© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

DIE VOGELWARTE

Band 36 Heft 4 1992

Die Vogelwarte 36, 1992: 249–310

Das Verhalten verfrachteter Vögel

Von Roswitha Wiltschko

Abstract: Wiltschko, R. (1992): The behavior of displaced birds. – Vogelwarte 36: 249–310

This paper reviews findings on the behavior of displaced birds. A large amount of data on homing pigeons is complemented by corresponding data on wild birds whenever those are available. Both types of data are compared in view of (1) the range in which homing is possible, (2) initial orientation (mean direction in relation to the home direction, mean vector length), behavior at the release site, and (3) homing performance (homing speed and return rate), tracks of homing flights.

These findings are discussed in view of avian navigation, with emphasis on (1) potential factors and circumstances affecting the orientational process and (2) parallels and possible differences between the homing pigeon, a domesticated bird, and wild living birds. The behavior of birds is then compared with the reactions of other displaced animals, which reveals important parallels, even if the great mobility of birds allows them to home over much larger distances.

(A more detailed summary is given at the end of the paper).

Key words: Homing pigeons, displacement, homing, navigation, initial orientation, release site bias, homing performance.

Adresse: R.W., Fachbereich Biologie der Universität, Zoologie, Siesmayerstraße 70, D (West) 6000 Frankfurt a.M, Germany.

1. Einleitung 250
2. Bindung an den Heimatort 251
3. Der Heimkehrbereich 252
   3.1. Der Heimkehrbereich von Brieftauben 252
   3.2. Heimkehrrekorde von Wildvögeln 254
4. Das Abflugverhalten 256
   4.1. Die Anfangsorientierung 256
   4.2. Das Verhalten am Auflaßort 260
   4.3. Faktoren, die die Anfangsorientierung beeinflussen 262
   4.4. Ortsspezifisches Verhalten – ‚Ortseffekte' 267
5. Der Heimflug 273
   5.1. Einfluß der allgemeinen körperlichen Leistungsfähigkeit 273
   5.2. Die Heimkehrleistung und ihre Abhängigkeit von der Entfernung 274
   5.3. Faktoren, die die Heimkehrleistung beeinflussen 282
   5.4. Beziehung zwischen Anfangsorientierung und Heimkehrleistung 285
   5.5. Der Flugweg 286
6. Sind Brieftauben und Wildvögel vergleichbar? 290
   6.1. Verhalten am Auflaßort 290
   6.2. Einfluß von Kondition und Motivation auf die Heimkehr 291
   6.3. Gleiche Orientierungsmechanismen? 293
7. Zum Vergleich: Das Verhalten anderer Tiere nach Verfrachtung 293
   7.1. Verfrachtungsversuche mit Wirbellosen 293

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

7.2. Verfrachtungsversuche mit Wirbeltieren 294
7.3. Unterschiede und Gemeinsamkeiten 297
8. Zusammenfassung 300
9. Summary 301
10. Literatur 302
11. Wissenschaftliche Namen der im Text genannten Vogelarten 309

1. Einleitung

Verfrachtungsversuche haben eine lange Tradition. Sie gehören zu den ältesten experimentellen Eingriffen, mit denen man das Verhalten von Vögeln zu analysieren versucht; die ersten fanden bereits um die Jahrhundertwende statt. Die Fragestellungen waren und sind durchaus vielfältig: So wollte Loos (1907) z. B. über Verfrachtungen die Fluggeschwindigkeit von Schwalben und Staren messen, an deren Heimkehr er keinen Zweifel hegte. Häufig stehen auch populationsökologische Gesichtspunkte wie Bindung an den Heimatort mit im Vordergrund (z. B. CREUTZ 1949, WINKEL 1974, RALPH & MEWALDT 1975, WINKEL & WINKEL 1990), und in einigen Fällen versuchte man, über Verfrachtungen Vögel in neuen Gebieten anzusiedeln (Zusammenfassung: MAUERSBERGER 1957).

Die weitaus meisten Verfrachtungsversuche waren und sind jedoch Fragen der Orientierung gewidmet. Schon im letzten Jahrhundert unternahmen EXNER (1883) und REYNAUD (1900) Versuche mit Brieftauben, die eine bestimmte Navigationshypothese, nämlich Trägheitsnavigation, überprüfen sollten. Autoren wie SCHNEIDER (1906) und WATSON & LASHLEY (1915) waren dagegen zunächst vor allem bemüht, bei Brieftauben und bei wildlebenden Vögeln den allgemeinen Rahmen der Leistungsfähigkeit abzustecken. Ihre Versuche waren die ersten einer langen Reihe von Verfrachtungsversuchen zu Orientierungsfragen, mit denen sich die vorliegende Arbeit befassen will.

Die Mehrzahl der Versuche, vor allem in den letzten Jahren, wurde mit Brieftauben durchgeführt. Es mag zunächst überraschen, daß ein domestiziertes Tier, seit mehr als 4500 Jahren in menschlicher Obhut (ISSEL 1978), auf diesem Gebiet eine solch prominente Rolle spielt. Der Grund liegt nicht etwa darin, daß das Orientierungsvermögen von Brieftauben besonders gut entwickelt wäre. Zwar kehren sie in den Taubenrennen regelmäßig aus großen Entfernungen zurück, doch sind die Anforderungen an das Orientierungsvermögen dabei vergleichsweise gering: Brieftauben werden immer im Schwarm und fast immer aus der gleichen Richtung aufgelassen. Wir müssen im Gegenteil davon ausgehen, daß wildlebende Vögel über weit bessere Fähigkeiten verfügen und spontan (d. h. ohne vorheriges Training) aus weit größeren Entfernungen heimkehren können. Doch die methodischen Vorteile – leichte Beschaffbarkeit, Haltung und Handhabbarkeit, die Gewißheit, daß sie sofort nach dem Freilassen mit dem Heimflug starten, und die Überprüfbarkeit des Heimkehrerfolgs – haben das ‚Haustier' Brieftaube zum bevorzugten Versuchsvogel werden lassen, wenn es um die Analyse der Mechanismen geht, die den Vögeln eine Heimkehr aus großen Entfernungen erlauben.

Bei den Verfrachtungsversuchen mit Wildvögeln lag und liegt eines der Hauptprobleme in der Beschaffung einer ausreichenden Anzahl geeigneter Versuchsvögel. Es kommt daher nicht von ungefähr, daß man sich bevorzugt mit koloniebrütenden Arten befaßte, mit Seevögeln wie Sturmtauchern, Seeschwalben und Möwen, aber auch mit Uferschwalben oder anderen Schwalbenarten, bei denen viele Individuen auf relativ engem Raum zu finden sind. Arten, die Nistkästen benutzen, sind ebenfalls vergleichsweise gut untersucht. Andere Vogelarten sind in der Regel nur im Winterhalbjahr durch Netzfänge an Futterstellen in genügender Zahl zu beschaffen. Eine Ausnahme bilden Zugvögel, die auf dem Durchzug an Beringungsstationen in großer Zahl gefangen werden. Doch sind Verfrachtungen während des Zuges mit Verfrachtungen aus einem Heimatgebiet grundsätzlich nicht vergleichbar, denn hier ist der Zielort der Vögel vom Ausgangsort verschieden; es ist nicht zu erwarten, daß solche Vögel zum Fangort zurückkehren.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Auch sind Verfrachtungsversuche mit Wildvögeln häufig mit methodischen Schwierigkeiten behaftet: Es ist vom Verhalten her vielfach nicht möglich, die Anfangsorientierung – bei Brieftauben ein sehr wichtiges Kriterium – zu messen, da viele wildlebende Vögel nicht direkt abfliegen, sondern zunächst einmal Deckung aufsuchen. Die Feststellung der Heimkehr ist ebenfalls oft von gewissen Unsicherheiten geprägt, denn es besteht immer die Gefahr, daß heimgekehrte Vögel übersehen wurden. Dazu gibt es Hinweise, daß es durch den Fang gelegentlich sogar während der Brutzeit zu einer gewissen Vergrämung kommen kann (z. B. GRIFFIN 1940). Der genaue Zeitpunkt der Heimkehr läßt sich nur in Ausnahmefällen nachweisen. Insgesamt ist die Datenmenge, die über wildlebende Vögel vorliegt, wesentlich geringer als die, die sich auf Brieftauben bezieht, und es handelt sich meist nicht um gezielte Fragen nach Orientierungsmechanismen, sondern eher um eine Dokumentation der allgemeinen Leistungsfähigkeit und ihrer Rahmenbedingungen.

Die vorliegende Arbeit soll das Verhalten verfrachteter Vögel beschreiben, wie es sich nach der Literatur darstellt, und zwar in Hinblick darauf, welche Rückschlüsse sich daraus auf das Orientierungssystem ergeben. Dabei wird die umfangreiche Kenntnis über das Verhalten der Brieftauben notgedrungen im Vordergrund stehen; die Datenbasis unseres Frankfurter Schlags liefert die Beispiele. Daten wildlebender Vogelarten werden herangezogen, wo immer sie vorliegen, wobei ich versuchen will, die in der Literatur verstreuten Befunde zu einem Gesamtbild zu ordnen. Da die untersuchten Wildvogelarten verschiedenen systematischen und ökologischen Kategorien angehören und sich in ihrem spontanen Ortsverhalten drastisch unterscheiden – es gibt unter ihnen sehr ortsstete Standvögel, weit umherstreifende Arten und ausgeprägte Zugvögel – lassen sich hier Beziehungen zwischen Verhalten nach der Auflassung, Orientierungs- und Heimkehrleistung und dem allgemeinen Ortsverhalten aufzeigen, was durch Versuche mit Brieftauben allein nicht möglich wäre. Deshalb können gerade die wenigen Daten von Wildvögeln dazu beitragen, das Orientierungssystem der Vögel und seine Leistungen als Teil des Ortsverhaltens im Zusammenhang mit der allgemeinen Bewältigung des Raums zu verstehen, die ja bei Vögeln wegen der Flugfähigkeit und der damit verbundenen hohen Mobilität unter ganz anderen Rahmenbedingungen stattfindet als bei anderen Tieren.

Die Betrachtung beschränkt sich auf Verfrachtungen, bei denen Vögel von einem ‚Heimatort' weg verfrachtet wurden. Die großräumigen Versetzungen von Vögeln auf dem Durchzug, die von den Vogelwarten Rositten, Helgoland und Arnheim durchgeführt wurden (KRÄTZIG & SCHÜZ 1936; DROST 1938; SCHÜZ 1938, 1949, 1950 a,b; RÜPPELL 1944, RÜPPELL & SCHÜZ 1948; PERDECK 1958, 1964, 1967) werden aus den oben genannten Gründen nicht mitberücksichtigt. Entsprechendes gilt auch für die kontinent-weiten Verfrachtungen aus den Winterquartieren, die Anfang der 60er Jahre in den USA durchgeführt wurden (z. B. HAMILTON 1962, MEWALDT 1963, 1964); auch hier war mit einer unmittelbaren Heimkehr zum Fangort nicht zu rechnen. – Die umfangreichen Befunde, die sich auf das Verhalten experimentell manipulierter Tauben beziehen, und die wenigen entsprechenden Ergebnisse bei wildlebenden Vögeln (z. B. KLUIJVER 1935, RÜPPELL & SCHEIN 1938, 1941; WODZICKI et al. 1939, WOJTUSIAK et al. 1979, 1980; MATTHEWS 1952; FIASCHI et al. 1974, WALLRAFF & HUND 1982) bleiben ebenfalls ausgeklammert; sie würden den vorliegenden Rahmen sprengen.

2. Bindung an den Heimatort

Wenn man Befunde aus Verfrachtungsversuchen in Hinblick auf die Orientierungsleistungen interpretieren will, muß man berücksichtigen, daß neben der Orientierungsfähigkeit als solcher und dem physiologischen Zustand, der die Bewältigung der geforderten Flugstrecke erlauben muß, auch Fragen der Motivation eine ganz entscheidende Rolle spielen: Die Vögel müssen ‚willens' sein, zurückzukehren, d. h. sie müssen eine Heimkehr, die gegebenenfalls einen längeren Flug durch unbekanntes Gelände bedeutet, dem Verweilen am Auflaßort vorziehen. Dies ist im konkreten Fall nur nachzuweisen, wenn sie wirklich zurückkommen. Doch man kann Bedingungen nennen, unter denen man mit einiger Sicherheit von einer hohen Bereitschaft zur Heimkehr ausgehen kann.

Von Brieftauben weiß man, daß sie zu jeder Jahreszeit und unter allen Bedingungen versuchen, ihren Schlag wieder zu erreichen – sie sind seit ihrer Domestikation auf dieses Ziel hin gezüchtet

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

worden. Bei Wildvögeln werden aus praktischen Gründen viele Verfrachtungsversuche mit brütenden Vögeln durchgeführt, denn man geht mit Recht davon aus, daß die Bindung an das Nest und die Jungen die notwendige sichere Grundlage für die Motivation, heimzukehren, bietet. Doch ist erfolgreiches Heimkehren keineswegs auf die Brutzeit und auf brütende Vögel beschränkt. Vögel, wie auch andere Tiere, die ein festes Heimareal besitzen, sind generell bestrebt, dorthin zurückzukehren. Der Aufenthalt in vertrautem Gelände mit Nahrungsquellen, Rastplätzen, Verstecken etc., deren Lage bekannt ist, bietet offensichtlich erhebliche Vorteile gegenüber dem Verweilen in einem fremden Gebiet, in dem sich die Tiere diese Kenntnis erst wieder mühsam erwerben müßten. Bei Angehörigen anderer Wirbeltiergruppen sind die Vorteile von Ortskenntnis vielfach belegt: Sie liegen in einer allgemein höheren Chance zu überleben, da es besser gelingt, Freßfeinden zu entgehen (z. B. METZGAR 1967 für Mäuse und WEINTRAUB 1970 für Eidechsen), Überlegenheit bei der Revierverteidigung, im Streben nach sozialen Positionen und der Möglichkeit, stabile Beziehungen zu den Nachbarn zu unterhalten (z. B. STICKEL 1968 für Mäuse und STAMPS 1987 für Anolis) und nicht zuletzt dem effizienteren Ausnutzen der vorhandenen Nahrungsquellen. Für Vögel dürfte Entsprechendes gelten.

Es sind jedoch auch Fälle dokumentiert, daß Vögel längere Zeit am Auflaßort blieben und sich dort ansiedelten, ihn also zu ihrem neuen ‚Heimatort' machten. Hier handelt es sich in der Mehrzahl um Vögel, die noch nicht lange am Fangplatz ansässig waren, d. h. um Jungvögel, aber auch um adulte Vögel, die neu ins Fanggebiet eingewandert waren. Dies gilt für Verfrachtungen im Winterquartier (RALPH & MEWALDT 1975) genauso wie für Verfrachtungen zu Beginn der Brutzeit (WINKEL & WINKEL 1990, SOKOLOV & VYSOTZKY 1991).

Damit stellt sich die Frage, unter welchen Bedingungen ein Ort zum ‚Heimatort' wird. Von Brieftauben ist bekannt, daß man sie, will man sie an einem neuen Schlag ansiedeln, im Alter von 3 bis 4 Wochen dort hinbringen muß, in einem Alter also, in dem sie noch nicht fliegen können. Hier sprechen die Beobachtungen dafür, daß sie ihren Heimatort in einem prägungähnlichen Vorgang etablieren, sobald sie frei herumfliegen können. Spätere Umsiedlungen gelingen nur noch in Ausnahmefällen. Bei vielen wildlebenden Vogelarten gibt es Hinweise, daß Vögel ihren späteren Brutort bevorzugt in dem Gebiet wählen, in dem sie selber aufwuchsen oder das sie während der Dispersionsphase durchstreiften (e.g. v. HAARTMAN 1949, MAUERSBERGER 1957, SOKOLOV 1976, BERNDT & WINKEL 1979; Zusammenfassung: SOKOLOV 1988). Aufzuchtsversuche machten deutlich, daß junge Zugvögel im Frühjahr nur in ein Gebiet zurückkehren, in dem sie vor dem Wegzug eine gewisse Zeitlang frei umhergeflogen sind (LÖHRL 1959, SOKOLOV et al. 1984). Dies sowie die Tatsache, daß die Heimkehrrate von Jungvögeln bei Verfrachtungen im Winterquartier umso höher wird, je später die Verfrachtung stattfand (RALPH & MEWALDT 1975, BENVENUTI & IOALE 1983) weisen daraufhin, daß sich eine Bindung an einen Ort als Heimatort vielleicht nur langsam entwickelt. Doch spielen für eine erfolgreiche Heimkehr neben diesen psychologischen möglicherweise auch orientierungsphysiologische Gründe eine Rolle: Ein längerer Aufenthalt gibt den Vögel mehr Gelegenheit, umherzufliegen und dabei das Gebiet und die dortige Verteilung von Navigationsfaktoren besser kennenzulernen (SOKOLOV et al. 1984). Vögeln, die neu im Gebiet sind, fehlt neben der Motivation vielleicht auch die Information, dorthin zurückzukehren.

3. Der Heimkehrbereich

Es stellt sich zunächst die Frage, aus welchen Entfernungen überhaupt eine erfolgreiche Heimkehr möglich ist. – Hier sind allein aufgrund der Größe und der Flugfähigkeit der verschiedenen Arten große Unterschiede zu erwarten.

3.1. Heimkehrbereich von Brieftauben

Die Brieftaubenrennen, die normalerweise über Distanzen bis zu 1000 km, in Ausnahmefällen sogar über 1600 km (*„1000 miles"*, SNYDER 1971) gehen, sind wenig aussagekräftig, denn die

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tauben werden durch Auflassungen in steigenden Entfernungen systematisch auf die weiten Rennstrecken hin trainiert. Beim letzten Rennen über die größte Entfernung ist ihnen die Heimroute weitgehend bekannt. Tabelle 1 gibt deshalb Heimkehrraten von Brieftauben wieder, die an verschiedenen wissenschaftlich betriebenen Taubenschlägen bei Auflassungen in unbekanntem Gelände ermittelt wurden. Zum Vergleich sind die Heimkehrraten von Felsentauben, der Stammform der Brieftaube (es handelte sich allerdings um Individuen, die von gefangenen Eltern gezüchtet worden waren) und von verwilderten Haustauben, die sich in Städten und Dörfern ansiedeln, mitaufgeführt.

Tabelle 1: Heimkehrraten von Tauben (*Columba livia*) aus größeren Entfernungen
Table 1: Return rate of pigeons (*Columba livia*) from greater distances

Entfernung Distance	Heimatschlag home	heim/aufgelassen returned/released	Quelle reference
Felsentauben (Rock doves):			
80 km	Toscana, I	3/5 = 60%	ALLEVA et al. (1975)
Stadttauben (Feral pigeons):			
20 km	Weedsport, NY	27/50 = 54%	EDRICH & KEETON (1977)
42 km	Mecklenburg, NY	10/32 = 31%	EDRICH & KEETON (1977)
80 km	Florenz, I	7/343 = 20%	CHELAZZI & PINESCHI (1974)
Brieftauben, untrainierte Erstflieger (Homing pigeons, untrained):			
145 km	Weedsport, NY	3/12 = 25%	KEETON (1973)
150 km	Wilhelmshaven, D	27/109 = 25%	WALLRAFF (1970)
300 km	Nordenham, D	10/44 = 23%	WALLRAFF (1970)
345 km	Seewiesen, D	7/53 = 13%	WALLRAFF (1970)
Trainierte Brieftauben (Homing pigeons, trained):			
300 km	Frankfurt, D	128/151 = 85%	SCHMIDT-KOENIG (1970)
400 km	Frankfurt, D	23/40 = 58%	SCHMIDT-KOENIG (1970)
500 km	Toskana, I*	16/71 = 23%	IOALE et al. (1983)
520 km	Frankfurt, D	8/16 = 50%	Ffm-Daten
680 km	Toskana, I*	2/100 = 2%	IOALE et al. (1983)

* Verfrachtung über die Alpen nach Deutschland. Bei den Erstfliegern handelt es sich um Tauben, die zur Zeit der Versuche vollständig ausgewachsen waren; sie waren 4 bis 9 Monate alt. – * Displaced across the Alpes to Germany. The untrained pigeons were fully grown at the time of release; their age varied between 4 and 9 month.

Es wird deutlich, daß der Heimkehrbereich keine feste Größe darstellt. Generell nehmen die Heimkehrraten mit der Entfernung ab, allerdings auf ganz verschiedenem Niveau (siehe auch Abschnitt 5.2) und keineswegs so schnell, wie von früheren Autoren oft behauptet wurde (z.B RIVIERE 1923, HEINROTH & HEINROTH 1941, GRIFFIN 1952a, u. a.). In der Überlegenheit der Brieftauben über die anderen Angehörigen der Art *Columba livia* macht sich die an den Anforderungen der Taubenrennen orientierte züchterische Auslese bemerkbar, die neben einer Steigerung der körperlichen Leistungsfähigkeit auch eine sehr starke Bindung an den Heimatort förderte. Darüberhinaus wird deutlich, daß erfahrene Tauben über weitere Strecken erheblich höhere Heimkehrraten zeigen als unerfahrene – Trainingsflüge steigern die Entfernung, aus der Tauben noch heimkehren können, nicht unbeträchtlich. Wenn man die Taubenrennen miteinbezieht, kann man von einer Vergrößerung des Heimkehrbereichs um rund zwei Zehnerpotenzen ausgehen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

3.2. Heimkehrrekorde von Wildvögeln

Jedoch erscheinen selbst die Heimkehrleistungen trainierter Brieftauben recht bescheiden, wenn man sie mit denen mancher Wildvögel vergleicht. Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die Angaben, die in der Literatur über Heimkehrerfolge verschiedener Vogelarten bei Verfrachtungen während der Brutzeit zu finden sind; Tabelle 3 faßt entsprechende Angaben für Verfrach-

Tabelle 2: Heimkehrerfolg nach Verfrachtung während der Brutzeit (weiteste Entfernung, aus der mehr als 1 Individuum zurückkehrte)
Table 2: Homing success after displacement during the breeding season (largest distance from which at least two individuals returned)

Vogelart Bird species	Heimatregion home region	Entfernung distance	heimgekehrt returned	Quelle reference
Hochseevögel (Oceanic birds):				
Laysan-Albatros	Pazifik	5120 km	2/4 = 50%	Kenyon & Rice (1958)
Schw.Sturmtaucher	Europa, GB	660 km	18/20 = 90%	Matthews (1953a)
Audubon-Sturmtaucher	Karibik	530 km	5/5 = 100%	Hatch (1974)
Wellenläufer	Kanada, NB	4700 km	4/7 = 57%	Billings (1968)
Seevögel der Küste (Seabirds of the coast):				
Adelie-Pinguin	Antarktis	340 km	12/20 = 60%	Emlen & Penney (1964)
Baßtölpel	Kanada, PQ	340 km*	11/17 = 65%	Griffin & Hock (1949)
Noddi-Seeschwalbe	Karibik	1050 km	2/2 = 100%	Watson & Lashley (1915)
Rußseeschwalbe	Karibik	1370 km	2/2 = 100%	Watson (1908)
Küstenseeschwalbe	Europa, D	410 km*	2/3 = 67%	Dircksen (1932)
Flußseeschwalbe	USA, Mass.	720 km	4/20 = 20%	Griffin (1943)
Silbermöve	USA, Mass.	1400 km*	8/11 = 73%	Griffin (1943)
Heringsmöve	Europa, GB	530–690 km	9/23 = 39%	Matthews (1952b)
Luftplankton-Jäger (feeding aerial plancton):				
Alpensegler	Europa, CH	1620 km	12/26 = 46%	Schifferli (1942)
Mauersegler	Europa, B	250 km*	8/12 = 67%	Spaepen & Dachy (1953)
Purpurschwalbe	USA, Mich.	600–950 km	3/5 = 60%	Southern (1968)
Amer. Klippenschwalbe	USA, Ca.	185 km*	3/19 = 16%	Mayhew (1963)
Südafr. Klippenschwalbe	Südafrika	100 km	75/158 = 47%	Earle (1987)
Rauchschwalbe	Europa, D	1800 km	4/20 = 20%	Rüppell (1937)
Mehlschwalbe	Europa, D	720 km	4/6 = 67%	Rüppell (1936)
Uferschwalbe	USA, Wisc.	280 km	3/9 = 33%	Sargent (1962)
Andere Vogelarten (other species):				
Weißstorch	Europa, PL	2260 km	3/4 = 75%	Wodzicki et al. (1938)
Ringelschnabelmöve	USA, Ill.	240 km	4/10 = 40%	Southern (1970a)
Wendehals	Europa, D	900 km*	2/5 = 40%	Rüppell (1937)
Gartenrotschwanz	Europa, D	480 km	2/7 = 29%	Stimmelmayr (1932)
Rotschulterstärling	USA, N.Y.	340 km	2/7 = 29%	Manwell (1941)
Winter-Junco	USA, Va.	560 km	2/5 = 40%	Nolan et al. (1988)
Feldsperling	Europa, PL	7–11 km	3/3 = 100%	Wojtusiak et al. (1946)
Haussperling	Europa, PL	13 km	10/31 = 32%	Boucher & Sedivy (1959)
Star	Europa, D	900 km	4/26 = 15%	Rüppell (1937)

Unter ‚heimgekehrt' ist angegeben: Zahl der heimgekehrten Vögel/ Zahl der in dieser Entfernung freigelassenen Vögel. * bei Seevögeln: Inland-Auflassungen – bei anderen: Verfrachtungen übers Meer. – ‚returned' gives the relation number of birds returned/ number of birds displaced at this distance.* for sea birds: released inland – for others: displacement across the sea.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tabelle 3: Verfrachtungsversuche außerhalb der Brutzeit (weiteste Entfernung, aus der mehr als 1 Individuum zurückkehrte)
Table 3: Displacement experiments out of the breeding season (largest distance from which at least two individuals returned)

Vogelart Bird species	Fangregion capture	Entfernung distance	heimgekehrt returned	Quelle reference
Standvögel und Angehörige nicht-ziehender Populationen (Non-migrants):				
Seidensänger	Europa, I	8 km	4/27 = 15%	Ioale & Benvenuti (1983)
Samtkopfgrasmücke	Europa, I	8 km	2/18 = 11%	Ioale & Benvenuti (1983)
Kohlmeise	Europa, D	24 km	3/15 = 20%	Winkel (1974)
Blaumeise	Europa, D	33 km	2/4 = 50%	Krätzig (1939)
Sumpfmeise	Europa, D	7 km*	4/5 = 80%	Hampe (1936)
Schwanzmeise	Europa, I	8 km	3/47 = 6%	Ioale & Benvenuti (1983)
Goldammer	Europa, CH	8–9 km	9/41 = 22%	Schifferli (1936)
Buchfink	Europa, CH	8 km	6/18 = 33%	Schifferli (1936)
Feldsperling	Europa, D	47 km*	7/228 = 3%	Creutz (1969)
Haussperling	Europa, D	39 km*	4/7 = 57%	Bub (1962)
Star	Europa, D	165 km	4/12 = 30%	Birner et al. (1968)
Standvögel und Wintergäste zusammen (Non-migrants and wintering birds together):				
Stockente	Europa, GB	100–250 km	2/224 = 2%	Matthews (1961)
Mönchsgrasmücke	Europa, I	8 km	9/76 = 12%	Ioale & Benvenuti (1983)
Sommergoldhähnchen	Europa, I	4.5 km	11/28 = 39%	Ioale & Benvenuti (1983)
Amsel	Europa, D	225 km	5/46 = 11%	Hilprecht (1935)
Zaunkönig	Europa, I	8 km	3/52 = 6%	Ioale & Benvenuti (1983)
Grünling	Europa, D	290 km*	9/303 = 3%	Creutz (1941)
Gimpel	Europa, D	5 km*	8/12 = 67%	Sunkel (1934)
Zugvögel im Winterquartier (Migrants in their winter quarters):				
Bläßhuhn	Europa, CH	660 km	6/31 = 19%	Rüppell & Schifferli (1939)
Lachmöve	Europa, D	700 km	6/78 = 8%	Rüppell & Schifferli (1939)
Heckenbraunelle	Europa, I	32 km	9/26 = 35%	Ioale & Benvenuti (1983)
Rotkehlchen	Europa, I	64 km	6/46 = 13%	Ioale & Benvenuti (1983)
Ammerfinken	USA, Ca.	150 km	10/64 = 16%	Ralph & Mewaldt (1976)
Pieperwaldsänger	Venezuela	65 km	2/2 = 100%	Schwartz (1963)
Fichtenzeisig	USA, Okl.	10 km	2/12 = 17%	Knopf (1983)

Die mit * gekennzeichneten Verfrachtungen verteilten sich über das ganze Jahr (die Brutzeit weitgehend ausgenommen), die übrigen fanden vorwiegend im Spätherbst und Winter statt. – * marks displacements during the entire year, mostly leaving out the breeding season; the others took place predominantly in late fall and winter.

tungen außerhalb der Brutzeit zusammen. Um Zufällen nicht zu viel Gewicht einzuräumen, ist jeweils die größte Entfernung angegeben, aus der mindestens zwei Individuen der betreffenden Art noch während der selben Saison heimkehrten.

Es wird deutlich, daß die Heimkehrleistung in sehr enger Beziehung zur jeweiligen Größe des Aktionsraumes der verfrachteten Arten, aber auch deren allgemeiner Flugfähigkeit steht. Nicht umsonst stammen die eindrucksvollsten Leistungen von Hochseevögeln, die normalerweise riesige Meeresgebiete durchstreifen und durch den dynamischen Segelflug ohne besondere Kraftanstrengungen weite Strecken überwinden können. Neben den aufgeführten Daten sind noch einige sehr spektakuläre Einzelfälle bekannt, wie die Rückkehr eines von den Midway-Inseln nach den Philippinen verfrachteten Laysan-Albatros' über 6600 km (Kenyon & Rice 1958) und die Heimkehr eines Schwarzschnabelsturmtauchers, der die rund 4900 km lange Strecke von Boston über den Nord-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

atlantik nach Skokholm, Wales, in 12 Tagen zurücklegte (MATTHEWS 1953a; siehe auch Tab. 7). Hohe Heimkehrraten über große Entfernungen werden ferner bei anderen Seevogelarten beobachtet, selbst bei Pinguinen, die zwar nicht fliegen können, jedoch daran angepaßt sind, zu Fuß oder schwimmend große Entfernungen zurückzulegen. Hier wurde sogar berichtet, daß 2, vielleicht sogar 3, von 5 Individuen nach Verfrachtung über 3800 km in der nächsten Saison am alten Brutplatz nachgewiesen wurden (EMLEN & PENNEY 1964).

Große Landvögel sind vergleichsweise wenig untersucht. Neben Störchen wurden nur Habichte verfrachtet, von denen aus 200 km zunächst nur 1 von 5 in der gleichen Saison zurückkehrte (RÜPPELL 1937). SCHMIDT-KOENIG (1982) berichtet jedoch über Einzeltiere, die wiederholt über Strecken von bis zu 180 km zurückkehrten. Die weiteste Entfernung, über die ein Habicht zurückkehrte, betrug 600 km (RÜPPELL 1940). Bei anderen Landvögeln sind die höchsten Heimkehrraten aus großen Entfernungen bei Seglern und Schwalben belegt, die als Luftplanktonjäger ihren Nahrungsbedarf während des Fliegens decken können. – Außerhalb der Brutzeit erscheint die Heimkehrleistung oft schon bei kürzeren Entfernungen relativ niedrig. Allerdings ist zu beachten, daß hier vor allem kleine Singvögel verfrachtet wurden und daß man im Winter nicht in dem Maße wie zur Brutzeit gezielt nach den Rückkehrern suchen kann.

