

Schuster, S. (1968): Ornithologische Beobachtungen im Ebrodelta im Winter 1966/67 Vogelwelt, Beih. 2: 73–77. • Schütz, E. (1959): Die Vogelwelt des Südkaspischen Tieflandes. Stuttgart. • Schütz, E., & W. Meise (1968): Zum Begriff des Teilziehers. Vogelwarte 24: 213–217. • Schütz, E., ed. (1971): Grundriß der Vogelzugskunde. Berlin/Hamburg. • Simeonov, S. A. (1970): Über die Verbreitung mediterraner Vogelarten in Bulgarien. Vogelwelt 91: 59–67. • Simon, A., & U. Simon (1970): Ein Beitrag zur Avifauna Korsikas. Monticola 2 (24): 77–88. • Slagg, A. J. (1968): 1968 Bird Report. Cyprus Orn. Soc. • Smith, K. D. (1938): Notes on Corsican Birds. Ibis 2/14: 345–346. • Smulders, B. J. (1967): Waarneming van een Zwartkoprietzanger (*Lusciniola melanopogon*) bij Westkapelle. Limosa 40: 145–147. • Sorci, G., B. Massa & G. Cangialosi (1972): Osservazioni e catture interessanti in Sicilia. Riv. ital. orn., Sec. Ser.: 42: 232–247. • Stresemann, E. (1943a): Zum Winteraufenthalt von *Lusciniola melanopogon*. Orn. Monatsber. 51: 44. • Ders. (1943b): Überblick über die Vögel Kretas und den Vogelzug in der Aegaeis. J. Orn. 91: 448–514. • Ders. (1943c): Die Brutvögel des Sees von Lentini, Sizilien. Orn. Monatsber. 51: 116–122. • Ders. (1956): Bausteine zu einer Ornithologie von Kreta. J. Orn. 97: 44–72. • Teichert, P. (1964): Nachweis des Tamariskensängers im Tessin. Orn. Beob. 61: 69–70. • Terrasse, J.-F., M. Terrasse & M. Brosselin (1969): Avifaune d'un lac des Balkans: Mikra Prespa (Grèce). L'Oiseau 39: 185–201. • Ticehurst, C. B. (1922): The Birds of Sind. Ibis 4/11: 526–572, 602–662. • Ders. (1926): The Birds of British Baluchistan. Part I. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 31 (3): 687–711. • Ticehurst, C. B., P. A. Buxton & R. E. Cheesman (1923): The Birds of Mesopotamia. Part II. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 28: 381–427. • Tristram, H. B. (1867): On the Ornithology of Palestine. Ibis 3/9: 73–97. • Vaurie, Ch. (1959): The Birds of the Palaearctic Fauna. Passeriformes. London. • Vasiliu, C., & L. Rodewald (1940): Pasarile din Romania. Bukarest. • Vasiliu, C. (1968): Systema Avium Romaniae. Alauda 120 pp. Paris. • Vittery, A., R. F. Porter & J. E. Squire (1971): Check List of the Birds of Turkey. Orn. Soc. Turkey. London. • Vittery, A., J. E. Squire & R. F. Porter (1972): Bird Report No. 2, 1968–1969. Orn. Soc. Turkey. London. • Voous, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg/Berlin. • Walter, H. (1943): Die Vegetation Osteuropas. Berlin. • Whistler, H. (1922): The Birds of Jhang District, S.W. Punjab. Part I, Passerine Birds. Ibis 4/11: 259–309. • Williamson, K. (1963): Identification for Ringers. 1, The Genera *Cettia*, *Locustella*, *Acrocephalus* and *Hippolais*. Oxford. • Zahavi, A. (1957): The breeding birds of the Huleh swamp and lake (Northern Israel). Ibis 99: 600–607. • Zangheri, P. (1935): Fauna di Romagna. Uccelli. Riv. ital. orn., Sec. Ser. 5: 177–191. • Zimmermann, R. (1944): Beiträge zur Kenntnis der Vogelwelt des Neusiedler Seegebietes. Ann. Nat.-hist. Mus. Wien 54: 1–272. • Zingel, D. (1971): Winterbeobachtungen auf Mallorca. Orn. Mitt. 23: 207–213. • Zink, G. (im Druck): Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell, 7761 Möggingen, Am Schloßberg.

Die Vogelwarte 27, 1973: 39–50

## Winkelkompensation bei Zwergwachteln (*Excalfactoria chinensis*)

Von Friedrich Wilhelm Merkel und Kriemhild Fischer-Klein

### 1. Einleitung

Ein Tier, das beim Durchlaufen eines nach außen visuell abgeschirmten Ganges gezwungen wird, seine anfängliche Bewegungsrichtung zu ändern, kann diese beim Verlassen des Ganges wenigstens ungefähr wieder aufnehmen. Es mißt dabei wahrscheinlich mittels seiner eigenen Körperbewegungen (kinästhetisch) den aufzuwundenen Ablenkungswinkel und speichert den Wert, bis es wieder den alten Kurs durch eine Gegendrehung einschlagen kann. Eine exogene Rauminformation bestimmt so den Bewegungsablauf, der registriert und gespeichert wird, bis die Möglichkeit gegeben ist, — nun endogen gesteuert — das Ausmaß der Gegendrehung mehr oder weniger vollkommen zu bestimmen (JANDER 1970). BARNWELL (1965) beschrieb diese

Fähigkeit bei dem Tausendfüßler *Trigoniulus lumbriacus* als „Angle sense“, BURGER (1971) bei *Schizophyllum sabulosum* als „Gegenwendung“, SCHÄFER (1972) bei dem Chilopoden *Lithobius forficatus* als „Reverse turning“

In Anbetracht der vielen offenen Fragen bei der Zugorientierung und dem Heimfindervermögen erschien es wichtig, zu untersuchen, ob auch Vögel eine solche Fähigkeit der Winkelkompensation besitzen. Die von BARNWELL (1965), BURGER (1971) und SCHÄFER (1972) für ihre Myriapoden benutzte Apparatur eignete sich zur Weiterentwicklung für Vögel – allerdings für „Laufvögel“ –. Die Chinesische Zwergwachtel erwies sich dabei als sehr brauchbarer Versuchsvogel.

## 2. Methode

Die Versuchsapparatur besteht aus einer 12eckigen Arena ( $\phi = 105$  cm), die durch Falltüren (alle  $30^\circ$ ) mit einem sie umgebenden Laufgang ( $10 \times 10$  cm) verbunden ist. Arena und Laufgang sind mit einer lichtdurchlässigen, aber undurchsichtigen Folie bespannt. Die Außenwand des Arenaulaufganges hat 4 Falltüren (alle  $90^\circ$ ).

