

Sexualverhalten und Fortpflanzungsfähigkeit eines wahrscheinlich gynandromorphen Hausrotschwanzes *Phoenicurus ochruros*

Martin Weggler

Sexual behaviour of a probable gynandromorphic Black Redstart *Phoenicurus ochruros*. – A case of probable gynandromorphism is reported for the Black Redstart. The bilateral gynandromorph was female coloured on the right side and male on the left. The gynandromorphic individual displayed normal male territorial and sexual behaviour. It apparently fathered five young, which fledged successfully. The cytotypic status of the bird remained undetermined. This observation of a plumage mosaic supports the hypothesis that delayed plumage maturation in the Black Redstart may be determined genetically rather than hormonally.

Key words: bilateral gynandromorphism, plumage mosaic, sexual behaviour, fertility, genetics of delayed plumage maturation, *Phoenicurus ochruros*.

Dr. Martin Weggler, c/o Orniplan AG, Wiedingstrasse 78, CH–8045 Zürich,
e-mail martin.weggler@orniplan.ch

Bei Spinnen- und Krebstieren, Insekten und Vögeln treten äusserst selten Individuen mit einem Mosaik aus männlichen und weiblichen Körperbereichen auf (Gill 1994, Dettner & Peters 2003). Das Phänomen ist auch beim Menschen bekannt (Grumbach et al. 2002). Es werden dafür die Begriffe Gynandromorphie, Hermaphroditismus, Intersexualität, Gemischtgeschlechtlichkeit oder Zwittertum verwendet. Bei gynandromorphen Individuen, so genannten Gynandern, sind die Körperpartien mit unterschiedlichem Geschlecht entweder mosaikartig oder lateral-halbseitig im bzw. über den Organismus verteilt (Laybourne 1967, Lowther 1977, Parish et al. 1987). Vogelzwitter sind praktisch immer bilateral gynandromorph und werden als Halbseitenzwitter bezeichnet. Eine Körperseite enthält die Ovarien. Sie ist anatomisch und morphologisch als ♀ ausgeprägt. Die andere Körperseite ist mit Hoden ausgestattet und nimmt Merkmale eines ♂ an (Kumerloeve 1954, 1987, Agate et al. 2003). In 85 % der bisher beschriebenen Fälle war bei Vögeln die linke Körperseite weiblich, die rechte männlich (Patten 1993). Diese Asymmetrie steht möglicherweise damit in Zusammenhang, dass bei Vögeln in der Regel nur das linke Ovar ausgebildet ist (Gill 1994).

Bilateral gynandromorphe Vogel-Individuen kennt man vor allem aus der Hühnerhaltung, Tauben- und Ziervogelzucht. Auffällig häufig scheint das Phänomen beim Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* aufzutreten (Kumerloeve 1987). Nach Kumerloeve (1987) gibt es von folgenden Arten der Westpalaearktis aber auch Beobachtungen oder Belege von gynandromorphen Wildvögeln: Krickente *Anas crecca*, Ringeltaube *Columba palumbus*, Eisvogel *Alcedo atthis*, Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus*, Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, Elster *Pica pica*, Rabenkrähe *Corvus corone*, Buchfink *Fringilla coelebs*, Bergfink *Fringilla montifringilla*, Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*, Gimpel und Haussperling *Passer domesticus*.

Es bleibt weiterhin unbekannt, welche Fehlentwicklung während der Embryogenese zu einem Gynander führt (Agate et al. 2003). Gill (1994) vermutet einen Fehler bei einer frühen mitotischen Zellteilung des Keimlings, bei der das Geschlechtschromosom in einer der beiden Tochterzellen «verloren» geht. Bei Vögeln wäre der Ausgangspunkt eine weibliche Keimzelle, denn aus heterogametischen Keimzellen entstehen bei Vögeln ♀ (Karyotyp WZ), aus homogametischen ♂ (Karyotyp ZZ; Marshall

