3. H 5673 o Meggerdorf, released 18-Sep-63 Moordorf (53° 53.4′N 9° 38.2′E), Kr. "Itzehoe" + 29-Sep-63 Gozdnica (= Freiwaldau, 51° 26.3′N 15° 06.3′E),Kr. Zagań,Silesia, Poland. — 124°, 458 km.
3a. H 5671 o and released as 3. +dead 28-Sep-63 Rätzlingen (52° 58.6′N 10° 40.6′E),Kr. Ülzen, Bez. Lüneburg. — 145°, 123 km. — The stork flew in early morning hours against a high-tension line. Stork (3) has been observed nearby and departed after a few hours toward SE. It was found the following day at 118°, 347 km from this place. Both (painted) storks had been observed between Sep. 18 and 23 at Deichreihe near Glückstadt (213°, 22 km from release site).
4. H 5700 o Alt-Bennebek, released 20-Sep-63 Dellstedter Moor (54° 15.1′N 9° 21.4′E), Kr. "Heide" +20-Dec-63 Aubenton (49° 50.4′N 4° 12.1′E), Aisne, France. — 218°, 603 km.
5. H 8275 o Meggerdorf, released 15-Sep-64 Moordorf (53° 53.4′N 9° 38.2′E), Kr. "Itzehoe" + dead 27-Sep-64 Houécourt (48° 17.7′N 5° 53.6′E), Vosges, France. — 204°,674 km.
6. H 8258 o Bergenhusen, released 16-Sep-64 Kührsdorf (54° 10.0′N 10° 16.6′E), Kr. Plön + 6-Oct-64 Lamazière-Basse (45° 22.4′N 2° 10.0′E), Corrèze, France. — 214°, 1135 km.

The storks were painted for individual recognition, and they carried, in addition to the normal Vogelwarte ring, aluminium bands with labels attached. On the labels, reports were requested in German, Russian, French, and English, and addresses of institutes were given in Germany (FRG as well as GDR), in Hungary, and in Bulgaria. Thus, there should have been good chances for getting the storks reported without too much bias due to political reasons. To avoid an increase of such bias, no references were given to public media such as newspapers, broadcasting, or television.

All the directions and distances in this paper are calculated on the basis of great circle routes. Yet this was an arbitrary choice. Under some aspects the rhumb line (loxodrome) and under others the great circle fits better to potential expectations. The differences are rather small and do not affect the conclusions that can be drawn from the data. There are no apparent correlations between distances and directions of recoveries. Therefore, in Figs. 2 and 4 only directions are shown.

Author's address: Dr. H. G. Wallraff, Max-Plank-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8131 Seewiesen

---

Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 76—82

Aus dem Fachbereich Biologie der Universität Frankfurt

Der Magnetkompaß der Zugvögel und seine biologische Bedeutung

Von Wolfgang Wiltschko

Im Spätsommer und Herbst brechen die Zugvögel zum Flug in ihre Winterquartiere auf, unter ihnen auch die Jungvögel, die in diesem Jahr geboren sind. Für sie speziell stellt sich das Problem, die Überwinterungsgebiete ihrer Art aufzusuchen, ohne diese vorher zu kennen. — Bei einigen im Verband ziehenden Vogelarten spielen Traditionen beim Herbstzug eine wichtige Rolle, wenn beispielsweise aufgrund bestimmter ökologischer Ansprüche immer die gleichen günstigen Rastplätze aufgesucht werden — hier ist anzunehmen, daß die Altvögel die jungen Vögel zumindest teilweise führen. Auch die Verfrachtungsversuche der Vogelwarte Rossitten (SCHÜZ 1949, 1950) zeigen, daß bei Störchen das Verhalten der Jungvögel von Altvögeln beeinflußt wird. Bei vielen Singvogelarten aber verlassen die Jungvögel die Brutgebiete vor den Altvögeln und fliegen allein — sie müssen also von sich aus Informationen besitzen, die das Auffinden der arteigenen Winterquartiere hinreichend genau gewährleisten.

1. Angeborene Richtungsinformation

Wir nehmen heute an, daß die dazu benötigte Information den Vögeln angeboren ist, und zwar in Form von „Polarkoordinaten", nämlich als eine Richtungs- und eine Entfernungsangabe. — Bei der Entfernungsangabe handelt es sich, wie die Versuche von GWINNER (1968, 1974) zeigen, um ein endogenes Zeitprogramm, das die Vögel veranlaßt, für eine bestimmte Zeitspanne zu ziehen; diese Zeitspanne ist bei normaler Fluggeschwindigkeit so bemessen, daß der Vogel am Ende im Überwinterungsgebiet angekommen ist.