In der Mitte der Arena endet ein von außen herangeführter, fest eingebauter Laufgang, an den weitere, verschieden lange Gänge gerade oder unter bestimmten Winkeln angestellt werden können. Auch diese Gänge ( $10 \times 10$  cm) sind mit der schon erwähnten Folie bespannt. Die Arena wird mit einer zentriert über ihr aufgehängenen 100-W-Lampe gleichmäßig ausgeleuchtet. Kurz vor dem Ende des zuführenden Laufganges (Gx) ist am Boden ein Stempelkissen angebracht, auf dem sich ein darüberlaufendes Versuchstier die Zehenunterseiten färbt und beim Betreten der Arena Fußabdrücke auf dem den Arenaboden bedeckenden Fließpapier hinterläßt. Die einzelnen Laufgangteile werden vom Startpunkt (außen) nacheinander von Abwinkelung  $\alpha_1$  zu Abwinkelung  $\alpha_2$  mit  $G_1, G_2, G_3 - G_x$  benannt, wobei  $G_x$  immer der letzte Teil ist, der vom Arenarand zu deren Mitte führt.

Die Durchführung der Versuchsläufe erfolgt von dem an den Startpunkt des Gangsystems angesetzten Wohnkäfig aus. Das Versuchstier wird – ohne gefangen zu werden – direkt in  $G_1$  hineingetrieben, was nach einiger Dressurzeit ohne Schwierigkeiten gelingt. Ist die Wachtel erst einmal in  $G_1$  verschwunden, erscheint sie nach Durchlaufen des jeweilig dargebotenen Gangsystems schnell in der Arena. Die Tiere lernen es nach einiger Zeit, durch eine der 12 während des Tests immer offenen Türen in den Außengang und von da durch eine von 4 Türen, die gerade offen ist, in einen an diese angestellten „Auffangwohnkäfig“ zu gelangen. In ihm bleibt der Vogel bis zum nächsten Versuch, der unter geänderten Bedingungen stattfindet, wobei vor allem der „Auffangwohnkäfig“ an einer anderen Außentür steht. Die 12 Türen der Arena können gleichzeitig geschlossen werden, wenn die Gefahr besteht, daß der Vogel vom Außengang her in die Arena zurückläuft.

Gemessen wird die spontane Anfangsorientierung, d. h. der Winkel  $\beta$ , den die ersten 3 Zehenabdrücke („footprints“) zur  $0^\circ$ - bzw.  $360^\circ$ -Richtung bilden, die durch die gedachte Verlängerung von  $G_x$  gegeben ist. Jedes Tier wurde einzeln und in größeren Zeitabständen getestet, so daß jeder Lauf als unabhängiger Einzellauf gewertet werden kann, eine Vorbedingung für die Anwendung des RAYLEIGH-Tests, den wir zur Berechnung der Länge  $a$  des mittleren Vektors der Einzelläufe während einer bestimmten Testbedingung benutzen. Mit dem WATSON-WILLIAMS-Test wird dort, wo Überschneidungen vorkommen, der Unterschied von Mittelrichtungen nachgewiesen (vgl. hierzu BATSCHELET 1965).

## 3. Ergebnisse

Zur Prüfung der Frage, ob Zwergwachteln ein Winkelkompensationsvermögen besitzen, führten wir zunächst drei Versuchsserien (Tabelle 1, Serie 1–3) durch, in denen die Tiere zunächst durch 3 verschiedene Gangsysteme von je 1 m Länge ge-

## Reaktionswinkel

A	B	GL	der Einzeltiere						aller Tiere		
			weiß	grün	gelb	blau	rot	schwarz	W	n	a
1 Abb. 1	0°	G <sub>1</sub> = 50	n = 50 - 1° a = 0,97	n = 50 + 7° a = 0,98	n = 50 + 6° a = 0,98	n = 50 + 2° a = 0,97	n = 20 + 18° a = 0,97	n = 10 + 4° a = 0,99	+ 2°	230	0,97
		G <sub>2</sub> = 50									
2	+ 60°	G <sub>1</sub> = 50	n = 50 - 36° a = 0,96	n = 50 - 29° a = 0,97	n = 50 - 39° a = 0,97	n = 50 - 33° a = 0,98		n = 50 + 26° a = 0,90	- 28°	250	0,91
		G <sub>2</sub> = 50									
3	- 60°	G <sub>1</sub> = 50	n = 50 + 25° a = 0,98	n = 50 + 19° a = 0,97	n = 50 + 20° a = 0,96	n = 50 + 24° a = 0,97			+ 22°	200	0,97
		G <sub>2</sub> = 50									
4 Abb. 2	+ 15°	G <sub>1</sub> = 100	n = 25 - 15° a = 0,97	n = 25 - 16° a = 0,94	n = 25 - 7° a = 0,98	n = 25 - 21° a = 0,98			- 15°	100	0,96
		G <sub>2</sub> = 50									
5	- 60°	G <sub>1</sub> = 100	n = 25 - 3° a = 0,97	n = 25 - 5° a = 0,97	n = 25 - 6° a = 0,98	n = 25 - 12° a = 0,97			- 7°	100	0,97
		G <sub>2</sub> = 100									
		G <sub>3</sub> = 50									
6 Abb. 3	- 60°	G <sub>1</sub> = 100	n = 20 + 21° a = 0,96	n = 20 + 25° a = 0,99					+ 23°	40	0,98
		G <sub>2</sub> = 100									
		G <sub>3</sub> = 50									
7	0°	G <sub>1</sub> = 100	n = 25 - 2° a = 0,98	n = 25 - 6° a = 0,97	n = 25 0° a = 0,97	n = 25 - 8° a = 0,95	n = 50 - 2° a = 0,97	n = 50 + 1° a = 0,97	- 1°	200	0,97
		G <sub>2</sub> = 50									
8	+ 60°	G <sub>1</sub> = 100	n = 50 + 15° a = 0,90	n = 50 - 18° a = 0,85	n = 50 - 31° a = 0,95	n = 50 - 45° a = 0,95			- 24°	200	0,84
		G <sub>2</sub> = 50									
9 Abb. 4	- 60°	G <sub>1</sub> = 100	n = 50 + 42° a = 0,97	n = 50 + 52° a = 0,98	n = 50 + 29° a = 0,90	n = 50 + 50° a = 0,97		n = 24 + 44° a = 0,98	+ 43°	224	0,95
		G <sub>2</sub> = 50									
10	+ 60°	G <sub>1</sub> = 100	n = 50 - 27° a = 0,84	n = 50 - 47° a = 0,96	n = 50 - 16° a = 0,91	n = 50 - 45° a = 0,98			- 34°	200	0,90
		G <sub>2</sub> = 200									

Tabelle 1. Übersicht über die durchgeführten Versuchserien und ihre Resultate: A = Nr. der Versuchserie und Hinweis auf die Abbildungen, B = Größe des Ablenkungswinkels, GL = Länge der Laufgangabschnitte, W = Mittelrichtung, n = Zahl der Läufe, a = Maß der Konzentration um die errechnete Mittelrichtung, a variiert zwischen 0 und 1, je größer a ist, desto besser sind die Meßwerte ausgerichtet. Für p = 0,01 muß bei n = 10 a 0,66, bei n = 50 a 0,3 sein.