Graves & Shetty 2001). Verliert eine Stammzelle in einem weiblichen Keimling nach oben beschriebenen Mechanismus das W-Chromosom, bilden sich anschliessend Gewebe und Organe unterschiedlichen Geschlechts in demselben Organismus aus. Allerdings darf die genetische Geschlechtsdifferenzierung nicht durch im Blut zirkulierende Hormone übersteuert werden (Jackie & Dow 1999). Hollander (1975) postulierte hingegen aufgrund der Genetik von Mosaikkleidern bei Haustauben *Columba livia* f. *domestica* als Ausgangspunkt von Gynandromorphie eine aberrante weibliche Eizelle. Diese wäre aufgrund eines Fehlers in der Meiose mit zwei haploiden Zellkernen statt nur einem ausgestattet. Haben die beiden Zellkerne einen unterschiedlichen Karyotyp (bei Vögeln W und Z) und verschmelzen beide bei der Befruchtung mit einem Spermium, kann ein gemischtgeschlechtlicher Embryo heranwachsen.

Welches Sexualverhalten Gynander zeigen und ob sie fortpflanzungsfähig sind, ist nur von einem einzigen Fall bekannt: Ein genetisch und anatomisch-histologisch genauestens untersuchter Gynander des Zebrafinks *Taeniopygia guttata* im Labor von Agate et al. (2003) unterschied sich im Verhalten nicht von einem normalen ♂. Aus den von ihm befruchteten Eiern schlüpften allerdings nie Junge. Der Gynander zeigte normale Spermienentwicklung in allen Stadien. Sein Samenleiter war aber missgebildet. Einen anekdotischen Hinweis liefert ferner Saussey (zit. in Kumerloeve 1987), wonach ein gynandromorph gefärbter, freilebender Gimpel mit einem ♀ verpaart gewesen sein soll. Im betreffenden Revier wurde ein Gimpel-Viererlege mit unbefruchteten Eiern gefunden.

In der vorliegenden Publikation beschreibe ich das Sexualverhalten und die Fortpflanzungsfähigkeit sowie das Aussehen eines wahrscheinlichen Hausrotschwanz-Gynanders im Freiland. Eine Folgerung hinsichtlich der Frage nach der genetischen bzw. hormonalen Determination der unterschiedlichen Kleingefiederfärbung bei männlichen Hausrotschwänzen im ersten Lebensjahr (Kleinschmidt 1907/08, Landmann 1996) wird daraus abgeleitet.

1. Beobachtung

1.1. Auftreten und Gefiedermerkmale

Am 7. April 2003 entdeckte ich einen sonderbar gefärbten, singenden Hausrotschwanz inmitten meines Untersuchungsgebiets in Jeizinen (Kanton Wallis) auf 1500 m ü.M. Auf den sofort erstellten, improvisierten Digitalaufnahmen durch das Fernrohr (Abb. 1a–c) erkennt man, was mir im Feld zunächst auffiel: Linksseitig bestimmte ich den Vogel als mehrjähriges Hausrotschwanz-♂ mit dem typisch weissen Flügelspiegel und der schwarzen Brust und Wange (Abb. 1a). Auf seiner rechten Seite war der Vogel hingegen als ♀ anzusprechen bzw. als einjähriges ♂ des braun-grauen Färbungstyps «*cairei*» (Landmann 1996) mit braunem Kopf und ohne Flügelspiegel (Abb. 1b). Auch auf der Bauchseite erkannte ich eine gemischtgeschlechtliche Gefiederfärbung (Abb. 1c): Die linke Bauchseite und Wange war schwarz gefärbt (Abb. 1c), die rechte Wange und der Kehlbereich waren hingegen deutlich braun-grau. Ein Kranz von schwarzen Konturfedern säumte auf der rechten, sonst weiblich gefärbten Körperseite die braune Kehle. Eine deutliche Trennlinie setzte sich auch im unteren Bauchbereich fort, wohl hervorgerufen durch verschieden intensive Dunkelfärbung auf der linken und rechten Bauchseite. Weder im Feld noch auf den Aufnahmen erkannte ich eine grau-weiße Kopfplatte, welche für ein mehrjähriges ♂ typisch wäre. Laterale Färbungsunterschiede auf dem Rücken notierte ich bei dieser Beobachtung nicht. Später wurde der Vogel auch von Barbara Hauser, Zunzgen, und Max Baumann, Arisdorf, beobachtet.