Hier soll vor allem von der Richtungsangabe die Rede sein. Auch sie ist angeboren, wie die vielen Versuche mit handaufgezogenen Vögeln zeigen: diese bevorzugten im Herbst in Versuchskäfigen die Richtungen, in die ihre freilebenden Artgenossen draußen zogen (SAUER 1957, HAMILTON 1962, EMLEN 1969, 1970 a, WILTSCHKO & GWINNER 1974 u. a.). Es ergab sich die Frage nach dem Bezugssystem für diese Richtungen, denn eine angeborene Richtungsangabe ist, um realisiert werden zu können, an ein äußeres Referenzsystem gebunden. — Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß die Zugrichtung zumindest bei einigen Vogelarten auf das Magnetfeld der Erde bezogen wird. (WILTSCHKO & GWINNER 1974)[1]).

Das Magnetfeld eignet sich sehr gut als Bezugssystem, denn es hat über weite Teile der Erde einen recht regelmäßigen Verlauf; nur in den Regionen in unmittelbarer Nähe der magnetischen Pole, die nördlich von Baffinland und an der antarktischen Küste südlich von Australien liegen, weichen die magnetischen Richtungen stark von den geographischen ab. Die Feldstärke variiert im Bereich von 0.25 Gauß bis 0.68 Gauß; sie ist in der Nähe der Pole am größten und nimmt im allgemeinen zum Äquator hin ab, wo sie in Südamerika ihr Minimum erreicht. In der Vertikalen ist das Erdfeld auf der Nordhalbkugel nach unten geneigt, auf der Südhalbkugel weist die Inklination nach oben, dazwischen, am magnetischen Äquator, der in Afrika nördlich des geographischen Äquators durch Sierra Leone, Ghana, Nigeria und Abbessinien verläuft, haben die Feldlinien einen waagrechten Verlauf (vgl. RUNCORN 1956).

Wir nehmen an, daß die Vögel, die das Magnetfeld der Erde wahrnehmen, einen „Magnetkompaß" besitzen, mit dessen Hilfe sie ihre Zugrichtung als Raumrichtung festlegen.

2. Die Folgen der Änderungen des geomagnetischen Feldes für die Orientierung nach dem Magnetkompaß

Seit in dieser Zeitschrift vor zwölf Jahren erstmals berichtet wurde, daß Rotkehlchen *(Erithacus rubecula)* ihre Zugrichtung mit Hilfe des Erdmagnetfelds auffinden können (MERKEL & WILTSCHKO 1965), ist die Funktionsweise des Magnetkompasses genauer analysiert worden. Dabei wurden vor allem zwei wichtige Eigenschaften gefunden:

1. Der Magnetkompaß ist nur in einem sehr begrenzten Intensitätsbereich funktionsfähig (WILTSCHKO 1972).
2. Die Polarität des Magnetfelds wird offenbar nicht wahrgenommen, sondern nur der axiale Verlauf der Feldlinien (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1972).

Vögel, die zum Beispiel im lokalen Erdmagnetfeld von Frankfurt (0.46 Gauß) leben, können sich nicht mehr orientieren, wenn die Feldstärke ca. 30 % größer oder kleiner ist. Damit ist der Bereich, in dem Orientierung möglich ist, kleiner als der Intensitätsbereich, der auf der Erde vorkommt — und auch kleiner als der, in dem sich manche Vogelarten auf ihrem aktuellen Zug orientieren müssen (vgl. WILTSCHKO 1974). Dies bringt jedoch keine Probleme mit sich, da der Funktionsbereich nicht festgelegt ist, sondern sich durch Gewöhnung an andere Feldstärken verändern läßt (WILTSCHKO 1972). Wir können deshalb annehmen, daß ziehende Vögel sich laufend an die neuen Feldstärkewerte anpassen, die sie auf ihrem Zuge antreffen. Die Frage, warum immer nur ein Teil des physiologisch möglichen Wahrnehmungsbereichs realisiert wird, läßt sich leider zur Zeit noch nicht beantworten, weil uns noch jegliche Kenntnisse über den sinnesphysiologischen Prozeß der Magnetfeldwahrnehmung abgehen; die Spezialisierung auf einen engen Intensitätsbereich ist aber wahrscheinlich deshalb möglich, weil sich die Feldstärke des geomagnetischen Feldes niemals in größerem Ausmaß abrupt ändert. Die Änderungen,die bei magnetischen Stürmen auftreten, liegen 1 bis 3 Zehnerpotenzen unter denen, die bei unseren Versuchen Desorientierung hervorriefen. Sie scheinen allerdings das Orientierungsverhalten sehr junger Zugvögel beeinflussen zu können: SOUTHERN (1969) beschreibt, daß 3 bis 10 Tage alte Mövenküken bei starken magnetischen Stürmen desorientiert waren. Für erwachsene