Insgesamt stellt sich der Bereich, aus dem eine Heimkehr möglich ist, für die einzelnen Vogelarten sehr unterschiedlich dar, wobei die aufgeführten weitesten Entfernungen keinesfalls absolut zu nehmen sind. Sie spiegeln jedoch die Größe des Aktionsraums der betreffenden Arten und deren Flugfähigkeit wider, was dafür spricht, daß eine erfolgreiche Heimkehr vor allem von diesen beiden Faktoren abhängt.

4. Das Abflugverhalten

Bereits SCHNEIDER (1906), WATSON & LASHLEY (1915) und später WODZICKI & WOJTUSIAK (1934) versuchten, bei verfrachteten Vögeln die Abflugrichtungen zu beobachten. Als MATTHEWS (1951) und KRAMER & v. SAINT PAUL (1952) zeigen konnten, daß auch Brieftauben nach Verfrachtung meist in Richtungen abflogen, die in enger Beziehung zum Heimkurs standen, rückten die Verschwinderichtungen in den Mittelpunkt des Interesses, denn sie machten die Orientierung der Vögel direkt meßbar.

4.1. Die Anfangsorientierung

Zur Messung der Anfangsorientierung werden Vögel einzeln in offenem Gelände aufgelassen, das nach allen Seiten etwa gleichmäßig gute Sicht bietet. Man verfolgt ihren Weg mit Ferngläsern, bis sie nicht mehr aufgelöst werden können, was bei Brieftauben im allgemeinen nach 2 bis 5 min etwa 2 bis 3 km vom Auflaßort entfernt der Fall ist. Dabei werden für jeden Vogel zwei Parameter gemessen, *Verschwinderichtung* und *Verschwindezeit,* die dann die Grundlage der weiteren Betrachtungen bilden. Eine Stichprobe umfaßt üblicherweise 10 bis 15 solcher Werte.

4.1.1. Die Verschwinderichtungen

Als Verschwinderichtung wird die Richtung, in der die Taube zuletzt gesehen wurde, mit einem Kompaß angepeilt. Sie gilt als Maß für die Richtungswahl; in den Fällen, wo die Vögel nicht geradlinig vom Beobachter wegfliegen, charakterisiert sie zumindest die Summe des Richtungsverhaltens bis zum Zeitpunkt des Verschwindens.

Bei Tauben geht man im allgemeinen davon aus, daß die Verschwinderichtungen widerspiegeln, wo sie am Auflaßort in der gegebenen Situation ihre Heimrichtung vermuten. Ob neben der ‚Antwort' des Orientierungssystems auch andere Faktoren die eingeschlagene Richtung beeinflussen, ist gelegentlich Gegenstand von Spekulationen gewesen (z. B. WALLRAFF 1967). Bei ver-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

frachteten Wildvögeln ist die Situation weniger klar. Es wurde mehrfach berichtet, daß Vögel nach dem Freilassen nicht abflogen, sondern zunächst ihr Gefieder ordneten, Deckung aufsuchten, auf Nahrungssuche gingen und/oder sich in der Nähe weilenden Artgenossen anschlossen (z. B. WODZICKI et al. 1939, FOX 1940, DAFFNER 1983). Hier stellt sich die Frage, ob diese Vögel sofort mit dem Heimflug beginnen, denn anders als Brieftauben sind sie ja nicht auf schnelle Heimkehr hin gezüchtet und trainiert. Trotzdem konnten auch bei verschiedenen Arten von Wildvögeln Abflugrichtungen registriert werden, die in Beziehung zur Heimrichtung stehen (Abb. 1).

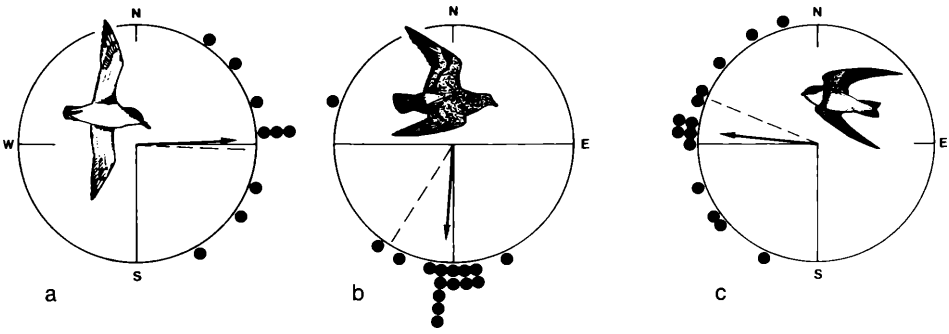


Abb. 1: Abflugrichtungen von (a) Gelbschnabelsturmtauchern, (b) Brieftauben und (c) Uferschwalben. Es handelt sich auch bei den Brieftauben um Vögel, die das erste Mal verfrachtet wurden; die Entfernungen betragen bei den Gelbschnabelsturmtauchern 950 km, bei Brieftauben und Uferschwalben rund 120 km. Die Heimrichtung ist durch einen gestrichelten Radius markiert. Die Symbole an der Peripherie der Kreise geben die Verschwinderichtungen einzelner Vogelindividuen an, die Pfeile stellen die daraus errechneten mittleren Vektoren dar, deren Länge proportional dem Kreisradius gezeichnet ist. – Initial orientation of (a) Cory's Shearwater (b) Homing Pigeon and (c) Bank Swallows. The birds were displaced for the first time; the distances were 950 km for Cory's Shearwater and about 120 km for Pigeons and Bank Swallows. Home directions are given as dashed radius. The symbols at the periphery of the circle mark the vanishing bearings of individual birds, the arrows represent the mean vectors with the lengths proportional to the radius of the circle. – (a) nach RODRIGUEZ-TEIJERO et al. (1984), (b) Ffm-Daten und (c) nach BALDACCINI et al. (1986)

Normalerweise verhalten sich Vögel einer Gruppe, die am gleichen Ort aufgelassen wird, *gerichtet* in dem Sinne, daß ihre Verschwinderichtungen nicht zufällig verteilt sind, sondern mehr oder weniger eng beisammen liegen. Die Mittelrichtung liegt meist ungefähr in Heimrichtung, kann aber auch erheblich davon abweichen. Abb. 1 gibt Beispiele. Dies zeigt, daß Vögel ihr Ziel – Brieftauben den heimatlichen Schlag, Wildvögel ihr Heimgebiet – vom Auflaßort gezielt ansteuern können, wenn dabei auch gelegentlich beträchtliche Abweichungen vom Heimatkurs beobachtet werden (s. Abschnitt 4.4).

Aus den Verschwinderichtungen wird durch Vektoraddition ein *mittlerer Vektor* berechnet, der dann das Richtungsverhalten einer Vogelgruppe bei der Auflassung charakterisiert. Seine Richung α_m spiegelt die Lage der Richtungswahlen der Vogelgruppe wider, die Vektorlänge r_m stellt ein Maß dafür dar, wie gut Richtungswahlen der einzelnen Individuen übereinstimmen, d. h. wie ‚einig' sich die Vögel in ihrer Entscheidung waren. Die Vektorlänge kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wobei 1 der völligen Übereinstimmung der Richtungswahlen und 0 einer Gleichverteilung der Richtungswahlen um den Kreis entspräche. Statistisch wird mit dem Rayleigh-Test (BATSCHELET 1981) überprüft, ob man bei einer gegebenen Verteilung von einer Richtungsbevorzugung ausgehen kann.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Um eine Vorstellung davon zu vermitteln, welcher Art Werte bei der Anfangsorientierung normalerweise auftreten, zeigt Abb. 2 die Häufigkeitsverteilung der Abweichungen von der Heimrichtung und der Vektorlängen für Tauben unseres Frankfurter Schlags.

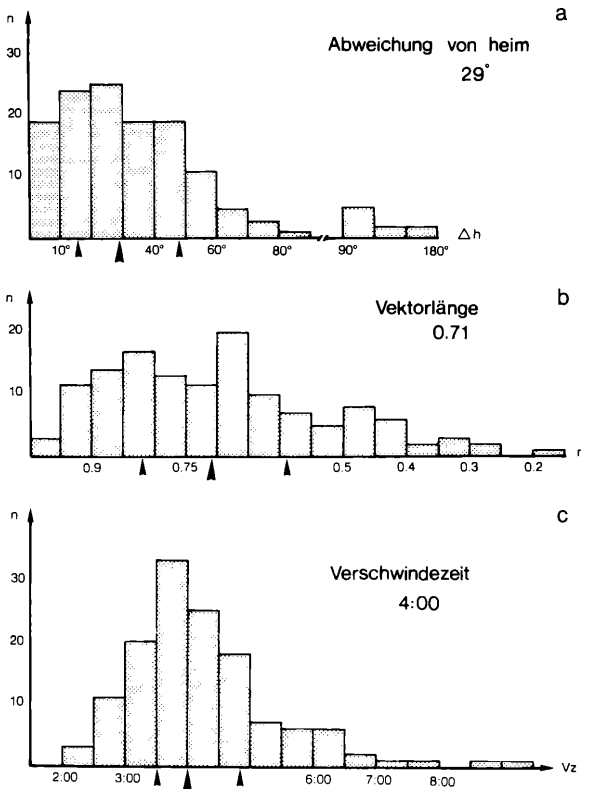


Abb. 2:
Häufigkeitsverteilung der Abweichungen von der Heimrichtung, △ h, der Vektorlänge r und der Verschwindezeit Vz (in min:s) bei den Frankfurter Tauben. Es sind jeweils die Medianwerte der 135 Auflaßorte aufgetragen. Die Pfeile geben den daraus errechneten Medianwert (großer Pfeil) und die 1. und 3. Quartile (kleine Pfeile) an; der numerische Betrag des Medianwerts ist rechts oben angegeben. – Frequency distribution of the deviation from the home direction, △ h, of the vector length r and the vanishing interval VZ, represented by the medians of 135 release sites. The arrows mark the median (large arrows) and the 1st and 3rd quartile (small arrows) of the distribution. The numerial values of the medians are given in the right upper corner. – (Ffm-Daten).

Abb. 2 beruht auf 720 Auflassungen an 135 Auflaßorten, die mit trainierten Tauben in den Jahren 1976 bis 1988 durchgeführt wurden. Da das Orientierungsverhalten in hohem Maße ortsspezifisch ist (s. Abschnitt 4.4), wurde für jeden Ort für die betrachteten Parameter der Medianwert (= Zentralwert) berechnet. Die Häufigkeitsverteilung dieser 135 Medianwerte ist in Abb. 2 dargestellt. Auch für weitere Betrachtungen der Anfangsorientierung und der Heimkehrleistung bilden die Medianwerte der Orte aus dieser Frankfurter Datenbasis die Grundlage (im folgenden: ‚Ffm-Daten').

Bei verschiedenen wildlebenden Vogelarten war es ebenfalls möglich, Abflugrichtungen zu messen. Bei vielen von ihnen war gleichfalls eine Beziehung zur Heimrichtung zu beobachten. Als Beispiele seien hier Rauchschwalben (Wojtusiak et al. 1937, Nastase 1982), Purpurschwalben (Southern 1968) und Uferschwalben (Sargent 1962, Downhower & Windsor 1971, Daffner 1983, Baldaccini et al. 1986), aber auch Heringsmöwen (Matthews 1952), Silbermöwen (Southern 1970a), Schwarzschnabelsturmtaucher (Matthews 1953a) und Gelbschnabelsturmtaucher (Rodriguez-Teijeiro et al. 1984) genannt (vgl. Abb. 1). Viele dieser Daten sind nur in zusammengefaßter Form veröffentlicht worden, so daß man keine Aussage über das Verhalten bei einzelnen Auflassungen machen kann. Nur bei Uferschwalben liegt eine größere Datenmenge zur Anfangsorientierung vor, die sich mit den Befunden bei Brieftauben vergleichen läßt; hier lagen die Vektorlängen meist ebenfalls zwischen 0.42 und 0.83 (Downhower & Windsor 1971, Baldaccini et al. 1986, Baldaccini et al. 1989).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Es gibt jedoch Vogelarten, bei denen die Verschwinderichtungen *keine* Beziehung zur Heimrichtung zeigen. Die Anfangsorientierung dieser Arten läßt sich zwei Kategorien zuordnen:
(1) *Ungerichtete Abflüge* in alle Richtungen, die einer Zufallsverteilung gleichkamen. Solches Verhalten wurde bei manchen Seevögeln, wie Wellenläufern und Baßtölpeln (GRIFFIN 1940, GRIFFIN & HOCK 1949) festgestellt. Daneben wurde vereinzelt beobachtet, daß manche Arten, die im Nahbereich heimgerichtet abfliegen, in größeren Entfernungen ungerichtete Abflüge zeigen. Diese Abhängigkeit der Anfangsorientierung von der Entfernung wird im Abschnitt 4.3 ausführlicher diskutiert.
(2) Wohlgerichtete Abflüge, die aber nicht in Heimrichtung lagen, sondern unabhängig vom Verfrachtungsort immer in die *gleiche Kompaßrichtung* wiesen. Dies wurde für Flußseeschwalben (GRIFFIN & GOLDSMITH 1955), Küstenseeschwalben (HATCH 1975), junge Ringschnabelmöwen (SOUTHERN 1969) und die Abwanderrichtungen von Adelie-Pinguinen (PENNEY & EMLEN 1967) beschrieben. Das wohl berühmteste Beispiel lieferten die Abflugrichtungen verschiedener Enten-

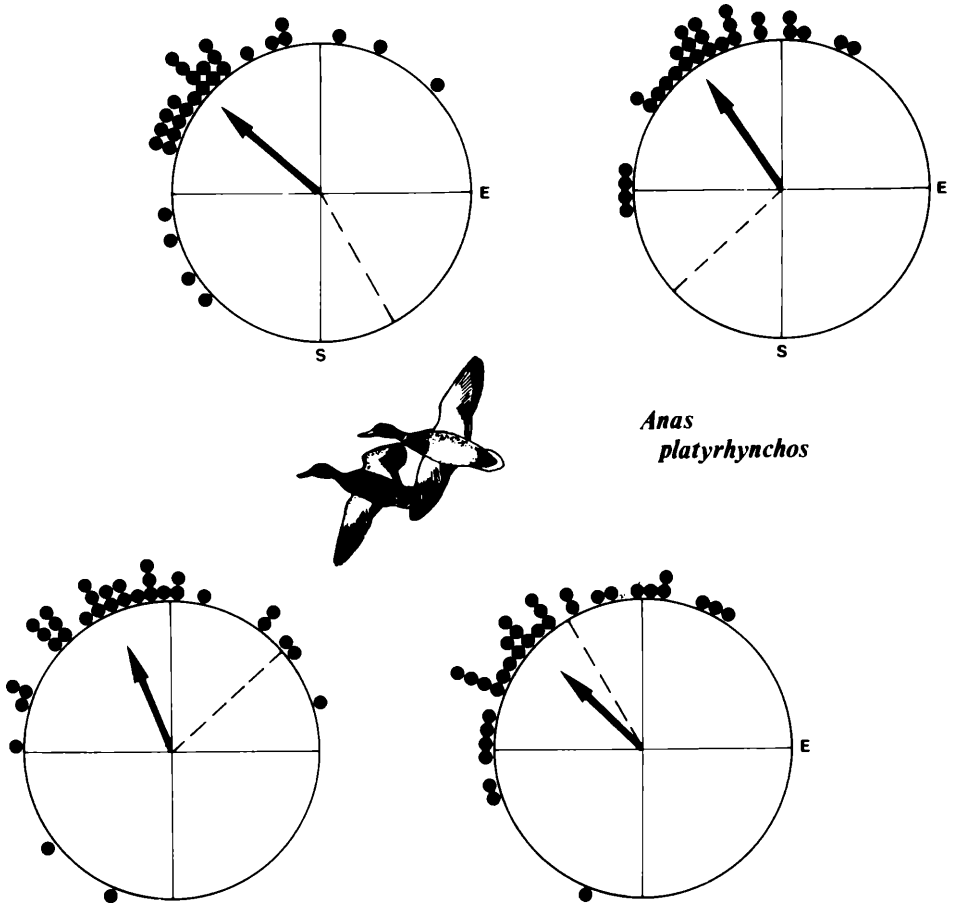


Abb. 3: ‚Nonsense'-Orientierung englischer Stockenten, die unabhängig von der Richtung zum Fangort (als gestrichelter Radius eingezeichnet) nach NW abfliegen – ‚Nonsense'-orientation of English Mallards; the birds fly northwest irrespective of the direction to the capture site (indicates by a dashed radius). – (Nach MATTHEWS 1961).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

arten, für die Abb. 3 ein Beispiel zeigt (BELLROSE 1963, Zusammenfassung: MATTHEWS 1984). MATTHEWS (1961) hat dies Verhalten bei Enten als *nonsense orientation* charakterisiert, weil diese Richtungen die Vögel nicht nach Hause führen.

Die Deutung dieser Richtungstendenzen fällt nicht ganz leicht. Bei Seevögel wurden sie mit Richtungen in Verbindung gebracht, die auf genetischen Komponenten beruhen und das Verhalten normalerweise in einem anderen Zusammenhang bestimmen: Die südöstlichen Tendenzen der Seeschwalben und Ringschnabelmöwen stimmen mit der Herbstzugrichtung überein (vgl. SOUTHERN 1969), die nordöstlichen Richtungstendenzen der Adelie-Pinguine mit der Richtung, die sie in der Antarktis zu ihren Futtergründen führt und die auch schon bei Jungvögeln beobachtet werden konnte, die selbst noch nie zum Packeisrand gewandert waren (die östlich Komponente wurde als Kompensation für die Westdrift des Packeises diskutiert, vgl. PENNEY & EMLEN 1967). – Bei den Entenvögeln, bei denen die Richtungen populationsspezifisch sind, wenn auch nordwestlich Richtungen vorherrschen, steht eine Deutung noch aus. Die Frage nach der Funktion der ‚Nonsense'-Orientierung ist trotz intensiver Bemühungen bis heute noch nicht befriedigend beantwortet (Zusammenfassung MATTHEWS 1984).

BALDACCINI und Kollegen (1986) beobachten, daß Uferschwalben in größeren Entfernungen unabhängig von der Heimrichtung häufig nach Westen flogen, was sie zunächst ebenfalls als eine Art ‚Nonsense'-Orientierung deuteten. Allerdings ist das Verhalten wegen der später erkannten Tendenz, nahe Flußläufe anzufliegen (BALDACCINI et al. 1989) nicht leicht zu beurteilen.

4.1.2. Das zeitliche Verhalten

Neben den Abflugrichtungen wird mit der Stoppuhr bestimmt, wie lange die Vögel brauchen, um aus dem Gesichtsfeld der Beobachter zu verschwinden. Diese *Verschwindezeiten* wurden oft als Maß für die Zeitdauer gewertet, die die Richtungsentscheidung in Anspruch nimmt; MATTHEWS (1951) hat sie entsprechend als *‚orientation time'* bezeichnet. Sie streuen jedoch innerhalb einer Auflassung sehr stark; wir müssen davon ausgehen, daß sie nicht nur vom Orientierungsprozeß als solchem, sondern – neben trivialen Faktoren, die mit der Beobachtung zusammenhängen, wie Sichtweite, Farbe des Vogels, Kontrast zum Hintergrund – auch von der Motivation und anderen Umständen der Auflassung abhängen. Da sie in der Regel nicht normal-verteilt sind, wird meist der *Medianwert* zur Charakterisierung der Auflassung angegeben, d. h. der Wert, der die geordnete Reihe der Verschwindezeiten in zwei gleich große Hälften teilt.

Abb. 2c zeigt die Häufigkeitsverteilung der medianen Verschwindezeiten für die Tauben unseres Frankfurter Schlags an den 135 untersuchten Orten. Dabei unterliegen die Medianwerte von Auflassung zu Auflassung beträchtlichen Schwankungen. An einem einem Ort 30 km nördlich vom Frankfurter Schlag lagen sie bei sonnigem Wetter zwischen 2:05 min und 6:11 min, ohne daß irgendwelche Gründe für die Schwankungen ersichtlich gewesen wären, was bei der Interpretation von Verschwindezeiten berücksichtigt werden sollte.

Beim Gelbschnabelsturmtaucher wurden Verschwindezeiten zwischen 2:55 und 5:52 (RODRIGUEZ-TEIJERO et al. 1984), bei Uferschwalben zwischen 2:54 und 6:03 (BALDACCINI et al. 1986) gemessen. Sie liegen also formal in der gleichen Größenordnung wie bei Tauben, doch ist hier die unterschiedliche Größe der Vögel zu bedenken – die Uferschwalbe ist viel kleiner, der Gelbschnabelsturmtaucher merklich größer als eine Brieftaube.

4.2. Das Verhalten am Auflaßort

Die große Streuung der Verschwindezeiten macht deutlich, daß der Weg, den die Vögel vom Freilassen bis zum Verschwinden zurücklegen, keineswegs immer geradlinig ist (vgl. MATTHEWS 1951). Sie fliegen hin und her, oft mit jähen Richtungswechseln im Zickzack oder in mehr oder weniger unregelmäßigen Kreisen, wobei man bei Tauben allerdings mit einiger Übung am Flugstil

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

erkennen kann, wann mit dem Heimflug begonnen wird. Beispiele für Flugwege am Auflaßort sind bei SCHNEIDER (1906) und ELSNER (1978) veröffentlicht.

4.2.1. Deutung des Umherfliegens am Auflaßort

HEINROTH & HEINROTH (1941) maßen dem verzögerten Abflug, dem Kreisen und den häufigen Richtungsänderungen ihrer Tauben am Auflaßort große Bedeutung bei und deuteten es als Suchen nach bekannten Landmarken. Auch in späteren Jahren nahm man vielfach an, Umherfliegen am Auflaßort stelle einen notwendigen Schritt im Orientierungsprozeß dar. Aber nicht alle Vögel zeigen dieses Verhalten. Ausgesprochenes ‚Kreisen' wird eher selten beobachtet; meist bevorzugen die Tauben auch bei ihren anfänglichen Umherfliegen bereits deutlich den Sektor, in dem später ihre Verschwinderichtung liegen wird (z. B. WALLRAFF 1959b, R. WILTSCHKO 1991). Geradlinige, schnelle Abflüge, die auch an völlig unbekannten Orten häufig beobachtet werden, machen deutlich, daß ein Umherfliegen am Ort zur Orientierung *nicht notwendig* ist. SOUTHERN (1968) beobachtete Umherfliegen auch bei einem Teil der von ihm verfrachteten Purpurschwalben; einen Zusammenhang mit irgendwelchen Parametern der Orientierung oder der Heimkehrleistung konnte er jedoch nicht feststellen.

Bei Tauben läßt sich ein Zusammenhang zwischen dem Umherfliegen am Auflaßort und der Motivation zur Heimkehr beobachten: Tauben, die in ‚Witwerschaft'[1] fliegen oder Eier oder Junge zu versorgen haben, verlassen die Auflaßstelle in der Regel schnell und direkt und haben dementsprechend kürzere Verschwindezeiten (KEETON, mündl. Mitt. und eigene Beobachtungen). Ich neige dazu, das Umherfliegen am Auflaßort im Zusammenhang mit der Schwarmbildung zu sehen, zumal die Tauben in dieser Phase häufig ‚grüßen': Wenn ein Schwarm wilder Tauben gemeinsam vom Feld aufbricht, fliegen die ersten am Ort hin und her und warten, bis sich auch die letzten dem Schwarm angeschlossen haben. Die Bewegungen der einzeln aufgelassenen Versuchstauben, die als soziale Vögel ungern allein fliegen, sind diesem Umherfliegen nicht unähnlich und könnten sich auf das entsprechende Verhalten zurückführen lassen.

Tauben, die in kleinen Gruppen aufgelassen werden, fliegen in der Tat meist ohne Zögern sofort ab (KRAMER 1957). Dennoch können Beobachter vom Flugzeug aus auch hier eine Anfangsphase des Heimflugs unterscheiden, die durch niedrigere Geschwindigkeit, häufigere Richtungswechsel, *größere* Flughöhe (oft 70 bis 100 m) und andere Flugformation (aufgelockerter Schwarm) als bei der späteren Überlandflugphase charakterisiert ist (GRIFFIN 1952b, LAMP 1986). Dabei werden in hügeligen Gebieten gern erhöhte Geländepunkte angeflogen. HITCHCOCK (1952) interpretierte entsprechende Beobachtungen als ‚Orientierungsflüge', doch könnten sie auch rein flugtechnische Gründe haben.

4.2.2. Zeitpunkt der Richtungsentscheidung

Es bleibt die Frage, wann und unter welchen Umständen die Vögel ihre Richtungsentscheidung treffen. Messungen der Flugrichtungen von Tauben in bestimmten Zeitintervallen nach dem Auflassen (z. B PRATT & THOULESS 1955; WALLRAFF 1959b, 1970; GRONAU 1971) ergaben Hinweise, daß die Mehrzahl bereits nach 10 bis 20 s ungefähr in die Richtung strebten, in die sie später verschwanden (Abb. 4). Dabei nähert sich die Flugrichtung sehr rasch der späteren Verschwinderichtung. Die Auswertung einer Frankfurter Versuchsserie (R. WILTSCHKO 1992) ergab, daß bereits 1 Minute nach dem Freilassen in 65% der Fälle eine signifikant gerichtete Verteilung auftritt, nach der 2. Minute sogar in 74% der Fälle, wobei die mediane Abweichung von der Ver-

[1] Ein Verfahren, das zur Erhöhung der Motivation bei Taubenrennen häufig angewendet wird: Der Täuber wird von seinem Weibchen getrennt und darf nur nach erfolgreicher Rückkehr vom Rennen mit ihr zusammensein.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

schwinderichtung von 23° auf 14° abnimmt. Nach der 3. Minute ist keine Verbesserung zu beobachten, was aber daran liegt, daß viele der Tauben, die entschlossen und schnell abfliegen, bereits aus dem Gesichtskreis verschwunden sind und keine Werte mehr liefern. Ähnliche gerichtete Tendenzen in den ersten Minuten nach dem Freilassen waren auch bei Stockenten (MATTHEWS 1961) und Uferschwalben (BALDACCINI et al. 1986) zu beobachten.

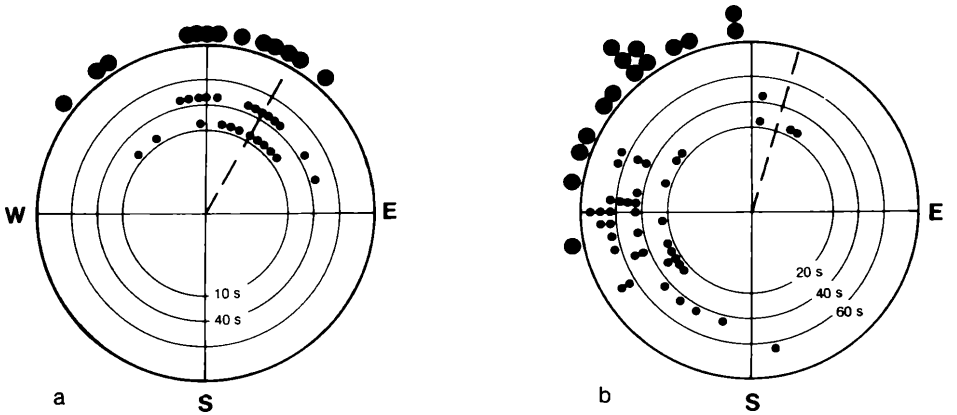


Abb. 4: Die Flugrichtungen von Tauben in bestimmten Zeitabständen nach dem Freilassen (kleine Punkte) und beim Verschwinden (größere Punkte). Die Heimrichtung ist als gestrichelter Radius dargestellt. – The bearing of pigeons at certain intervals after release (small symbols) and the vanishing bearings (larger symbols). The home directions are given as dashed radius. – (a) nach KRAMER (1959), (b) Ffm-Daten.

Ganz offensichtlich bedarf es für die Richtungsentscheidung keines langen Umherfliegens, und so wurde wiederholt versucht, die Richtungswahlen verfrachteter Vögel in geeigneten Käfigen aufzuzeichnen. Bei Lachmöwen (PRECHT 1956, GERDES 1962) und Adelie-Pinguinen (PENNEY & EMLEN 1967) ließen sich Richtungstendenzen in Heimrichtung oder in die Verschwinderichtung feststellen; auch bei Uferschwalben war eine gute Übereinstimmung zwischen dem Richtungsverhalten in einem Rundkäfig und den Verschwinderichtungen zu beobachten (SARGENT 1962). – Bei Tauben führten entsprechende Versuche jedoch zunächst nicht zu schlüssigen Ergebnissen (WALLRAFF 1967, BECKER 1968, KEETON 1974). Erst CHELAZZI & PARDI (1972), die die Ausbruchsversuche von Tauben in einem achteckigen Käfig beobachteten, waren in dieser Hinsicht erfolgreich. KOWALSKI & WILTSCHKO (1986) konnten ebenfalls eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Richtungen, in denen Tauben einen seitlich offenen Käfig verließen, und deren Verschwinderichtungen feststellen, doch erwies sich das Verhalten als recht anfällig gegenüber äußeren Störungen, zum Beispiel durch Wind.

Insgesamt sprechen die Beobachtungen am Auflaßort dafür, daß der Navigationsprozeß nicht ans Fliegen gebunden ist. Die Vögel scheinen ihre Sollrichtung bereits vor dem Freilassen zumindest ungefähr zu kennen; die Informationen, auf denen sie basiert, müssen ihnen also auch vorher zugänglich sein.