1.2. Mauserzustand, Alters- und Geschlechtsbestimmung

Erst am 14. Juni 2003 gelang mir schliesslich der Fang des Vogels beim Nestanflug, nachdem alle früheren Fangversuche mit Klangattrappen misslungen waren. Der Vogel erhielt die Ringnummer Sempach A63902 und den Farbringcode PAOS. Die biometrischen Daten der Handschwinge 8 (HS 8), der Flügelänge und des Tarsus zeigten keine bilateralen Asymmetrien ausserhalb der Messgenauigkeit von



Abb. 1. Verschiedene Ansichten desselben, wahrscheinlich bilateral gynandromorphen Hausrotschwanzes in Jeizinen VS (Aufnahmen vom 7. April 2003). (a) Die Gefiederfärbung auf der linken Körperseite entspricht einem adulten ♂ (>1,5-jährig) unter anderem mit dem deutlich weissen Flügelspiegel. (b) Das Gefieder auf der rechten Körperseite trägt Merkmale eines ♀ bzw. eines vorjährigen ♂ des braunen Gefiedertyps ohne weissen Flügelspiegel. (c) Die ventrale Ansicht zeigt eine Trennlinie zwischen rechter, hauptsächlich weiblich-braun, und linker, männlich-schwarz gefärbter Bauchseite.
 – Pictures of a probable bilateral gynandromorph Black Redstart recorded in Jeizinen (canton Valais) (7 April 2003, all pictures show the same individual). (a) Left side mainly like adult males of age 2+ with a conspicuous white wing patch and mainly black contour feathers on breast and chest, (b) left side similar to females or first year males dull brown without white wing patch, (c) ventral view shows demarcation line with black breast on the left side and mainly female-looking brown feathers on the right side.

im Feld lebend vermessenen Vögeln (HS 8: rechts 70 mm, links 70,5; Flügellänge: rechts: 89,0, links: 89,0; Tarsus rechts: 24,0, links 24,2, Schwarzfärbung auf dem Schaft der äussersten Steuerfeder: rechts 3,0, links 4,8). Die Abnutzung der Arm- und Handschwingen war auf beiden Flügeln etwa gleich. Es gab keinerlei Anzeichen, dass das Grossgefieder auf dem rechten Flügel oder der rechten Schwanzseite älter bzw. abgenutzt sein könnte als auf der linken. Ergänzend zu den Freilandbeobachtungen liess sich erkennen, dass der Vogel auf dem Rücken ein fleckig gemischtes, braun-schwarzes Gefieder aufwies ohne erkennbare bilateral verlaufende Trennlinie (Abb. 3, S. 150). Die Kopfplatte war einheitlich braun-grau.

Ich bestimmte den Vogel als mehrjähriges ♂ (Geburtsjahr 2001 oder früher). Der auffällig hervortretende Kloaken-Zapfen war neben dem auf einer Körperseite sichtbaren Flügelspiegel ein typisch männliches sekundäres Geschlechtsmerkmal (Andersson 1991). Samenleiter oder andere innere Geschlechtsmerkmale konnte ich nicht erkennen. Die Altersbestimmung erfolgte erstens aufgrund der Färbung des Schafts der äussersten Steuerfedern. Der Schaft der rechten bzw. linken Steuerfeder war

von aussen gemessen auf den ersten 3,0 bzw. 4,8 mm schwarz gefärbt. Zweitens fehlte in den grossen Armdecken eine Musergrenze. Letzteres Merkmal ist zu dieser Jahreszeit allerdings selten eindeutig erkennbar. Beide Merkmale zeichnen mehrjährige ♂ aus (Andersson 1991, Svensson 1992, Jenni & Winkler 1994, Weggler unpubl.).

1.3. Sexual- und Territorialverhalten

A63902/PAOS war ein normal fortpflanzungsfähiges ♂ mit typisch männlichem Sexualverhalten. Der Vogel zeigte andauernden arttypischen Gesang (Abb. 2) und bewachte sein zweijähriges ♀ mit der Ringkombination ASBB in der Vorlegephase konsequent («mate guarding»). Die Erstbrut des Paares umfasste 5 Eier und wurde im Eistadium ausgeraubt. Die Ersatzbrut enthielt ebenfalls 5 Eier; aus allen Eiern schlüpften Nestlinge und die Jungvögel flogen am 20. Juni aus. Das ♂ konnte bei Kontrollen am 13., 14. und 16. Juni mehrmals am Nest fütternd beobachtet werden. Es bestand somit kein Verdacht, dass die genetische Vaterschaft von der sozialen abgewichen wäre (Weggler 1997).