[1]) EMLEN (1970) nimmt aufgrund seiner Befunde an, daß bei der von ihm untersuchten Vogelart die Himmelsrotation als Referenzsystem für die Zugrichtung fungiert. Da bei diesen Versuchen keine Angaben über die Richtung des Magnetfelds gemacht wurden und sich etwaige Wechselwirkungen zwischen Magnetfeld und Sternen (vgl. S. 80) nicht zurückverfolgen lassen, sollte in weiteren Versuchen überprüft werden, ob verschiedene Vogelarten artspezifisch unterschiedliche Möglichkeiten der Richtungsfestlegung verwirklicht haben.

Zugvögel liegen keine derartigen Befunde vor. Bei Brieftauben beobachteten KEETON *et. al.* (1974) geringfügige Abweichungen von der Heimrichtung, die sich — über viele Auflassungen gemittelt — mit den K-Werten der magnetischen Stürme korrelieren ließen; hier ist aber noch unklar, mit welchem Schritt im Heimfindeprozeß dieser Effekt in Beziehung steht.

Dadurch, daß die Polarität des Magnetfelds nicht wahrgenommen wird, können die Vögel nicht zwischen Nord ind Süd unterscheiden. Um dennoch eine eindeutige Richtungsangabe zu erhalten, interpretieren sie die Neigung der Feldlinien im Raum (vgl. WILTSCHKO & WILTSCHKO 1972) — auf welcher Seite sie nach unten geneigt sind — und unterscheiden so zwischen „polwärts" und „äquatorwärts". Diese Funktionseigenschaft des Magnetkompasses bedeutet für Fernzieher, die den magnetischen Äquator überqueren, daß sie, wenn sie in einer konstanten geographischen Richtung ziehen wollen, zunächst „äquatorwärts", dann aber „polwärts"fliegen müssen — ihre Reaktion muß sich also am magnetischen Äquator umkehren. Am Äquator selbst, wo die Feldlinien waagrecht verlaufen, kann nicht mehr zwischen Richtung und Gegenrichtung unterschieden werden, und Versuche haben ergeben, daß Rotkehlchen wie auch die weiter ziehenden Gartengrasmücken in solchen Feldern tatsächlich nicht orientiert waren. Wie die Vögel das Problem des Äquatorübergangs lösen, ist allerdings bisher noch nicht bekannt.

Eine Betrachtung des Magnetkompasses der Vögel muß neben der jetzigen Erscheinung des Erdmagnetfelds auch noch berücksichtigen, daß das Magnetfeld der Erde über die Zeit nicht konstant bleibt, sondern gewissen, auch heute noch nicht in allen Einzelheiten verstandenen Änderungen unterworfen ist (vgl. RUNCORN 1956). Zwar gehen diese im Rahmen der Säkularvariationen auftretenden Änderungen sehr langsam vor sich, sodaß sie im Laufe des Lebens eines Zugvogelindividuums im allgemeinen vernachlässigbar sind. Doch da der Magnetkompaß durch Evolution entstanden ist und als Orientierungsmechanismus von Generation zu Generation vererbt wird, muß diskutiert werden, wie sich die magnetischen Bedingungen der zumindest jüngeren Vergangenheit ausgewirkt haben. Es ist heute durch geophysikalische Untersuchungen bekannt, daß sich die Erdfeldstärke immer im Bereich um etwa 0.1 bis 1 Gauß befand. Der Anpassungsfähigkeit des Magnetkompasses würden damit keine Probleme entstehen. — Gravierendere Änderungen waren die häufigen Umpolungen des Erdmagnetfelds, die zum Beispiel im Tertiär anzunehmen sind und deren letzte erst vor ca. 700 000 Jahren stattfand (vgl. RUNCORN 1969). Doch da der Magnetkompaß nicht die Polarität des Magnetfelds berücksichtigt, wurde das Orientierungsvermögen der Vögel dadurch nicht gestört — im Gegenteil liegt hierin möglicherweise sogar der Grund dafür, daß der Magnetkompaß heute auf diese Weise funktioniert, obgleich dies für die Transäquatorialzieher zusätzliche Probleme mit sich bringt.

