunkopfsperlinge, *P. luteus* und *P. euchlorus* als nahe verwandte Arten mit ancestralem gelben Gefieder sowie ancestralem Federmuster, während *P. eminibey* kein Gelb mehr im Gefieder aufweist (vergl. auch die Weibchen) und auch das Muster der Federn anders ist. Zu berücksichtigen ist auch, daß *P. eminibey* im Balzverhalten nicht nur mit *P. luteus* und *P. euchlorus* übereinstimmt, sondern auch mit *P. moabiticus*, einem Grauscheitelsperling, der ebenfalls das Flaggen zeigt.

Danksagung

Frau V. Heinrich, Berlin, danke ich für ihre Hilfe bei der Anfertigung der Abbildungen, Herrn Dr. J. Dunlop, Berlin, für die Durchsicht von Abstract und Summary, den Herren A. Gebauer, Görlitz und Dr. M. Kaiser, Berlin, für die Zusendung ihrer Arbeiten sowie den Herren Dr. W. Baumgart, Berlin, S. Eck, Dresden, Dr. J. Haffer und H. Hudde, beide Essen, für die Möglichkeit, bestimmte Fragen der Sperlingsproblematik (z.T. wiederholt) zu diskutieren.

Zusammenfassung

1. Die unterschiedliche phylogenetische und taxonomische Bewertung von mediterranen Sperlingen der Gattung *Passer* drängt zu einer Klärung auf der Grundlage objektiver Kriterien. Als solche erweisen sich u.a. bestimmte Muster wie beispielsweise die Kopfzeichnung und die Muster der Federn des Kleingefieders, die in vielfältiger Ausprägung vorkommen.

2. Die Bestandteile der Muster, gruppiert nach Kategorien und geordnet zu morphologischen Reihen, lassen Parallelentwicklungen erkennen und bieten die Möglichkeit, die ancestralen Muster zu rekonstruieren und die unumgängliche Lesrichtung zu erkennen. Jede Art hat ancestrale und abgewandelte Varianten der Muster.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

3. Die Einbeziehung der Männchen und Weibchen aller Arten der Gattung *Passer* dient dem Außengruppenvergleich für die mediterranen Arten, die Einbeziehung der Arten aller Gattungen dem Außengruppenvergleich für die Gattung *Passer*.

4. Es zeigen sich verschiedene Parallelen zwischen den Gattungen *Montifringilla, Petronia* und den drei Gruppen der Gattung *Passer*, den Graukopf-, Braunkopf- und Grauscheitelsperlingen, hinsichtlich Beibehalten, Reduktion oder Verstärkung bestimmter Muster, was Schlüsse zur Verwandtschaft zuläßt.

5. Zum Kopfmuster gehören acht Gefiederbereiche, deren Ausdehnung und farbliche Kontrastbildung analysiert wird. Berücksichtigt sind ferner Latz- und Schnabelfärbung. Gelbe Gefiederfärbung erweist sich als ancestral, sie kann verstärkt sein. Als besonders bedeutsam erweist sich die Reduktion rsp. Verstärkung und Verlängerung des Überaugenstreifs. Für die Gattung *Passer* konnte bekräftigt werden, daß die Braunkopfsperlinge von den Grauscheitelsperlingen (und den Graukopfsperlingen) zu unterscheiden sind, woraus sich mehrere Konsequenzen hinsichtlich der Verwandtschaft der Arten ergeben, u.a. für *P. domesticus, P. hispaniolensis, P. italiae, P. simplex*, von denen *P. domesticus* ein Grauscheitelsperling ist, die anderen drei Arten jedoch Braunkopfsperlinge sind. Die Graukopfsperlinge sind eine eigene Verwandtschaftsgruppe, die Goldsperlinge gehören zur Gruppe der Braunkopfsperlinge.