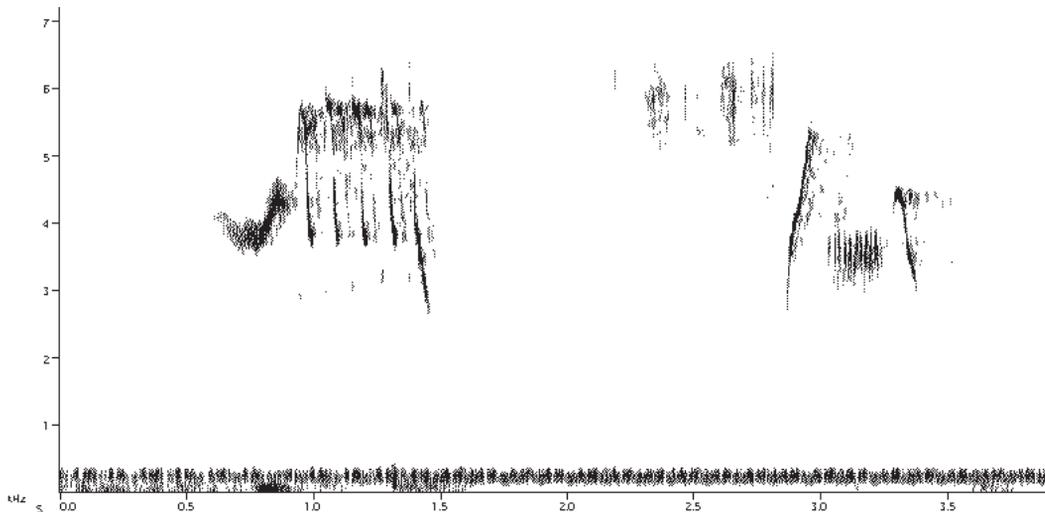


Abb. 2. Sonagramm des Territorialgesangs des wahrscheinlich gynandromorphen Hausrotschwanzes. Hintergrundrauschen im tiefen Frequenzbereich – *Sonagram of a territorial song of the probable gynandromorph Black Redstart. Background noise with low frequency.*

1.4. Schicksal und Vorgeschichte

Am 27. Juni 2003 beobachtete ich PAOS zum letzten Mal im Revier. Er fehlte auf allen weiteren Kontrollen (letzte Kontrolle im Juni 2004)

Im gleichen Territorium lebte im Vorjahr (2002) ein unberingt gebliebenes, vorjähriges ♂ des braunen Gefiedertyps «cairei». Auch dieses reagierte nie auf Klangattrappen und konnte auch mit anderen Tricks nicht gefangen und beringt werden. Aufgrund des übereinstimmenden Alterswechsels des Revierbesitzers von 2002 auf 2003 und der ausgeprägten Orts-treue der Brutvögel (Wegglер 2000) erscheint es wahrscheinlich, dass es sich bei dem gynandromorph gefärbten PAOS um dasselbe ♂ handelte, welches 2002 als braunes Vorjahres-♂ bereits das Revier besetzt hielt und bereits damals mit dem ♀ mit Farbringkombination ASBB verpaart war. Dieses Paar brütete 2002 zweimal erfolgreich. Bei beiden Bruten fütterte das ♂ die Jungen. Im Jahr 2002 fielen mir beim damals braun gefärbten Vorjahres-♂ keinerlei Besonderheiten auf.

2. Diskussion

Der beschriebene Fall eines gynandromorph gefärbten Hausrotschwanzes erweitert die bisherigen Freilandbeobachtungen von wahrscheinlichen Vogel-Gynandern (zusammengefasst in Kumerloeve 1987 und ergänzt in Patten 1993) um eine weitere Vogelart. Zudem zeigt die Aufzeichnung, dass ein derartiges Individuum sexuell als ♂ agiert und offenbar fertil sein kann. Die Interpretation bleibt allerdings spekulativ, weil die Gynandromorphie morphologisch-histologisch und genetisch nicht belegt ist.