3. Einwirkung der Säkularvariation auf die Zugrichtung

Wenn aber die artspezifische Zugrichtung der Vögel in Bezug auf das Erdmagnetfeld angeboren ist, so sollte eine Form der Änderungen des geomagnetischen Feldes eine starke Auswirkung auf die Orientierung der Vögel haben, nämlich die im Rahmen der Säkularvariationen auftretenden Verlagerungen der magnetischen Pole und die damit verbundenen Änderungen der Deklination (d. h. Abweichung der magnetischen von der geographischen Nordrichtung). Der Vogel muß, um sein Überwinterungsgebiet zu erreichen, eine bestimmte geographische Richtung fliegen — bei sich ändernder Deklination bedeutet dies jeweils eine andere Richtung bezogen auf das Magnetfeld. So hätte zum Beispiel in Paris ein Vogel, dessen Winterquartier genau im Süden lag, im Jahre 1800 magnetisch 202° ziehen müssen, im Jahre 1950 dagegen nach etwa magnetisch 188° (vgl. GAIBAR PUERTAS 1953 zit. nach RUNCORN 1956), was eine Richtungsänderung von ca. 14° in 150 Jahren bedeutet. Welche Auswirkungen wären hier auf das Orientierungssystem der Zugvögel zu erwarten?

Bei den nun folgenden Überlegungen müssen wir uns zunächst einmal klar machen, welche Genauigkeit der Orientierung man von einem Zugvogel erwarten muß. Dabei ist nicht anzunehmen, daß ein junger Zugvogel von vorn herein auf ein spezielles Winterquartier programmiert ist, sondern er hat durch die angeborenen Richtungs- und Entfernungsangaben einen Rahmen vorgegeben, innerhalb dessen sein späteres Winterquartier liegen wird. Bildlich gesprochen: wenn der Vogel hier in Europa zum ersten Mal loszieht, muß er nicht präzise die bestimmte Busch- und Baumgruppe auf Bauer OKIBUS Farm in Nigeria anfliegen, in der er später

dann tatsächlich überwintert, sondern es kommt ihm zunächst nur darauf an, etwa Nigeria als ein für seine Überwinterung günstiges Gebiet zu erreichen. Dort angekommen, wird er sich einen seinen speziellen ökologischen Anforderungen entsprechenden Überwinterungsplatz suchen. Hier können wir annehmen, daß seine Zugunruhe nicht abrupt erlischt, sondern je nach den angetroffenen Bedingungen noch eine gewisse Zeitspanne fortdauern kann. Die Zugstrecke wäre damit in gewissem Maße am Ende variabel, und es ist möglich, daß Entsprechendes auch für die Zugrichtung gilt. Zwar liegen hierzu keine speziellen Daten vor, doch haben Messungen der Zugrichtung über die Saison gelegentlich Hinweise ergeben, daß die Zugrichtung am Ende der Zugzeit weniger genau eingehalten wird wie zu Beginn oder in der Mitte (EMLEN *et. al.* 1976, WILTSCHKO unveröff.) Ein solcher Mechanismus würde dem Vogel ermöglichen, einen ausgedehnteren Teil des Überwinterungsgebietes seiner Art auf der Suche nach dem geeigneten Platz zu durchstreifen, wo er dann bleibt. Hier würde eine gewisse Streuung in Richtung und Entfernung zu Ende des Zuges die Chance zum Auffinden eines günstigen Winterplatzes erhöhen.

Insgesamt können wir aber für die Jungvögel auf ihrem ersten Zug annehmen, daß auch bei der Zugrichtung als angeborener Sollrichtung eine gewisse individuelle Variabilität auftritt, wie sie bei vielen anderen Eigenschaften zu beobachten ist. Das bedeutet, daß die Nachkommen einer Population nicht exakt die gleiche, sondern geringfügig verschiedene Zugrichtungen anstreben würden. Bei langsamer Vergrößerung einer westlichen Deklination würde das bewirken, daß die Individuen, die zufällig eine mehr östliche Richtung bevorzugen, in das östliche Randgebiet der Überwinterungsgebiete gelangen würden, während die Individuen mit mehr westlicher Richtungsbevorzugung die zentralen Teile erreichten. Sie können dort erfolgreicher überwintern als die Artgenossen in den Randgebieten und, wenn sie dadurch zu einem höheren Anteil ihre Brutgebiete wieder erreichen, sich dort verstärkt fortpflanzen und ihre mehr westliche Richtungstendenz verstärkt vererben. Dies würde — über einen großen Zeitraum — eine allmähliche Verlagerung der Zugrichtung entsprechend der Deklinationsänderung bewirken.