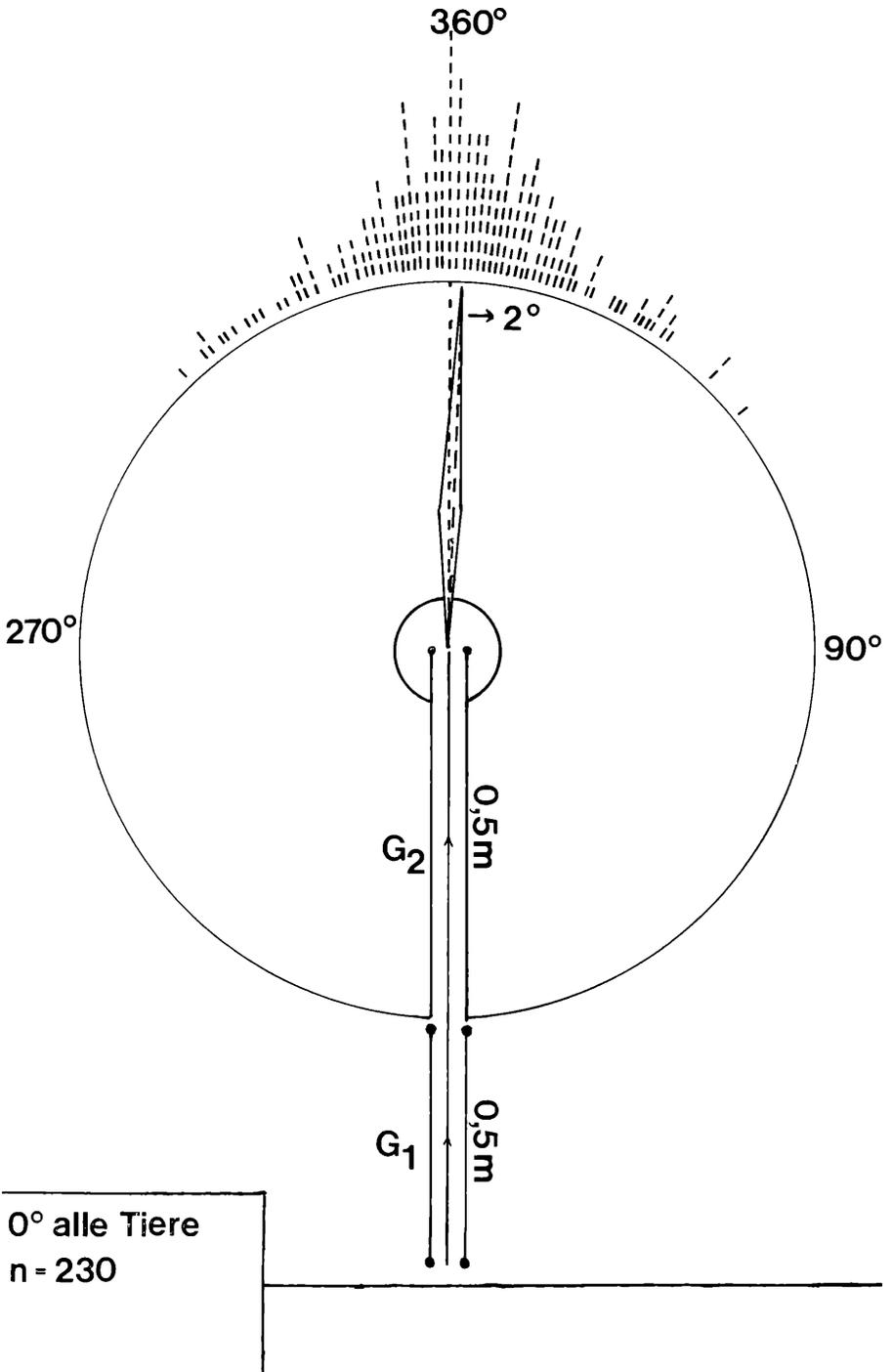
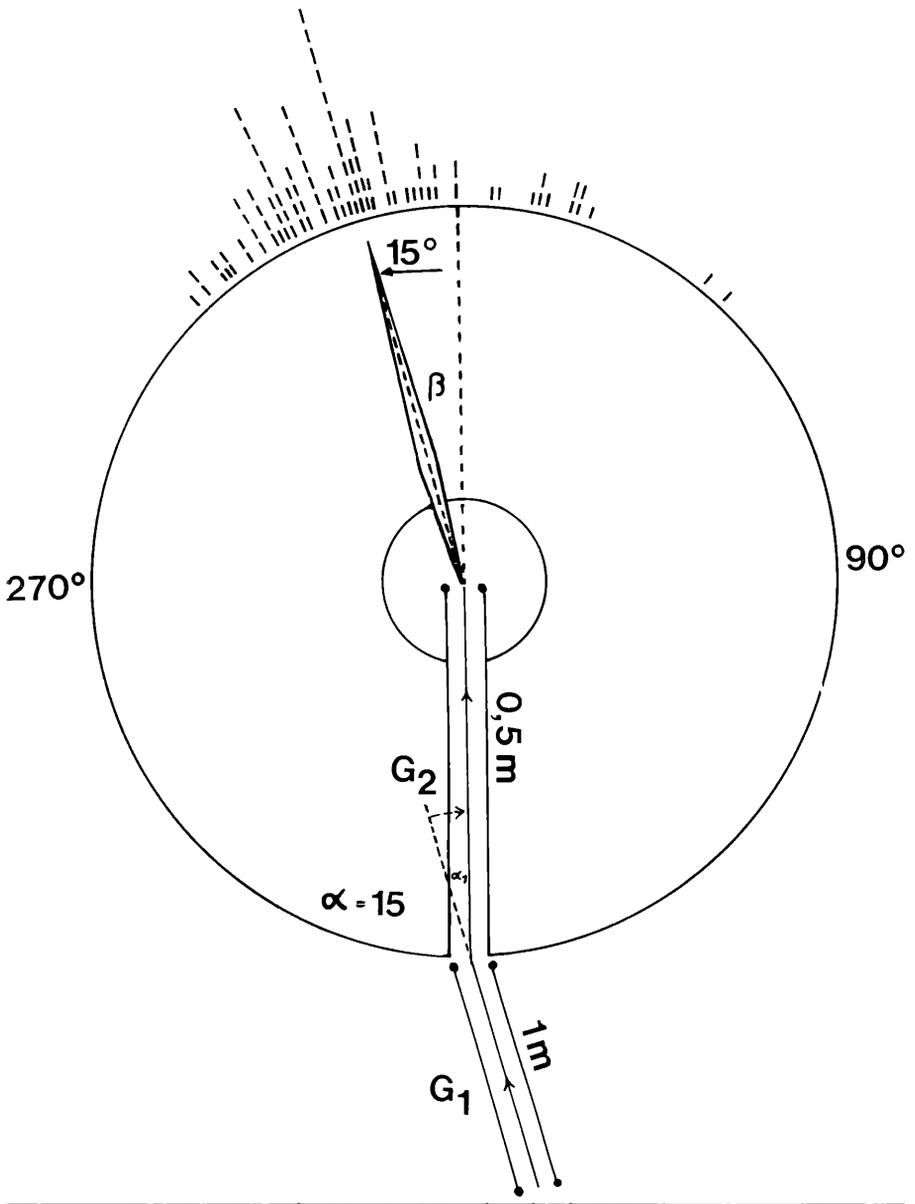