Die Taxierung des beschriebenen Individuums als echten Gynander wird gestützt von der eindeutig gemischtgeschlechtlichen Ausprägung des Gefieders in allen Körperbereichen. Dies stimmt überein mit ähnlich dokumentierten Beispielen von Gynandromorphen, welche auch morphologisch-histologisch bestätigt worden sind, z.B. von Laybourne (1967) beim Abendkernbeisser *Hesperiphona vespertina* oder von Agate et al. (2003) beim Zebrafinken.

Abweichungen von einem perfekten bilateralen Zwittertum, wie sie im vorliegenden Fall auf dem Rücken und dem Bauch des wahrscheinlichen Gynanders beobachtet wurden, traten auch beim Zebrafinken von Agate et al. (2003) auf. Die beobachtete rechts/links-Verteilung der männlich bzw. weiblich geprägten Körperpartien ist bei Gynandern selten, aber nicht ausgeschlossen (Patten 1993). Das männliche Sexualverhalten stimmt überein mit der Beobachtung von Agate et al. (2003) bzw. Saussey (zit. in Kumerloeve 1987), hingegen war der beschriebene Hausrotschwanz-Gynander offenbar voll fortpflanzungsfähig unter der Annahme, dass die genetische Vaterschaft mit der sozialen übereinstimmte.

Nachweise von unterschiedlichen Geschlechtsmerkmalen im ganzen Körpergefieder gibt es bei karyotypisch normalen Vögeln nicht. Auch das Phänomen «Patchwork-Gefieder», «sektorielles Mosaik» oder «Halbseitenmosaik», welches für die Haustaube (Hollander 1975) und das Haushuhn *Gallus gallus* f. *domestica* (Cock 1954) beschrieben ist, kommt als Erklärung für den hier beschriebenen Hausrotschwanz nicht in Frage. Bei diesen Phänomenen tritt ein polymorphes Gefiedermerkmal auf der linken und rechten Körperseite in einer anderen Variante (Morphe) auf. Embryonale Ursache dafür ist entweder eine aberrante Eizelle mit zwei, in diesem Fall gleichgeschlechtlichen Zellkernen (engl. «bipaternity») oder eine Spontanmutation in einer Stammzelle (Hollander 1975). Das Gefiedermerkmal «weisser Flügelspiegel» beim Hausrotschwanz ist hingegen ein reiner Alterspolymorphismus (Landmann 1996). Individuen gleichen Alters zeigen an dieser Körperstelle nie verschiedene Kleider (seltene Ausnahmen vgl. unten). Deshalb kann der beschriebene Fall nicht dem Phänomen «Patchwork-Gefieder» zugeordnet werden.

Als alternative Erklärung für die Ursache des beobachteten Gefiederkleids käme ein halbseitig fehlerhafter bzw. asymmetrischer Mauserverlauf im ganzen Körpergefieder eines karyotypisch normalen ZZ-♂ in Frage. Mindestens drei Möglichkeiten sind denkbar: Entgegen meiner Altersbestimmung hätte es sich beim vermuteten Gynander um einen Jährling ge-



Abb. 3. Die Rückenzeichnung des bilateral gynandromorph gefärbten Hausrotschwanzes bestand aus einem fleckigen Mosaik von männlicher und weiblicher Ausprägung. Erkennbar ferner die links und rechts unterschiedliche Färbung des Flügelspiegels. Aufnahme vom 14. Juni 2003. – *Dorsal view of a probable gynandromorph Black Redstart revealing a mosaic of female and male coloration. Lateral difference in wing patch coloration is also visible (14 June 2003).*

handelt. Dieser hätte bei der Jugendmauser im Spätsommer des ersten Kalenderjahrs auf der ganzen linken Körperseite vorzeitig wesentliche Teile des Grossgefieders im Flügel vermausert und bereits Merkmale von mehrjährigen Adult-♂ linksseitig im Bauchbereich sowie mosaikartig auf dem Rücken ausgebildet. Eine akzelerierte Mauser im ersten Kalenderjahr ist von den inneren Armschwingen (Schirmfedern) bekannt (Nicolai 1992). Nicolai (1992) beschreibt fünf Sonderfälle von einspiegeligen Jährlingen aus einer Stichprobe von rund 500 Jährlingen. Diese Asymmetrien beschränkten sich aber offenbar immer auf den Flügelspiegel, und eine mögliche Verwechslung der einspiegeligen Jährlinge mit Gynandern diskutiert Nicolai (1992) nicht. Die zweite und dritte Erklärungsmöglichkeit stünde im Einklang mit meiner Altersbestimmung als Adultvogel von mindestens 1,5 Jahren: Bei der zweiten Variante hätte der Vogel bei der ersten Vollmauser im Herbst des zweiten Lebensjahrs nur linksseitig das Gefieder vermausert, wodurch rechtsseitig noch das «alte» Jährlingskleid fortbestanden hätte. Gegen diese Erklärung spricht die links- und rechtsseitig analoge Abnutzung des Gefieders. Dritte Variante: Der beobachtete Vo-