4.3. Faktoren, die die Anfangsorientierung beeinflussen

Im Hinblick auf mögliche Orientierungsmechanismen wurde den Faktoren, die das Orientierungsverhalten beeinflussen, traditionellerweise recht viel Aufmerksamkeit geschenkt. Systematische Untersuchungen liegen allerdings nur für Brieftauben vor; bei wildlebenden Vögel beschränken sich die Daten auf Einzelbeobachtungen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

4.3.1. Abflugverhalten in Abhängigkeit von der Entfernung

Erste Studien mit Brieftauben aus den 60er Jahren schienen eine Entfernungsabhängigkeit der Anfangsorientierung aufzuzeigen, und zwar dergestalt, daß die Orientierung in einem ‚mittleren' Bereich, etwa zwischen 20 km bis 100 km vom Schlag, wesentlich schlechter war als in der Nähe des Schlags und in größeren Entfernungen (SCHMIDT-KOENIG 1964, 1966, 1968). SCHMIDT-KOENIG (1966) prägte dafür den Begriff der *toten Zone*. Diese wurde zunächst als Hinweis auf zwei verschiedene Orientierungsmechanismen – einen für die Fern- und einen für die Nahorientierung – gedeutet, die einander nicht ganz überlappten (z. B. MATTHEWS 1963b, WALLRAFF 1974). Doch

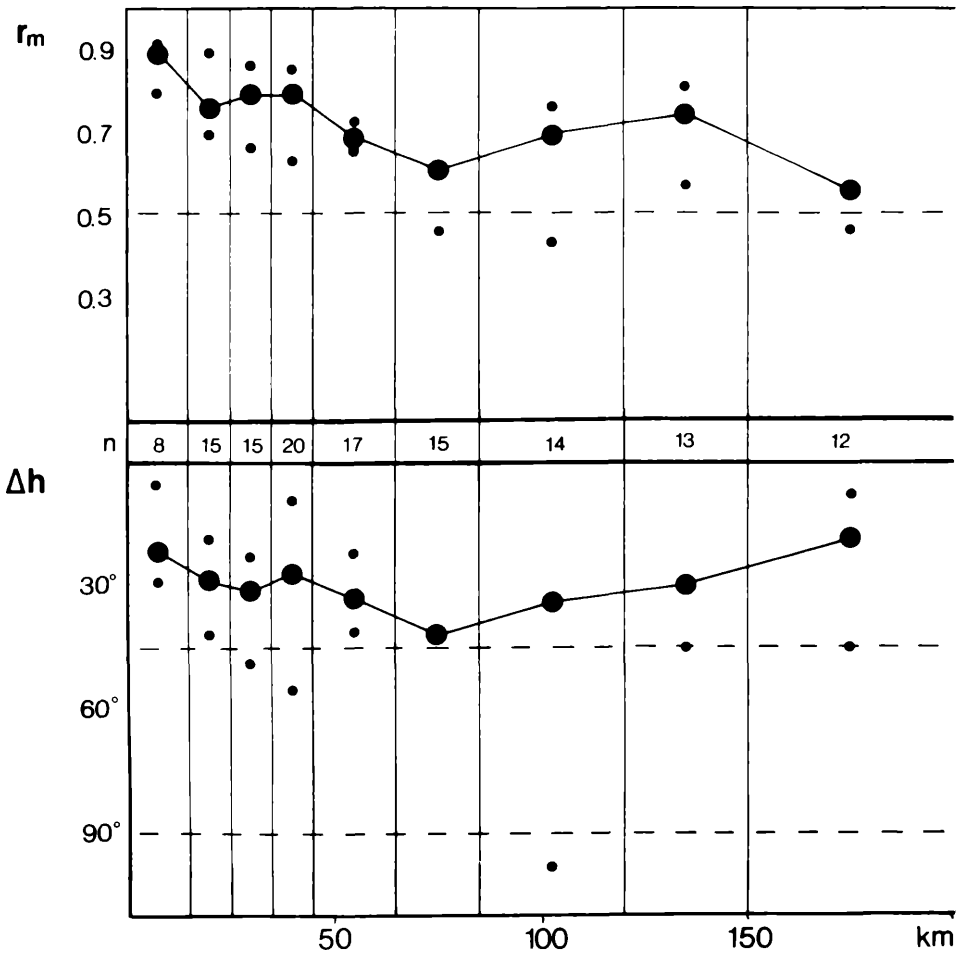


Abb. 5: Die Abweichung von der Heimrichtung, △ h, und die Vektorlänge, r_m, für 135 Orte um den Frankfurter Schlag. Aufgetragen ist jeweils der Medianwert der Entfernungsstufe und, durch die kleineren Symbole markiert, der Bereich zwischen der 1. und 3. Quartile, in dem die mittleren 50 % der Werte liegen. Die Anzahl der Orte in jeder Entfernungsstufe ist über der Abszisse angegeben. – Deviation from the home direction, △ h, and vector length r_m of 135 sites around the Frankfurt loft. The larger symbols indicate the median value of the distance class, the small symbols mark the 1st and 3rd quartile, i.e. the range containing the central 50 % of the data. The number of sites within each distance class is given above the abscissa. – (Ffm-Daten).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

als eine größere Datenmenge auch von anderen Schlägen zur Verfügung stand, wurde deutlich, daß es sich keineswegs um ein allgemeines Phänomen handelte: In Ithaca, New York, in der Toskana und an unserem Frankfurter Schlag waren Tauben auch in der ‚toten Zone' teilweise exzellent orientiert, mit geringen Abweichungen von der Heimrichtung und langen Vektorlängen.

Die Daten unseres Frankfurter Schlages zeigen weder für die Abweichung von der Heimrichtung noch für die Verschwindezeit eine Abhängigkeit von der Entfernung (Abb. 5). Zu beobachten ist allerdings eine Tendenz, daß die Vektorlänge, und damit die Übereinstimmung der Tauben einer Gruppe untereinander, bei weiteren Entfernungen im Mittel etwas abnimmt: jenseits von 150 km sank der Medianwert, der anfangs um 0.8 lag, auf 0.56 ab, was aber immer noch orientiertes Verhalten bedeutet (Ffm-Daten; bis auf zwei Ausnahmen liegen unsere Auflaßorte nicht weiter als 200 km vom Schlag). Es ist keineswegs so, daß in größeren Entfernungen regelmäßig desorientierte Abflüge auftreten; Auflassungen mit kurzen Vektoren sind vereinzelt in allen Entfernungsstufen zu beobachten, und auch in großen Entfernungen sind Auflassungen mit langen Vektoren keine Seltenheit (s. Abb. 1). Eine systematische Verschlechterung, die auf grundsätzliche Schwierigkeiten bei der Orientierung in größeren Entfernungen schließen ließe, tritt nicht auf.

Bei manchen wildlebenden Vogelarten wurde jedoch eine ausgeprägte Entfernungsabhängigkeit der Anfangsorientierung beobachtet, und zwar flogen die Vögel in der Nähe des Heimatortes gerichtet ab, zeigten aber ab einer bestimmten Entfernung vom Heimatort keine Richtungsbevorzugung mehr. Die Entfernungen, ab denen ihre Abflüge ungerichtet wurden, waren sehr unterschiedlich: bei Uferschwalben trat dies zwischen 40 km und 80 km ein (SARGENT 1962); für Purpurschwalben gibt SOUTHERN (1968) Entfernungen um 400 km an, während er für Silbermöwen Entfernungen um 40 km nennt (SOUTHERN 1970a).

Die Verschlechterung der Anfangsorientierung scheint auf den ersten Blick dafür zu sprechen, daß das Orientierungssystem dieser Arten im Gegensatz zu dem der Tauben in größeren Entfernungen nicht mehr so leistungsfähig ist. Doch die Tatsache, daß die desorientierten Abflüge nicht mit einer entsprechenden Verschlechterung der Heimkehrleistung verbunden sind (s. Abb. 10), spricht gegen prinzipielle Schwierigkeiten bei der Orientierung. Hier spielt möglicherweise eine geänderte Motivationslage eine entscheidende Rolle; im Abschnitt 6.1 soll näher darauf eingegangen werden.

4.3.2. Einfluß von Witterungsbedingungen

Taubenzüchter versuchen, Rennen bei Wetterbedingungen wie bedecktem Himmel, Regen, schlechter Sicht usw. zu vermeiden. Auch die Wissenschaftler, die Versuche mit Tauben durchführten (MATTHEWS 1951, KRAMER 1957, WALLRAFF 1960, 1966), berichteten zunächst über Schwierigkeiten ihrer Tauben bei bedecktem Himmel: Der Abflug war verzögert, die Streuung meist sehr viel größer als bei Sonne. Bei völlig bedecktem Himmel waren die Verteilungen der Verschwinderichtungen bis auf seltene Ausnahmen so wenig gerichtet, daß man die Sonne als wesentlichen Orientierungsfaktor ansah.

Doch wahrscheinlich war diese Abhängigkeit von sonnigem Himmel dadurch induziert, daß man Brieftauben üblicherweise nur bei gutem Wetter aufließ. Tauben, die gewohnt waren, bei bedecktem Himmel zu fliegen, waren auch ohne Sonnensicht vergleichbar gut orientiert (KEETON 1969); die Streuung und die Verschwindezeiten waren, wenn überhaupt, nur ganz geringfügig größer als bei Sonne. Ein Einfluß der Bewölkung auf die Lage der Mittelrichtung war nicht festzustellen (KEETON 1969, 1973; WINDSOR 1975). Dem entsprechen auch unsere Beobachtungen am Frankfurter Schlag: Es ergab sich weder für die Abweichung von der Heimrichtung noch für die Vektorlänge einen Zusammenhang mit dem Bewölkungsgrad. Nur die Verschwindezeit nahm mit zunehmender Bewölkung geringfügig zu (Ffm-Daten).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Die wenigen Daten, die bei Wildvögeln zum Einfluß von Witterungsbedingungen vorliegen, sind in sich widersprüchlich: Oft, aber keineswegs immer, war bei bedecktem Himmel eine vergrößerte Streuung zu beobachten (z. B MATTHEWS 1953a, GRIFFIN & GOLDSMITH 1955, RODRIGUEZ-TEIJERO et al. 1984 u. a.). – Allein die ‚nonsense'-Orientierung der Stockenten schien streng an klaren Himmel gebunden, denn bei bedecktem Himmel waren die Abflüge sowohl tags wie nachts zufallsverteilt (MATTHEWS 1963a).

Die vorliegenden, meist an Brieftauben gewonnenen Befunde sprechen insgesamt dafür, daß der Effekt, der von der Himmelsbedeckung ausgeht, vor allem ein gewisses Zögern beim Abflug widerspiegelt. Dies scheint umso geringer, je mehr die Vögel gewohnt sind, bei bedecktem Himmel zu fliegen. Die Orientierung als solche scheint von Witterungsbedingungen weitgehend unabhängig zu sein.

In einer großangelegten Auswertung untersuchte WALLRAFF (1960) den Einfluß einer ganzen Reihe weiterer Wettervariabler auf die Anfangsorientierung. Zu erwähnen wäre hier ein gewisser Einfluß des Windes; er ist jedoch gering und läßt sich weitgehend durch mechanische Behinderung erklären. Über jahreszeitliche Schwankungen der Güte der Anfangsorientierung liegen einander widersprechende Daten vor (WALLRAFF 1959b, GRONAU & SCHMIDT-KOENIG 1970); ein Einfluß etwa der Temperatur, der mehrfach diskutiert wurde (z. B. FOA et al. 1984), ließ sich nicht direkt nachweisen.

4.3.3. Einflüsse der Topographie

Gelegentlich wurde ein Einfluß von Geländestrukturen vermutet (z. B. GRIFFIN 1952a, ARNOULD-TAYLER & MALEWSKI 1955, DOWNHOWER & WINDSOR 1971), vor allem in dem Sinne, daß Vögel von bestimmten Landmarken angezogen würden, wenn diese Strukturen der Heimatregion glichen. Dies ließ sich in der Regel nicht bestätigen. Zwar sind Fälle bekannt, wo die Anfangsorientierung offensichtlich von der Topographie beeinflußt wird, doch handelt es sich dabei um Ausnahmesituationen, die von den Autoren als solche beschrieben wurden. – Hier wäre einmal die Abneigung von Brieftauben zu nennen, auf große Wasserflächen hinaus zu starten. Bei Auflassungen auf dem Meer steuerten sie, wenn Land zu sehen war, die nächste Küste an. Außer Sichtweite von Land wurde eine Tendenz beobachtet, in feste Kompaßrichtungen zu fliegen (PAPI & PARDI 1968, PAPI et al. 1971), die bei Tauben aus einem küstennahen Schlag mit der Richtung übereinstimmte, die sie an der heimischen Küste am schnellsten an Land zurückgebracht hätte.

Am besten dokumentiert ist der Einfluß topographischer Strukturen durch WAGNER (1968, 1970, 1972, 1974), der Tauben mit dem Hubschrauber verfolgte und sich bei seinen Untersuchungen die verschiedenen Geländestrukturen in der Schweiz auf elegante Weise nutzbar machte. In engen Alpentälern aufgelassen, zeigten Tauben zweigipflige Verteilungen entlang der Tal-Achse. Auch Seen beeinflußten die Anfangsorientierung im oben beschriebenen Sinn: Vom Boot aus aufgelassen, strebten sie ungeachtet der Heimrichtung zunächst dem nächsten Ufer zu; lag der Schlag auf der anderen Seite des Sees, so folgten sie meist dem Uferverlauf (Abb. 6; WAGNER 1968). – Dies galt aber nur für die Flugphase unmittelbar nach dem Start; waren die Tauben einmal auf Kurs, wurden Seen oder Felswände ohne Zögern überflogen (WAGNER 1970).

Wenn Tauben in der Alpenregion zu Zeiten, in denen das Schweizerische Mittelland von dichtem Hochnebel bedeckt war, von Bergen aufgelassen wurden, so zeigten sie eine Tendenz, zunächst Berge und Hügel anzufliegen, die nahe der Heimrichtung inselartig aus dem Nebel ragten, oder aber sie tauchten zu Beginn der Nebelschicht unter den Nebel und flogen extrem niedrig, so daß sie Sichtkontakt zum Boden behielten (WAGNER 1978). Ein Eintauchen *in* die Nebelschicht wurde nie beobachtet. Tauben sind offensichtlich bestrebt, nie völlig ohne visuelle Marken zu fliegen, denn Sicht auf strukturiertes Gelände und/oder Zielmarken erleichtern das Einhalten eines geraden Kurses.

Auch für einige wildlebenden Arten ist ein Einfluß von Geländestrukturen beschrieben. Möwen und Seeschwalben folgen zum Beispiel der Küste; auch wurden sie von lokalen Gewässern angezogen, wo einige von ihnen landeten (z. B. GRIFFIN 1943, GRIFFIN & HOCK 1949, GRIFFIN & GOLDSMITH 1955, GOLDSMITH & GRIFFIN 1956, SOUTHERN 1970b, WILLIAMS et al. 1974). Ähnliches galt für

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

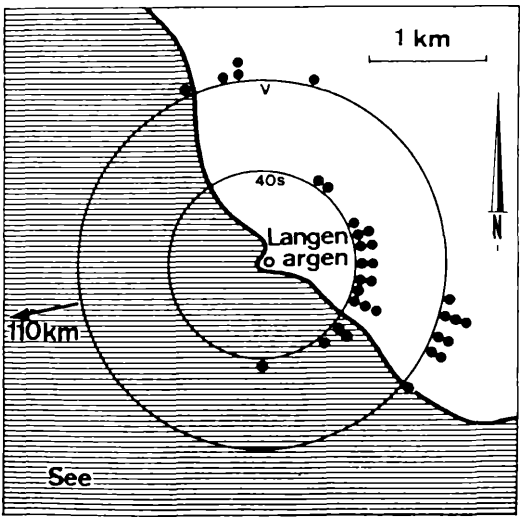


Abb. 6:
Abflüge von Brieftauben am Ufer des Bodensees. Der Pfeil im WSW gibt die Heimrichtung an; am inneren Kreis sind die Flugrichtungen 40 s nach der Auflassung, am äußeren Kreis die Verschwinderichtungen der Tauben aufgetragen. – Initial orientation of pigeons released at the bank of Lake Constance. The arrow in WSW markes the home direction; the flight directions after 40 s are given at the inner circle, the vanishing bearings at the outer circle.- (Aus WAGNER 1968).

verfrachtete Stockenten, besonders, wenn sie die Wasserflächen kannten (MATTHEWS & COOK 1977). – Der deutlichste bisher bekannte Einfluß der Topographie auf das Abflugverhalten wurde kürzlich von BALDACCINI und Kollegen (1989) beschrieben: In größerer Entfernung von ihrer Heimkolonie zeigten Uferschwalben eine sehr ausgeprägte Tendenz, den nächsten Flußlauf anzufliegen.

Bei einigen dieser Reaktionen scheinen spontane Präferenzen und unterschiedliche Motivationslagen zum Ausdruck zu kommen, wie etwa beim Verhalten gegenüber Wasserflächen. In anderen Fällen dürfte das Verhalten vor allem flugtechnische Gründe haben: Seevögel finden an der Küste günstige Bedingungen (z. B. GRIFFIN & HOCK 1949). Hinweise, daß die Orientierung als solche betroffen wäre, ergeben sich nicht.

4.3.4. Einflüsse von Alter und Erfahrung auf die Orientierung

Bei Tauben ist die Entwicklung der Anfangsorientierung mit Zunahme von Alter und Erfahrung in vielfacher Weise dokumentiert (z. B. R. WILTSCHKO 1991b), so daß ich mich hier auf eine kurze Zusammenfassung und das Nennen der Quellen beschränken kann: In einer sehr kurzen Anfangsphase direkt nach Beginn des spontanen Umherfliegens wird zunächst gute Orientierung beobachtet, die auf Wegumkehr, einem einfachen Orientierungsmechanismus, zurückgeführt werden kann (R. WILTSCHKO & WILTSCHKO 1985). Anschließend ist die Anfangsorientierung untrainierter Tauben in der Regel durch beträchtliche Streuung und teilweise große Abweichungen von der Heimrichtung gekennzeichnet, obgleich gelegentlich auch sehr gut heimgerichtete Abflüge mit langen Vektorlängen beobachtet werden. Das Verhalten solcher untrainierter *Erstflieger* ist unter anderem bei MATTHEWS (1953b), KRAMER (1957), HOFFMANN (1959), WALLRAFF (1970, 1986) und W. WILTSCHKO & WILTSCHKO (1982) dargestellt; die Daten von WALLRAFF (1959a, 1982) und WALLRAFF et al. (1989) erlauben einen direkten Vergleich der Orientierung von Erstfliegern und trainierten Tauben an den gleichen Orten. Dabei zeigt sich, daß vor allem Flugerfahrung, die den Tauben meist durch ein Trainingsprogramm vermittelt wird, die Anfangsorientierung ganz erheblich verbessern kann. Am Frankfurter Schlag ergeben sich für ältere untrainierte Tauben als Medianwerte der Abweichung von der Heimrichtung und der Vektorlänge 43° und 0.44, während die entsprechenden Werte für trainierte Tauben 29° und 0.71 betragen (vgl. Abb. 2a,b). Daten,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

die aufzeigen, wie steigende Flugerfahrung die Anfangsorientierung kontinuierlich verbessert, sind u. a. bei SCHMIDT-KOENIG (1963a) zu finden.

Die Verbesserung der Anfangsorientierung durch Erfahrung ist dabei keineswegs auf das Gebiet beschränkt, das die Tauben im Rahmen des Trainingsprogramms kennenlernen, sondern betrifft auch weiter entfernte, völlig unbekannte Orte. Es handelt sich um eine *generelle Verbesserung* der Orientierung, was man darauf zurückführen kann, daß Tauben während des Trainings die Region um ihren Schlag gut kennenlernen und aufgrund der dort gewonnenen Erfahrung den Verlauf der Navigationsfaktoren auch in unbekanntem Gelände immer besser einzuschätzen lernen.

Der Einfluß von spezieller Ortskenntnis hängt vom allgemeinen Erfahrungsstand der Tauben ab: In Gebieten, in denen sich die Tauben ohnehin gut auskennen, beeinflußt Ortskenntnis die Anfangsorientierung kaum, während sie diese in Gegenden, die den Tauben nur sehr wenig oder fast gar nicht bekannt sind, entscheidend verbessern kann (GRÜTER & WILTSCHKO 1990). An Orten, an denen die Abweichung von der Heimrichtung zunächst sehr groß war (s. Abschnitt 4.4), führt steigende Ortskenntnis dazu, daß die Abweichung mit der Zeit kleiner wird (KOWALSKI & WILTSCHKO 1987).

Ob eine ähnliche Verbesserung der Anfangsorientierung durch Erfahrung auch bei wildlebenden Vögeln auftritt, läßt sich nicht sagen. Hier liegt nur eine Beobachtung vor: SARGENT (1962) sah bei Uferschwalben, die er zum zweiten Mal aufließ, keine Tendenz zur Verbesserung der Anfangsorientierung. Allerdings fanden die Versuche in Entfernungen statt, in denen Uferschwalben normalerweise keine heimgerichteten Abflüge mehr zeigten – wenn dies, wie zu vermuten (s. Abschnitt 6.1) tatsächlich auf Änderung der Motivationslage zurückzuführen ist, hätte eine etwaige Verbesserung gar nicht sichtbar werden können.

4.3.5. Verhalten im Schwarm

Darüber, wie sich Richtungswahl und Streuung ändern, wenn man Vögel in kleinen Schwärmen aufläßt, die dann eine gemeinsame Richtungsentscheidung treffen, liegen bei Tauben gegensätzliche Beobachtungen vor: KEETON (1970b) beobachtete keine systematische Änderung, während TAMM (1980) über eine verringerte Streuung und eine Tendenz zur Verringerung der Abweichung von der Heimrichtung berichtet. Eine Untersuchung an unserem Schlag, die sich auf ein wesentlich umfangreicheres Datenmaterial stützt (NICKEL-MALEJKA 1990), ergab bei der Richtungswahl keinen Unterschied. Allerdings war die Streuung bei kleinen Schwärmen meist geringer, und die Verschwindezeiten waren signifikant kürzer. Letzteres spricht dafür, daß Tauben im Schwarm wirklich entschlossener abfliegen, denn eine Gruppe von mehreren Tauben müßte man noch in größeren Entfernungen beobachten können als einzelne Tauben.

4.4. Ortsspezifisches Verhalten – ‚Ortseffekte'

Man geht allgemein davon aus, daß Vögel nach der Freilassung nach Hause fliegen wollen und daß die Verschwinderichtungen ihre Richtungsentscheidungen mehr oder weniger genau widerspiegeln. Um so überraschender ist es deshalb zunächst, daß diese Verschwinderichtungen nur selten mit der Heimrichtung übereinstimmen – bei Tauben ist eine solche Übereinstimmung eher die Ausnahme als die Regel. Die beobachteten Abweichungen sind von sehr unterschiedlicher Größe; meist sind sie so gering, daß die Mittelrichtung noch im Bereich des heimzugewandten Quadranten oder doch innerhalb des Heim-Halbkreises liegt, doch können sie in manchen Fällen bis zu 180° betragen (vgl. Abb. 2a).

Erste Beispiele für solche Abweichungen von der Heimrichtung sind schon bei MATTHEWS (1951, 1953b) zu finden. WALLRAFFS (1959b) umfangreiche Studie über das Heimkehrverhalten von Brieftauben im Wilhelmshavener Raum ergab, daß diese Abweichungen an den entspre-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

chenden Auflaßplätzen jeweils typische Muster aufweisen. WALLRAFF führte daher den Terminus *Ortseffekt* ein, der später von KEETON (1973) als *release site bias* ins Englische übersetzt wurde.

4.4.1. Kriterien für ‚Ortseffekte'

Im konkreten Fall stellt sich die Frage, ab welcher Größe der Abweichung man davon ausgehen muß, daß nicht die Heimrichtung, sondern eine andere Richtung bevorzugt wird. Die Statistik bietet ein einfaches Kriterium: Entscheidend ist, ob sich die Mittelrichtung *signifikant* von der Heimrichtung unterscheidet oder nicht (BATSCHELET 1981). – Entsprechend kann man drei Verteilungstypen von Verschwinderichtungen unterscheiden (vgl. W. WILTSCHKO et al. 1987a,b):
(1) Die Vektorlänge ist so kurz, daß man keine Richtungsbevorzugung annehmen kann. – Diese Verteilungen werden meist als als ‚ungerichtet' bezeichnet und oft dahingehend interpretiert, daß die Vögel in der gegebenen Situation keine sinnvolle Richtungsentscheidung treffen konnten. Allerdings kämen scheinbar ‚ungerichtete' Verteilungen auch dann zustande, wenn die Vögel Orientierungsentscheidungen treffen, die untereinander nicht übereinstimmen. Statistisch läßt sich eine Übereinstimmung einer gegebenen Verteilung mit einer Zufallsverteilung nicht nachweisen. Es könnte sich also auch um stark gestreute Verteilungen handeln, deren Richtungsbevorzugung etwa wegen der geringen Anzahl der Meßwerte (noch) nicht nachzuweisen ist.
(2) Die Verteilung ist gerichtet, und das Konfidenzintervall der Mittelrichtung schließt die Heimrichtung ein. Diese Art von Verteilungen wird der Einfachheit halber als ‚heimorientiert' bezeichnet. Allerdings läßt sich eine Übereinstimmung mit der Heimrichtung nicht nachweisen; unter ‚heimgerichteten' Verteilungen können sich also auch solche verbergen, die eigentlich eine Abweichung besitzen, welche aber aktuell nicht nachweisbar ist (s. Tab. 4).
(3) Die Verteilung ist *gerichtet,* das Konfidenzintervall schließt die Heimrichtung nicht ein. In diesem Fall fliegen die Vögel eine von der Heimrichtung abweichende Richtung. Dabei ist es zunächst unerheblich, wie groß die Abweichung ist. Allerdings kann man bei gut gerichteten Verteilungen mit langen Vektorlängen und großer Stichprobengröße bereits kleinere Abweichungen als solche erkennen als in Fällen, wo nur wenige Verschwinderichtungen vorliegen oder diese stark streuen.

4.4.2. Ortsspezifität des Verhaltens

Abweichungen von der Heimrichtung treten nicht zufällig auf, sondern das Abflugverhalten ist jeweils für einen gegebenen Auflaßort charakteristisch. An Orten mit *Ortseffekt* erwiesen sich die Abweichungen von der Heimrichtung im allgemeinen als gut reproduzierbar (vgl. WALLRAFF 1959b).

KEETON (1973) war der erste, der das Verhalten an einem seiner Auflaßplätze systematisch analysierte. Er wählte dazu den Ort *Castor Hill,* 143 km NNE von seinem Schlag in Ithaca, New York, wo die Abweichung etwa 60° im Uhrzeigersinn beträgt: Die Mittelwerte von 15 Stichproben lagen zwischen 236° und 294°, alle rechts von der Heimrichtung 200° Auch im Frankfurter Raum haben wir einige Auflaßplätze systematisch untersucht, wobei sich unterschiedliche Ortscharakteristika ergaben. Abb. 7 zeigt typische Beispiele von Orten, an denen mindestens 15 Auflassungen stattfanden; Tabelle 4 gibt die numerischen Daten für 10 solcher Orte wieder.

An den einzelnen Orten werden Unterschiede in der Lage zur Heimrichtung und in der Vektorlänge deutlich, und zwar sind sowohl die Medianwerte als auch die Streuung betroffen (vgl. auch GRÜTER et al. 1982): In Lich liegen die Mittelrichtungen auf engstem Raum, an den Orten im Süden und Südwesten streuen sie dagegen beträchtlich. An allen Orten wurden einzelne Auflassungen mit signifikanten Abweichungen von der Heimrichtung beobachtet; deren Anteil schwankt jedoch zwischen 12% und 61%. In Obermörlen liegen sie alle links, in Lich fast alle rechts von der Heimrichtung, was insofern bemerkenswert ist, da die Entfernung zwischen diesen beiden Orten nur ca. 12 km

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

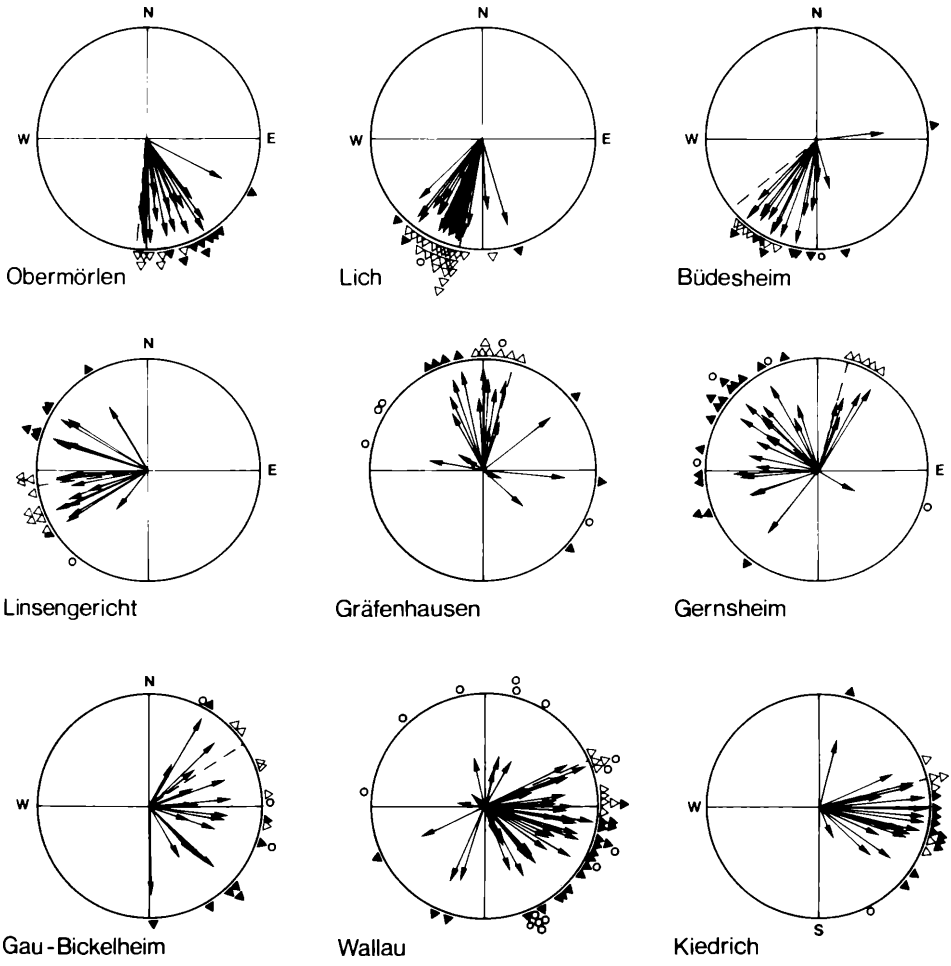


Abb. 7: Orientierungsverhalten an häufig benutzten Auflaßorten um Frankfurt a.M. Die Heimrichtung ist jeweils durch einen gestrichelten Radius angegeben. Die Pfeile stellen die Mittelvektoren einzelner Auflassungen (bezogen auf den Radius des Kreises = 1) dar; die Symbole an der Peripherie der Kreise markieren die Lage der Mittelrichtung und geben an, ob es sich um ‚heimgerichtete' Auflassungen (offene Dreiecke), Auflassungen mit Ortseffekt (ausgefüllte Dreiecke) oder um nicht-gerichtete Auflassungen (offene Kreise) handelt. – Orientation behavior at frequently used sites around Frankfurt a.M. The home direction is given by dashed radius. The arrows represent the mean vectors of individual releases (in relation to the radius = 1); the symbols at the periphery mark the mean directions of the individual releases and indicate, whether the distribution of bearings was ‚homeward oriented' (open triangles), showing a bias (solid triangles) or non-significant (open circles). – (Ffm-Daten).

Luftlinie beträgt. In Linsengericht fliegen die Tauben im Mittel ‚heimgerichtet' ab; alle anderen Orte weisen einen Ortseffekt auf in dem Sinne, daß die zusammengefaßten Verschwinderichtungen signifikant von der Heimrichtung abweichen: An diesen Orten stellt also nicht die Heimrichtung, sondern die von der Heimrichtung abweichende Richtung die *lokale Sollrichtung* dar. Darauf hatte schon Schmidt-Koenig (1961, 1966) hingewiesen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tabelle 4: Ortsspezifisches Verhalten
Table 4: Site specific behavior

Ort / Site	Lage des Auflaßorts / Direction distance	N / N	Anteil (%) n.s. heim bias / Percentage n.s. home bias	Abw. heim Med. Ber. 50% / Dev. of home med. range 50%	Vektorlänge Med. Ber. 50% / vector length med. range 50%	Sichtzeit Med. Ber. 50% / Van. Interval med. range 50%
Obermörlen	185°, 29.5 km	16	0 44 56	− 23° 25°	0.80 0.24	3:29 87s
Lich	192°, 40.6 km	27	4 84 12	+ 7° 9°	0.88 0.14	4:45 145s
Büdesheim	231°, 13.3 km	16	13 31 56	− 26° 29°	0.88 0.30	3:44 134s
Linsengericht	262°, 40.0 km	17	6 53 41	+ 2° 43°	0.84 0.18	5:04 190s
Gräfenhausen	16°, 21.7 km	19	16 37 37	− 15° 43°	0.69 0.37	4:40 138s
Gernsheim	16°, 42.0 km	25	16 20 64	− 63° 82°	0.67 0.19	4:08 91s
Gau-Bickelheim	57°, 56.4 km	17	18 35 47	+ 40° 74°	0.68 0.28	3:32 65s
Wallau	67°, 21.3 km	44	35 20 45	+ 37° 66°	0.65 0.32	4:09 96s
Kiedrich	76°, 42.4 km	18	6 33 61	+ 25° 28°	0.84 0.30	4:38 87s
Main-Taunus	88°, 9.1 km	17	12 70 18	+ 7° 28°	0.91 0.18	3:41 36s

N = Anzahl der Auflassungen; n.s., heim, bias = Anteil der Stichproben, die in die jeweilige Kategorie einzustufen sind. Med. Medianwert; zur Abschätzung der Streuung ist jeweils unter ‚Ber. 50%' die Größe des Bereichs angegeben, der von der 1. und 3. Quartile begrenzt wird und also 50% der Werte enthält (Ffm-Daten). – N = Number of releases; n.s., home, bias = percentage of samples belonging to the respective category. med. = median; to allow an estimation of variance, ‚range 50%' indicated the size of the range between 1st and 3rd quartile which includes 50% of the values (Ffm-Daten).