Der hier beschriebene Mechanismus ist jedoch nicht nur dazu geeignet, die Folgen der Säkularvariation auf die Zugrichtung auszugleichen. Eine gewisse Variabilität, sprich Streuung, der Zugrichtung würde über die gleichen Mechanismen eine Verlagerung des Überwinterungsgebietes möglich machen, wenn sich infolge von Klimaveränderungen in Teilregionen die ökologischen Bedingungen verschlechtern. Vögel, die in den anderen Teilen überwintern, würden sich verstärkt vermehren und dabei verstärkt ihre Richtungstendenz vererben, die sie in die weiterhin günstigen Gebiete geführt hatte. — Ein solcher Vorgang ist ein Ausdruck der in der Evolution ständig beobachteten Tatsache, daß eine gewisse Variabilität innerhalb der einzelnen Population in Verbindung mit der Selektion dafür sorgt, daß diese Population in der Lage ist, sich langsamen Umweltveränderungen ständig anzupassen.

Andererseits ist der Vogel nur einmal im Leben, nämlich auf seinem ersten Herbstzug, auf eine angeborene Richtungsangabe angewiesen — später kennt er sein Winterquartier und ist dadurch in der Lage, einen einmal als günstig erkannten Platz für die nächsten Winter gezielt anzunavigieren. Dies machten vor allem die groß angelegten Verfrachtungsversuche mit Staren *(Sturnus vulgaris)* während des Herbstzuges deutlich: Die in den Niederlanden gefangenen und in die Schweiz verfrachteten Altvögel wurden im folgenden Winter vorwiegend in ihren angestammten Überwinterungsgebieten oder auf dem Weg dorthin wiedergefunden (PERDECK 1958). Daß Vögel tatsächlich ein bewährtes Winterquartier immer wieder aufsuchen, darauf deuten auch die zahlreichen Fälle von „Winterquartierstreue" (i. e. im Winterquartier beringte Vögel wurden in folgenden Wintern am Beringungsort wiedergefangen) hin, die in den letzten Jahren dank der verstärkten Beringungstätigkeit in den südeuropäischen Ländern und Afrika immer häufiger berichtet werden (SCHÜZ 1971, KLEIN *et. al.* 1973 u. v. a.).

Es zeigt sich also, daß dank einer gewissen intraspezifischen Variabilität in der Zugrichtung und der Möglichkeit, individuell ein günstiges Winterquartier zu suchen und daran über Jahre festzuhalten, die Wirkungen der Deklinationsänderungen auf die Magnetorientierung ausgeglichen werden können, zumindest für Arten aus den mittleren und niedrigen Breiten, wo diese Änderungen niemals extreme Beträge erreichen. — Erhebliche Schwierigkeiten ergäben sich nur für Vögel, die in der Nähe der magnetischen Pole brüten. Hier kann das Magnetfeld wegen der großen Inklination (die Feldlinien weisen mehr oder weniger senkrecht nach unten) nicht zur Richtungsbestimmung benutzt werden, zum anderen ändert sich die Deklination in der Nähe

der Pole, besonders zwischen magnetischen und geographischen Polen, sehr stark. Ein Orientierungsmechanismus, der auf einer in Bezug zum Magnetfeld angeborenen Richtung beruht, wäre hier nicht mehr funktionsfähig. Bisher ist das Zugverhalten von Vogelarten, die speziell in diesen Gebieten leben, leider noch nicht untersucht worden, aber gerade im Hinblick auf das oben geschilderte Problem wäre ihre Orientierung von höchstem Interesse.

4. Das Einhalten der Zugrichtung während des Zuges

Wir haben bisher betrachtet, wie die Zugvögel ihre angeborene Zugrichtung mit Hilfe des Magnetfeldes im Raum festlegen; nun wären noch die Mechanismen zu untersuchen, mit denen sie ihren Kurs beim aktuellen Flug einhalten. Ein Orientierungssystem, das eine laufende Richtungsbestimmung erlaubt, ist natürlich grundsätzlich auch in der Lage, das Einhalten einer Richtung zu gewährleisten. Daß dies auch tatsächlich der Fall ist, zeigen die Radarbeobachtungen von gerichtetem Vogelzug zwischen geschlossenen Wolkendecken und die Beobachtung von gerichtetem Verhalten in Orientierungskäfigen in geschlossenen Räumen, wenn den Vögeln die Nutzung optischer Orientierungsfaktoren nicht möglich ist. — Daneben aber spielen hier noch weitere Faktoren eine Rolle, vor allem die Sterne.