gel hätte rechtsseitig bei der Vollmauser weiblich-braune Konturfedern und Armschwingen ohne weiss an der Aussenfahne entwickelt. Eine Spontanmutation bei Stammzellen, die zu rechtsseitigen, federbildenden Epidermiszellen differenzierten, hätte dazu führen können.

Die gesicherten Erkenntnisse, die sich aus der geschilderten Beobachtung ableiten lassen, bleiben aufgrund des Fehlens genetischer Nachweise weit hinter den möglichen zurück. Für eine aufschlussreiche genetische Geschlechtsbestimmung verschiedener Gewebe und Organe hätte der Vogel unter Laborbedingungen getötet, die Gewebe sofort präpariert und später untersucht werden müssen (vgl. Prozeduren in Agate et al. 2003). Ein dauerhaftes Einfangen des Vogels hätte es zudem erlaubt, zukünftige Mauserabläufe zu untersuchen. Ich unterliess dies, weil ein Einfangen des Vogels unvereinbar gewesen wäre mit dem primären Forschungsziel (Messung des Lebenszeit-Fortpflanzungserfolgs) und den Bestimmungen in der Beringerbewilligung. Die Entnahme von Federproben der Körperpartien mit unterschiedlicher Gefiederausprägung hätte unter bestimmten Voraussetzungen (genügend Federmaterial, keine Mauserfedern) genügt, um

die karyotypische Geschlechtsbestimmung der verschiedengeschlechtlich gefärbten Körperteile mit modernen molekularen Methoden vorzunehmen (Griffiths et al. 1998). Ich versäumte leider diese Gelegenheit, weil mir die potenzielle Bedeutung des Funds zum Fangzeitpunkt nicht vollständig bewusst war.

Generell gilt eine mosaikartige Merkmalsausprägung bei Gynandromorphen als Nachweis dafür, dass das entsprechende Merkmal, d.h. im vorliegenden Fall die Kleingefiederfärbung braun vs. schwarz, genetisch determiniert ist (Gill 1994, Agate et al. 2003). Folglich unterliegt dieses Merkmal evolutiv der Selektion. Landmann (1996) postulierte hingegen, dass ♂ im ersten Lebensjahr je nach Hormonausstattung bei der Jugendmauser im ersten Spätsommer ein braunes, «weibliches», oder schwarzes, «männliches» Kleingefieder ausbilden («cairei» vs. «paradoxus»-Morphe, Kleinschmidt 1907/08, Nicolai 1992). Nur jene ♂ wären demnach bereits im ersten Lebensjahr schwarz, die während der Jugendmauser in einem physiologisch guten Zustand sind («moult constraint» Hypothese, Rohwer & Butcher 1988). Der beschriebene Fall widerspricht dieser Hypothese, da die Ausprägung der beiden Färbungsalternativen braun vs. schwarz im Kleingefieder offensichtlich genetisch determiniert ist. Sie stützt somit die Alternativhypothese, dass die unterschiedlichen Färbungstypen bei ♂ im ersten Lebensjahr (verspätete Gefiederreifung) aufgrund unterschiedlicher genetischer Veranlagungen auftreten.

Dank. Dr. Barbara Gautschi, ECOGENICS GmbH, Dr. Marianne Klug und Dr. Heinrich Wolf danke ich für wertvolle Anregungen.