Es wurden auch Auflaßorte bekannt, an denen die Tauben selten eine signifikante Richtungsbevorzugung zeigen. Dieses Verhalten ist für die betreffenden Orte ebenfalls kennzeichnend (z. B. SCHMIDT-KOENIG 1963b, GRÜTER et al. 1982). Der wohl berühmteste dieser Orte ist der von KEETON (1974) erstmals beschriebene *Jersey Hill* in Upstate New York, wo Tauben des Schlags in Ithaca sehr selten orientiert abfliegen. Nur bei etwa einem Viertel der Auflassungen ist eine signifikante Richtungstendenz zu beobachten; eine Zusammenfassung der 984 dort gemessenen Abflugrichtungen ergab einen mittleren Vektor mit der Länge von nur 0.0065 (WALCOTT & BROWN 1989). Dies spricht dafür, daß die Orientierungsfaktoren an diesem Ort sehr schwer zu interpretieren sind. Interessanterweise gilt dies aber nur für Tauben aus dem Schlag in Ithaca, New York; Tauben aus anderen Schlägen fliegen dort gut gerichtet ab.

Daneben gibt es Orte, an denen das Verhalten offenbar extrem variabel ist. In der Frankfurter Gegend ist der Ort Hünfelden bei 40 km NW so charakterisiert: Bei Zusammenfassung aller Verschwinderichtungen ergibt sich dort keine Richtungsbevorzugung – bei den einzelnen Auflassungen sind die Tauben dort aber meist gut orientiert; 7 von 10 Auflassungen zeigen signifikante Vektoren, die sich allerdings auf alle vier 4 Quadranten verteilen. – Nach unseren Erfahrungen sind solche Orte sehr selten.

Abb. 8 stellt das Orientierungsverhalten an 60 Auflaßorten um Frankfurt dar. – Es zeigt sich, daß die Orte mit verschiedener Charakteristik nicht regelmäßig, aber auch nicht völlig unregelmäßig verteilt sind. An benachbarten Orten zeigen die Tauben meist ähnliches Verhalten. Auch fällt auf, daß Orte, an denen die Tauben im Mittel heimgerichtet abfliegen, sich in kurzen Entfernungen vom Heimatschlag keineswegs häufen, wie auch die beiden Orte, an denen sich bei Zusammenfassung aller Daten keine Richtungsbevorzugung nachweisen läßt, in mittleren Entfernungen liegen (der Ort nordwestlich vom Schlag ist der erwähnte Ort Hünfelden, der sich durch variables Verhalten auszeichnet).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

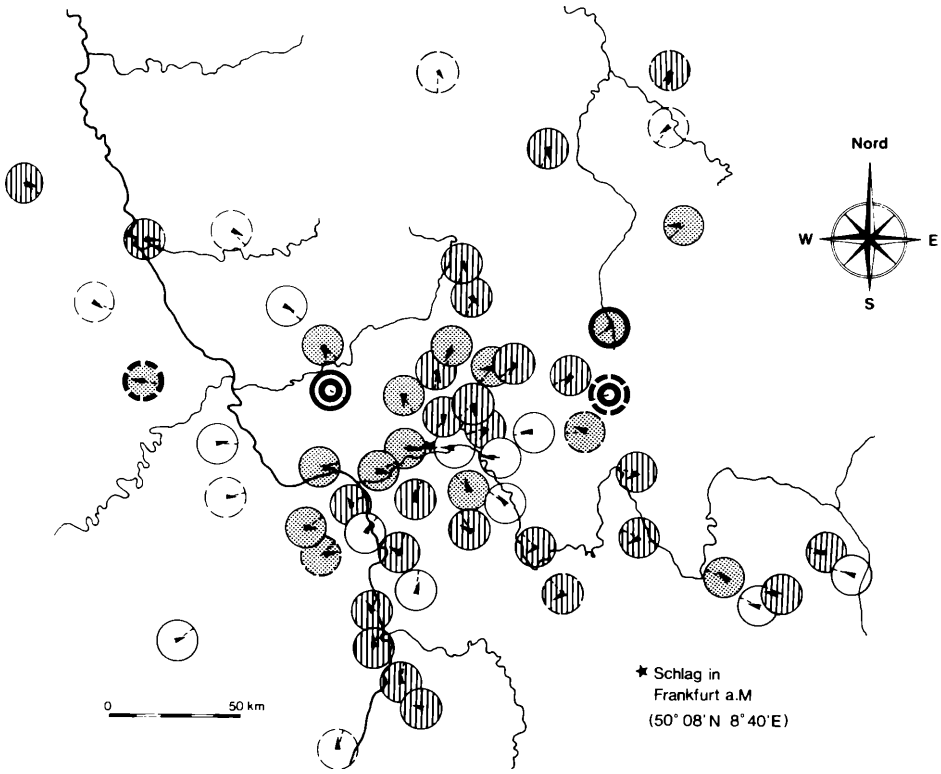


Abb. 8: Orientierung erfahrener Tauben des Frankfurter Schlags an 60 häufig benutzten Orten, für die mindestens 30 Verschwinderichtungen aus mindestens 3 Stichproben vorliegen. Die Heimrichtung ist jeweils gestrichelt, der Pfeil gibt den mittleren Vektor an. Durchgezogene Ortskreise: mindestens 50 Werte aus mindestens 5 Stichproben, die anderen Ortskreise sind gestrichelt. Ortskreise offen: ‚heimgerichtet'; schraffiert: Ortseffekt im Gegenuhrzeigersinn, gerastert: Ortseffekt im Uhrzeigersinn, dunkel umrandet: Ortseffekt im heimabgewandten Halbkreis; dunkel umrandet mit dunklem Ring: keine signifikante Richtungsbevorzugung (Ffm-Daten, in Entfernungen über 50 km ergänzt durch Daten aus 1989). – Orientation behavior of experienced pigeons of the Frankfurt loft at 60 frequently used sites with at least 30 bearings from at least 3 samples. The home directions are dashed, the mean vectors are indicated by arrows. Continuous circles: Site with at least 50 bearings from at least 5 samples, other circles dashed. Open circles: ‚homeward'; hatched circles: counterclockwise biases, dotted circles: clockwise biases, encircled dark: bias larger than 90°; encircled dark with a dark ring: no significant directional preference (Ffm-Daten, beyond 50 km supplemented by data from 1989).

Die Werte von Auflaßorten, die wir über Jahre benutzen, zeigen, daß die Ortseffekte im allgemeinen langfristig konstant bleiben oder nur leicht schwanken. So wurden die in Abb. 7 dargestellten Daten von Obermörlen und Lich jeweils über einen Zeitraum von 12 Jahren gesammelt. Ähnliches gilt auch für die amerikanischen Orte Castor Hill und Jersey Hill (KEETON 1973, 1980; WALCOTT & BROWN 1988). WALLRAFF (1959b) beschreibt allerdings ein Beispiel, daß sich das Orientierungsverhalten an einem Ort von einem Jahr zum anderen um etwa 90° änderte.

Ortseffekte werden an allen daraufhin untersuchten Schlägen beobachtet. Ihr Ausmaß und ihre Häufigkeit können aber durchaus verschieden sein, und auch ihre räumlichen Verteilungen können sich stark unterscheiden: Das unruhige Erscheinungsbild der Ortseffekte um Frankfurt ist in seiner Weise typisch. An anderen Schlägen sind die Verteilungen zum Teil durch größere Gebiete mit

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

gleichsinnigem Verhalten charakterisiert (z. B. SCHMIDT-KOENIG & HEILIG 1989), wenn auch eine wirklich regelmäßige Verteilung der Ortseffekte eher die Ausnahme darstellt. – Entsprechende Beispiele für die räumliche Verteilung der Anfangsorientierung sind u. a. bei WALLRAFF (1959b, 1982), SCHMIDT-KOENIG (1963b), GRAUE (1970), WINDSOR (1975) und GANZHORN & SCHMIDT-KOENIG (1988) zu finden.

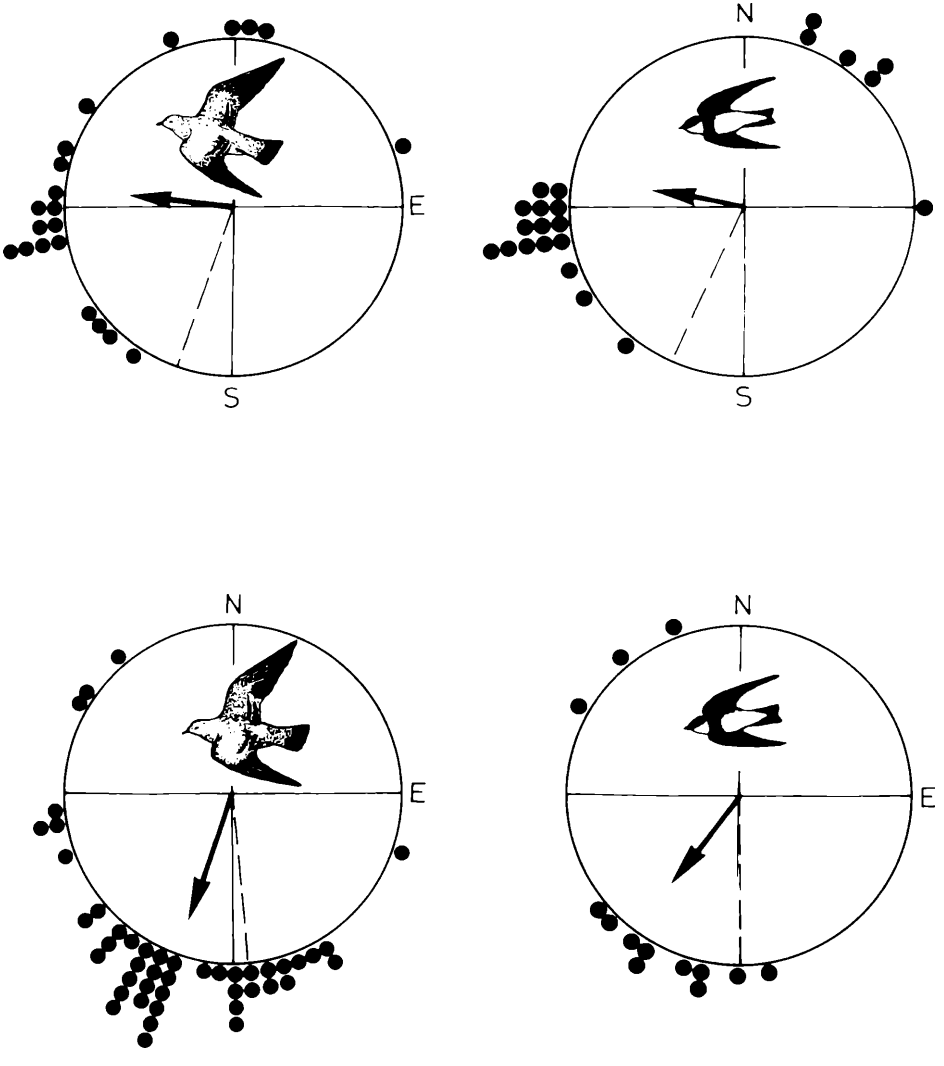


Abb. 9: Vergleich der Anfangsorientierung von Tauben und Uferschwalben aus der Gegend von Ithaca an zwei Orten in Upstate New York, an denen die Verschwinderichtungen von der Heimrichtung abweichen. Darstellung wie in Abb. 1. Oben: Castor Hill, 143 km NNE; unten: Meridian, 85 km N – Comparison of inital orientation of Pigeons and Bank Swallows from the region of Ithaca, N.Y at two sites in Upstate New York with release site biases. Symbols as in Fig. 1. – Upper diagrams: Castor Hill, 143 km NNE; lower diagrams: Meridian, 85 km N. – (Nach KEETON 1973, 1974)

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

4.4.3. Ortseffekte bei wildlebenden Vögeln?

Auch bei wildlebenden Vogelarten wurden Abflugrichtungen beobachtet, die von der Heimrichtung abwichen (vgl. Abb. 1). Viele Autoren versuchten, sie auf äußere Störeinflüsse, Landschaftsstrukturen usw. zurückzuführen, doch kann man sie meist genau so gut als Ortseffekte deuten. Am besten dokumentiert sind entsprechende Abweichungen bei Uferschwalben: Hier konnte KEETON (1973, 1974) für mehrere Orte zeigen, daß die Art der Abweichungen bei Tauben und bei Uferschwalben, die beide aus der Gegend von Ithaca, New York, stammten, weitgehend übereinstimmte (Abb. 9). Dies macht deutlich, daß Ortseffekte keine Besonderheit des Verhaltens von Tauben darstellen. KEETONS Beobachtungen sind als Hinweis auf Gemeinsamkeiten im Orientierungssystem ganz verschiedener Vögel zu sehen: Die Faktoren, die Ortseffekte hervorrufen, beeinflussen Tauben und Uferschwalben offensichtlich in gleicher Weise.

Das Auftreten von Ortseffekten ist für Überlegungen zur Orientierung von großer theoretischer Bedeutung, denn es stellt ein grundsätzliches Charakteristikum der Anfangsorientierung dar. Es macht deutlich, daß die ‚Antwort' des Navigationssystems die Heimrichtung an vielen Orten eben nicht exakt, sondern mit regelmäßigen kleinen Fehlern angibt.

5. Der Heimflug

Der Heimflug – von dem Moment an, in dem der Vogel am Auflaßort aus dem Gesichtskreis verschwindet, bis zu dem Zeitpunkt, an dem er am Zielort wieder gesichtet wird – ist dem Beobachter nur in Ausnahmefällen zugänglich. Im Normalfall versucht man, indirekte Informationen darüber aus Parametern wie der *Heimkehrrate,* d. h. des Anteils der Vögel, die später wieder am Fangort nachgewiesen werden, und der *Heimkehrgeschwindigkeit* abzuleiten. Bei letzterer ist das Vorgehen der Wertung bei Taubenrennen abgeleitet: Die Heimkehrzeiten werden in Fluggeschwindigkeiten umgerechnet, um die Ergebnisse von Auflassungen in verschiedenen Entfernungen vom Heimatort miteinander vergleichen zu können. Dabei legt man die Luftlinie Auflaßort-Schlag bzw. Auflaßort-Fangort zugrunde.

5.1. Einfluß der allgemeinen körperlichen Leistungsfähigkeit

Gerade die Parameter der Heimkehrleistung spiegeln die körperliche Leistungsfähigkeit und das Durchhaltevermögen der untersuchten Vögel in hohem Maß wider. Bei Taubenzüchtern ist schon lange bekannt, daß sich Rennen nur gewinnen lassen, wenn die Tauben körperlich in ‚Hochform' sind (KNIERIEM 1943). In manchen Phasen des Brutzyklus ist die körperliche Leistungsfähigkeit von Tauben deutlich niedriger – Brieftauben, die ovulieren oder kleine Junge mit Kropfmilch zu versorgen haben, werden aus diesem Grund nicht auf weite Rennen gesetzt. Ob bei Wildvögeln ähnliches gilt, ist unklar. MATTHEWS (1953a) beobachtete bei Schwarzschnabelsturmtauchern und SOUTHERN (1968) bei Purpurschwalben gegen Ende der Fütterperiode eine Abnahme der Heimkehrrate, was möglicherweise mit der allgemeinen körperlichen Beanspruchung der Elternvögel in Zusammenhang steht.

Auch junge Tauben sind generell noch nicht so leistungsfähig wie erwachsene. Zwar ist bei ihnen während der ersten Monate ein deutlicher Anstieg der Heimkehrleistung zu beobachten (HOFFMANN 1959), doch den Höhepunkt ihrer Leistungsfähigkeit erreichen Brieftauben, wie die Taubenrennen zeigen, erst etwa im 3. oder 4. Lebensjahr. Jungtauben im Geburtsjahr können trotz Training noch nicht so schnell und ausdauernd fliegen; auch Trainingsflüge können diese Unterschiede zunächst nicht völlig ausgleichen (Tab. 5; s. HIRSINGER & WAGNER 1968). Selbst ‚Jährige', d. h. Tauben im 2. Lebensjahr, erweisen sich älteren Tauben im allgemeinen als unterlegen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tabelle 5: Einfluß von Alter auf die Heimkehrleistung trainierter Brieftauben
Table 5: Effect of age of homing performance of trained pigeons

Entfernung / distance	Zahl der Orte / Number of sites	adulte Tauben: Hkg / adult pigeons: Hsp	HR / RR	diesjährige Tauben: Hkg / pigeons born this year: Hsp	HR / RR
bis 15 km	5	28.5 km/h	100%	19.4 km/h	100%
15–35 km	8	28.4 km/h	100%	15.0 km/h	97%
35–45 km	8	34.6 km/h	100%	17.5 km/h	96%
55–80 km	8	27.3 km/h	100%	20.2 km/h	91%
über 120 km	6	21.2 km/h	86%	6.6 km/h	84%

Hkg = Heimkehrgeschwindigkeit der heimgekehrten Tauben, HR = Heimkehrrate. – Hsp = homing speed of the pigeons that returned, RR = return rate. – (Ffm-Daten).

Entsprechendes dürfte auch für wildlebende Vögel gelten, besonders, wenn es sich um größere Arten handelt, die im 2. Lebensjahr noch nicht völlig ausgewachsen sind und z. B. noch nicht ihre vollständige Brutreife erreicht haben. Doch selbst bei Singvögeln gibt es Hinweise auf entsprechende Unterschiede: EARLE (1987) verfrachtete brütende Südafrikanische Klippenschwalben und konnte deutliche Unterschiede zwischen einjährigen und älteren Schwalben feststellen (Tabelle 6); hier kam allerdings hinzu, daß es sich bei den einjährigen meist um Zuwanderer handelte, die sich im Gebiet vielleicht noch nicht so gut auskannten. Auch bei Winterverfrachtungen dürfte die geringere körperliche Leistungsfähigkeit neben der vielleicht geringeren Bindung an den Fangort und eine allgemein geringere Ortskenntnis zu den durchweg niedrigeren Heimkehrraten und der langsameren Heimkehr der Jungvögel beitragen (z. B. *Creutz* 1949, Bub 1962, Winkel 1974).

Tabelle 6: Altersabhängige Heimkehrrate von Südafrikanischen Klippenschwalben
Table 6: Age-dependend return rates of South African Cliff Swallows

Verfrachtung über / Distance of displacement	10 km	50 km	100 km
ältere Schwalben (older birds):	79/115 = 69%	83/122 = 68%	68/124 = 55%
einjährige Schwalben (1st year):	21/46 = 46%	15/42 = 36%	6/34 = 18%

(Daten aus EARLE 1987)

5.2. Die Heimkehrleistung und ihre Abhängigkeit von der Entfernung

Für Überlegungen zur Orientierung war die Frage, wie sich die Heimkehrleistung mit steigender Entfernung ändert, von großer Bedeutung, denn bevor man dazu übergegangen war, die Anfangsorientierung zu messen, war es unklar, ob Vögel ihr Heimatgebiet direkt ansteuern konnten oder ob sie auf Umhersuchen angewiesen waren. Im letzteren Fall hätte man eine Abnahme der Heimkehrrate, vor allem aber eine starke Abnahme der Heimkehrgeschwindigkeit mit zunehmender Entfernung erwartet.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

5.2.1. Die Heimkehrrate

Die Tabellen 1 und 5 zeigen Heimkehrraten von Brieftauben bei Verfrachtung über verschiedene Entfernungen; die Daten unseres Frankfurter Schlages sind in Abb. 13 enthalten. Dabei wird deutlich, daß die Heimkehrrate mit steigender Entfernung abnimmt, doch ist diese Abnahme im Bereich bis 200 km, in dem Taubenversuche normalerweise stattfinden, relativ gering. Die Kurve fällt ab 120 km etwas stärker ab, was vielleicht damit im Zusammenhang steht, daß aus etwa dieser Entfernung nicht mehr alle Tauben am Versuchstag heimkehren. Hier spielen versuchsfremde Gründe mit herein: Tauben, die abends in fremden Schlägen Unterschlupf suchen, werden von den Taubenzüchtern oft eingesperrt und am Weiterfliegen gehindert. Trainingsflüge erhöhen die Heimkehrrate deutlich (vgl. Tab. 1).

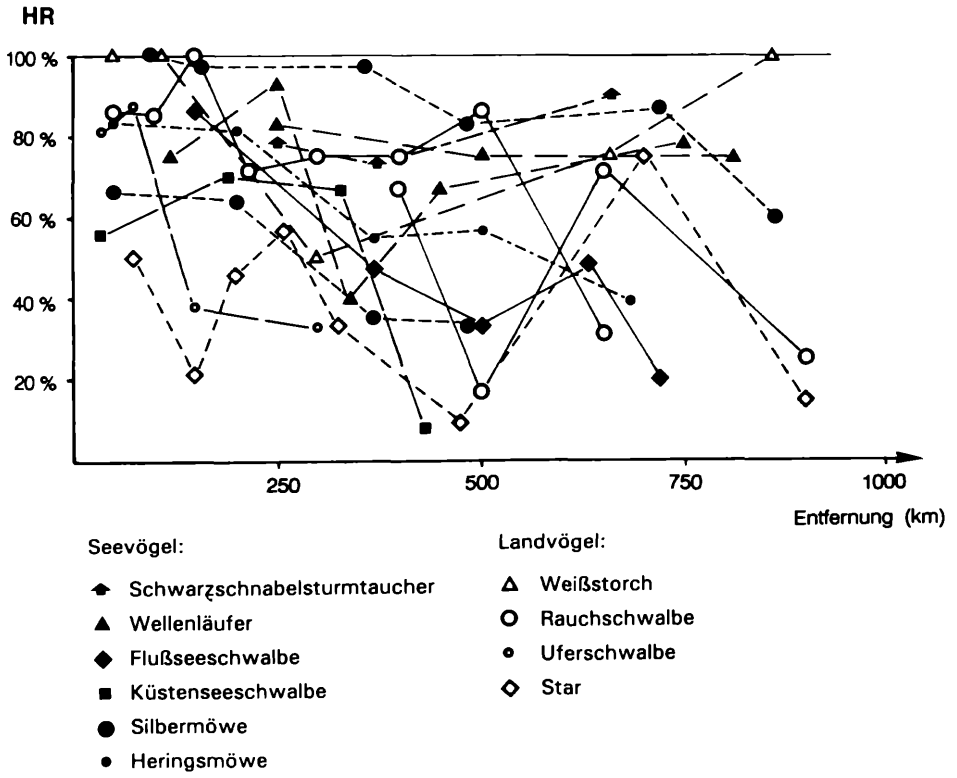


Abb. 10: Heimkehrraten bei Verfrachtung während der Brutzeit bei Verfrachtungsentfernungen bis zu 1000 km. Daten verschiedener Autoren zu der gleichen Vogelart sind getrennt dargestellt. – Return rates of breeding birds displaced up to 1000 km. Data of the same species by different authors are given separately. Solid symbols: sea birds; open symbols: land birds. – (Sc: MATTHEWS 1953a; We: GRIFFIN 1940, BILLINGS 1968; Fl: GRIFFIN 1943; Kü: HATCH 1975; Si GRIFFIN 1943, 1952a; He: MATTHEWS 1952; Wei: WODZICKI et al. 1938, 1939; Ra: WODZICKI & WOJTUSIAK 1934, WOJTUSIAK et al. 1937, WOJTUSIAK & FERENS 1938, RÜPPELL 1936, 1937; Uf SARGENT 1962; St: RÜPPELL 1935, 1936, 1937).

Auch für Wildvögel stellt sich die Frage, auf welche Weise die Heimkehrrate von der Entfernung abhängt. Abb. 10 stellt Daten aus der Literatur für zehn Arten zusammen, die verschiedenen ökologischen Gruppen angehören. Es zeigt sich, daß Wildvögel, die zunächst grundsätzlich ‚untrainiert' sind, aus Entfernungen von über 500 km in großen Zahlen heimkehren. Das Dia-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

gramm wirkt recht unübersichtlich und ist von starken Schwankungen gekennzeichnet – es wird jedoch deutlich, daß hier keineswegs eine kontinuierliche, gleichmäßige Abnahme mit zunehmender Entfernung vorliegt, wie man sie etwa erwarten würde, wenn die Abnahme der Heimkehrrate durch Grenzen der Orientierungsleistungen bedingt wäre. Die Daten sprechen eher dafür, daß die jeweilige Heimkehrrate in starken Maß von Faktoren beeinfußt wird, die von Fall zu Fall stark variieren.

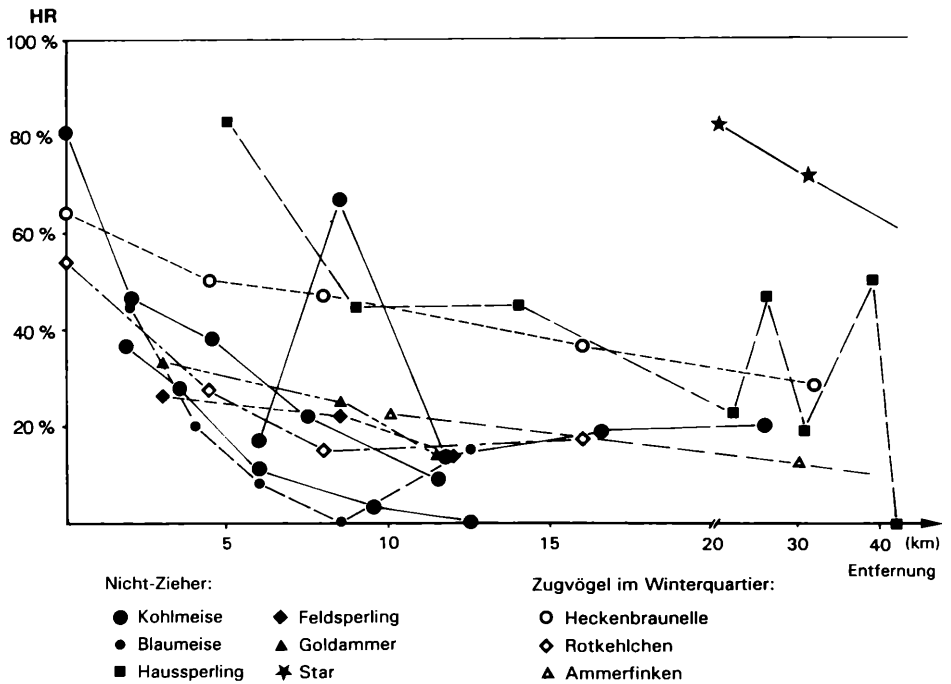


Abb. 11: Heimkehrraten einiger Singvogelarten bei Verfrachtung außerhalb der Brutzeit. Daten verschiedener Autoren zu der gleichen Vogelart sind getrennt dargestellt. – Return rates of passerine birds displaced out of the breeding season. Data of the same species by different authors are given separately. Solid symbols: non-migrants; open symbols: migrants in winter quarters. – (Ko: CREUTZ 1949, WINKEL 1974, GLÜCKLER 1990; Bl: CREUTZ 1949; Ha: BUB 1962; Fe, Go SCHIFFERLI 1936, St: BIRNER et al. 1968. He, Ro: IOALE & BENVENUTI 1983, Am: RALPH & MEWALDT 1975).

In Abb. 11 sind die entsprechenden Heimkehrraten von Winterverfrachtungen für einige Singvogelarten dargestellt. Es fällt zunächst auf, daß zwischen Nicht-Ziehern und Zugvögeln im Winterquartier keine prinzipiellen Unterschiede zu bestehen scheinen. Der Anteil der Heimkehrer ist oft von vorn herein sehr niedrig und nimmt im allgemeinen bei zunehmender Entfernung sehr rasch weiter ab. Hier ist allerdings zu bedenken, daß die Wiederfundrate gerade außerhalb der Brutzeit stark von den Nachweismethoden abhängt (vgl. RÜPPELL & SCHIFFERLI 1939, BIRNER et al. 1968, GLÜCKLER 1990). Mit einem 100 %igen Nachweis ist gar nicht zu rechnen, wie Studien, bei denen Vögel zur Kontrolle nach dem Fang ohne Verfrachtung freigelassen wurden, deutlich machen. Bei Feld- und Haussperlingen lag die Nachweisrate nicht-verfrachteter Vögel nur um 20% (CREUTZ 1969, GOLLE 1980). IOALE & BENVENUTI (1983) geben für nicht-verfrachtete Drosselvögel, Grasmückenarten und Heckenbraunellen in Italien Wiederfundraten zwischen 15% und 64% an; bei einer Studie in Senegal schwankten die entsprechenden Werte zwischen 0

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

und 63% (BAILLON & BENVENUTI 1990). Bei Kohlmeisen erzielten IOALE & BENVENUTI eine Wiederfangrate von 50%, während bei farbberingten Kohlmeisen 81% der nicht-verfrachteten Vögel später wieder nachgewiesen werden konnten (GLÜCKLER 1990). Ein Teil der niedrigen Rückkehrraten außerhalb der Brutzeit ist sicher auf solche Unterschiede zurückzuführen.

Auch tritt bei manchen Arten im Winter das Problem auf, daß es im Einzelfall schwierig ist, ansässige Vögel von umherstreifenden Individuen zu unterscheiden – bei letzteren ist wenig Bindung an den Fangort und daher auch wenig Intention zur Rückkehr zu erwarten. BIRNER et al. (1968) fanden zum Beispiel bei Staren, die im Winter in Nistkästen übernachteten, eine deutlich höhere Heimkehrrate als bei Staren, die sie bei Frost an einer künstlich offen gehaltenen Wasserstelle in Japannetzen fingen.

Ein direkter Vergleich der Heimkehrraten bei Verfrachtung zur Brutzeit und im Winter (vgl. Tab. 2 und 3) ist leider nur beim Star möglich. Bei Angehörigen der nicht-ziehenden Population, die in Nistkästen übernachtend gefangen wurden, betrugen die Heimkehrraten aus Entfernungen von ca. 30 km, 60 km, 90 km und 165 km 72%, 53%, 66% und 33% (BIRNER et al. 1968). Diese Werte liegen in der gleichen Größenordnung wie die, die RÜPPELL (1934a) während der Brutzeit über vergleichbare Entfernungen erhalten hatte. Man kann also nicht unbedingt annehmen, daß die Heimkehrraten bzw. die maximalen Entfernungen, aus denen verfrachtete Vögel zurückkehren, im Winter generell geringer sind als zur Brutzeit.