Abb. 1. Der Mittelwinkel errechnet aus den spontanen Laufrichtungen der Wachteln in der Arena nach Verlassen eines geraden Laufganges  $G_1 = 0,5 \text{ m} + G_2 = 0,5 \text{ m}$ . Serie 1



**+ 15° alle Tiere**

**n=100**

Abb.2. Wie Abb. 1, aber nach Verlassen eines Gangsystems mit einer zwischen  $G_1 = 1\text{ m}$  und  $G_2 = 0,5\text{ m}$  eingeschalteten Richtungsänderung um  $\alpha = 15^\circ$  nach rechts. Serie 4.

schickt wurden. Die erste Versuchsserie war als Kontrolle gedacht und hatte einen zweiteiligen geraden Gang ( $G_1 + G_2$ ). Bei dem in der zweiten Versuchsserie benutzten Gangsystem folgte auf einen 50 cm langen Anfangsgang ( $G_1$ ) ein um  $60^\circ$  nach rechts ( $+60^\circ$ ) abgewinkelter Gang ( $G_2$ ) von ebenfalls 50 cm Länge, durch den die Wachtel dann die Arena erreichte. In der dritten Serie mußte die Wachtel nach  $G_1$  (50 cm) um  $60^\circ$  nach links ( $-60^\circ$ ) abbiegen. Auch hier hatte der Endgang ( $G_2$ ) eine Länge von 50 cm. In der Kontrollserie ergab sich für alle 6 Wachteln bei 230 Läufen für die gewählte Richtung ein mittlerer Vektor von  $2^\circ$  nach rechts. Sie liefen also in der Richtung weiter, in die sie der Endgang  $G_2$  wies. Wie die Tabelle 1,1 und Abb. 1 zeigen, variieren die Reaktionswinkel der Einzeltiere von  $-1^\circ$  bis  $+18^\circ$ . Die Konzentration  $a$  um den Mittelvektor ist sowohl bei den Einzeltieren als auch bei der Summe der Läufe aller Tiere hoch gesichert. In den Serien 2 und 3 werden die Ablenkungswinkel von  $60^\circ$  rechts (+) und  $60^\circ$  links (-) mit Gegendrehungen von  $-28^\circ$  bzw.  $+22^\circ$  beantwortet.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß auch bei Wachteln die schon bei vielen anderen Tiergruppen nachgewiesene Gegendrehung nach erzwungener Richtungsänderung auftritt, die den Besitz eines Winkelkompensationsvermögens anzeigt. Bei einer Ablenkung von  $60^\circ$  und einer Ganglänge von insgesamt 1 m ( $G_1$  und  $G_2$  je 0,50 m) beträgt die Gegendrehung etwa die knappe Hälfte der im Laufgange aufgezwungenen Ablenkung von der Anfangsrichtung.

Um eine Vorstellung zu bekommen, wie klein die Ablenkung von der Laufrichtung sein kann, um noch durch eine Gegendrehung beantwortet zu werden, schickten wir unsere Wachteln durch ein Gangsystem (Serie 4), das bei einem Anfangsgang ( $G_1$ ) von 1 m und einem Endgang ( $G_2$ ) von 50 cm einen Ablenkungswinkel von  $15^\circ$  nach rechts zeigte. Wie Tabelle 1 u. Abb. 2 ausweisen, wurde dieser Winkel wesentlich besser beantwortet als ein größerer Ablenkungswinkel ( $60^\circ$ ). Mit dem WATSON-WILLIAMS-Test wurde ermittelt, daß sich die Gegendrehung von  $0-15^\circ$  signifikant von der  $-1^\circ$ -Gegendrehung der Serie 7 unterscheidet.

In zwei weiteren Versuchsserien 5 und 6 wollten wir feststellen, ob die Wachteln gegensinnige Winkel verrechnen können. In der Versuchsserie 5 leiteten wir sie nach einem Anfangsgang  $G_1$  von 1 m Länge um  $-60^\circ$  nach links und dann wieder nach 1 m Lauf durch  $G_2$  um  $+60^\circ$  nach rechts. Am Schluß durchliefen sie den 0,5 m langen Endgang  $G_3$  und behielten dessen Richtung mit einem mittleren Fehler von  $-7^\circ$  bei. Der WATSON-WILLIAMS-Test erwies, daß zwischen den Reaktionswinkeln der Serie 7 mit dem Ablenkungswinkel  $0^\circ$  und der Serie 5 mit den Ablenkungswinkeln ( $-60^\circ + 60^\circ = 0^\circ$ ) kein signifikanter Unterschied besteht.

In der Versuchsserie 6 variierten wir die Serie 5 bei gleichen Laufganglängen insofern, als der 2. Ablenkungswinkel jetzt nur  $+30^\circ$  nach rechts betrug. Die hier untersuchten Wachteln „weiß“ und „grün“ antworteten spontan mit Gegendrehungen von  $+21^\circ$  und  $+25^\circ$  nach rechts und verrechneten so sichtlich die beiden gegensinnigen Ablenkungswinkel (Abb. 3).