Die Bedeutung der Sterne für die Orientierung der Zugvögel wurde zuerst von SAUER & SAUER (1955) erkannt. Man ist bei der damals angewendeten Methodik und der damals noch wenig bearbeiteten Statistik heute nicht mehr geneigt, so weitgehende Schlüsse aus den Daten zu ziehen wie SAUER (1957) es tat, doch zeigen die Versuche klar, daß die Sterne die Orientierung der Zugvögel stark beeinflussen können. Später wurde diese Beobachtung von vielen anderen Autoren (HAMILTON 1962, MEWALDT *et. al.* 1964, WALLRAFF 1966, EMLEN 1967, 1970b u. a.) bestätigt ; sie fanden, daß die Orientierung der Vögel bei Sternsicht viel klarer und eindeutiger ist als ohne Himmelssicht. Als dann WALLRAFF (1972) und EMLEN (1970a, 1972) unabhängig voneinander zu dem Schluß kamen, die Richtungsbedeutung der Sterne sei nicht angeboren, sondern erlernt, lag es nahe, die mögliche Bedeutung des Magnetkompasses für diesen Lernprozeß zu untersuchen.

Entsprechende Freilandversuche mit verschiedenen Vogelarten, bei denen die Vögel mit Sicht auf die natürlichen Sterne, aber teilweise in einem um 120° nach OSO gedrehten Magnetfeld getestete wurden, ergaben Hinweise darauf, daß der Sternkompaß kein unabhängiges System darstellt, sondern aufgrund von Richtungsinformation vom Erdmagnetfeld erstellt wird. Die Vögel bezogen ihre Zugrichtung nämlich trotz gegenteiliger Information von den Sternen auf das Magnetfeld (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1975a, b). Wenn Vögel, in diesem Falle Rotkehlchen, aber einige Nächte die natürlichen Sterne im Zusammenhang mit dem gedrehten Magnetfeld erlebt hatten, wählten sie auch dann OSO als ihre Frühjahrszugrichtung, wenn später das Magnetfeld kompensiert war und sie sich auf die Sterne allein verlassen mußten (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1975b). Dies sprach dafür, daß die Sterne für sie aufgrund des künstlich gedrehten Magnetfelds neue Richtungsbedeutung erhalten hatten; die Vögel hatten einen neuen „Sternkompaß" erlernt.

Entsprechende Kontrollversuche im Labor zeigten ebenfalls die Bedeutung des Magnetfelds für die Sternorientierung: Hier wählten Rotkehlchen im Frühjahr mit Hilfe eines künstlichen Himmels, bestehend aus 16 Lichtpunkten, im kompensierten Magnetfeld Ost als ihre Frühjahrsrichtung, wenn sie diese „Sterne" vorher in Verbindung mit einem Magnetfeld erlebt hatten, dessen Nordrichtung nach 80° O wies (W. WILTSCHKO & R. WILTSCHKO 1976).

Der Sternkompaß erscheint also als ein sekundäres Orientierungssystem, das, offensichtlich unabhängig von Anzahl und Muster der Sterne, durch Übertragung von Information vom Magnetfeld auf die Sterne erstellt wird. Er wäre damit vom Magnetkompaß abhängig, als dessen „optische Ableseskala" er fungiert. Aus dem beobachteten Neulernen und Umlernen der Sternorientierung müssen wir schließen, daß er ständig über den Magnetkompaß kontrolliert und nachgeeicht wird. Dabei nehmen wir an, daß die Häufigkeit dieser Nacheichungen bzw. die Dauer, für die der Sternkompaß aufgestellt wird, stark von der Länge des Zugwegs der Vögel abhängt. Wir fanden nämlich, daß Gartengrasmücken *(Sylvia borin)* als Weitstreckenzieher ihren Sternkompaß relativ oft — etwa zu Beginn jeder Zugnacht — nachzueichen scheinen, während Kurzstreckenzieher wie die Rotkehlchen länger an den einmal gelernten Sternbildern festhalten (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1975b). Dies erklären wir damit, daß Kurzstreckenzie-

her über den größten Teil ihres Zugweges die gleichen Sternbilder benutzen können, während die Weitstreckenzieher infolge ihres schnelleren und weiteren Zuges mehrfach mit neuen Sternkonfigurationen konfrontiert werden.