5.2.2. Die Heimkehrgeschwindigkeit von Brieftauben

Aus einem Vergleich der Heimkehrgeschwindigkeit mit der Fluggeschwindigkeit der betreffenden Art erhoffte man sich Rückschlüsse auf die Geradlinigkeit des Heimflugs. Aber selbst bei Brieftauben, bei denen man annehmen kann, daß sie nach dem Freilassen sofort in einem Zug nach Hause fliegen, treten erhebliche Streuungen auf:

Bei den meisten Taubenauflassungen sind die Heimkehrzeiten nicht normal-verteilt (vgl. auch SCHMIDT-KOENIG 1966, 1970): Einige Tauben kommen mit Geschwindigkeiten um 60 bis 70 km/h zurück, was ungefähr ihrer normalen Fluggeschwindigkeit entspricht; die Geschwindigkeit der Mehrzahl liegt etwa bei 20 bis 30 km/h. Andere Tauben kommen viel später heim, oft erst am Abend des Auflaßtages, und einzelne kehren erst am nächsten Tag oder in den folgenden Tagen zurück; im letzten Fall läßt sich keine sinnvolle Geschwindigkeitsangabe mehr machen.

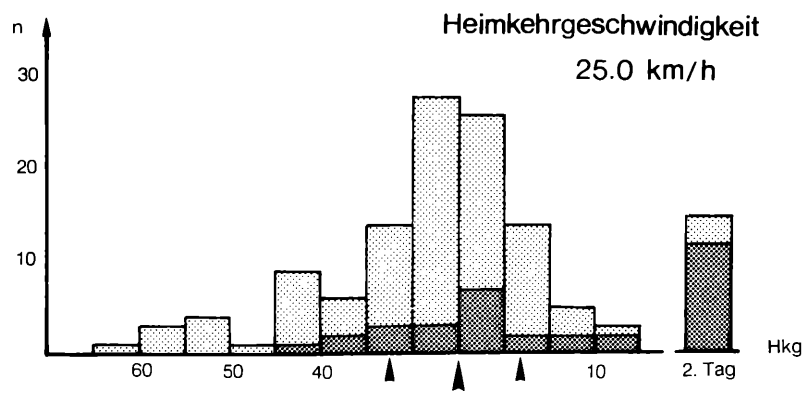


Abb. 12: Häufigkeitsverteilung der Heimkehrgeschwindigkeit der Frankfurter Tauben; Medianwerte von 130 Auflaßorten. Darstellung wie in Abb. 2. Dunklere Schraffur: Orte in Entfernungen von über 100 km. – Frequency distribution of homing speed of the Frankfurt pigeons; medians of 130 release sites. Presentation as in Fig. 2. Dark hatching: Site in distances of more than 100 km. – (Ffm-Daten).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Innerhalb einer Auflassung streuen die Heimkehrgeschwindigkeiten also sehr stark. Ebenso groß ist die Streuung von Auflassung zu Auflassung. Die Medianwerte der Heimkehrgeschwindigkeiten liegen meist um 30 km/h, doch gibt es Auflassungen mit Medianwerten über 50 km/h, während andererseits stark verlängerte Heimkehrzeiten auftreten können, ohne daß dafür ein Grund zu erkennen ist. – Abb. 12 gibt die Häufigkeitsverteilung der medianen Heimkehrgeschwindigkeiten für die Frankfurter Tauben wieder.

Viele der früheren Autoren, die mit Brieftauben arbeiteten (z. B. RIVIERE 1923, HEINROTH & HEINROTH 1941, GRIFFIN 1952a u.v.a.), hatten über eine starke Abnahme der Heimkehrgeschwindigkeit mit der Entfernung berichtet. Eine erste systematische Untersuchung von SCHMIDT-KOENIG (1970) schien einen solchen Trend in gewissem Umfang zu bestätigen. Hier wurde allerdings die ‚Heimkehrleistung' als Index aufgetragen, bei dem nicht-heimgekehrten Tauben die Geschwindigkeit ‚0' zugewiesen wurde, was bei Verlusten den Index stark senkte, sodaß der Index die wirklichen Verhältnisse nur unvollkommen widerspiegelt.

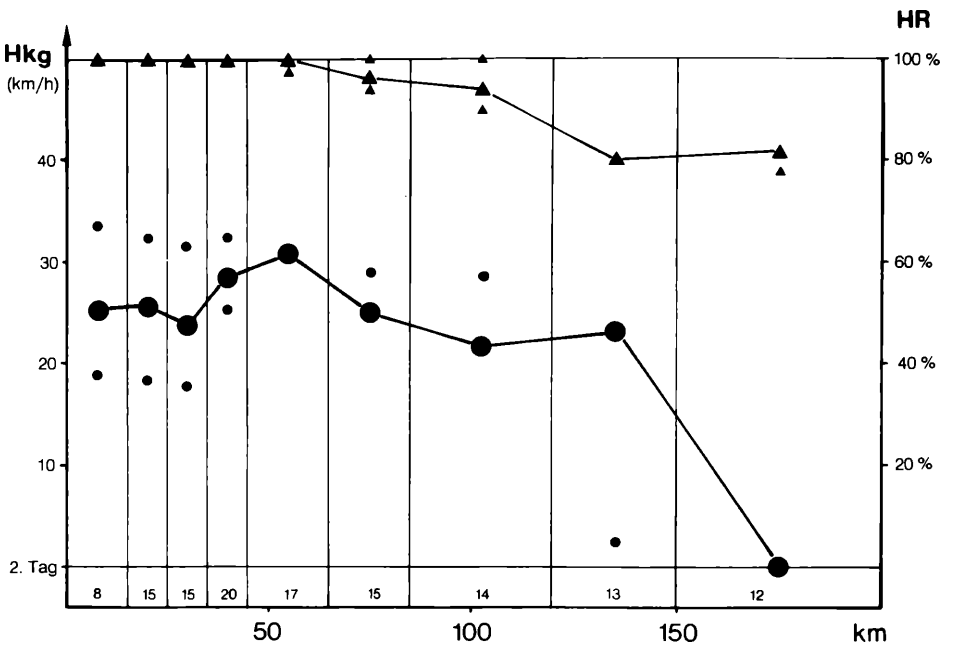


Abb. 13: Heimkehrgeschwindigkeit, Hkg (Kreise), und Heimkehrrate, HR (Dreiecke), für 130 Orte um den Frankfurter Schlag. Darstellungsweise wie in Abb. 5. – Homing speed (Hkg, circles), and Return rate (HR, triangles), of 130 sites around the Frankfurt loft. Presentation as in Fig. 5. – (Ffm-Daten).

Abb. 13 zeigt die medianen Heimkehrgeschwindigkeiten und Heimkehrraten für 130 Auflaßorte in Entfernungen von 8 bis 200 km um den Frankfurter Schlag, zusammengefaßt in 9 Entfernungsstufen. Die Heimkehrgeschwindigkeiten sind durchweg niedriger als die normale Fluggeschwindigkeit der Tauben. Ab etwa 150 km kommt die Mehrzahl der Tauben nicht mehr am Tag der Auflassung nach Hause. Hier ist zu berücksichtigen, daß entferntere Auflassungen wegen der längeren Anfahrt im allgemeinen später am Tage beginnen; den zuletzt aufgelassenen Tauben bleibt oft nicht mehr genügend Zeit, den Schlag noch am Auflaßtag zu erreichen. Es ist keineswegs so, daß die Geschwindigkeit aller Tauben bei größeren Entfernungen geringer wird. Im Gegenteil, die Verteilung wird eher zweigipflig: Die Tauben, die aus Entfernungen von über 150

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

km noch am Tag der Auflassung heimkehren, fliegen durchweg schneller als bei Auflassungen aus kürzeren Entfernungen – ihnen steht dann ein steigender Anteil anderer gegenüber, die eben erst am 2. Tag eintreffen. Eine entsprechende Tendenz zur Zweigipfligkeit drückt sich in der Lage der Quartilen aus; in den Daten von SCHMIDT-KOENIG (1970) deutet sie sich ebenfalls an.

5.2.3. Die Heimkehrgeschwindigkeit von Wildvögeln

Über Heimkehrgeschwindigkeiten von Wildvögeln liegen, wie zu erwarten, wesentlich weniger Daten vor. Hier wird ein Vergleich durch die unterschiedlichen Verfrachtungsentfernungen erschwert, die für kleine Singvögel häufig unter 100 km liegen, beim Laysan-Albatros aber erst ab 2000 km beginnen. In vielen Fällen war es den Vögeln unmöglich, ihren Heimort am gleichen Tag zu erreichen. Da zudem die Ankunftszeit meist nur ungefähr ermittelt wurde, gestaltet sich die Angabe von Heimkehrgeschwindigkeiten schwierig. In Tabelle 7 sind einige dieser Werte zusammengestellt (Angaben in km/d = Kilometer pro Tag). Es handelt sich um gerundete Medianwerte aus dem Entfernungsbereich um 400 km, die wegen der enorm großen Streuung nur ungefähre Anhaltspunkte geben können. (Ähnliche Tabellen für andere Entfernungsbereiche wurden von WODZICKI et al. 1938 und GRIFFIN & HOCK 1949 veröffentlicht).

Viele dieser Werte erscheinen zunächst sehr niedrig, wenn man sie mit den Fluggeschwindigkeiten der betreffenden Arten vergleicht. Hier ist jedoch zu berücksichtigen, daß die verfrachteten Vögel in den angegebenen Fällen in der Regel mehrere Tage unterwegs waren und daß sie

Tabelle 7: Heimkehrgeschwindigkeiten wild lebender Vögel (km/Tag) bei Verfrachtung über ca. 400 km
Table 7: Homing speed of wild birds (km/day) displaced approx. 400 km

Vogelart Species	Median median	Rekord (über Strecke) record (distance)	Quelle reference
Seevögel – Seabirds:			
Schwarzschnabelsturmtaucher	140 km/d	540 km/d (4880 km)	LACK & LOCKLEY (1938), MATTHEWS (1953a)
Audubonsturmtaucher	55 km/d	200 km/d (200 km)*	HATCH (1974)
Wellenläufer	65 km/d	345 km/d (4770 km)	GRIFFIN (1940), BILLINGS (1968)
Baßtölpel	170 km/d	340 km/d (340 km)*	GRIFFIN & HOCK (1949)
Noddiseeschwalbe	200 km/d	245 km/d (740 km)	WATSON & LASHLEY (1915)
Rußseeschwalbe	145 km/d	255 km/d (1370 km)	WATSON & LASHLEY (1915)
Küstenseeschwalbe	315 km/d	410 km/d (410 km)*	HATCH (1975)
Flußseeschwalbe	125 km/d	420 km/d (630 km)	GRIFFIN (1943)
Silbermöwe	100 km/d	335 km/d (1390 km)	GOETHE (1937), GRIFFIN (1943), MATTHEWS (1952)
andere Vögel – other birds:			
Wendehals	30 km/d	125 km/d(1500 km)	RÜPPELL (1937)
Purpurschwalbe	295 km/d	385 km/d (385 km)*	SOUTHERN (1968)
Rauchschwalbe	125 km/d	210 km/d (630 km)	RÜPPELL (1934b, 1935, 1937), WOJTUSIAK & FERENS (1938, 1946)
Winter-Junco	20 km/d	25 km/d (330 km)	NOLAN et al. (1988)
Star	30 km/d	135 km/d (670 km)	RÜPPELL (1935, 1936, 1937)

‚Median' = gerundeter Medianwert der Heimkehrgeschwindigkeiten bei Verfrachtungen im Bereich zwischen etwa 300 km und 500 km. ‚Rekord' gibt die höchste gemessene Heimkehrgeschwindigkeit der betreffenden Art an sowie die Strecke, über die diese erzielt wurde; * kennzeichnet die Fälle, in denen die Vögel bereits am nächsten Tag zurückgekehrt waren. – ‚median' = rounded medians of homing speeds recorded from displacements between ca. 300 km and 500 km; ‚record' names the fastest speed measured together with the respective distance; * marks the cases where the birds returned the next day.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

schließlich einen Teil ihrer Zeit der Nahrungssuche widmen mußten. Bemerkenswert sind auch die nicht in der Tabelle aufgeführten Geschwindigkeiten der Laysan-Albatrosse, die bei Entfernungen über 2000 km vielfach mehr als 300 km/d betrugen (KENYON & RICE 1958), sowie die Leistung der Adelie-Pinguine, die, obgleich sie nicht fliegen können, bei 300 km mit einem Medianwert von 13 km/d und Maximalwerte von 25 km/d (PENNEY & EMLEN 1967) Geschwindigkeiten aufweisen, die über denen mancher Singvögel lagen.

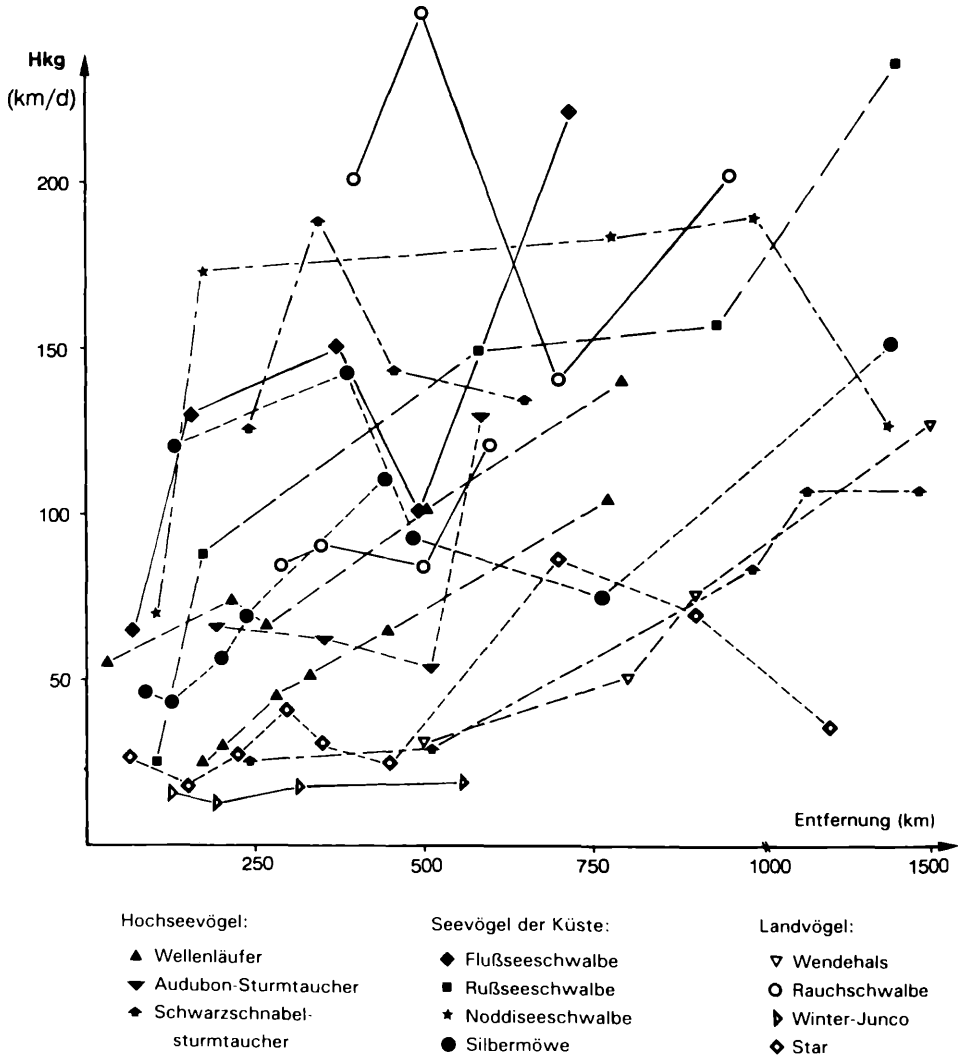


Abb. 14: Heimkehrgeschwindigkeit, Hkg, in Abhängigkeit von der Entfernung. Die Daten der gleichen Art von verschiedenen Autoren sind getrennt dargestellt. – Homing speed as a function of distance of displacement. Data of the same species by different authors are given separately. Solid symbols: sea birds; open symbols: land birds.- (Sc: MATTHEWS 1953a; Au: HATCH 1974; We: GRIFFIN 1940, BILLINGS 1968; Fl: GRIFFIN 1943; Ru, No: WATSON & LASHLEY 1915; Si: GOETHE 1932, GRIFFIN 1943, MATTHEWS 1952; Wei: RÜPPELL 1937; Ra: WODZICKI & WOJTUSIAK 1934, WOJTUSIAK et al. 1937, WOJTUSIAK & FERENS 1938, RÜPPELL 1934b, 1936, 1937; Wi: NOLAN et al. 1988; St: RÜPPELL 1935, 1936, 1937).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

In Gegensatz zu den Untersuchungen an Brieftauben erhielten die Autoren, die mit wildlebenden Vögeln arbeiteten, keinerlei Hinweise auf eine systematische Abnahme der Geschwindigkeit mit steigender Entfernung. Im Gegenteil, vielfach stieg die Heimkehrgeschwindigkeit mit der Entfernung sogar an (z. B. LACK & LOCKLEY 1938, GRIFFIN 1940, MATTHEWS 1952, 1953a, BILLINGS 1968, HATCH 1974) oder sie stieg zunächst an, um bei größeren Strecken etwa gleich zu bleiben (Zus. WOJTUSIAK 1949). Abb. 14 gibt Beispiele. Die meisten der in Tab. 7 aufgelisteten Rekordgeschwindigkeiten kamen bei weiteren Entfernungen zustande, sofern sie nicht Heimkehr am nächsten Tag bedeuteten. Dies läßt darauf schließen, daß die Vögel die zurückzulegende Distanz irgendwie abschätzen können – wenn sie es noch in einem Tag schaffen können, oder bei weiten Strecken eilen sie sich entsprechend.

In den Heimkehrgeschwindigkeiten spiegelt sich die allgemeine Beweglichkeit der verschiedenen Arten sehr deutlich wider: Vögel, die ohnehin die meiste Zeit ihres Lebens in der Luft verbringen, wie Seevögel und Luftplankton-Jäger, haben wesentlich höhere Heimkehrgeschwindigkeiten als Arten, die normalerweise nicht so viel umherfliegen. Bei Singvögeln sind die Heimkehrgeschwindigkeiten außer bei den Schwalben durchweg niedrig. Rotschulterstärlinge, die bis zu 200 km verfrachtet wurden, hatten in der Regel Geschwindigkeiten unter 10 km/d (MANWELL 1941), Kuhstärlinge über die gleiche Entfernung um 40 km/d. Doch kommen gelegentlich Ausnahmen vor wie der Fall eines Kuhstärlings, der nach Verfrachtung über 170 km bereits am nächsten Tag wieder am Fangort eintraf (Fox 1940).

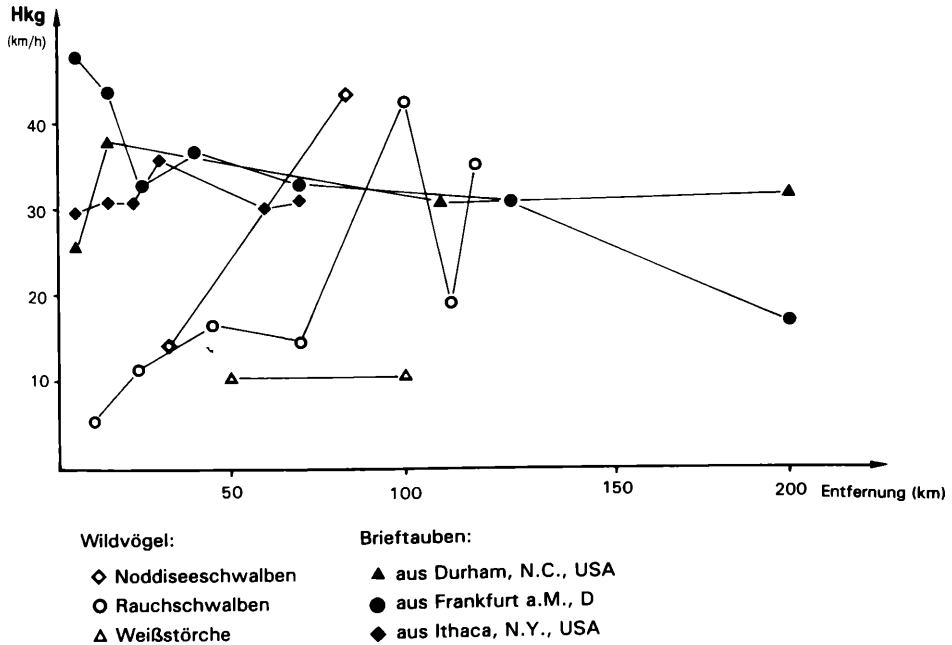


Abb. 15: Heimkehrgeschwindigkeit, Hkg, in Abhängigkeit von der Entfernung, Vergleich Wildvögel mit Brieftauben aus drei verschiedenen Schlägen – Homing speed as a function of distance; comparison between wild birds (open symbols) and homing pigeons of three lofts (solid symbols). – (No: WATSON 1908, Ra: WODZICKI & WOJTUSIAK 1934 and WOJTUSIAK et al. 1937), We: WODZICKI et al. 1938; Brieftauben: Durham, N.C.: SCHMIDT-KOENIG 1966; Frankfurt, SCHMIDT-KOENIG 1970; Ithaca, N.Y.: W WILTSCHKO et al. 1976, 1984, 1987b).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Heimkehrgeschwindigkeiten, die mit denen von Brieftauben direkt verglichen werden können, wurden nur bei wenigen Arten bei Verfrachtungen über kürzere Entfernungen ermittelt; sie sind in Abb. 15 zusammengestellt, mit den Heimkehrgeschwindigkeiten trainierter Tauben als Vergleich. Auffallend ist der unterschiedliche Verlauf der Kurven: Noddis und Schwalben kehren über kürzere Entfernungen recht langsam heim, während ihre Heimkehrgeschwindigkeiten aus größeren Entfernungen denen der Tauben vergleichbar oder sogar überlegen sind.

Für die Verfrachtungen außerhalb der Brutzeit lassen sich in den meisten Fällen keine sinnvollen Heimkehrgeschwindigkeiten angeben, was mit den methodischen Schwierigkeiten des Nachweises zusammenhängt. Es wurde nicht immer regelmäßig kontrolliert, und viele Vögel wurden erst nach längerer Zeit, oft erst in der folgenden Brutsaison oder im Sommer wieder nachgewiesen. Bei Haussperlingen lagen die schnellsten Heimkehrgeschwindigkeiten bei Verfrachtungen zwischen 10 und 40 km durchweg unter 8 km/d (BUB 1962); bei farbberingten Kohlmeisen streuten die Heimkehrzeiten bei Verfrachtung über 4 km zwischen weniger als 2 Stunden und 75 Tagen, wobei der Medianwert bei 5 Tagen lag (GLÜCKLER 1990). WINKEL (1974), der seine Rückkehrer bei nächtlichen Nistkastenkontrollen registrierte, fand den ersten Heimkehrer aus 10 km am 11. Tag. Dies alles deutet auf langsamere Heimkehr außerhalb der Brutzeit hin. Bei Starenverfrachtungen im Winter über Entfernungen bis zu 165 km (BIRNER et al. 1968) ergaben sich für die schnellsten Heimkehrer mit 40 km/d allerdings Geschwindigkeiten, die den während der Brutzeit registrierten vergleichbar waren (RÜPPELL 1935, vgl. Tab. 7).

Insgesamt verhält sich die Heimkehrleistung bei Brieftauben und bei wildlebenden Vögeln mit steigender Entfernung in einer Weise, die klar dafür spricht, daß der Heimatort auch aus größeren Entfernungen gezielt angeflogen wird. In Anbetracht der allgemeinen Schwierigkeiten, die mit dem Heimfliegen über weitere Strecken verbunden sind, läßt nichts darauf schließen, daß die Orientierung in größeren Entfernungen prinzipiell schwieriger wäre als in der Umgebung des Heimbereichs.

5.3. Faktoren, die die Heimkehrleistung beeinflussen

Die starken Schwankungen der Heimkehrleistung führen zu Fragen nach deren Ursachen. Hier sind einmal die Umstände der Verfrachtung zu nennen, die besonders bei den älteren Versuchen infolge der damaligen Verkehrssituation mit erheblichem Stress verbunden sein konnten und unter ungünstigen Bedingungen sogar die körperliche Konstitution der Vögel erheblich beeinträchtigten (z. B. WATSON & LASHLEY 1915). Doch auch Faktoren wie Witterungsbedingungen, das zu überquerende Terrain, Erfahrung, sowie saisonale Schwankungen können die Heimkehrleistung unter Umständen beeinflussen, wobei die Heimkehrgeschwindigkeit meist stärker betroffen ist als die Heimkehrrate.

5.3.1. Meteorologische Faktoren

Von Taubenrennen bei ‚schlechtem Wetter' mit Bewölkung, Niederschlägen und schlechter Sicht kehren Brieftauben langsamer heim, und ein höherer Anteil geht verloren (vgl. DORNFELD 1977, SCHIETECAT 1988). Für die im Gegensatz zu den Renntauben einzeln aufgelassenen Versuchstauben ließ sich dies nicht durchweg bestätigen. MATTHEWS (1951) und WALLRAFF (1960) berichten zwar über teilweise stark verzögerte Heimkehr bei dichter Bewölkung – KEETON (1969), der seine Tauben auch bei bedecktem Himmel trainierte, fand dagegen nur einen geringen Einfluß der Bewölkung auf die Heimkehrzeiten. Auch am Frankfurter Schlag sind die Tauben gewohnt, unter bedecktem Himmel zu fliegen; hier ergibt sich kein Zusammenhang zwischen Bewölkungsgrad und Heimkehrgeschwindigkeit oder Heimkehrrate. Vom Wind geht, wie zu erwarten, ein starker mechanischer Einfluß aus: Rückenwind erhöht, Gegenwind senkt die Heimkehrgeschwindigkeit (KRAMER & SEILKOPF 1950, WALLRAFF 1960). Dabei ist die Wirkung des Windes jedoch nicht so groß, wie sie aufgrund der mechanischen Schubkraft sein sollte. Mögli-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

cherweise gleichen die Tauben also einen Teil der Windwirkung durch entsprechende Anpassung ihrer Fluggeschwindigkeit aus (DORNFELD 1977).

Bei wildlebenden Vögeln wurden widrige Witterungsbedingungen gelegentlich zur Erklärung von unerwartet niedrigen Heimkehrraten herangezogen (z. B. WATSON & LASHLEY 1915, RÜPPELL 1937, GRIFFIN 1943). Versuche von WODZICKI & WOJTUSIAK (1934) zu dieser Fragestellung ergaben allerdings, daß starke Bewölkung, schlechte Sicht, Regen und Wind die Heimkehrrate von Rauchschwalben weitgehend unbeeinflußt ließen; nur die Fluggeschwindigkeit war etwas geringer. Aus geringen Entfernungen kehrten die Schwalben aber sogar im dichten Nebel zurück. Auch beim Schwarzschnabelsturmtaucher schien bedeckter Himmel die Heimkehr zu verzögern (MATTHEWS 1953a), doch bei Purpurschwalben war sogar ein Anstieg der mittleren Heimkehrgeschwindigkeit mit zunehmender Bewölkung zu beobachten (SOUTHERN 1968).

Insgesamt scheint für die Heimkehrleistung das gleiche zu gelten wie für die Anfangsorientierung: Die verschiedenen Wetterbedingungen üben, von extremen Fällen vielleicht abgesehen, nur einen relativ geringen Einfluß aus, der überdies wohl nicht auf Beeinträchtigung der Orientierung zurückgeführt werden muß. Dies ist nicht überraschend, denn wildlebende Vögel müssen ja bei jedem Wetter Nahrung suchen.

5.3.2. Topographische Faktoren

Für die Wirkung topographischer Strukturen sprechen etwa die Daten von Brieftauben bei Verfrachtung über 500 km (vgl. Tab. 1): Die Heimkehrrate der Frankfurter Tauben, in Flensburg aufgelassen, war etwa doppelt so hoch wie die der italienischen Tauben, die auf ihrem Heimflug die Alpen überqueren mußten; auch war deren Heimkehr verlangsamt. WOJTUSIAK und Kollegen (1937) beobachteten bei Rauchschwalben, die ein Gebirge überqueren mußten, ebenfalls langsamere Heimkehrgeschwindigkeiten, allerdings keine merkliche Absenkung der Heimkehrrate.

Neben echten topographischen Hindernisse können möglicherweise auch ökologische Barrieren die Heimkehr beeinflussen: Die Heimkehrraten von Silbermöwen und Seeschwalben waren bei Inlandauflassungen merklich niedriger als bei Auflassungen im Küstenbereich, ohne daß jedoch die Heimkehrgeschwindigkeit in systematischer Weise beeinflußt war (GRIFFIN 1943). Haus- und Feldsperlinge kehrten dagegen aus dem Wald langsamer zurück als aus offenem Gelände (BOUCHER & SEDIVY 1959). – Insgesamt ist der Einfluß des zu überfliegenden Geländes noch weitgehend unklar, obgleich Unterschiede im Terrain schon lange als Grund für die unterschiedliche Heimkehrleistung bei gleicher Verfrachtungsentfernung diskutiert werden (z. B. RÜPPELL 1937).

5.3.3. Allgemeine Erfahrung und Ortskenntnis

Bei Brieftauben ist eine Verbesserung der Heimkehrleistung durch Trainingsflüge gut dokumentiert (z. B. K. HOFFMANN 1959, WALLRAFF 1959a, SCHMIDT-KOENIG 1963a u.a), und zwar handelt es sich hier wie bei der Anfangsorientierung um eine allgemeine Steigerung, die sich nicht auf die Orte beschränkt, die die Tauben vom Training her kennen. Spezielle Ortskenntnis bewirkt zumindest in weniger bekannten Gegenden eine weitere Erhöhung der Heimkehrgeschwindigkeit und der Heimkehrrate (GRÜTER & WILTSCHKO 1990).

Ob dies auch für wildlebende Vögel gilt, ist schwer abzuschätzen. Deren Erfahrung, die zunächst grundsätzlich auf spontanen Flügen beruht, ist mit der der Brieftauben nicht direkt zu vergleichen. Sie hängt mit dem allgemeinen Ortsverhalten der betreffenden Arten zusammen. Bezeichnend sind hier vielleicht die unterschiedlichen Heimkehrraten, die bei der gleichen Art in unterschiedlichen Gebieten gefunden wurden (Tab. 8). An der deutschen Nordseeküste und an der amerikanischen Ostküste zeigten Silbermöwen bessere Heimkehrleistungen als an der Nordwestküste Englands oder an den amerikanischen Großen Seen. Dies steht möglicherweise damit

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

in Zusammenhang, daß die Populationen an der Nordsee und der amerikanischen Atlantikküste spontan viel weiter umherstreifen als die Population in Nordwestengland, die sich weitgehend auf die Irische See beschränkt, oder die Binnenlandpopulationen an den Großen Seen. MATTHEWS (1952) beobachtete tatsächlich geringfügig höhere Heimkehrraten, wenn er die Möwen bei gleichen Entfernungen in, wie er meinte, bekanntem Gelände aufließ (s. auch GRIFFIN 1943), und SOUTHERN (1970) diskutiert Hinweise auf höhere Heimkehrraten bei Verfrachtung nach Norden im Zusammenhang mit Umherstreifen von Jugendlichen in diesen Gebieten. Bei Zugvögeln war dagegen keine eindeutige Verbesserung der Heimkehr zu beobachten, wenn man sie in Gebieten aufließ, die ihnen vom Zug her bekannt sein sollten (WODZICKI & WOJTUSIAK 1934, RÜPPELL 1935).