Die Versuchsserie 7 ist bei Verlängerung von  $G_1$  auf 1 m (im Vergleich zu Serie 1 mit  $G_1 = 0,50$  m) eine zweite Kontrollserie mit geradem Laufgang, der von den Wachteln mit einer Mittelrichtung von  $-1^\circ$  beantwortet wurde. Diese und die weiteren Serien 8–10 sollten der Beantwortung der Frage dienen, ob sich die Länge der Laufgänge auf die Reaktionswinkel auswirkt. SCHÄFER (1972) fand, daß bei *Lithobius forficatus* eine Verlängerung der Laufstrecke  $G_2$  zwischen Ablenkung und Korridorausgang die Reaktion abschwächt, während eine Änderung von  $G_1$  keinen Einfluß hat. Bei den Wachteln hat jedoch eine Verlängerung von  $G_1$  von 0,50 m auf 1 m bei einem Ablenkungswinkel von  $-60^\circ$  (links) eine deutliche Vergrößerung des Reaktionswinkels zur Folge (Abb. 4). Die Gegendrehung nach links, als Reaktion auf einen Ablenkungswinkel von  $+60^\circ$ , ergibt bei gleicher Ganglänge jedoch wider-

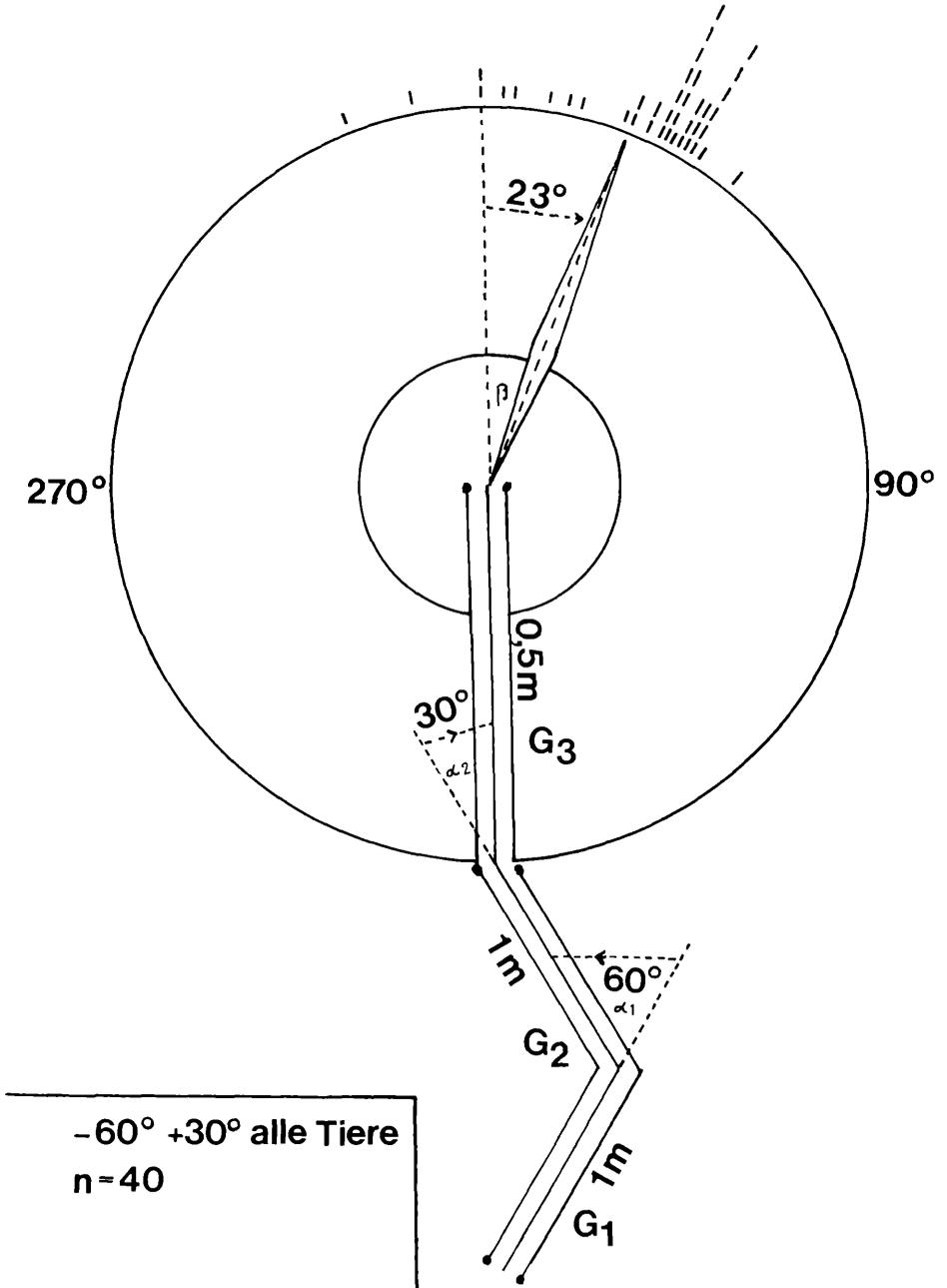
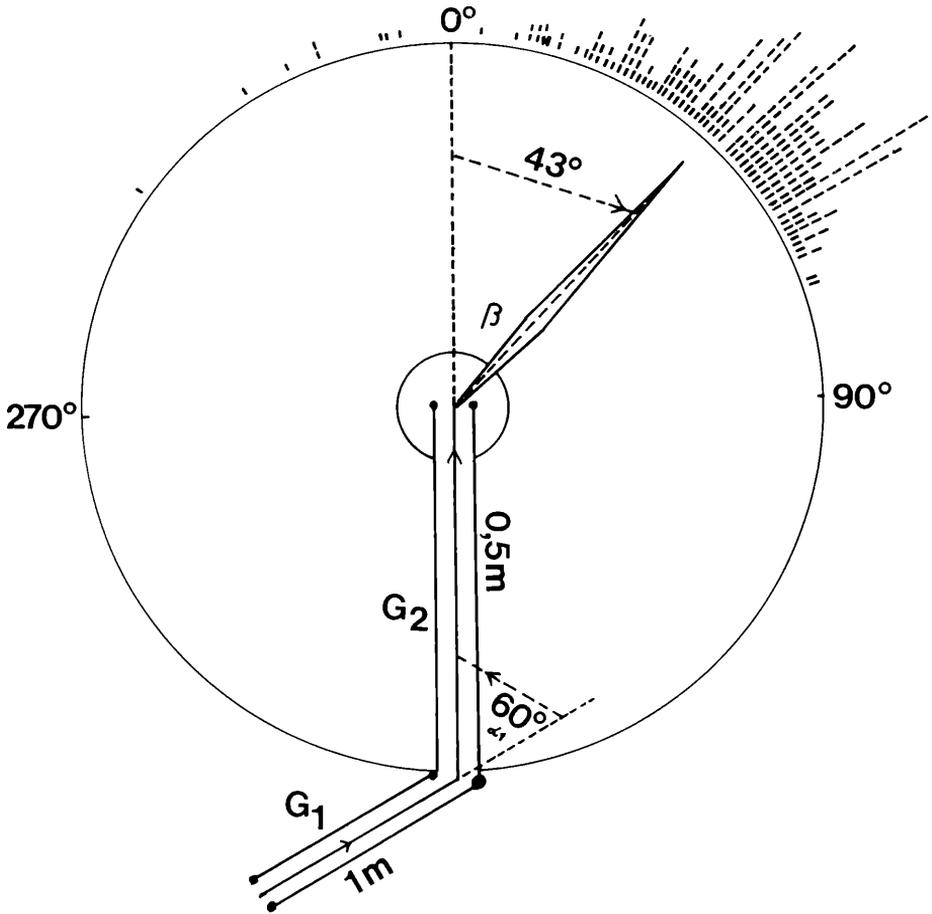