Zusammenfassung

Ein Fall wahrscheinlicher Gynandromorphie wird für einen Hausrotschwanz beschrieben. Der bilateral gynandromorphe Hausrotschwanz war linksseitig männlich und rechtsseitig weiblich gefärbt. Das gynandromorphe gefärbte Individuum zeigte männliches Territorial- und Sexualverhalten und war offenbar fortpflanzungsfähig, denn es fütterte im Jahr 2003 in Jeizinen (Kanton Wallis) Junge, welche erfolgreich ausflogen. Der karyotypische Status des Vogels blieb unbestimmt. Aus der bilateral unterschiedlichen Ge-

fiederausprägung kann abgeleitet werden, dass die verspätete Gefiederreifung bei männlichen Hausrotschwänzen wohl zur Hauptsache genetisch und nicht hormonell determiniert wird.

Literatur

- AGATE, R. J., W. GRISHAM, J. WADE, S. MANN, J. WINGFIELD, C. SCHANEN, A. PALOTIE & A. P. ARNOLD (2003): Neural, not gonadal, origin of brain sex differences in a gynandromorphic finch. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 4873–4878.
- ANDERSSON, M. (1991): Sexing and ageing of Black Redstarts *Phoenicurus ochruros*. *Ornis Svecica* 1: 53–55. (schwed. mit engl. Summary)
- COCK, E. G. (1954): Half-and-half mosaics in the fowl. *J. Genetics* 53: 51–80.
- DETTNER, K. & W. PETERS (2003): Lehrbuch der Entomologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- GILL, F. (1994): Ornithology. Freeman, New York.
- GRIFFITHS, R., M. C. DOUBLE, K. ORR & R. J. G. DAWSON (1998): A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecol.* 7: 1071–1075.
- GRUMBACH, M. M., I. A. HUGHES & F. A. CONTE (2002): Disorders of sex differentiation. S. 842–1000 in: P. R. LARSEN, H. M. KRONENBERG, S. MELMED & K. S. POLONSKY (eds): Williams textbook of endocrinology. Saunders, Philadelphia.
- HOLLANDER, W. F. (1975): Sectorial mosaics in the Domestic Pigeon: 25 more years. *J. Heredity* 66: 177–202.
- JACKIE, J. M. & J. A. T. DOW (1999): The dictionary of cell & molecular biology. Academic Press, London.
- JENNI, L. & R. WINKLER (1994): Moult and ageing of European passerines. Academic press, London.
- KLEINSCHMIDT, O. (1907/08): Berajah-Zoographia infinita: *Erithacus domesticus*. Leipzig.
- KUMERLOEVE, H. (1954): On gynandromorphism in birds. *Emu* 54: 71–72. – (1987): Le gynandromorphisme chez les oiseaux – récapitulation des données connues. *Alauda* 55: 1–9.
- LANDMANN, A. (1996): Der Hausrotschwanz. Vom Fels zum Wolkenkratzer – Evolutionsbiologie eines Gebirgsvogels. Aula, Wiesbaden.
- LAYBOURNE, R. C. (1967): Bilateral gynandromorphism in an Evening Grosbeak. *Auk* 84: 267–272.
- LOWTHER, P. E. (1977): Bilateral size dimorphism in House Sparrow gynandromorphs. *Auk* 94: 377–380.
- MARSHALL GRAVES, J. A. & S. SHETTY (2001): Sex from W to Z: evolution of vertebrate sex chromosomes and sex determining genes. *J. Exp. Zool.* 290: 449–462.
- NICOLAI, B. (1992): Quantitative Untersuchungen zum Polymorphismus der Gefiederfärbung beim Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*). *Anz. Ver. Thüring. Ornithol.* 1: 65–72.
- PARISH, J. R., J. STODDARD & C. M. WHITE (1987):

- Sexually mosaic plumage in a female American Kestrel. *Condor* 89: 911–913.
- PATTEN, M. A. (1993): A probable gynandromorphic Black-throated Blue Warbler. *Wilson Bull.* 105: 695–698.
- ROHWER, S. & G. S. BUTCHER (1988): Winter vs summer explanations of delayed plumage maturation in temperate passerine birds. *Amer. Naturalist* 115: 400–437.
- SVENSSON, L. (1992): Identification guide to European passerines. 4th ed. Stockholm.
- WEGGLER, M. (1997): Age-related reproductive success and the function of delayed plumage maturation in male Black Redstarts *Phoenicurus ochruros*. Diss. Univ. Zürich 1997. – (2000): Reproductive consequences of autumnal singing in Black Redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *Auk* 117: 65–73.
- Manuskript eingegangen 17. August 2004*
Bereinigte Fassung angenommen 17. April 2005