Tabelle 8: Heimkehrraten von Silbermöwen aus verschiedenen Heimatregionen
Table 8: Return rates of Herring Gull of various home regions

Heimatregion home region	Entfernung distance	heim/aufgelassen returned/released	Quelle reference
Nordseeküste, D	200 km	5/5 = 100%	GOETHE (1937)
	445 km	2/2 = 100%	
USA, Mass.	160–360 km	96/99 = 96%	GRIFFIN (1943)
	720–860 km	16/20 = 80%	
	1400 km	8/11 = 73%	
NW-England, GB	50–210 km	18/28 = 64%	MATTHEWS (1952)
	210–370 km	6/17 = 35%	
	370–530 km	10/29 = 34%	
USA, Mich.	25–80 km	13/18 = 65%	SOUTHERN (1970a)
	82–200 km	7/10 = 70%	

Auch in den Fällen, in denen bei Wildvögeln die gleichen Individuen mehrfach verfrachtet wurden, ist ein möglicher Effekt von ‚Training' meist schwer abzuschätzen. Zum einen muß immer unklar bleiben, in welchem Maße die vorausgegangenen Flüge die Erfahrung wildlebender Vögel wirklich erweitern. Zum anderen sind die betreffenden Daten leider oft so mit anderen zusammengefaßt, daß eine etwaige Verbesserung nicht sichtbar werden kann. Bei Blaumeisen und Kohlmeisen gibt es zwar Hinweise, daß die Heimkehrraten bei mehrfacher Verfrachtung anstiegen (CREUTZ 1949, GLÜCKLER 1990); doch mag dies auch daran liegen, daß Individuen, die sich nicht an den Fangort gebunden fühlten oder die Behandlung als solche verübelten, für eine zweite Verfrachtung gar nicht mehr zur Verfügung standen. Auch die schnellere Heimkehr von Sperlingen nach neuerlichen Verfrachtungen an unbekannte Orte (BOUCHER & SEDIVY 1959) hängt möglicherweise damit zusammen, daß die Vögel sich an die Behandlung gewöhnten. Beobachtungen, daß Noddis (WATSON & LASHLEY 1915) und Rauchschwalben (WOJTUSIAK & FERENS 1946) von einer zweiten Verfrachtung zum *gleichen Ort* wesentlich schneller heimkehrten, werden dagegen allgemein als eine Steigerung der Heimkehrleistung durch Erfahrung angesehen. Allerdings waren RÜPPELLS (1935) Beobachtungen an Staren in dieser Hinsicht widersprüchlich.

Daneben werden in der Literatur episodenhaft Mehrfachverfrachtungen mit einzelnen Vogelindividuen berichtet. Als Beispiele seien hier FOX (1940: Kuhstärling), CREUTZ (1957: Grünling), ISENBÜGEL (1960: Haussperling), BUB (1962: Haussperling), BIRNER et al. (1968: Star), WINKEL (1974: Kohlmeisen) und SCHMIDT-KOENIG (1982: Habicht) genannt.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

5.3.4. Auflassungen im Schwarm

Bei Brieftauben geht man im allgemeinen davon aus, daß Auflassung im Schwarm die Heimkehrrate erhöht, auch wenn, wie bei den Taubenrennen, die Schwärme in Sub-Schwärme und kleine Gruppen aufbrechen. Echte Vergleichsdaten wurden dazu jedoch bisher nicht veröffentlicht. Bei schwarmbildenden Wildvögeln ist das Phänomen ebenfalls nur wenig untersucht. Die Beobachtungen von KNOPF (1983) an Fichtenzeisigen und von CREUTZ (1949) an Meisen sprechen eher gegen einen Anstieg der Heimkehrrate bei Gruppenauflassungen. SUMMER-SMITH (1956) zitiert sogar ein Beispiel, daß mindestens 4 von 9 einzeln aufgelassenen Haussperlingen zurückkehrten, während keiner aus zwei am gleichen Ort aufgelassene Gruppen von 5 und 7 Vögeln wieder nachgewiesen werden konnte.

5.3.5. Jahreszeitliche Einflüsse bei Zugvögeln

Bei Zugvögeln kommt als zusätzlicher Faktor hinzu, daß sie zweimal im Jahr ihren ‚Heimatort' großräumig verlegen. Das Bestreben, zum Fangort zurückzukehren, dürfte mit Herannahen der Zugzeit abnehmen, besonders, wenn bei der Rückkehr weite Strecken zurückgelegt werden müssen.

Die Ergebnisse großräumiger Verfrachtungen bestätigen dies: Von 308 Trauerschnäppern, die zu Beginn der Brutzeit 1000 km verfrachtet worden waren, kehrten 6 noch in der selben Saison zurück und brüteten am Fangort (8 weitere wurden in der nächsten Saison wieder am Fangort nachgewiesen). Von 148 am Ende der Brutzeit über 400 km verfrachteten Trauerschnäppern kehrte dagegen kein einziger in der selben Saison zurück, 24 jedoch in der nächsten Brutsaison (POLIWANOW 1956 und TREUS & USPENSKIJ 1956, zit. nach MAUERSBERGER 1957). Auch die Heimkehrrate von nur 12%, die BRUDERER & NEUSSER (1982) bei Hausrotschwänzen aus kurzen Entfernungen von 8–12 km fanden, dürfte damit zusammenhängen, daß die Verfrachtungen Anfang September, also praktisch zu Beginn der Zugzeit, stattfanden.

Bei Verfrachtungen im Winterquartier wurde Ähnliches beobachtet: Unmittelbar vor Beginn des Frühjahrszugs nahm die Rückkehrrate ab. Viele Vögel blieben offensichtlich zunächst am Ort der Freilassung, aber alle Altvögel und die Mehrzahl der Jungvögel kehrten im nächsten Herbst an den Fangort zurück (RALPH & MEWALDT 1975, 1976). Auch nach den kontinent-weiten Verfrachtungen von Südkalifornien nach Louisiana und Maryland wurden alle Rückkehrer erst im folgenden Winter nachgewiesen. Hier muß man wohl davon ausgehen, daß die Vögel zunächst ins Brutgebiet zurückkehrten und ihr angestammtes Winterquartier später im Rahmen eines normalen Herbstzuges aufsuchten (MEWALDT 1963, 1964).

5.4. Beziehung zwischen Anfangsorientierung und Heimkehrleistung

Es bleibt die Frage, welcher Zusammenhang zwischen der Anfangsorientierung und der Heimkehrgeschwindigkeit besteht. Bereits MATTHEWS (1951), WALLRAFF (1959b) und SCHMIDT-KOENIG (1965) berichteten, daß Tauben, die in einem Sektor von 30° um die Heimrichtung abflogen, im Mittel etwas schneller nach Hause kamen als die anderen. KEETON (1974), der die Werte von Einzeltauben von über 1000 Auflassungen miteinander korrelierte, konnte jedoch keinen solchen Zusammenhang zwischen der Lage der Verschwinderichtung und der jeweiligen Heimkehrgeschwindigkeit beobachten. Er fand dagegen eine signifikante Korrelation zwischen den Verschwindezeiten und den Heimkehrgeschwindigkeiten: Tauben, die rasch und entschlossen abflogen, kehrten unabhängig von ihrer Abflugrichtung bei einer gegebenen Auflassung auch schneller heim als ihre zögernden Artgenossen.

Neben diesen Beziehungen innerhalb der Gruppe von Vögeln, die im Rahmen der gleichen Auflassung freigelassen werden, interessiert auch die Frage, ob zwischen den Werten verschiedener Auflassungen entsprechende Beziehungen bestehen. Hier ergab sich ein interessanter

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Zusammenhang: Bei der Auswertung von Auflassungen, die am *gleichen* Ort durchgeführt wurden, zeigte sich eine deutliche Tendenz, daß die Heimkehrgeschwindigkeit um so größer war, je näher die Mittelrichtung bei der Heimrichtung lag. Dies ist nicht überraschend, da eine Abweichung von der Heimrichtung letztlich einen Umweg bedeutet. – Betrachtete man dagegen die Medianwerte aller Auflaßorte der Frankfurter Tauben, so ergab sich *kein* signifikanter Zusammenhang zwischen der Anfangsorientierung und der Heimkehrgeschwindigkeit (Ffm-Daten).

Dieses zunächst widersprüchlich erscheinende Ergebnis macht deutlich, daß die Heimkehrgeschwindigkeit zum einen von der Länge des zurückgelegten Weges, zum anderen aber auch von dem zu überfliegenden Terrain abhängt. Bei Betrachtung der am gleichen Ort gewonnenen Daten fällt der zweite Faktor nicht ins Gewicht, da er für alle Auflassungen gleich ist – hier bedeutet eine große Abweichung von der Heimrichtung tatsächlich einen Umweg und senkt so die Heimkehrgeschwindigkeit. Bei Betrachtung der Medianwerte der verschiedenen Orte läßt sich dies jedoch nicht mehr nachweisen. Der Effekt der Anfangsorientierung und dieses Umwegs scheint klein zu sein gegenüber der Streuung, die durch das unterschiedliche zu überfliegende Gelände induziert wird. Dies ist ein indirekter Hinweis, daß Geländestrukturen doch einen gewissen Einfluß auf die Heimkehrgeschwindigkeit ausüben können.

Für Wildvögel scheint zu gelten, daß sich die Abflugrichtungen von erfolgreichen Heimkehrern nicht prinzipiell von denen der Vögel unterschieden, die ausblieben (z. B. GRIFFIN 1943, GRIFFIN & HOCK 1949, MATTHEWS 1967, SOUTHERN 1970b). Auch bei Arten wie den Purpurschwalben, die ab einer bestimmten Entfernung nicht mehr heimgerichtet abfliegen, war diese Verschlechterung der Anfangsorientierung keineswegs mit einer abrupten Verschlechterung der Heimkehrleistung verbunden (SOUTHERN 1968). Bei Arten, die wie Flußseeschwalbe oder Adelie-Pinguin anfangs überhaupt kein heimgerichtetes Verhalten zeigen, sind die Heimkehrgeschwindigkeiten ebenfalls nicht grundsätzlich niedrig (vgl. Tab. 7 und Abb. 14).

Eine generell enge Beziehung zwischen Anfangsorientierung und Heimkehrgeschwindigkeit, wie man sie spontan vielleicht erwarten könnte, besteht also nicht (vgl. auch MATTHEWS 1953b). Eine gute Anfangsorientierung ist also durchaus nicht immer von einer entsprechend guten Heimkehrleistung begleitet, wie auch schlechte Anfangsorientierung nicht notwendigerweise schlechte Heimkehrleistungen nach sich ziehen muß. Dies spricht dafür, daß Vögel ihre am Auflaßort getroffene Entscheidung später überprüfen und aufgrund neuer Information gegebenenfalls revidieren.

5.5. Der Flugweg

Da die Heimkehrgeschwindigkeiten in der Regel erheblich langsamer sind als die Geschwindigkeiten, die Vögel normalerweise fliegen müssen, um sich in der Luft zu halten, ergibt sich die Frage, wie der Heimflug im einzelnen verläuft. Wiederfunde, die Auskunft über die zurückgelegten Wege geben könnten, sind bei Brieftauben nicht selten, denn Tauben schließen sich gern anderen Tauben an, und die Taubenzüchter sind gehalten, fremde Tauben den Besitzern zu melden. Allerdings werden solche Funde in gewissem Umfang von der üblichen Reiserichtung von Taubenschwärmen und der Verteilung der Taubenschläge beeinflußt. Die Mehrzahl der Funde liegt trotzdem etwa in Heimrichtung. Dies spricht dafür, daß auch viele der Tauben, die nicht heimkommen, zunächst auf Heimkurs waren (z. B. WALLRAFF 1970). Für die wenigen Funde von Wildvögeln gilt Entsprechendes (z. B. RÜPPELL 1937, GLÜCKLER 1990).

5.5.1. Verhalten während des Heimflugs

Der größte Teil der Kenntnis über das Verhalten auf dem Heimflug und die zurückgelegten Flugwege stammt aus Versuchen, bei denen Vögel mit dem Flugzeug verfolgt und beobachtet wurden. Die oft geäußerte Befürchtung, Vögel würden sich angesichts des ihnen folgenden Flugzeug oder

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Hubschraubers abnormal verhalten und Fluchtreaktionen etc. zeigen, trifft normalerweise nicht zu, wie alle Beobachter übereinstimmend berichten.

Das Verhalten von Taubenschwärmen auf dem Heimweg ist mehrfach beschrieben worden (vgl. GRIFFIN 1952b, HITCHCOCK 1952, WAGNER 1970, 1974, 1975, LAMP 1986): Nach einer Anfangsphase, die durch größere Flughöhe, häufige Richtungswechsel und aufgelockerte Flugformation gekennzeichnet ist und gelegentlich bis zu 15 min dauern kann, gehen die Tauben in den Überlandflug über. Dieser Übergang kann recht abrupt erfolgen; die Fluggeschwindigkeit erhöht sich, und der Flugweg wird geradliniger. Die Flugformation ist jetzt häufig eine leicht in Flugrichtung konvexe Linie, wobei die Abstände zwischen den einzelnen Tauben geringer sind als während der Anfangsphase; eine feste Formation scheint es aber nicht zu geben. Positionswechsel innerhalb der Formation kommen vor (HITCHCOCK 1952, WAGNER 1975); größere Schwärme teilten sich manchmal in Teilschwärme auf.

Die Flughöhe ist normalerweise mit ca. 30 m bis 50 m über Grund niedriger, als man vielleicht erwarten würde. HITCHCOCK (1952) beschreibt sie als *„about the level of treetops"*, und auch MICHENER & WALCOTT (1967) berichten, daß einzeln aufgelassene Tauben nur knapp über dem Kronendach ausgedehnter Wälder entlangzogen. Nur im Gebirge werden Täler in der Höhe der umliegenden Bergwände überflogen (WAGNER 1970). Die Übersicht über die Landschaft ist also vergleichsweise gering.

Weiter berichten alle Autoren übereinstimmend, daß Tauben während des Überlandflugs Landmarken, Landschaftsstrukturen etc. wenig Beachtung schenken. Waren sie einmal auf Kurs und trafen dann auf ein Hindernis, so wurde dieses ohne Zögen überflogen, Felswände selbst dann, wenn dies serpentinenartigen Steigflug erforderte (WAGNER 1970). Auffallende Richtungswechsel an markanten lokalen Strukturen wurden normalerweise nicht beobachtet; die Geländeformation konnte bei niedrig fliegenden Schwärmen wohl die lokale, nicht aber die allgemeine Flugrichtung beeinflussen. GRIFFINS (1952b) Tauben zeigten manchmal eine gewisse Tendenz, linearen Strukturen wie Eisenbahnlinien, Autobahnen und Seeufern zu folgen, was andere Autoren jedoch nicht in dem Maße beobachten konnten. WAGNER (1970) hält eine solche ‚Leitlinienwirkung' nur für sehr kleinräumig wirksam. Es war kein Unterschied im allgemeinen Verhalten festzustellen, ob die Tauben über bekanntes oder unbekanntes Gelände flogen.

Der Heimflug verläuft über große Strecken recht geradlinig. Richtungsänderungen werden in den meisten Fällen allmählich vorgenommen; abrupte Richtungswechsel sind selten. Dabei führen die Richtungsänderungen nicht immer zu einer Annäherung an den direkten Heimkurs; es kommt gelegentlich vor, daß der neue Kurs stärker als der vorige vom Heimkurs abweicht. – Nur auf dem letzten Teil des Flugwegs in der Nähe des Heimatschlags scheint dies anders zu sein: MICHENER & WALCOTT (1967) stellten fest, daß ihre Tauben aus Cambridge, Massachussetts, den Schlag auf den letzten 3 bis 4 km immer direkt anflogen, oft nach abrupter Richtungsänderung. Die Autoren vermuteten, daß heimkehrende Tauben bei normaler Flughöhe etwa aus dieser Entfernung die Hochhäuser der Stadt Cambridge sehen konnten, die vorher durch das hügelige Terrain verdeckt waren, diese erkannten und als Orientierungsmarken für den Endanflug benutzten.

Beobachtungen von HITCHCOCK (1955) und MICHENER & WALCOTT (1966, 1967) an einzeln aufgelassenen Tauben ergaben im Prinzip das gleiche Verhaltensbild wie bei Schwärmen. Einzelflieger wirken unentschlossener, und abrupte Richtungsänderungen sind offenbar häufiger. Aber in Flughöhe, allgemeinem Verhalten usw. unterscheiden sie sich nicht wesentlich von kleinen Schwärmen.

5.5.2. Flugwege

In einigen Fällen versuchte man, die Strecke, die die Vögel zurücklegten, über Senderpeilung oder Verfolgung mit dem Flugzeug festzustellen. Die ersten Flugwege, die aufgezeichnet wurden, stammen von im Binnenland einzeln aufgelassenen Seevögeln; GRIFFIN (1943) und GRIFFIN & HOCK (1949) gewannen dabei den Eindruck, die Vögel flögen ungerichtet nach allen Richtungen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Diejenigen, die dabei die Küste erreichten, kehrten schneller heim als die anderen (GRIFFIN & HOCK 1949). SOUTHERN (1970b) zeichnete die Flugwege von Silbermöwen auf; auch er beobachtete erratische Flüge, die zumindest in der Anfangsphase wenig heimgerichtet waren. Kreisen, Zick-Zack-Fliegen und geradlinige Strecken von bis zu 15 km Länge lösten einander ab. Zwischen erfolgreichen Heimkehrern und Vögeln, die nicht heimkehrten, traten keine prinzipiellen, sondern eher graduelle Unterschiede auf.

Die veröffentlichten Flugwege von Brieftauben – hier wurden meist kleine Schwärme aufgelassen – sind dagegen in der Regel heimgerichtet, wenn auch der heimatliche Schlag durchaus

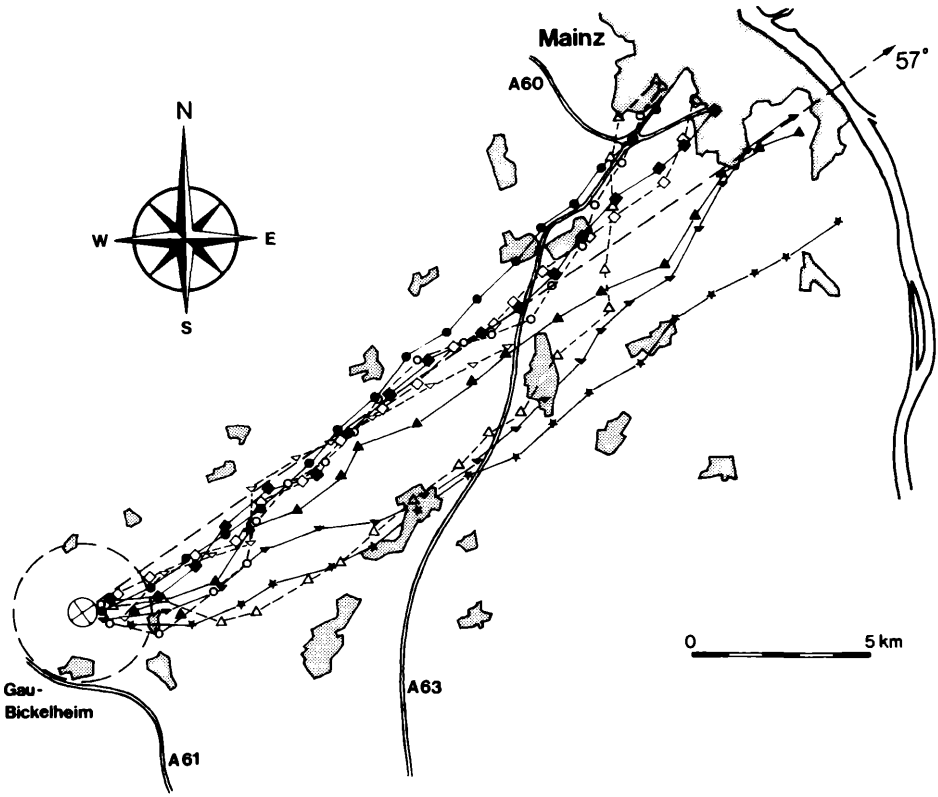


Abb. 16: Flugwege von Taubenschwärmen von Gau-Bickelheim (56.4 km SW) auf den Frankfurter Schlag zu. Der Leitstrahl in Heimrichtung (57°) ist als gestrichelte Gerade, die Entfernung 2 km vom Auflaßort, etwa die Grenze bei visuellen Beobachtungen, ist durch einen gestrichelten Kreis markiert. Bebauung (gerastert) und Autobahnen sind im überflogenen Gebiet eingezeichnet. Die verbundenen Symbole markieren die Aufenthaltsorte im Minutenabstand. Offene Symbole: jeweils 1. Flug, geschlossene Symbole: jeweils 4. Flug vom Auflaßort. Die anfängliche Abweichung nach links ist Ausdruck eines Ortseffekts, vgl. Tab. 4 und Abb. 7. (Die Beobachtung endete, wenn die Kontrollzonen des Frankfurter Flughafens eine weitere Verfolgung mit dem Flugzeug unmöglich machte). – Flight paths of flocks of pigeons released at Gau-Bickelheim (56.4 km SW) towards Frankfurt. The direct connection to home (57°) is given as a dashed line, the distance of 2 km from the release site (about the limit of visual bearings) is given by a dashed circle. Building areas (dotted) and major highways in the relevant area are marked. The joint symbols indicate the location of the birds after each minute. Open symbols: 1st flight from the site, solid symbols: 4th flight from the site. The initial deviation to the left of the home course reflects a release site bias, see Table 4 and Fig. 7. (The observation ended when the control zone of Rhein-Main-Airport made it impossible to follow the birds). – (Nach MENZENBACH 1987).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

nicht immer auf dem direkten Weg angesteuert wird (z. B. HITCHCOCK 1952, 1955; GRIFFIN 1952b, WAGNER 1972, 1974 u. a.). Selbst von bekannten Orten flogen die Tauben oft nicht auf kürzestem Wege heim, und die Wege, die sie auf den verschiedenen Heimflügen vom gleichen Ort benutzten, unterschieden sich zum Teil beträchtlich (MICHENER & WALCOTT 1967). Der Charakter der Flugwege änderte sich mit zunehmender Ortskenntnis nicht wesentlich; nur anfänglich beobachtete größere Abweichungen von der Heimrichtung direkt nach dem Freilassen wurden mit der Zeit meist geringer. Abbildung 16 gibt Beispiele für den Anfangsteil von Heimflügen aus Gau-Bickelheim, 56.4 km südwestlich vom Frankfurter Schlag (vgl. Tab. 4 und Abb.7) – es handelt sich jeweils um Gruppen von etwa 10 Tauben.

Dies führt zu der Frage, wie die Flugwege an Orten mit großen Ortseffekten verlaufen, wo die Verschwinderichtungen weit von der Heimrichtung abweichen. – WINDSOR (1975) und TEYSSEDRE (1986) verfolgten Tauben auf dem ersten Teil des Heimwegs durch Senderpeilung; sie berichteten, daß sich viele Flugwege der Heimrichtung noch in der Reichweite des Senders, die etwa 9–13 km betrug, merklich annäherten. Dies war vor allem bei Auflaßorten in nicht zu großer Entfernung vom Schlag der Fall; ab 100 km war eine solche Annäherung nicht mehr in dem Maße zu beobachten (Abb. 17).

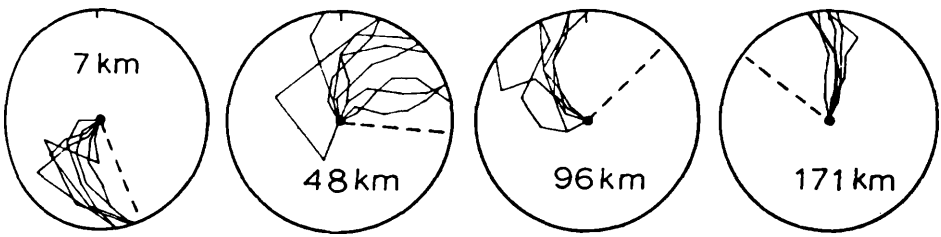


Abb. 17: Erster Teil des Flugwegs von Tauben an Auflaßorten in verschiedenen Entfernungen vom Schlag, ermittelt durch Sender-Peilung. Die Heimrichtung ist als gestrichelter Radius angegeben. Die Wege setzen sich aus 5 Teilstücken zusammen, beginnend im Zentrum: 1. die Richtung zu dem Punkt, der der visuellen Verschwinderichtung entspricht (Beginn des Sender-Kontakts), und 2. bis 5. jeweils die Richtung zu dem Punkt, an dem sich die Taube nach jeweils 25 %, 50 %, 75 % und 100 % des Zeitraums befand, über den Senderkontakt bestand. – *Initial part of the homing flight at release sites at different distances from home, as measured by radio tracking. The home course is marked as dashed radius; the routes are given in 5 parts, starting in the center: 1st, direction to the point representing the visual vanishing bearing (begin of radio tracking), and 2nd to 5th, continuing to the directions where the pigeon was recorded after 25 %, 50 %, 75 % and 100 % of the interval of radio contact.* – (Aus WINDSOR 1975).

5.5.3 Nicht-direkte und verzögerte Heimflüge

Zwei Aufzeichnungen über Flugwege verfrachteter Wildvögel verdienen besonderes Interesse, da sie zeigen, daß bei wildlebenden Vögeln nicht immer mit einer direkten Heimkehr gerechnet werden darf. WILLIAMS und Kollegen (1974) beobachteten, daß Silbermöwen, die auf See aufgelassen wurden, zunächst die nächstgelegene Küste anflogen und dann der Küstenlinie zu ihrer Brutkolonie folgten. Hier wurde offenbar ein günstigerer Flugweg vor dem direkten bevorzugt.

ABLE und Kollegen (1984) ließen Walddrosseln in 6.5–17.5 km Entfernung vom Fangort frei; auch sie beobachteten das Ortsverhalten über Senderpeilung. Dabei zeigte sich, daß die Heimkehr, die sich über mehrere Tage hinzog, in kurzen Flügen von ca. 2 km vorwiegend in der Morgendämmerung stattfand. Während des übrigen Tages bewegte sich der Vogel nur wenig in der Umgebung der jeweils erreichten Stelle. Die Orientierung war von Anfang an recht gut und wurde auch mit Annäherung an den Fangort nicht besser. Mindestens drei der sieben Vögel

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

erreichten nach drei und mehr Tagen ihren Heimatort (über den Verbleib der anderen ist nichts bekannt, da die Sender nicht mehr funktionierten).

Diese letzte Beobachtung macht deutlich, daß nicht alle Singvögel auf Verfrachtung so reagieren wie etwa Schwalben, von denen direkte Heimflüge mit Geschwindigkeiten von bis zu 40 km/h berichtet werden (WOJTUSIAK & FERENS 1946; vgl. Abb. 19). Die gerichteten Flugstrecken der Walddrosseln zeigen, daß diese die Lage des Heimatortes durchaus kannten, die verzögerte Heimkehr also wohl nicht durch schlechte Orientierung bedingt war. Hier spielen eher andere Faktoren eine Rolle: Die Vögel müssen zunächst den Schock von Fang und Ausrüstung mit Sendern überwinden und für die eigene Ernährung sorgen. Auch ist es leicht vorstellbar, daß Insektenfresser, die sich ihre Nahrung am Boden und in der Vegetation suchen und sich meist in Dekkung aufhalten, wenig geneigt sind, außerhalb der Zugzeit größere Strecken durch offenes Gelände zu fliegen.

6. Sind Brieftauben und Wildvögel vergleichbar?

Die bisher dargestellten Beobachtungen zeigen folgende wichtige Eigenschaften des Navigationssystems auf, die ich hier nochmals kurz zusammenfassen will:

(1) Vögel können ihr Ziel aus größeren Entfernungen auch aus völlig unbekanntem Gelände gerichtet anfliegen.
(2) Die Entscheidungen erfordern keine ausgedehnten Flüge am Auflaßort.
(3) Die eingeschlagenen Richtungen stimmen nur selten genau mit der Heimrichtung überein; die Abweichungen sind allerdings meist nicht allzu groß.
(4) Es gibt keine Hinweise darauf, daß die Heimkehr aus größerer Entfernung nach anderen Gesetzmäßigkeiten abläuft oder von der Orientierung her grundsätzlich schwerer ist als aus kurzen Entfernungen.
(5) Das Navigationssystem ist von den herrschenden Witterungsbedingungen weitgehend unabhängig.
(6) Es besteht keine enge Beziehung zwischen Anfangsorientierung und Heimkehrleistung; die erste Entscheidung am Auflaßort wird offensichtlich überprüft und gegebenenfalls revidiert.

Es bleibt die Frage, in welchem Umfang man diese weitgehend auf Daten von Brieftauben basierenden Aussagen zum Navigationssystem der Vögel verallgemeinern darf – kann man wirklich davon ausgehen, daß sie auf alle Vögel zutreffen, zumal sich in einigen Punkten tatsächlich Unterschiede andeuten?

Viele Beobachtungen weisen darauf hin, daß Anfangsorientierung und Heimkehrleistung nicht allein von der Orientierungsfähigkeit abhängen, sondern in ganz entscheidender Weise von Faktoren wie Reaktion auf Fang und Transport und dem damit verbundenen Streß, der Motivationslage und dem Durchhaltevermögen beeinflußt werden. Bereits HEINROTH & HEINROTH (1941) wiesen auf die unterschiedliche Situation bei Brieftauben und Wildvögeln hin: Letztere sind im Gegensatz zu Brieftauben Verfrachtungen nicht gewohnt, und man muß damit rechnen, daß sie die Behandlung als viel größeren Eingriff erleben. Dazu kommt, daß wildlebende Vögel sich selbst um Nahrung kümmern müssen, während Brieftauben aus Erfahrung wissen, daß sie bei der Heimkehr Futter und Wasser vorfinden werden.

6.1. Verhalten am Auflaßort

Bei Brieftauben ist anzunehmen, daß sie sofort mit dem Heimflug beginnen, und sie fliegen in der Tat im allgemeinen zügig und mehr oder weniger heimgerichtet ab. Im Gegensatz dazu kann man nicht grundsätzlich davon ausgehen, daß das Verhalten verfrachteter Wildvögel allein vom Bestreben, wieder heimzukehren, bestimmt wird. Gewisse ‚Schock-Reaktionen' sind nicht auszu-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

schließen, wobei verschiedene Arten und innerhalb der gleichen Art verschiedene Individuen in der gleichen Situation durchaus unterschiedlich reagieren können. Vor diesem Hintergrund ist es letztlich nicht verwunderlich, daß bei wildlebenden Vögeln oft verzögertes Abfliegen und nicht-heimgerichtete Richtungswahlen beobachtet wurden.