Abb. 3. Wie Abb. 1, aber nach Verlassen eines 2mal abgewinkelten Gangsystems.  $\alpha_1 = 60^\circ$ ,  $\alpha_2 = 30^\circ$ ,  $G_1 = 1 \text{ m}$ ,  $G_2 = 1 \text{ m}$ ,  $G_3 = 0,5 \text{ m}$ . Serie 6.



**-60° alle Tiere**  
**n = 224**

Abb. 4. Wie Abb. 1, aber nach Verlassen eines Gangsystems mit einer Richtungsänderung  $\alpha = 60^\circ$  nach links.  $G_1 = 1$  m,  $G_2 = 0,5$  m. Serie 9.

sprüchliche Ergebnisse. Trotzdem scheint hier zwischen Wachteln und Steinkriechern eine unterschiedliche Reaktion vorzuliegen, um so mehr als Versuche in einer anfänglich benutzten provisorischen Halbkreisarena ebenfalls darauf hindeuten, daß mit ansteigender Länge von  $G_1$  (= 0,15 m, 0,30 m und 0,50 m) die Reaktionswinkel größer werden. Weitere Versuche müssen hier die endgültige Klärung bringen.

Die Verlängerung von  $G_2$  in der Versuchsserie 10 auf 2 m erbringt keine Hinweise, daß dadurch der Reaktionswinkel beeinflußt wird.

#### 4. Diskussion

Die hier mitgeteilten Befunde zeigen, daß Zwergwachteln die Fähigkeit der „Gegenwendung“ besitzen, deren Leistungen den bei Arthropoden nachgewiesenen

ähneln. Der Lebensraum einer Wachtel mit seinem sichtbegrenzenden Pflanzenwuchs stellt dem Lauf zur Futter- und Wasserstelle und einer schnellen Rückkehr zum Nest ähnliche Hindernisse in den Weg, wie die mit denen Myriapoden in ihrem Habitat zu rechnen haben. Fragt man nach der biologischen Bedeutung, muß man den Winkelsinn zunächst zu den Mechanismen der Nahorientierung rechnen.

Wir haben uns natürlich die Frage vorgelegt, wie der „Winkelsinn“ eines Vogels arbeitet. Apparatur und Versuchstier eröffnen zahlreiche Wege für Experimente. Die Ähnlichkeit vieler Ergebnisse mit den bei Myriapoden erhaltenen läßt daran denken, daß wir es mit einer kinästhetischen Orientierungsleistung zu tun haben, wie sie etwa bei Trichterspinnen von GÖRNER (1966) und bei Krabben von v. HAGEN (1967) aufgezeigt wurde. Hierher wären dann u. a. auch das Verhalten des Haussperlings *Passer domesticus* von MEISE (1933 a) und des Rotkehlchens *Erithacus rubecula* von LACK (1946) zu rechnen, die beide den Platz eines vorher erstrebten Zieles weiter anfliegen, obwohl dieses entfernt wurde. Dabei hing im Falle des Haussperlings das Ziel in Gestalt eines Nistkastens nur 1,5 m tiefer und machte sich noch durch bettelnde Junge dem Gehör bemerkbar. Es wird zu prüfen sein, ob bei der Fähigkeit der Winkelkompensation der Vestibularapparat eine Rolle spielt, von dem WALLRAFF (1965 und 1972) zeigte, daß er augenscheinlich beim Heimfinden der Brieftaube keine Rolle spielt. Um so wichtiger wird es sein, das Augenmerk auch auf Sinnesorgane zu richten, wie sie im sogenannten „Strang“ im Unterschenkel und im Flügel von Vögeln zu finden sind und von SCHILDMACHER (1931) als Mechanorezeptoren und von SCHWARTZKOPFF (1949) als Sinnesorgane des Vibrationssinnes gedeutet wurden.

Wachteln können aber auch fliegen, und ihr Aktionsradius dürfte allein während der Brutphase recht große Ausmaße erreichen und damit schon beträchtliche Anforderungen an die „Nah“-Orientierung stellen. Wenn wir es mit MEISE (1933 b) halten, der meint: „Die Kräfte, die den Vogel auf dem Zuge leiten, können nicht andere sein, als die, die ihn aus der Nähe an das Nest zurückführen“, dürfen wir voraussetzen, daß die hier nachgewiesene Fähigkeit auch etwas mit Zugorientierung und Heimfinden zu tun haben könnte, denn manche Wachtelarten sind Zugvögel mit beachtlichen Wanderleistungen.

Nun mögen manchem Leser diese Schlüsse etwas vorschnell erscheinen. Wir möchten jedoch darauf aufmerksam machen, daß wir sicherlich die Grenzen nicht weiter ziehen, als dies die Zugforschung bisher auch tat und auf der Suche nach Arbeitshypothesen wohl auch tun mußte. Über die Orientierungsleistung der Vögel auf dem Zuge und beim Heimfinden informierte uns die Freilandbeobachtung und die Beringungsmethode. Beide waren jedoch kaum in der Lage, wesentliches über die Mittel auszusagen, die ein Vogel bei der Zugorientierung benutzt, wie er nach aktiver (Herbstwanderung) oder passiver Verfrachtung seine Heimkehr bewerkstelligt. Die Laboratoriumsarbeit der letzten 20 Jahre konnte einige Aussagen über die Orientierungsfähigkeiten von Vögeln machen: So wissen wir seit KRAMER (1950), daß Vögel mit Hilfe der Sonne und der „inneren Uhr“ eine Himmelsrichtung einzuhalten verstehen, seit SAUER (1957) und EMLEN (1967, 1970), daß sie die Zugrichtung mit Hilfe eines Sternkompasses bestimmen können, und seit MERKEL & FROMME (1958) und MERKEL & WILTSCHKO (1965), daß sie diese auch in geschlossenen Räumen mit Hilfe eines Magnetkompasses einhalten können. Welche dieser nachgewiesenen Fähigkeiten aber tatsächlich vom Vogel auf der Wanderung und bei der Heimkehr eingesetzt werden und mit welchem Anteil, ist jedoch schwer zu ermitteln. Versuche, die KEETON (1971) mit Brieftauben durchführte, zeigten, daß die Tauben je nach dem Grade der Bewölkung und ihrer früher erworbenen Kenntnis vom Verfrachtungsort mit verschiedenen Verfahren (Sonnen- und Magnetkompaß, Ortsgedächtnis) arbeiten und damit zum Ziele kommen. Wenn man den Winkelsinn als ein Hilfsmittel der Fernorientierung ansieht, könnte man vermuten, daß er die Funktion eines Winkel-