6. Das Muster der Federn des Kleingefieders kann mehrere Bestandteile haben – einen hellen Querstreifen zwischen dem basalen und dem apikalen Fahnenteil (ohne Saum, der abgerieben wird), einen dunklen Querstreifen und ein Pfeilmuster, die alle drei unabhängig voneinander abwandeln. Der ancestral breite helle Querstreifen kann über mehrere Stufen völlig reduziert werden. Der dunkle Querstreifen kann sich verbreitern und schließlich nahezu den gesamten apikalen Fahnenteil einnehmen, was zur Sprenkelung und Schwarzfärbung des Scheitels (bei Braunkopfsperlingen) führt. Das Pfeilmuster kann sehr fein oder auch stark ausgeprägt sein. Seine Verbreiterung führt ebenfalls zur Sprenkelung des Scheitels (bei Grauscheitelsperlingen). Insgesamt wurden 48 Varianten des Federmusters nachgewiesen.

7. Nur bei wenigen Arten ist ausschließlich das ancestrale Muster vorhanden: ein breiter heller Querstreifen. Dieses Muster blieb bei allen Arten im Bauchgefieder erhalten. Dunkle Muster treten zuerst meist im Gefieder des Oberkopfes auf, dann im Gefieder der übrigen Oberseite (Rücken, Bürzel), z.T. auch an Kehle und Brust.

8. Die Gefiederfärbung (etwa Bürzel, Hinter- und Oberrücken, Mantel) wandelt schneller ab als die Muster, weshalb der Musterbildung größere Bedeutung zukommt.

9. Die Analyse der Musterbildung und des Vorkommens der Varianten in den einzelnen Gefiederpartien erlauben Schlüsse zur Verwandtschaft der Arten. Dadurch ändert sich die Anordnung der Arten.

10. Die Sperlinge entstanden in Afrika. Von hier aus breiteten sich Vertreter jeder Gruppe (außer der Gruppe der Graukopfsperlinge) nach Asien aus, einige auch nach Europa.

11. Die Ergebnisse der Analyse werden im Abschnitt „Diskussion" vor allem mit den Ergebnissen der von Summers-Smith (1988) vorgenommenen Synthese der bisherigen Kenntnis und Interpretation verglichen. Die sich zeigenden Differenzen geben Anlaß zu neuen Studien. Diese hätten zu berücksichtigen

– die individuelle Variation
– die Übereinstimmungen und Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen
– die Tatsache, daß alle Sperlinge auf die Nutzung der gleichen Ressourcen programmiert (phylogenetisch festgelegt) sind, weshalb es nicht gelingt, diesbezüglich wesentliche ökologische Unterschiede zu finden
– die Tatsache, daß fast alle Arten die Fähigkeit haben, in der Nähe oder innerhalb von Ortschaften zu leben
– die Tatsache, daß viele Arten hybridisieren, so daß die Hybridisation von *Passer*-Arten im mediterranen Raum nicht als Besonderheit zu werten ist
– daß *Passer italiae* ein Braunkopfsperling und kein Produkt einer Hybridisation ist. Wäre es ein solches, könnte das Taxon nicht als Unterart einer der beiden gleichwertigen Elternarten angesehen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Summary

The species of the family Passeridae (genera *Montifringilla, Petronia, Passer*) and their phylogenetic relationship

1. The different phylogenetic and taxonomic evaluation of some Mediterranean sparrows of the genus *Passer* shows the need of the clarification of the problems based on objective criteria. Such criteria include: specific patterns of head design and the high diversity of feather patterns.

2. Pattern componants arranged in categories and morphological rows support parallel lines of development, allow the reconstruction of the ancestral pattern and also allow the direction of the rows to be read. Each species has both ancestral und derived variants of patterns.

3. The inclusion in the study of the males and females of all species of the genus *Passer* allow both comparisons of the Mediterranean species with the other species of the genus, as well as comparisons between *Passer* and outgroup sparrows from other taxa.

4. Different parallels relating to retention, reduction or strengthening of given patterns are apparant in the genera *Montifringilla, Petronia* and the three groups of the genus *Passer*, the grey-headed, the brown-headed and the grey-crowned sparrows. These parallels allow conclusions on the phylogenetic relationship of the groups.