Hier bieten sich in den einzelnen Fällen unterschiedliche Deutungsmöglichkeiten: ‚Desorientiertes' Verhalten von im Inland aufgelassenen Seevögeln (z. B. GRIFFIN 1940, 1943, GRIFFIN & HOCK 1949) spiegelt vielleicht vor allem deren Verwirrung angesichts der ungewohnten Umgebung wider. Die Verschlechterung der Anfangsorientierung, die bei einigen Arten in größeren Entfernungen beobachtet wird (s. Abschnitt 4.2), ohne daß sie generell mit einer entsprechenden Verschlechterung der Heimkehrrate einhergeht, könnte damit zusammenhängen, daß das Bestreben, heimzukehren, zunächst in den Hintergrund tritt, wenn der Heimatort nicht in relativ kurzer Zeit erreicht werden kann. Die ungerichteten Abflüge sind vielleicht als Ausdruck eines Bestrebens zu deuten, sich zunächst einmal irgendwo in sicherem Abstand um die Wiederinstandsetzung des Federkleids und um Nahrung zu kümmern. Beobachtungen, daß verfrachtete Uferschwalben in größeren Entfernungen eine sehr ausgeprägte Tendenz zeigten, den nächsten Flußlauf anzufliegen (BALDACCINI et al. 1989), sprechen dafür: Die Vegetation eines Flußlaufs bietet auch in völlig unbekanntem Gelände mit großer Wahrscheinlichkeit ein gutes Nahrungsangebot. – Die Sender-Beobachtungen von ABLE und Mitarbeitern (1984) zeigen ebenfalls klar, daß das Bestreben, heimzukehren, das Verhalten der Walddrosseln nur zeitweilig in den frühen Morgenstunden bestimmte: Der Rest des Tages war den normalen, der Nahrungssuche und anderen der Erhaltung dienenden Aktivitäten gewidmet.

Auch für gerichtete, aber nicht heimgerichtete Abflüge bieten sich verschiedene Erklärungen an. Die Beobachtungen von WILLIAMS et al. (1974) zeigen, daß die von den Vögeln gewählten Routen nicht immer der kürzesten Strecke entsprechen müssen. Entsprechend läßt sich das Verhalten von auf dem Meer aufgelassenen Tauben erklären: Sie versuchen zunächst, auf dem schnellsten Wege zum Land zurückzukehren, und schlagen dabei die Kompaßrichtung ein, die dies nach ihrer bisherigen Erfahrung am besten gewährleistet (PAPI et al. 1971). – In anderen Fällen könnten nicht-heimbezogene Abflüge in bestimmte feste Kompaßrichtungen, wie sie bei Seeschwalben und Adelie-Pinguinen beschrieben wurden, ebenfalls bedeuten, daß die Vögel hier zunächst auf Sollrichtungen zurückgriffen, die normalerweise in einen anderen Zusammenhang gehören, ehe sie die Heimrichtung in einem Navigationsprozeß bestimmten. Die hohen Heimkehrleistungen der betreffenden Arten (vgl. Tab. 2 und 7) lassen sich ohne die Fähigkeit zur Navigation, d. h. einen Zielort anzusteuern, nicht erklären; das nicht-heimorientierte Verhalten darf in diesen Fällen nicht mit Unfähigkeit, die Heimrichtung zu bestimmen, gleichgesetzt werden.

6.2. Einfluß von Konstitution und Motivationslage auf die Heimkehr

Die Heimkehr selbst scheint in noch stärkerem Maße als die Anfangsorientierung von Faktoren beeinflußt zu werden, die nicht mit der Orientierung als solcher zusammenhängen. Die Heimkehrleistung, die sich für die einzelnen Vogelarten ergibt, steht in auffälliger Beziehung zum Aktionsraum der betreffenden Arten und deren Flugvermögen. Es fällt jedoch auf, daß die Brieftaube, die von der Felsentaube, einem Standvogel, abstammt, vergleichsweise gut abschneidet, zumindest über Entfernungen bis etwa 500 km. Die Brieftaube ist in dieser Hinsicht ein Sonderfall: Ihre Stammart ist zwar sehr ortsstet, unternimmt aber regelmäßig weite Nahrungsflüge. Flüge von 16 km – 20 km sind für Felsentauben keine Seltenheit (MURTON & WESTWOOD 1966, ALLEVA et al. 1975); selbst bei Stadttauben wurden ähnliche Strecken beobachtet (HAVLIN 1979). Von dieser Ausgangslage aus wurden Tauben dann systematisch darauf gezüchtet und trainiert, Strecken von bis zu 1000 km in einem Stück zu fliegen. Der Einfluß dieser Zucht macht sich bei Brieftauben aus Versuchsschlägen auch dann bemerkbar, wenn dort nicht über so lange Strecken

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

trainiert wird. Dies bedeutet, daß Brieftauben praktisch nie über Entfernungen verfrachtet werden, die sie nicht ohne Unterbrechung (mit Ausnahme von kurzen Trinkpausen) zurücklegen könnten.

Bei wildlebenden Vögel ist die Situation dagegen ganz anders: Sie sind gar nicht darauf eingestellt, so große Strecken kontinuierlich zu fliegen. Dies gilt auch für die Zugvögel unter ihnen: Außerhalb der Zugzeit befinden sie sich in einer Phase, in der in der Regel keine weiten Flüge von ihnen gefordert werden. Zwar sind sie während des Zuges durchaus in der Lage, große Strecken zurückzulegen, doch geht diese zusätzliche Belastung mit physiologischen Anpassungen und jahresperiodischen Umstellungen des Stoffwechsels einher. Trotzdem sind beim Zug die Tagesleistungen, wenn man langfristige Mittel bildet, vergleichsweise gering: Für die Gartengrasmücke, einen Weitstreckenzieher, der südlich der Sahara überwintert, ergab sich aus den Wiederfunden beringter Vögel auf dem Herbstzug nur eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 76 km/d (Klein et al. 1973). In dieser Größenordnung liegen auch die durchschnittlichen Zuggeschwindigkeiten anderer nachtziehender Singvögel; bei Tagziehern wurden sogar meist nur Geschwindigkeiten um 50 km/d errechnet (Hilden & Saurola 1982). – Von verfrachteten Vögeln wird dagegen gefordert, daß sie teilweise längere Strecken quasi ‚aus dem Stand' meistern, wobei sie noch einen Teil des Tages der Nahrungssuche nachgehen müssen, während Nachtzieher den Tag zur Nahrungssuche zur Verfügung haben.

Allein diese Unterschiede in der körperlichen Einstellung auf weite Flüge machen klar, warum Brieftauben in der Regel aus kurzen und mittleren Entfernungen schneller heimkommen als viele wildlebende Vögel und warum unter diesen die Seevögel und die Schwalben, die ohnehin viele Stunden fliegend verbringen, die besten Heimkehrleistungen aufweisen. Im Gegensatz zu den Brieftauben bleiben ihre Heimkehrgeschwindigkeiten über weite Entfernungsstufen praktisch gleich, und auch ihre Heimkehrrate nimmt nicht so rapide ab. In dieser Hinsicht sind Wildvögel mit einem großen Aktionsraum den Tauben merklich überlegen.

Die niedrigen Heimkehrraten selbst über kurze Entfernungen, die bei ausgesprochenen Standvögeln beobachtet wurden (vgl. Tab. 3 und Abb. 11), haben dazu geführt, daß gelegentlich eine prinzipielle Überlegenheit von Zugvögeln gegenüber verfrachteten Nichtziehern diskutiert wurde (Rüppell 1937, Creutz 1941, Heinroth & Heinroth 1941, Wojtusiak et al 1946, Bellrose 1972 u. a.). Diese muß aber nicht notwendigerweise in einer Überlegenheit der Orientierung begründet sein. Für ortsstete Standvögel spielt sich der Hauptteil ihres Lebens in einem Bereich von weniger als 2–3 km Radius ab (z. B. Krätzig 1939, Summer-Smith 1956 u. a.) – infolgedessen sind sie überhaupt nicht daran angepaßt, über längere Strecken ausdauernd zu fliegen. Die oben angesprochenen physiologischen Probleme, die geforderten Distanzen überhaupt zurückzulegen, wirken sich bei ihnen sicher viel gravierender aus als bei Zugvögeln, die immerhin zweimal im Jahr Entsprechendes leisten müssen. Schon aus diesen Gründen ist bei ihnen mit einer langsameren Heimkehr zu rechnen. Dazu kommt, daß mit Dauer des Fernseins vom Heimatort die Gefährdung durch Freßfeinde und Unfälle zunimmt, während die Motivation, heimzukehren, sinken kann. Beides trägt dazu bei, den meßbaren Heimkehrerfolg der langsamer fliegenden Nicht-Zieher weiter zu senken.

Auch ist zu bedenken, daß viele der Versuche mit Standvögeln außerhalb der Brutzeit stattfanden und zum Teil Vögel miteinschloß, die nur geringe Bindung an den Fangort hatten. Die Tatsache, daß einige im Winter verfrachte Vögel am Ort der Freilassung blieben (z. B. Hilprecht 1935, Schifferli 1936, Creutz 1949 u. a.), eine Heimkehr also gar nicht versuchten, ist als Hinweis in diese Richtung zu sehen. Hiervon scheinen vor allem junge Vögel betroffen zu sein, die vielleicht noch kein endgültiges ‚Heim' etabliert hatten (Winkel 1974). Auch bei den im Westen der USA lebenden sozialen Nacktschnabelhähern waren es ausschließlich junge Vögel, die sich der Schwarmgemeinschaft am Auflaßort anschlossen, während die erwachsenen Vögel grundsätzlich zu ihrem alten Schwarm zurückkehrten, auch wenn sie dabei das Gebiet mehrerer anderer Schwärme zu

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

durchqueren hatten (BALDA & BATEMAN 1971, MARZLUFF & BALDA 1989). Bei den Verfrachtungen im Winterquartier waren es ebenfalls vorwiegend junge Vögel, die am Ort der Freilassung blieben; die, die im nächsten Winter dorthin zurückkehrten, waren alle jung (RALPH & MEWALDT 1975).

Allerdings lassen sich nicht alle Fälle von Ansiedlung am Auflaßort auf junge Vögel zurückführen. Altvögel, die am Auflaßort bleiben, werden besonders bei relativ weiten Verfrachtungen beobachtet (vgl. SCHIFFERLI 1936, CREUTZ 1949, WINKEL & WINKEL 1990). Dabei scheinen die ökologischen Bedingungen im Auflaßgebiet die Motivation zur Heimkehr mitzubeeinflussen: Bei den in der UdSSR durchgeführten weiträumigen Verfrachtungen wurden Trauerschnäpper zu Beginn der Brutzeit über 1000 km in ein Gebiet verfrachtet, in dem man durch Aufhängen zahlreicher Nistkästen für sie günstige Bedingungen zu schaffen suchte – den 2% Vögeln, die nachweislich noch in der gleichen Brutsaison heimkehrten, stehen 8% gegenüber, die im Auflaßgebiet verblieben und dort brüten (TREUS & USPENSKIJ 1956 zit. nach MAUERSBERGER 1957). Auch GLÜCKLER (1990) erhielt bei Kohlmeisen Hinweise, daß die ökologische Qualität des Fanggebiets und des Auflaßortes die Rückkehrrate und die Ansiedlungsrate beeinflussen können.

6.3. Gleiche Orientierungsmechanismen?

Insgesamt lassen sich viele der beobachteten Unterschiede im Verhalten zwischen wildlebenden Vögeln und Brieftauben auf unspezifische Reaktionen auf die Verfrachtung, auf die unterschiedliche Anpassung an lange Flüge und auf unterschiedliche Motivationslagen zurückführen. Ob daneben auch Unterschiede in den Orientierungsmechanismen als solchen vorhanden sind, läßt sich bei der derzeitigen Datenlage nicht eindeutig beantworten. Die Aufgabe, die in der Bewältigung räumlicher Probleme liegt, ist für alle Vögel zunächst gleich. Doch bei den sehr unterschiedlichen Größen der Aktionsradien – sie reichen von weniger als 2 Kilometern etwa beim Haussperling bis zu Tausenden von Kilometern bei Hochseevögeln wie dem Laysan-Albatros – kann man unterschiedliche Mechanismen nicht von vornherein ausschließen. Andererseits weisen die wenigen Daten, die zur Analyse des Orientierungssystems bei wilden Vögeln vorliegen, wie zum Beispiel die ähnlichen Abweichungen an Orten mit Ortseffekt bei Brieftauben und Schwalben gleicher Herkunft (vgl. Abb. 9), eher auf Gemeinsamkeiten hin.

Man ist daher geneigt, die Brieftaube, was die Orientierungsmechanismen angeht, als Modell für andere Vögel anzusehen, und man geht im allgemeinen davon aus, daß die an Tauben gewonnenen Erkenntnisse mit gebührender Vorsicht und Berücksichtigung der speziellen Eigenheiten anderer Arten verallgemeinert werden dürfen.

7. Zum Vergleich: Das Verhalten anderer Tiere nach Verfrachtung

Bei keiner weiteren Tiergruppe ist das Orientierungsverhalten ähnlich gut untersucht wie bei den Vögeln. Zwar liegt eine ganze Reihe von Verfrachtungsversuchen mit Angehörigen anderer Tierklassen vor, doch nicht immer ist ein direkter Vergleich mit den an Vögeln gewonnenen Befunden möglich. Ich möchte hier einige dieser Versuche vorstellen. Die Auswahl, die etwas willkürlich erscheinen mag, wurde vor allem unter dem Gesichtspunkt der Vielfalt der Verhaltensweisen getroffen, um ein weites Spektrum an möglichen Reaktionen auf Verfrachtung aufzeigen.

7.1. Verfrachtungsversuche mit Wirbellosen

Die meisten wirbellosen Tiere scheinen nicht in der Lage, Verfrachtungen zu kompensieren und zum alten Aufenthaltsort zurückzukehren. Sie reagieren jedoch mit Verhaltensweisen, die im natürlichen Lebensraum geeignet sind, die Folgen etwaiger Versetzungen auszugleichen.

Tiere, die an der Grenze zwischen Land und Meer leben, sind unter normalen Umständen durchaus in der Lage, wieder in den für sie günstigen Grenzbereich zurückzukehren. An Felsen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

lebende Schnecken der Gattung *Nerita* strebten nach Verfrachtung über 20–50 m auf einen bei Ebbe trockenfallenden Strand dem nächsten Küstenfelsen zu (CHELAZZI & VANNINI 1976, 1980). Ihr Verhalten wurde durch lokale visuelle Eindrücke gesteuert und enthielt keine heimgerichtete Komponente, obgleich Beobachtungen des spontanen Verhaltens nahelegen, daß die Schnecken am Ende jedes ihrer kurzen Ausflüge zum Ausgangsort zurückkehrten (VANNINI & CHELAZZI 1978). Auch keiner der Arthropoden unter den Strandbewohnern, wie die Amphipoden *Talitrus* und *Orchestia,* steuerte nach Verfrachtung den Fangort an. Vielmehr zeigten sie deutlich ausgeprägte Tendenzen in die Kompaßrichtung, die an ihrem heimischen Strand der Achse Land – Meer entspricht; welches Ende dieser Achse sie bevorzugen, hängt von der jeweiligen Feuchtigkeit ab. Die Sollrichtung für diese Kompaßorientierung kann dabei durch Erfahrung erworben oder weitgehend vererbt sein (Zusammenfassung PARDI & SCAPINI 1987). Lokale Faktoren wie Hangneigung und Landschaftskonturen können den Orientierungsvorgang ebenfalls beeinflussen (Zusammenfassung UGOLINI et al. 1988).

Die meisten landlebenden Arthropoden sind offenbar ebenfalls nicht in der Lage, nach Verfrachtung gezielt heimzukehren. Die Waldgrille *Nemobius sylvestris* strebt am Waldrand dem nächsten Baum zu; bei Versuchen an Waldwegen ergaben sich allerdings Hinweise, daß ältere Tiere die von ihnen bewohnte Wegseite bevorzugten (BEUGNON et al. 1983). Auch die Wüstenameise *Cataglyphis* kann passive Verfrachtungen nicht kompensieren: Sie schlägt die Richtung ein, die sie vom Fangort nach Hause gebracht hätte, was zur Folge hat, daß sie um den Betrag der Verfrachtung verschoben an ihrem Heim vorbeiläuft. Nach Zurücklegen der entsprechenden Strecke beginnt sie mit Suchläufen; nur wenn in der Nähe des Nesteingangs gut bekannte Landmarken zur Verfügung stehen, kann sie anhand dieser das Nest finden (WEHNER 1982).

Einzig bei fliegenden Hymenopteren gibt es Hinweise, daß sie nach Verfrachtung in größerer Zahl heimfinden: Solitäre Bienen der Gattung *Xylocopa* kamen aus Entfernungen von 12 km heim (RAU 1929). Von Prachtbienen der Art *Euplusia surinamensis,* die in Entfernungen von rund 20 km freigelassen wurden, kehrten über die Hälfte noch am gleichen Tag zurück (JANZEN 1971; s. Abb. 19). Bei Honigbienen ist Heimkehr aus bis zu 7 km dokumentiert, wobei die Heimkehrrate mit der Entfernung stark abnahm (UCHIDA & KUWABARA 1951). Ob es sich hier um erfolgreiche Suchflüge oder orientiertes Heimfinden handelt, ist offen, denn die Autoren dieser Studie unternahmen keine Versuche, die Anfangsorientierung zu messen. Bei Wespen wie *Polistes gallicus* und Hornissen wurden dagegen aus 1000 bis 2000 m Entfernung *heimgerichtete Abflüge* beobachtet. Die Heimkehrraten schienen von der Größe des Aktionsraums, teilweise aber auch von der Körpergröße und damit von der körperlichen Konstitution der betreffenden Tiere abzuhängen; Königinnen hatten höhere Heimkehrraten als Arbeiterinnen (UGOLINI 1981, UGOLINI et al. 1987).

Bei Bienen und Wespen handelt es sich um Arten, die ihre Nester verproviantieren, oder um staatenbildende Arten; bei ihnen, die ein festes Heim besitzen, ist eine Bindung an das Nest zu erwarten und ein daraus resultierendes Bestreben, heimzukehren. Überraschenderweise wurde Heimkehr aber auch bei einer Goldwespe nachgewiesen, die ihre Eier in Nestern anderer Hymenopteren unterbringt (TREXLER 1984). Offensichtlich ist eine Bindung an einen bestimmten ‚Heimort' auch bei Wirbellosen viel weiter verbreitet, als man zunächst annehmen möchte.

7.2. Verfrachtungsversuche mit Wirbeltieren

Wirbeltiere sind infolge ihrer Körpergröße den meisten Wirbellosen an Ortsbeweglichkeit auch dann überlegen, wenn sie nicht fliegen können. Sie scheinen generell in der Lage, passive Verfrachtungen zu kompensieren. Bei ihnen geht es nicht nur um das Aufsuchen günstiger Habitate – vergleichbare Habitate, in denen Artgenossen erfolgreich überleben, werden auf dem Heimweg ohne Zögern durchquert – sondern um die Rückkehr zu einem bestimmten Heimatort:

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Nach einer Phase des Umherstreifens in der Jugend etablieren sie ein Revier, in dem sich ihr Leben dann abspielt, zu dem sie gegebenenfalls nach periodischen Wanderungen zurückkehren und das gewöhnlich nur dann aufgegeben wird, wenn die Umstände dazu zwingen. Rückkehr an diesen Ort bedeutet, daß die Tiere von den Vorteilen einmal erworbener Ortskenntnis profitieren können, die ihnen schnelle und effiziente Wege in ihrem Heimbereich erlaubt. So ist es nicht überraschend, daß aus allen Wirbeltiergruppen heimgerichtetes Verhalten und erfolgreiche Heimkehr berichtet werden.

Hier können nur wenige Beispiele vorgestellt werden: So war die Wiederfangrate von Aalen (*Anguilla anguilla*) nach Verfrachtung über bis zu 150 km im Vergleich zu nicht-verfrachteten Tieren so hoch, daß man mit der Heimkehr von mehr als 50% der Tiere rechnen muß; Fänge aus den dazwischenliegenden Gebieten sprechen für Heimkehr auf sehr geraden Wegen (TESCH 1967; DEELDER & TESCH 1970). Amphibien zeigen in entsprechend kleineren räumlichen Dimensionen ähnliche Leistungen: Molche der Gattung *Taricha* kehrten zum Fangplatz zurück, nachdem sie bis zu 8 km über Bergrücken hinweg verfrachtet worden waren; auch hier sprachen Fallenfänge im dazwischen liegenden Gelände für sehr direkte Routen bei der Heimkehr (TWITTY et al. 1964, 1967).

Bei Kröten wurde nach Verfrachtung in Freiland ebenfalls heimorientiertes Verhalten beobachtet (z. B. HEUSSER 1958, SINSCH 1987 u. a.). Bei Tests in Arenen zeigten Frösche, Kröten und Molche, die auf der Laichwanderung gefangen worden waren, jedoch oft keine Beziehung zum Fangort. Sie behielten stattdessen ihre Wanderrichtung bei (z. B. FERGUSON et al. 1967, TRACY & DOLE 1969, ENDLER 1970 u.a), oder sie orientieren sich in Richtungen, die zur Uferlinie des heimischen Gewässers senkrecht standen (z. B. LANDRETH & FERGUSON 1967, TRACY 1971 u.v.a.). Die letztgenannte Verhaltensweise wurde von FERGUSON (1967) als *Y-Achsen-Orientierung* bezeichnete; es handelt sich um eine erlernte Kompaßrichtung, die bei Sonne mit dem Sonnenkompaß aufgesucht wird (z. B. FERGUSON et al. 1967).

Bei Reptilien sind vor allem Schildkröten und Krokodile vergleichsweise gut untersucht. CHELAZZI & FRANCISCI (1979) berichten, daß Griechische Landschildkröten (*Testudo hermanni*) nach Verfrachtung über bis zu 1.5 km auf mehr oder weniger direkten Wegen heimkehrten (Abb. 18). Krokodile, die wesentlich beweglicher sind, kehrten aus 30 km Entfernung heim (WEBB et al. 1983). Bei Säugern ist die Heimkehrleistung der einzelnen Gruppen aufgrund der Größe und Beweglichkeit ebenfalls sehr verschieden. Kalifornische Seelöwen, auf Inseln verfrachtet, kehrten aus 240 km Entfernung zur heimischen Küste zurück (RIDGWAY & ROBINSON 1985), Fledermäuse aus bis zu 90 km innerhalb einer Nacht (MUELLER 1966). Die meisten Daten liegen jedoch zum Heimkehrverhalten kleiner mäuseartiger Nager vor (Zusammenfassung JOSLIN 1977; s. Abb. 19). Bei ihnen nimmt die Heimkehrleistung mit der Verfrachtungsentfernung so rasch ab, daß manche Autoren (z. B. ROBINSON & FALLS 1965, FURRER 1973) zu der Annahme neigten, sie seien zu orientierter Heimkehr nicht fähig, sondern kämen nur heim, wenn sie beim Suchen zufällig auf bekanntes Gebiet stießen. Als BOVET (1978) versuchte, über ein großangelegtes Fangprogramm Aufschluß über den Verbleib der Nicht-Heimkehrer zu erhalten, zeigte sich, daß unabhängig von der Verfrachtungsentfernung jeweils ein gewisser Prozentsatz am Ort der Freilassung verblieb und sich dort in der Nähe ansiedelte, also wohl gar nicht zur Heimkehr motiviert war. Die, die in gewissem Abstand vom Freilaßort in Fallen registriert wurden, bewegten sich vorwiegend in Heimrichtung. Beobachtungen KARLSSONS (1984) machen die große Bedeutung der Motivationslage ebenfalls deutlich: Heimgerichtete Tendenzen ließen sich bei der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) in geeigneten Käfigen nachweisen, aber nur bei erwachsenen, territorialen Tieren; Jugendliche in der Dispersionsphase zeigten kein gerichtetes Verhalten.

Den Verfrachtungsversuchen gingen oft Studien voraus, die die Größe der Heimareale bestimmten, und es zeigte sich, daß die maximale Entfernung, aus der die Tiere heimkehrten, mit der Größe der Heimareale und dem allgemeinen Ortsverhalten der betreffenden Art in enger Bezie-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

hung steht (z. B. STICKELS 1968, ANDERSON et al. 1977). Da die Heimkehr sich bei den nicht-fliegenden Arten in kleineren räumlichen Dimensionen und zudem meist viel langsamer abspielt als bei Vögeln, lassen sich diese Tiere auf dem Heimweg leichter überwachen (z. B. MADISON & SHOOP 1970; CHELAZZI & FRANCISCI 1979 u. a.). In vielen Fällen liegen Verhaltensbeobachtungen vor, die ein ganz anderes Bild von ihrer Leistungsfähigkeit vermitteln als das Betrachten von Heimkehrraten allein; sie weisen auf Sachverhalte hin, die auch bei der Interpretation der Heimkehrleistungen verfrachteter Wildvögel bedacht werden sollten.

Beobachtungen nach dem Freilassen sprechen im allgemeinen dafür, daß sich die Tiere gezielt auf den Heimatort zubewegen. Allerdings wurde deutlich, daß nicht immer sofort mit der Heimkehr begonnen wird. Viele Tiere verblieben zunächst Stunden oder Tage in der Nähe des Ortes der Freilassung (Abb. 18), bevor sie sich plötzlich auf den Heimweg machten, der schnell und zügig auf sehr direkter Route zurückgelegt wurde (z. B. MADISON & SHOOP 1970, WEINTRAUB 1970, CHELAZZI & FRANCISCI 1979, RODDA 1984b). Auch die Bedeutung von natürlichen und künstlichen ökologischen Barrieren wurde evident: Felsbewohnende Eidechsen zögerten, freie Flächen zu überqueren, und wählten nach Möglichkeit Wege, auf denen sie sich von Fels zu Fels dem Heimatort nähern konnten (z. B. WEINTRAUB 1970). Bei Alligatoren kam es zu einer signifikanten Abnahme des Heimkehrerfolgs, wenn die Tiere auf dem Heimweg Habitatsbarrieren wie sehr dichte Vegetation oder tiefes Wasser überwinden mußten (RODDA 1984).

Bei verfrachteten nordamerikanischen Rothörnchen (*Tamiasciurus hudsonicus*) beschrieb BOVET (1984) eine überraschende Verhaltensweise: Nach anfänglichem Aufenthalt am Ort der Frei-

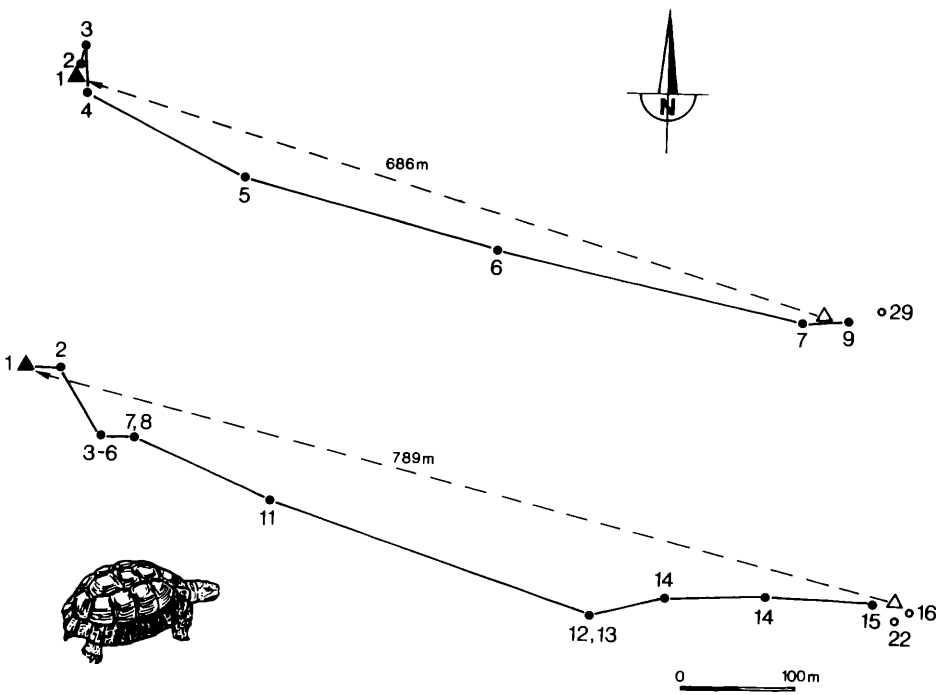


Abb. 18: Heimwege verfrachteter Griechischer Landschildkröten (*Testudo hermanni*): Die Punkte mit den Zahlen geben den Aufenthaltsort am jeweiligen Tag an, wobei Tag 1 der Tag der Verfrachtung war. – Homing routes of displaced tortoises (*Testudo hermanni*): The symbols with numbers mark the place where the tortoise stayed on the respective day, the day of displacement being day 1. – (Aus CHELAZZI & FRANCISCI 1979, verändert).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

lassung bewegten sich die Tiere zunächst recht geradlinig vom Auflaßort weg in Richtungen entlang einer Achse, deren eines Ende etwa nach Heim zeigte. Nach einer gewissen Strecke machten die Tiere eine scharfe Wendung und liefen wieder in die Nähe des Ortes der Freilassung zurück, um dann erneut recht geradlinig in eine andere Richtung zu laufen. BOVET konnte keinen äußeren Anlaß für die Änderungen der Laufrichtungen feststellen; doch es fiel auf, daß die zurückgelegten Strecken im Mittel mit ca. 250 m größenordnungsmäßig der Distanz entsprachen, die Rothörnchen sich aus ihrem heimischen Revier entfernen, wenn sie spontane Ausflüge unternehmen. BOVET (1984, 1987) vermutet daher, daß es sich um eine *kritische Entfernung* handelt, bestimmt durch Reviergröße und Vorerfahrung des jeweiligen Individuums, die das Tier maximal in einer Richtung zurücklegt. Entsprechendes Verhalten stellt bei Erkundungsläufen durch die Rückkehr zum Startpunkt des Heimwegs sicher, daß die Rothörnchen, die in der Regel sehr ortsstet sind, sich nicht unbegrenzt weit von ihrem heimischen Revier entfernen; es erhöht damit unter natürlichen Bedingungen die Heimkehrwahrscheinlichkeit.

7.3. Unterschiede und Gemeinsamkeiten

Die angeführten Beispiele aus den verschiedenen Tiergruppen zeigen neben ungerichtetem Umhersuchen mögliche Reaktionen auf passive Versetzung auf, die man grob in drei Kategorien zusammenfassen kann: (1) Reaktion auf lokale Faktoren, (2) gerichtete Bewegungen in festen Kompaßrichtungen und (3) mehr oder weniger gezieltes Ansteuern des Heimatorts.

Dabei entspricht die Art der Reaktion durchaus den normalen Bedürfnissen der Tiere in ihrem Lebensraum: Sich nach lokalen Faktoren zu richten, die mit den angestrebten Bedingungen in ursächlichem Zusammenhang stehen, bringt das Tier in der Regel am schnellsten wieder in seinen optimalen Lebensraum, was für das aktuelle Überleben entscheidend sein kann. So ist für felsbewohnende Schnecken bei Verfrachtung wichtig, zunächst wieder irgendeinen Küstenfels zu erreichen; indem sie auf die nächste große, dunkle Stelle am Horizont zukriechen, stellen sie sicher, daß dies auf dem kürzesten Weg geschieht. – Entsprechende Marken stehen aber nicht in jedem Lebensraum in geeigneter Form zur Verfügung. Strandbewohnende Arthropoden bedienen sich stattdessen der stabilen Richtungsbeziehung Meer – Strand und schlagen die entsprechende Richtung mit Hilfe von Kompaßmechanismen ein, ein Verhalten, das geeignet ist, die Tiere unter natürlichen Bedingungen an die Grenze zwischen Land und Meer zurückzubringen, ohne daß die genaue Stelle hier so wichtig sein dürfte. Da die Arthropoden dabei gleichzeitig auf Hangneigung, Landschaftskonturen, Wind etc. reagieren und die einzuschlagende Richtung durch Erfahrung modifiziert werden kann (UGOLINI & MACCHI 1988), handelt es sich bei der Orientierung auf der Achse Land – Meer schon um eine hochkomplexe, multimodal gesteuerte Verhaltensweise, die im Einzelnen an die jeweilige Situation angepaßt ist.