messers hat, der es dem Vogel ermöglicht, einen bestimmten Winkel zu einer durch einen Kompaß festgelegten Himmelsrichtung zu halten und so einem beabsichtigten Kurs — etwa der Primärrichtung — zu folgen. Eine derartige Bedeutung mißt auch ENDLER (1970) dem „kinästhetischen“ Sinn seiner Molche bei, die einem kalifornischen Laichplatz zustreben, dessen Lage sie — mindestens soweit es die Richtung betrifft — augenscheinlich kennen. Sie finden ihn trotz aller Hindernisse immer wieder, versagen aber, wenn man sie vor einem Test in einer Box schnell dreht.

Unsere alten Forschungsreisenden wendeten beim Vorstoß in unbekanntes Gelände zu ihrer Orientierung und zur Herstellung von Karten die sogenannte „Routenaufnahme“ an. Ihre Geräte waren im wesentlichen ein Magnetkompaß (der natürlich auch bei Kenntnis der Ortszeit durch einen Sonnenkompaß oder nachts durch einen Sternkompaß zu ersetzen wäre), ein Winkelmesser zur Festlegung der tatsächlichen Marschrichtung (in Bezug auf die Himmelsrichtung) und Schrittzähler zur Festlegung der zurückgelegten Entfernungen. Recht gute Dienste leisteten dabei noch markante Punkte am Horizont, die vorübergehend als Hilfsziele Verwendung fanden. Die gewonnenen Daten wurden auf einer Faustskizze festgehalten. Mit diesen Informationen konnte der Rückmarsch zum Ausgangspunkt angetreten werden, auch wenn die Fußspuren inzwischen versandet sind. Durch Verrechnung der Daten ließ sich der Rückmarsch sogar auch auf einem direkteren und näheren Wege erreichen. Hier handelt es sich um ein echtes Navigationsverfahren, das auch als Vektor- (one directional Orientation) bzw. Wegumkehrnavigation bekannt ist (SCHMIDT-KÖNIG 1970) und Vögeln zuzutrauen wäre: Wir wissen zunächst, daß sie mit dem Sonnen-, Sternen- und Magnetkompaß umzugehen verstehen. Wir hörten, daß sie einen Winkelmesser besitzen und sogar entgegengesetzte Winkel gegeneinander aufrechnen können. Wir dürfen ihnen auch zutrauen, daß sie mit Hilfe eines guten Gedächtnisses Daten und Landschaften in einer „Faustskizze“ (hat vielleicht KRAMER das mit seinem Karte-Kompaß-Konzept gemeint?) festhalten. Kaum etwas wissen wir dagegen, ob Vögel zurückgelegte Entfernungen — etwa mit Hilfe verbrauchter Energie — messen oder wenigstens schätzen können. Zum Auffinden eines oder des vorjährigen Winterquartiers oder auf dem Heimzuge auch des vorjährigen Brutplatzes könnte das jahresperiodisch zeitlich festgelegte Auftreten der Zugunruhe eine Rolle spielen (GWINNER 1968). Da die Zugunruhe neben der langfristig festgelegten Steuerung aber im Interesse der Arterhaltung dauernd von Umweltfaktoren kontrolliert wird und werden muß, kann diese Entfernungsmessung keine allzu große Bedeutung haben. Ohne die Möglichkeit, Entfernungen zu messen, blieben aber alle Kompass- und Winkelmesser nur Werkzeuge, die das Festhalten einer Himmelsrichtung gestatten.

In diesem Zusammenhange könnte der in dieser Arbeit wahrscheinlich gemachte Befund Wichtigkeit erlangen, daß sich eine Verlängerung des Laufganges  $G_1$  vor der Abwinkelung auf die Größe der Gegendrehung auswirkt. Dis so zum Ausdruck kommende vergrößerte Fähigkeit des Tieres zum Halten eines Kurses müßte, wie sie auch im einzelnen zustandekommt, der Ausdruck eines „Gefühls“ für Entfernung sein. Indem wir die Wachteln langsam an größere Laufstrecken gewöhnen, hoffen wir, gerade hier wichtige Aufschlüsse zu gewinnen.

## 5. Zusammenfassung

1. Schickt man eine Zwergwachtel *Excalfactoria chinensis* durch ein Gangsystem, mit dessen Hilfe ihr eine von der Anfangsrichtung abweichende Laufrichtung aufgezwungen wird, führt sie nach Verlassen des Ganges eine Gegendrehung durch, mit der sie sich wieder der Anfangsrichtung nähert.

2. Eine nach einem Lauf von 0,50 m Länge ( $G_1$ ) aufgezwungene Wendung um  $60^\circ$  wird nach einem Lauf von weiteren 0,50 m ( $G_2$ ) mit einer knapp halb so großen Gegenwendung beantwortet.

3. Kleinere Ablenkungen werden besser beantwortet. So wird ein  $15^\circ$  Winkel nach einem Lauf von 1 m durch  $G_1$  und dem anschließenden Lauf von 0,50 m durch  $G_2$  voll kompensiert.

4. Hintereinander geschaltete gegensinnige Ablenkungen von der Laufrichtung werden verrechnet.

5. Wir fanden einige Hinweise dafür, daß die Länge des Ganges vor der Ablenkung ( $G_1$ ) Einfluß auf die Größe der Gegendrehung hat.

6. Die „Gegendrehreaktion“ weist auf die Existenz eines „Winkelsinnes“ hin, der mit Hilfe eines Bewegungsgedächtnisses eine Rolle bei der Nahorientierung spielen dürfte. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß er auch bei der Fernorientierung mitwirkt.

## 6. Summary

### Angle sense in the Chinese painted quail

1. A Chinese painted quail *Excalfactoria chinensis*, when forced to pass through a corridor with an abrupt deviation turns back toward the initial direction at the corridors exit when entering an arena.

2. A run through a corridor of 1 m length ( $G_1 + G_2$ ) with a deviation of  $60^\circ$  in the middle of the course is followed by a reverse turning of about  $30^\circ$ .