Die Funktion des Sternkompaß sehen wir hauptsächlich darin, daß er das Einhalten der Zugrichtung, wenn sie einmal bestimmt ist, während des aktuellen Fluges durch Mitbenutzung optischer Marken erleichtert. Das zeigt sich auch bei den Versuchen in Orientierungskäfigen: Hier halten die Vögel innerhalb einer Versuchsnacht bei Sternsicht ihre Richtung viel konzentrierter ein als ohne Sterne. Dagegen scheinen Sterne zur Genauigkeit der Richtungswahl kaum etwas beizutragen, denn diese ist mit und ohne Sternsicht gleich (R. WILTSCHKO & W. WILTSCHKO 1976).

Neben den Sternen gibt es noch eine Reihe weiterer Faktoren, deren Rolle bei der Richtungswahl und dem Richtungseinhalten diskutiert wird, wie Landmarken, Sonnenuntergangspunkt, Windrichtung usw. (Zusammenfassung: EMLEN 1975), wo die Herkunft der Richtungsbedeutung noch nicht geklärt ist. Eine Übertragung von Richtungsinformation, wie wir sie vom Magnetfeld auf die Sterne annehmen, wäre auch auf diese Faktoren denkbar und würde den Vogel in die Lage versetzen, auch sie — zumindest vorübergehend — zum Einhalten seiner Zugrichtung zu nutzen, die er damit sekundär aus seiner gesamten Umwelt ableiten könnte. Hier dient der Magnetkompaß möglicherweise als Referenzsystem für weitere sekundäre Orientierungssysteme.

5. Der Magnetkompaß als Richtungsbezugssystem

Wie wir gezeigt haben, kann das Magnetfeld der Erde für die Zugvögel in zwei wichtigen Funktionskreisen von entscheidender Bedeutung sein: einmal als externes Referenzsystem, zu dem die Zugrichtung als angeborene Sollrichtung genetisch fixiert ist und das damit ermöglicht, die angeborene Richtungsangabe in die aktuelle Zugrichtung umzusetzen, zum anderen als Bezugssystem, aufgrund dessen der Sternkompaß erlernt wird und aus dem möglicherweise weiter sekundäre Informationsquellen ihre Richtungsbedeutung ableiten können. — Bei Betrachtung dieser Zusammenhänge scheint die große biologische Bedeutung des Magnetkompaß vor allem darin zu liegen, daß er durch die Nutzung des geomagnetischen Feldes den Vögeln ein basales räumliches Bezugssystem zur Verfügung stellt, das in hohem Maße zeitlich und räumlich konstant ist und das sowohl der phylogenetisch im Laufe der Evolution erworbenen als auch der ontogenetisch erlernten Richtungsinformation als Referenzsystem dient.

6. Summary

The magnetic compass of migratory birds and its biological significance

Young birds starting for their first migration have to rely on innate information to reach the — at this time still unknown — wintering area of their species. This information is an innate directional information in relation to the geomagnetic field, the distance travelled is determined by an endogenous time program.

The mechanism of the magnetic compass is shortly described. Considering the variations of the geomagnetic field with geographic latitude and time, we find that the use of the magnetic compass is not impaired by either the changes in intensity nor by the polarity reversals frequently occuring in the tertiary. Only the changes in declination make it necessary for the birds to adjust their magnetic field-related migratory direction constantly. This can be effected by a certain variation in the innate direction in the offspring of one bird population and selection favoring those birds which by chance prefer directions that coincide with the declination shift. The same mechanism could also cause a shift of the wintering areas if parts of them became unsuitable because of climatic changes.

The magnetic compass is also used as a basic reference system for the calibration of the star compass, which then facilitates maintaining the selected direction during the actual migration flights. The possibility of transfering directional information from the magnetic field to other orientation factors is discussed.

In view of this, the main biological significance of the magnetic compass is that by using the geomagnetic field it provides a relatively stable basic reference system for the directional information ontogenetically learned and phylogenetically inherited.