5. The pattern of head design consists of 8 parts of plumage. Their extension and colour contrast are analysed. Bill colour is taken into consideration. Yellow coloured plumage is ancestral. The reduction and strengthening of the supercilium is highly significant. For the genus *Passer* it may be necessary to corroborate the difference between brown-headed and grey-headed sparrows. This could have consequences for species phylogeny, e.g. *Passer domesticus, P. hispaniolensis, P. italiae* and *P. simplex*, since *P. domesticus* is a grey-crowned sparrow and the other three species are brown-headed.

The grey-headed sparrows are a separate group, and the golden sparrows belong to the brown-headed sparrow group.

6. The feather pattern may consist of a number of components - a light transversal stripe between basal and apical part of the feather vane (without the edge, existing only in the fresh feather), a dark transversal stripe and an arrow pattern. All change independantly from each other. The ancestral broad light transversal stripe may completely be reduced through a series of steps. The dark transversal stripe may widen and finally extend all over the apical part of the vane, leading to the dark-spotted or black crown (of brown-headed sparrows). The arrow pattern may be pronounced weak or strong. Its extension also leads to the dark spotted crown (of grey-headed sparrows). A total of 48 variants of the feather pattern was found.

7. The ancestral pattern is found exclusively in a few species, i.e. a broad light transversal stripe. All species have this feather pattern on the belly. The dark patterns appear first in the crown feathers, then on the rest of the top side and also on the throat and brest.

8. The feather colour (e.g. the colour of beak and mantle) changes more quickly than the pattern. For this reason the pattern is more significant than the colour.

9. The analysis of pattern development and the occurrence of pattern variations in different parts of the plumage allows phylogenetic conclusions on a new arrangement of the species.

10. Sparrows originated in Africa. All groups, except the grey-headed sparrows, spread into Asia, some reaching Europe.

11. The results of the analysis are compared with the results of the synthesis of previous work by Summers-Smith (1988). It is important to consider the theoretical basis for the apparant differences in this study:

- the individual variation,
- the conformities and differences between males and females,
- the fact that all sparrows are programmed (i.e. phylogenetically determined) to use the same resources, therefore it is impossible to find fundamental oecological differences between species,
- the fact that nearly all species have the capacity to live near or within villages and towns,
- the fact that many species hybridize, so that the hybridization of Mediterranean sparrows is not a particularity of these species.
- *P. italiae* is unequivocally a brown-headed sparrow and not the result of hybridization. As a hybrid the taxa could never be a subspecies of one of the two parent species.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Literatur

Clement, P. (1994): Finches & Sparrows. 2d. Ed. (Christopher Helm, A. & C. Black) London.

Gebauer, A., M. Kaiser & J. Martens (1999): Neues über Schnee- und Erdsperlinge. – J. Orn. 140: 254.

Kummer, C. (1996): Philosophie der organischen Entwicklung. (W. Kohlhammer GmbH) Stuttgart.

Stephan, B. (1984): Zur individuellen Variabilität einiger *Passer*-Arten. – Mitt. Zool. Mus. Berlin 60, Suppl. Ann. Orn. 8, 89–96.

Stephan, B. (1986): Die Evolutionstheorie und der taxonomische Status des Italiensperlings. – Mitt. Zool. Mus. Berlin 62, Supp. Ann. Orn. 10, 25–68.

Stephan, B. (1999): Zur Taxonomie mediterraner Sperlinge der Gattung *Passer* – Probleme weiterhin aktuell: Hybridisation, *italiae, tingitanus*. – Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 75: 3–9.

Summers-Smith, J. D. (1988): The Sparrows. A study of the genus *Passer*. – (T. & AD. Poyser) Calton.

Prof. Dr. B. Stephan, Karl-Marx-Str. 21, D 15827 Blankenfelde

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 49

Autor(en)/Author(s): Stephan Burkhard

Artikel/Article: Die Arten der Familie Passeridae (Gattungen Montifringilla, Petronia, Passer) und ihre phylogenetischen Beziehungen 39-70