3. The quails respond better to smaller deviations. So they fully compensate an angle of  $15^\circ$  between the first part of the corridor ( $G_1 = 1$  m) and the second part ( $G_2 = 0,50$  m). See fig. 2.

4. Countercurrent turns are balanced (fig. 3).

5. Some results indicate that the length of the corridor before the deviation ( $G_1$ ) may influence the amount of reverse turning.

6. Reverse turning indicates that quails have an „angle sense“ which is used by the help of a memory of locomotion in short-distance orientation and probably may also be one of the mechanisms used in long-distance orientation.

## 7. Literatur

- Barnwell, F. H. (1965): An angle sense in the orientation of a millipede. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole 128: 33–50. • Batschelet, E. (1965): Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Washington, D. C.: American Institute of Biological Sciences. 57 pp. • Burger, M. L. (1971): Zum Mechanismus der Gegenwendung nach mechanisch aufgezwingener Richtungsänderung bei *Schizophyllum sabulosum* (Julidae, Diplopoda). Z. vergl. Physiol. 71: 219–254. • Emlen, St. T. (1967): Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of celestial orientation. Auk 84: 463–489. • Ders. (1970): Celestial Rotation: Its importance in the development of migratory orientation. Science 170: 1198–1201. • Endler, J. (1970): Kinesthetic orientation in the California Newt (*Taricha torosa*). Animal Behaviour 37: 15–23. • Görner, P. (1966): Über die Koppelung der optischen und kinästhetischen Orientierung bei den Trichterspinnen *Agelena labyrinthica* (Clerck) und *Agelena gracilis* C. L. Koch. Z. vergl. Physiol. 53: 253–276. • Gwinner, E. (1968): Artsspezifische Muster der Zugenruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. Z. Tierpsychol. 25: 843–853. • v. Hagen, H. O. (1967): Nachweis einer kinästhetischen Orientierung bei *Uca rapax*. Z. Morph., Ökol. Tiere 58: 301–320. • Jander, R. (1970): Ein Ansatz zur modernen Elementarbeschreibung der Orientierungshandlung. Z. Tierpsychol. 27: 771–778. • Keeton, W. T. (1971): Magnets interfere with Pigeon. Proc. Nat. Acad. Sci. 68: 102–106. • Kramer, G. (1951): Eine Methode zur Erforschung der Zugenorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse. Proc. X. Int. Ornithol. Congr.: 269–280. • Lack, D. (1946): The Life of the Robin. • Meise, W. (1933): Bewegungsgedächtnis und Nahorientierung. Mitteil. Ver. sächs. Ornithol. 4: 1–8. • Meise, W. (1933): Kinästhetisches Gedächtnis und Fernorientierung der Vögel. Vogelzug 4: 101–113. • Merkel, F. W., & H. G. Fromme (1958): Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). Naturwiss. 45: 499–500. • Merkel, F. W., & W. Wiltschko (1965): Magnetismus und Richtungsfinden zug-unruhiger Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). Vogelwarte 23: 71–77. • Sauer, F. (1957): Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*). Z. Tierpsychol. 14: 29–70. • Schäfer, M. W. (1972): Reverse turning in *Lithobius forficatus* L. Monitore Zool. Ital. (N.S.) 6: 179–194. • Schildmacher, H. (1931): Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen. J. Orn. 79: 374–415. • Schmidtkönig, K. (1970): Ein Versuch, theoretisch mögliche Navigationsverfahren von Vögeln zu klassifizieren und relevante sinnesphysiologische Probleme zum umreißen. Verhandlungen der Deutschen Zool. Gesellschaft. 64. Jahresversammlung. • Schwartzkopff, J. (1949):

Über Sitz und Leistung von Gehör und Vibrationssinn bei Vögeln. Z. vergl. Physiol. 31: 527–608. • Wallraff, H. G. (1965): Über das Heimfindervermögen von Brieftauben mit durchtrennten Bogengängen. Z. vergl. Physiol. 50: 313–330. • Wallraff, H. G. (1972): Homing of Pigeons after Extirpation of their Cochleae and Lagenae. Nature New Biol. 236: 223–224.

Anschriften der Verfasser: Zoologisches Institut der Universität, D-6 Frankfurt/M., Siesmayerstr. 70.

Die Vogelwarte 27, 1973: 50–65

## Spring Migration in the Skylark (*Alauda arvensis*) in Denmark. Influence of Environmental Factors on the Flocksize and Correlation between Flocksize and Migratory Direction

By Jørgen Rabøl and Henning Noer

### 1. Introduction

Most diurnal migrants are migrating in flocks, and the flocksizes and flock-structures could be considered as determined of species, season, environmental factors, and the internal states of the birds.

Several investigators, e. g. BERGMAN & DONNER (1964), DOLNIK & BLYUMENTHAL (1967), GRYUS-CASIMIR (1965), RUDEBECK (1950), and WEST et al. (1968) have dealt with the flocking behaviour of migrant birds. However, there seems to have been no thorough attempts towards a quantitative analysis of the flocksize groups, and the dependence of the flocksizes on environmental factors.

For the following purposes we have investigated the flocking behaviour in the Skylark (*Alauda arvensis*):

- 1) To demonstrate the influence of behavioral, topographical, and especially meteorological factors on the daily mean flock size and the frequency distribution of the flocksizes.
- 2) To show differences in the patterns of migratory directions within different flocksizes.
- 3) To demonstrate the general fitness of negative binomial distributions to the flocksize distributions.

### 2. The Spring Migration of the Skylark in Denmark

The migration of the Skylark in Denmark is well studied, e. g., SAXTORPH (1917), HANSEN (1954), RABØL (1964 a, 1967, 1971), RABØL & HINDSBO (1972).

The spring migration is passing from the end of December to the beginning of May. Most birds are migrating in the period medio March – primo April. The migratory directions are often extremely variable both within the same day and from day to day. The migration in the presumed standard direction (NE) is often weak, lacking or suppressed by leadingline and/or headwind migration – at least in the lower (visible) altitudes of the diurnal migration. The situation of Denmark being at the northern range of the wintering area of the species might be one of the reasons for this variable migratory pattern and the very prolonged migratory season.

Skylarks are seldom migrating in flocks containing other species. Breaking up and fusion of flocks are fairly frequently seen (Fig. 1). The former is the more common. Flocks migrating in different directions often shift directions and/or interchange individuals when encountering each other (Fig. 2).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [27\\_1973](#)

Autor(en)/Author(s): Merkel Friedrich Wilhelm, Fischer-Klein Kriemhild

Artikel/Article: [Winkelkompensation bei Zwergwachteln \(\*Excalfactoria chinensis\*\) 39-50](#)