7. Literatur

Emlen, S. T. (1967): Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea.* Part I: The evidence for use of celestial cues. Auk 84: 309—342. • Ders. (19696): The Development of Migration Orientation in Young Indigo Buntings. Living Bird 1969: 113—126. • Ders (1970a): Celestial Rotation: Its Importance in the Development of Migratory Orientation. Science 170: 1198—1201. • Ders. (1970b): The Influence of Magnetic Information on the Orientation of the Indigo Bunting, *Passerina cyanea.* Anim. Behav. 18: 215—224. • Ders. (1972): The ontogenetic development of orientation capabilities. In: S. R. Galler *et. al.*, eds.: Animal Orientation and Navigation, 191—210. NASA SP—262, U. S. Gov. Print. Off., Washington, D. C. • Ders. (1975): Migration: Orientation and Navigation. In: D. S. Farner & J. R. King: Avian Biology, Vol. V, 129—219. Academic Press, New York, San Francisco u. London. • Emlen, S. T., W. Wiltschko, N. J. Demong, R. Wiltschko & S. Bergman (1976): Magnetic direction finding: evidence for its use in migratory Indigo Buntings. Science 193: 505—508. • Gwinner, E. (1968): Artspezifische Muster der Zugunruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. Z. Tierpsychol. 25: 843—853. • Ders. (1974): Endogenous Temporal Control of Migratory Restlessness in Warblers. Naturwiss. 61: 405. • Hamilton, W. J. (1962): Bobolink migratory pathways and their experimental analysis under night skies. Auk 79: 208—233. • Keeton, W. T., T. S. Larkin & D. M. Windsor (1974): Normal fluctuations in the earth's magnetic influence pigeon orientation. J. comp. Physiol. 95: 95—103. • Klein, H., P. Berthold & E. Gwinner (1973): Der Zug europäischer Garten- und Mönchsgrasmücken, *Sylvia borin* und *S. atricapilla.* Vogelwarte 27: 73—134. • Merkel, F. W., & W. Wiltschko (1965): Magnetismus und Richtungsfinden zugunruhiger Rotkehlchen, *Erithacus rubecula.* Vogelwarte 23: 71—77. • Mewaldt, L. R., M. L. Morton & I. L. Brown (1964): Orientation of migratory restlessness in *Zonotrichia.* Condor 66: 377—417. • Perdeck, A. C. (1958): Two types of orientation in migrating *Sturnus vulgaris* and *Fringilla coelebs* as revealed by displacement experiments. Ardea 46: 1—37. • Runcorn, S. K. (1956): The Magnetism of the Earth's Body. In: Handbuch der Physik Bd. 47, Geophysik I, 498—533. • Ders. (1969): The Paleomagnetic Vector Field. In: P. J. Hart: The Earth's Crust and Upper Mantle. Geophysical monograph 13, 447—457. American Geophysical Union, Washington, D. C. • Sauer, F. (1957): Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken *(Sylvia atricapilla. borin* und *curruca).* Z. Tierpsychol. 14: 29—70. • Sauer, F. & E. Sauer (1955): zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken. Rev. Suisse de Zool. 62: 250—259. • Schüz, E. (1949): Die Spät-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland 1953. Vogelwarte 15: 63—78. • Ders. (1950): Früh-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933—1936. Bonner Zool. Beitr. 1: 239—253. • Ders. (1971): Grundriß der Vogelzugkunde. Parey, Berlin u. Hamburg. • Southern, W. E. (1969): Orientation behaviour of ring-billed gull chicks and fledglings. Condor 71: 418—425. • Wallraff, H. G. (1966): Versuche zur Frage der gerichteten Nachtzugaktivität von gekäfigten Singvögeln. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena 1965: 338—355. • Ders. (1972): An approach toward an analysis of the pattern recognition involved in the stellar orientation of birds. In: S. R. Galler *et. al.*, eds.: Animal Orientation and Navigation, 221—222. NASA SP-262, U. S. Gov. Print. Off., Washington, D. C. • Wiltschko, R., & W. Wiltschko (1976): Der Einfluß von Magnetfeld und Sternen auf das Orientierungsverhalten von Zugvögeln im Rundkäfigen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg 1976. • Wiltschko, W. (1974): Der Magnetkompaß der Gartengrasmücke *(Sylvia borin).* J. Orn. 115: 1—7. • Wiltschko, W., & E. Gwinner (1974): Evidence for an innate magnetic compass in Garden Warblers. Naturwiss. 61: 406. • Wiltschko, W., & R. Wiltschko (1972): Magnetic Compass of European Robins. Science 176: 62—64. • Dies. (1975a): The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds I. Autumn experiments with European Warblers (Gen. *Sylvia*). Z. Tierpsychol. 37: 337—355. • Dies. (1975b): The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. II. Spring experiments with European Robins *(Erithacus rubecula).* Z. Tierpsychol. 39: 265—282. • Dies. (1976): Interrelation of magnetic compass and star orientation in night-migrating bird. J. comp. Physiol. 109: 91—99.

Anschrift des Verfassers: Fachbereich Biologie der Universität, Zoologie, Arbeitsgruppe P. Ö. V., Siesmayerst. 70, D-6000 Frankfurt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: 29_1977_SH

Autor(en)/Author(s): Wiltschko Wolfgang

Artikel/Article: Der Magnetkompaß der Zugvögel und seine biologische Bedeutung 76-82