Bei Tieren, die ein festes Heim besitzen – ein Nest, ein Territorium – und also zu einem ganz speziellen Ort zurückkehren müssen, sind entsprechende Fähigkeiten zur Heimkehr zu fordern. Wespen und viele Wirbeltiere steuern nach Verfrachtung ihr Heim gezielt an, vielfach sogar sofort nach dem Freilassen. Ihr Verhalten erscheint als die höchstentwickelte Reaktionweise, da es die komplexesten Orientierungsfähigkeiten voraussetzt. Interessanterweise beobachtete man aber häufig direkt nach dem Freilassen zunächst desorientiertes Verhalten oder Verweilen am Auflaßort, was sich als Streßreaktion interpretieren läßt (z. B. FISLER 1967 u. a.). Bei Amphibien finden sich neben Verhalten, das geeignet wäre, die Tiere zu ihrem Heimatort zuückzubringen, immer wieder Orientierungstendenzen entlang der Raumachse, die auf der heimischen Uferlinie senkrecht steht, was formal durchaus dem Verhalten der strandbewohnenden Arthropoden gleicht. Dies zeigt, daß selbst Tiere, die prinzipiell zum Heimkehren fähig sind, nicht in jedem Fall in der entsprechenden Weise reagieren.

Die Einteilung der Reaktionen auf Verfrachtung, die sich bei diesen Überlegungen ergibt, zeigt eine verblüffende Übereinstimmung mit einer Klassifizierung von Orientierungsweisen, die auf

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

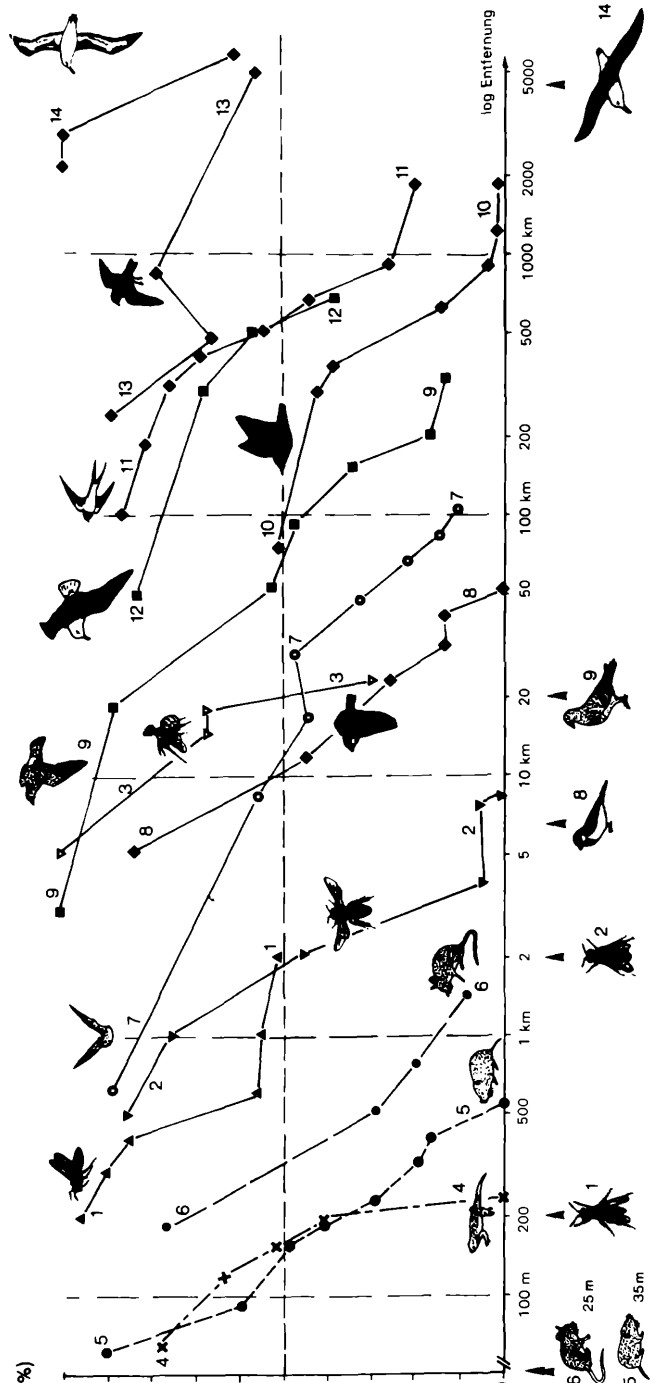
GRIFFIN (1952b, 1955) zurückgeht: Er hatte zwischen Typ I, Orientierung nach bekannten Landmarken, Typ II, Richtungsorientierung, und Typ III, echte Navigation (engl.: *piloting, directional orientation* und *true navigation,* s. KEETON 1974) unterschieden; hier muß man allerdings bei Typ I ‚Orientierung nach bekannten Landmarken' durch ‚Orientierung nach lokalen Faktoren' ersetzen. GRIFFIN hatte mit seinen ‚Orientierungstypen' jedoch allein das unterschiedliche Verhalten von Vögeln nach Verfrachtung charakterisieren wollen, und in der Tat lassen sich Parallelen zu den oben für andere Tiere beschriebenen Reaktionen auch bei Vögeln beobachten. Sie treten besonders bei den wildlebenden Arten auf, die nicht wie die Brieftaube durch Zucht und Haltung auf schnelle Heimkehr ausgerichtet sind. Das Verhalten eines Kleinvogels, der nach dem Freilassen zunächst den nächsten Baum anfliegt, entspricht durchaus dem der Schnecke *Nerita,* die aufgrund visueller Eindrücke den Ort ansteuert, der ihren momentanen Bedürfnissen entgegenkommt – der Kleinvogel wird aber später in der Regel versuchen, zu seinem Heimatort zurückkehren. Im Verhalten einiger Arten, nach Verfrachtung eine konstante Kompaßrichtung einzuschlagen, könnte man Parallelen zum Verhalten der Strandbewohner und der Y-Achsen-Orientierung der Amphibien sehen, die auf eine feste Sollrichtung zurückgreifen. Doch auch diese Orientierung wird bald aufgegeben, wie die Heimkehrerfolge der betreffenden Arten zeigen. – Insgesamt kann man wohl davon ausgehen, daß Vögel letztlich ihr Heim gezielt aufsuchen und daß andere Verhaltensweisen nur vorübergehenden Charakter haben.

Auch viele der anderen bei den verschiedenen Wirbeltieren nach dem Freilassen und auf dem Heimweg gemachten Beobachtungen finden bei Vögeln ihre Entsprechung: Dies gilt für die Reaktion auf die Verfrachtung selbst, den verzögerten Beginn der Heimkehr genau so wie für den Umstand, daß nicht zur Heimkehr motivierte Tiere in der Nähe des Freilaßortes bleiben und sich dort ansiedeln. Die Bedeutung ökologischer Barrieren sollte man auch bei Vögeln nicht unterschätzen. Zwar stellen sie theoretisch für ein fliegendes Tier kaum ein Hindernis dar, praktisch können sie sich aber durchaus auswirken. Selbst bei Tauben wurden gewisse Einflüsse der Landschaftsstruktur beschrieben (z. B. GRAUE & PRATT 1959). Bei wildlebenden Vögeln muß man gegebenenfalls damit rechnen, daß sie in viel stärkerem Maß davor zurückschrecken, Habitate zu überqueren, die die Art in der Regel meidet. Für Kleinvögel, die sich normalerweise im Wald oder Gebüsch aufhalten, können ausgedehnte offene Felder ohne Gehölze fast unüberwindliche Hindernisse darstellen.

Die Beobachtungen BOVETS (1984) an Rothörnchen bergen möglicherweise einen Schlüssel zum Verständnis der durchweg schlechten Heimkehrleistungen von Standvögeln. Dem Rothörnchen war es offenbar unmöglich, Strecken zurückzulegen, die seinen üblichen Aktionsraum um ein Mehrfaches überstiegen. Vielleicht treten, wie BOVET (1987) für Rothörnchen vermutet, bei ortssteten Tieren grundsätzliche Hemmungen auf, sich weiter als eine bestimmte Distanz in einer Richtung fortzubewegen, die selbst bei orientiertem Verhalten nicht überwunden werden können.

Insgesamt zeigt der Überblick über das Ortsverhalten der verschiedenen Tiergruppen, daß zumindest die Tiere, die ein festes Heim besitzen, auch über entsprechende Orientierungsfähigkeiten verfügen. Aus welchen Entfernungen sie erfolgreich heimkehren können, hängt weniger von ihrer systematischen Zugehörigkeit als vielmehr von ihrer Beweglichkeit ab (Abb. 19). Die Beziehung zwischen der Größe des Aktionsraums, der Beweglichkeit und der Fähigkeit, aus größeren Entfernungen heimzukehren, die innerhalb der Vögel deutlich wurde, gilt ganz allgemein: Fledermäuse als fliegende Tiere sind den gleichgroßen Mäusen hoch überlegen, aber auch Feldwespen und Bienen zeigen bessere Heimkehrleistungen als viele kleine Wirbeltiere, die sich am Boden fortbewegen. Die Heimkehrleistung der solitären Biene *Euplusia,* die in den tropischen Wäldern von Mittelamerika an weit verstreut wachsenden Blüten sammelt, ist sogar besser als die vieler Standvögel mit kleinem Aktionsraum, wobei zu berücksichtigen ist, daß bei *Euplusia* nur die Heimkehrer am ersten Tag gezählt wurden, während viele der über vergleichbare Distanzen verfrachteten Haussper-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at



andere Tiere:

Insekten:
1 Wegwespe, *Polistes gallicus* (Vespidae)
2 Honigbiene, *Apis mellifera* (Apidae)
3 Prachtbiene, *Euplusia surinamensis* (Apidae)

Wirbeltiere:
4 Stacheleidechse, *Sceloporus orcutti* (Iguanidae)
5 Wiesenwühlmaus, *Microtus pennsylvanicus* (Cricetidae)
6 Hirsch-Maus, *Peromyscus maniculatus* (Cricetidae)
7 Braunes Mausohr, *Myotis lucifugus* (Vespertilionidae)

Vögel:

Landvögel:
8 Haussperling
9 Brieftaube
10 Star
11 Rauchschwalbe

Seevögel:
12 Heringsmöwe
13 Wellenläufer
14 Laysan-Albatros

Abb. 19: Heimkehrleistung von Angehörigen verschiedener Tiergruppen: Heimkehrrate (HR) in Abhängigkeit von der Verfrachtungsentfernung (logarithmisch aufgetragen). – Homing performance of members of various animal groups: return rate as a function of displacement distance (logarithmic scale). – (1: Ugolini 1986; 2.: Uchida & Kuwabara 1951; 3: Janzen 1971; 4: Weintraub 1978; 5: Robinson & Falls 1965; 6: Murie 1963; 7: Mueller 1966; 8: Bub 1962; 9: Wallraff 1970; 10: Rüppell 1935, 1936, 1937; 11: Wodzicki & Wojtusiak 1934, Wojtusiak et al. 1937, Wojtusiak & Ferens 1938, Rüppell 1934b, 1936, 1937; 12: Matthwes 1952; 13: Griffin 1940, Billings 1968; 14: Kenyon & Rice 1958).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

linge für ihre Heimkehr Zeiträume brauchten, die die Lebensdauer von *Euplusia* vielleicht schon überstiegen.

Der Verlauf der Kurven in Abbildung 19 zeigt gemeinsame Grundprinzipien im Ortsverhalten der verschiedenen Tiergruppen auf: Wie weit rechts die Kurven im Koordinatensystem liegen, wird von der Größe des Aktionsraums und der Geschwindigkeit und Ausdauer bei der Fortbewegung bestimmt; das Orientierungsvermögen erweist sich dabei als den Bedürfnissen der Tiere angepaßt. Vor diesem Hintergrund erscheinen selbst die außergewöhnlichen Leistungen der Sturmvögel und ihrer Verwandten nur als der Endpunkt einer kontinuierlichen Reihe.

Danksagung: Die eigenen hier zitierten Arbeiten wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des SFB 45 ‚Vergleichende Neurobiologie des Verhaltens' unterstützt; die Rechenarbeiten wurden am Hochschulrechenzentrum der Universität Frankfurt a.M. durchgeführt. Ich danke R.P Balda, R. Beason, E. Curio, F.W. Merkel, K.H. Schmidt, der Vogelwarte Radolfzell und der Vogelschutzwarte in Frankfurt-Fechenheim für wertvolle Hinweise und Hilfe bei der Beschaffung von Literatur und ihnen und den Kollegen des AK PÖV für viele anregende Diskussionen.

8. Zusammenfassung

Das Verhalten verfrachteter Vögel wird im Hinblick auf die Orientierung geschildert, wobei das umfangreiche Datenmaterial, das über Brieftauben vorliegt, durch die Befunde an wildlebenden Vögeln ergänzt wird. Hier handelt es sich meist um Seevögel, aber auch Schwalben und Stare sind vergleichsweise gut untersucht.

Vögel kehren nicht nur zur Brutzeit, sondern zu allen Jahreszeiten an ihren Heimatort zurück; dies gilt auch für Zugvögel im Winterquartier. Gelegentlich allerdings bleiben verfrachtete Vögel am Auflaßort; hier handelt es sich meist um junge Vögel oder um neu eingewanderte Vögel, die vielleicht noch keine feste Bindung an den Fangort entwickelt hatten.

Der Heimkehrbereich stellt keine feste Größe dar, sondern steht in enger Beziehung zum Aktionsraum und der Flugfähigkeit der betreffenden Art. Heimkehr aus den größten Entfernungen wurden bei Seevögeln beobachtet; unter den Landvögeln wiesen die Luftplanktonjäger vergleichsweise gute Heimkehrleistungen aus größeren Entfernungen auf. Bei kleinen Singvögeln ist die Heimkehrrate selbst aus Entfernungen unter 10 km oft gering.

Brieftauben zeigen in der Regel gerichtete Abflüge, die in enger Beziehung zur Heimrichtung stehen. Auch bei vielen wildlebenden Vögeln wurde Orientierung in Heimrichtung beobachtet. Einige Arten zeigten allerdings ungerichtete Abflüge, und andere fliegen unabhängig von der Heimrichtung in konstante Richtungen, ein Verhalten, das bei Enten als ‚nonsense'-Orientierung bezeichnet wurde. – Beobachtungen am Auflaßort ergaben, daß Umherfliegen zur Richtungsbestimmung nicht notwendig ist. Die Anfangsorientierung ist in größerer Entfernung nicht wesentlich schlechter als in der Umgebung des Heimatortes. Erfahrung kann eine merkliche Verbesserung der Anfangsorientierung bewirken; meteorologische und topographische Bedingungen beeinflussen sie nur in extremen Fällen.

Das Abflugverhalten von Brieftauben ist für den jeweiligen Ort typisch. Es gibt Orte, an denen regelmäßig Abweichungen von der Heimrichtung auftreten, die meist über Jahre mehr oder weniger konstant bleiben. Solche ‚Ortseffekte' scheinen für die Orientierung von Vögeln charakteristisch zu sein: Sie sind nicht auf Brieftauben beschränkt, sondern wurden bei Uferschwalben in gleicher Weise beobachtet.

Die Heimkehrraten und Heimkehrgeschwindigkeiten variieren bei den verschiedenen Arten sehr stark. Vor allem bei Verfrachtungen außerhalb der Brutzeit lassen Schwierigkeiten beim Nachweis der Rückkehrer die Heimkehrleistung oft geringer erscheinen, als sie tatsächlich ist. Die Heimkehrrate von Altvögeln ist bei Wildvögeln wie bei Brieftauben größer als die von Jungvögeln; Vögel, die sich noch nicht lange in einem Gebiet aufhalten, zeigen durchweg geringere Heimkehrraten als solche, die schon länger dort leben. Dies gilt für Brutgebiet und Winterquartier gleichermaßen. Vergleichbare Daten aus Brutzeit- und Winterverfrachtungen liegen nur beim Star vor; sie sprechen dafür, daß die Heimkehrleistung im Winter nicht generell schlechter ist als zur Brutzeit.

Die Heimkehrrate nimmt mit der Entfernung ab, aber in einer Weise, die gegen Orientierung als begrenzenden Faktor spricht. Die Medianwerte der Heimkehrgeschwindigkeit liegen durchweg unter der normalen Fluggeschwindigkeit der betreffenden Art. Bei Brieftauben nimmt die mediane Heimkehrgeschwindigkeit mit der Entfernung ab, wobei sich die beobachteten Spitzengeschwindigkeiten jedoch erhöhen können, während bei wildlebenden Vögeln, die über große Strecken verfrachtet wurden, insgesamt eher eine Tendenz zu schnellerer Heimkehr bei weiteren Entfernungen zu beobachten ist. Dies zeigt, daß der Heimatort auch aus größerer Entfernung

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

gezielt angeflogen werden kann. Witterungsbedingungen und Topographie scheinen die Heimkehrrate nur in extremen Fällen zu beeinflussen. Die Befunde zum Einfluß der Witterung auf die Heimkehrgeschwindigkeit sind widersprüchlich; das überflogene Terrain scheint unter bestimmten Bedingungen einen gewissen Einfluß auszuüben. Erfahrung steigert bei Brieftauben die Heimkehrleistung deutlich; bei Wildvögeln läßt ein solcher Einfluß sich nicht abschätzen, weil deren selbst erworbene Erfahrung nicht bekannt ist. Allerdings wurden bei Populationen der Silbermöwe, die weit umherstreifen, bessere Heimkehrleistungen beobachtet als bei Populationen, deren Aktionsraum begrenzter ist.

Eine enge Beziehung zwischen Anfangsorientierung und Heimkehrleistung besteht nicht, was für Kurskorrekturen während des Heimflugs spricht. Größere Abweichungen von der Heimrichtung werden in der Nähe des Heimatortes sehr bald, in größerer Entfernung erst später korrigiert. – Verhaltensbeobachtungen während des Heimflugs zeigen, daß Tauben relativ niedrig fliegen und sich in bekanntem Gelände nicht anders verhalten als in unbekanntem. Sie steuern ihr Ziel meist relativ geradlinig an. Bei der Aufzeichnung der Flugwege von wildlebenden Vögeln wurde deutlich, daß deren Verhalten nicht ausschließlich von dem Bestreben, heimzukehren, bestimmt wird. Ein günstiger Weg kann dem kürzeren vorgezogen werden, und der Heimflug kann in vielen kurzen Etappen zu bestimmten Tageszeiten stattfinden.

Die Unterschiede, die zwischen Brieftauben und wildlebenden Vögeln beobachtet werden, lassen sich teilweise darauf zurückführen, daß die Brieftauben durch Zucht und Training darauf ausgerichtet sind, sofort mit dem Heimflug zu beginnen und Strecken von bis zu 1000 km an einem Stück zu fliegen. Wildvögel empfinden eine Verfrachtung oft als Schock und können auch die geforderten Flugleistungen nicht in der gleichen Weise erbringen, zumal sie sich auch noch selbst um den Nahrungserwerb kümmern müssen. Hinweise auf Unterschiede im Orientierungssystem selbst liegen nicht vor, so daß man die Brieftaube trotz allem mit gebührender Vorsicht als Modell für die anderen Vögel ansehen kann.

Eine Betrachtung der Reaktion anderer Tiere auf Verfrachtung zeigt viele Parallelen zwischen ihnen und den Vögeln auf, z. B. verzögerter Beginn der Heimkehr, Bewegungen in konstante Richtungen oder die Bedeutung ökologischer Barrieren. Das Verhalten der Vögel erscheint nicht prinzipiell anders als das der anderen flugfähigen Tiere, wenn auch der Heimkehrbereich vieler Vögel infolge deren großen Beweglichkeit erheblich größer ist.

9. Summary

The paper reviews what is known about the behavior of displaced birds and discusses the findings in view of avian orientation. The orientation and homing performance of homing pigeons, *Columba livia* f. *domestica*, the domesticated form of the Rock dove, is well documented, in contrast to the homing abilities of displaced wild living birds, where only few species have been systematically investigated. Most of these studies took place during the breeding season involving colonially breeding species, seabirds like shearwaters, terns and gulls, and Bank Swallows. Other swallows and starlings are also relatively well studied. Studies on homing outside the breeding season mainly used birds wintering in nest boxes or birds netted at feeding stations, mostly small passerines.

Working with homing pigeons, one can be fairly sure that the birds will try to return to their loft at all times of the year. Normally, ‚home' is for them the location where they have spent the first weeks after they became able to fly. In wild birds, homing is likewise not restricted to returning to the nest site during the breeding season. Sedetary birds return in winter, and migrants return to their wintering site. Occasionally, however, there were indications that some displaced birds remained near the release site. These were mostly young birds or birds that had newly immigrated into the catching area, suggesting that birds must spend some time in an area before it becomes ‚home'

The distance from which birds home successfully varies greatly between species. In pigeons, it is greatly enlarged by the breeding selection of pigeon racers and by training flights (Tab. 1). In wild birds, the distances from which they are able to home are closely related to the species normal spatial behavior and their flight capabilities. Homing from the longest distances is reported for sea birds; among the land birds, species feeding on aerial planction show comparatively good homing performances (Tab. 2) The return rates of many small passerines appear rather low even from short distances (Tab. 3).

Homing pigeons normally leave the release site in oriented flight, with mean directions close to the home course, their vanishing bearings resulting in long vectors (Fig. 1,2). The same is true for many species of wild birds (Fig. 1). But some species show non-oriented behavior, and others depart in fixed directions which show no relation to the current home course. This latter behavior observed in ducks was termed ‚nonsense'-orientation (Fig. 3). Frequently, birds do not leave the release site immediately, but fly around for some minutes before they take off. These flights are not necessary to determine the home direction, however, since pigeons were found to be oriented already within 10 or 20 s after release (Fig. 4). Initial orientation near the home area is not substantially better than

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

at greater distances (Fig. 5). Experience improves orientation; weather and topography (Fig. 6) affect orientation only under extreme conditions.

The initial orientation of homing pigeons is typical for the specific release site used (Tab. 4). For example, there are sites where pigeons regularly prefer directions that deviate significantly from the true home course in a constant way (Fig. 7), a behavior remaining constant for years. Around our Frankfurt loft, these ‚release site biases' do not seem to form regular patterns (Fig. 8). Release site biases seem to be a general characteristic of bird orientation, since at the same sites, the same type of deviation from the home course was found in pigeons and Bank Swallows having the same home area (Fig. 9).

Return rates and homing speeds vary greatly between species. They seem especially low in small passerines displaced outside of breeding season; here, however, it is most difficult to determine whether birds have returned, so that the true return rates often may be higher than the ones reported. Data on European Starlings suggest that the return rates during the breeding season and during winter are comparable. Return rates of adult birds are generally higher than the ones of young birds, which is true in homing pigeons (Tab. 5) as well as in wild birds (Tab. 6). Return rates decrease with increasing distance (Fig 10, 11 for wild birds, Fig. 13 for pigeons). but not in a regular way, suggesting that other factors rather than orientation limited the distance from which birds can return.

Homing speeds are generally lower than the normal flying speed of the respective species. In homing pigeons, it is roughly half of the flying speed (Fig. 12, Tab. 5), remaining fairly constant up to 150 km when many of the birds do not return on the day of release any longer (Fig. 13). In wild birds, homing speeds vary greatly between species, with the fastest returns observed in terns and swallows (Tab. 7). Long distance displacements indicate that homing speeds of wild birds tend to increase with increasing distance (Fig. 14, Fig. 15), indicating that the birds are able to head home in a goal oriented way even when released far away. Meteorological and topographical factors affect the return rate only when extreme. The effects of weather variables on homing speed are inconsistent; an effect of the terrain to be crossed may occur.

The homing perfomance of homing pigeons increases greatly with increasing experience (Table 1); in wild birds, a role of experience is hard to assess because their self-obtained experience is unknown. Herring Gulls of populations with a large home range, however, seemed to show better homing performances than conspecifics of populations that range only within a limited area (Tab. 8). – There is no close relationship between initial orientation and homing speed, suggesting that birds check their course on the way home and correct it when necessary.

Airplane observations of pigeons during homing flights indicate a flight altitude of 30 to 50 m. The behavior of pigeons over familiar terrain is not different from that over unfamiliar terrain (Fig. 16). Near home, deviations from the home directions are corrected soon after release; at greater distances these corrections take place later (Fig. 17). Only little is known on the homing flights of wild birds. The flight paths of Herring Gulls suggest that most convenient routes may be preferred over the direct route, and recordings on displaced Wood Thrushes suggest that their behavior was controlled by the urge to return only early in the morning, while they devoted the rest of the day to normal maintainance activities.

There are some differences between homing pigeons and wild birds, but most of them can be attributed to the fact that pigeons are selected by breeding and training to start the homing flight at once after being released, and to fly non-stop distances of up to 1000 km. Wild birds may be stressed by the displacement itself to a much greater extend than homing pigeons; often, they cannot cover the required distances in non-stop flights, thus needing more than one day, and they have to search for their own food. At present, none of the data suggest differences in the orientational system between homing pigeons and wild birds, so that with due caution, pigeons may be taken as a model for all birds as far as orientation is concerned.

A survey of the reactions of other displaced animals shows many parallel between them and birds, like delayed start of homing (Fig. 18), orientation in fixed directions and an effect of ecological barriers. The behavior of birds does not appear to be fundamentally different from that of other flying animals (Fig. 19), even if the greater mobility of many birds allows them to home over much larger distances.

10. Literatur

Able, K.P., W.F. Gergits, J.D. Cherry & S.B. Terrill (1984): Homing behavior of Wood Thrushes (*Hylochichla mustelina*). Behav. Ecol. Sociobiol. 15: 39–43. ✻ Alleva, E., N.E. Baldaccini, A. Foa & E. Visalberghi (1975): Homing behavior of the Rock Pigeon. Monit. Zool. Ital. (N.S.) 9: 213–224. ✻ Anderson, P.K., G.E. Heinsohn, P.H. Whitney & J.P Huang (1977): *Mus musculus* and *Peromyscus maniculatus:* Homing ability in relation to habitat utilization. Can. J. Zool. 55: 169–182. ✻ Arnould-Taylor, W.E. & A.M. Malewski (1955): The factor of topographical cues in bird homing experiments. Ecology 36: 641–646. ✻ Baillon, F & S. Benvenuti (1990): Site fidelity, home range and

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

homing behaviour in some species of birds captured at the Ornithological Station of Mbour (Senegal). Tropical Zool. 3: 57–68. * Balda, R.P & G.C.Bateman (1971): Flocking and annual cycle of the Piñon Jay, *Gymnorhinus cyanocephalus*. Condor 73, 287–302. * Baldaccini, N.E., S. Frugis & E. Mongigi (1986): Initial orientation and homing in the Sand Martin *Riparia riparia* (L.) (Aves, Hirundinidae). Monit. Zool. Ital. (N.S.) 20: 425–439. * Baldaccini, N.E., S. Frugis, E. Mongigi & L. Ragionieri (1989): Influence of topographical features on the initial orientation of the Sand Martin (*Riparia riparia*). In: Orientation and Navigation – Birds, Humans and other Animals. Royal Institute of Navigation, Cardiff 1989, paper 16. * Batschelet, E. (1981): Circular Statistics in Biology. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. * Becker, H. (1968): Weitere Versuche über Richtungstendenzen von Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.) und Tauben nach Verfrachtung. Z. wiss. Zool 178: 186–234. * Bellrose, F.C. (1963): Orientation behavior of several species of waterfowl. Auk 80: 257–289. * Bellrose, F.C. (1972): Possible steps in the evolutionary development of bird navigation. In: Animal Orientation and Navigation. S.R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G.J. Jacobs & R.E. Belleville (eds.), NASA SP–262, U.S. Gov. Print. Off., Washington, D.C., pp. 223–258. * Benvenuti, S. & P Ioalé (1980): Homing experiments with birds displaced from their wintering ground. J. Orn. 121: 281–286. * Berndt, R. & W Winkel (1979): Verfrachtungs-Experimente zur Frage der Geburtsortsprägung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). J. Orn. 120: 41–53. * Beugnon, G, F. Mieulet & R. Campan (1983): Ontogenese de certains aspects de l'orientation du Grillon des Bois, *Nemobius sylvestris* (Bosc.), dans son milieu naturel. Behav. Processes 8: 73–86. * Billings, S.M. (1968): Homing in Leach's Petrel. Auk 85: 36–43. * Birner, M., D. Gernandt, F.W Merkel & W Wiltschko (1968): Verfrachtungsversuche mit einer Starenpopulation im Winter. Natur und Museum (Frankfurt a.M.) 98: 507–514. * Boucher, M. & J. Sedivy (1959): Versuche über das Orientierungsvermögen des Haus- und Feldsperlings (*Passer domesticus* und *P. montanus*). Sylvia 16: 185–202. * Bovet, J. (1978): Homing in wild myomorph rodents: current problems. In: Animal Migration, Navigation, and Homing. K. Schmidt-Koenig & W.T. Keeton (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 405–412. * Bovet, J. (1984): Strategies of homing behavior in the Red Squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 81–88. * Bovet, J. (1987): Cognitive map size and homing behavior. In: Cognitive Processes and Spatial Orientation in Animal and Man. P. Ellen & C. Thinus-Blanc (eds.), Martinus Nijhoff Pub., Dordrecht, pp. 252–265. * Bruderer, B. & V Neusser (1982): Nächtliche Aktivität und „Heimfinden" beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochurus*. Ornithol. Beob. 79: 145–157. * Bub, H. (1962): Heimfindeversuche mit Haussperlingen in Nordwestdeutschland. Falke 9: 164–171. * Chelazzi, G. & F. Francisci (1979): Movement patterns and homing behaviour of *Testudo hermanni* Gmelin (Reptilia: Testudinidae). Monit. Zool. Ital. (N.S.) 13: 105–127. * Chelazzi, G. & L. Pardi (1972): Experiments on the homing behaviour of caged pigeons. Monit. Zool. Ital. (N.S.) 6: 11–18. * Chelazzi, G. & F Pineschi (1974): Evidence for a sun compass in city pigeons (*Columba livia*). Monit. Zool. Ital. (N.S.) 8: 215–220. * Chelazzi, G. & M. Vannini (1976): Researches on the coast of Somalia. The shore and the dune of Sra Uanle. 9. Coastward orientation after displacement in *Nerita textilis* Dillwin (Gastropoda, Prosobranchia). Monit. Zool. Ital. (N.S.) 8: 161–178. * Chelazzi, G. & M. Vannini (1980): Zonal orientation based on local visual cues in *Nerita plicata* L. (Mollusca: Gastropoda) at Aldabra Atoll. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 46: 147–156. * Creutz, G. (1941): Ergebnisse der Verfrachtungen von Grünfinken. Vogelring 13: 33–49. * Creutz, G. (1949): Verfrachtung mit Kohl- und Blaumeisen (*Parus m. major* L. und *Parus c. coerulescens* L.). Vogelwarte 2: 78–93. * Creutz, G. (1957): Verfrachtungsversuche mit einem Grünfinken. Vogelwarte 19: 58–59. * Creutz, G. (1969): Verfrachtungsergebnisse bei Feldsperlingen (*Passer montanus* (L.)). Aufsätze zu Vogelschutz und Vogelkunde 3: 20–28. * Daffner, H. (1983): Ergebnisse von Beringungen und Verfrachtungsexperimenten mit Uferschwalben (*Riparia riparia*) aus den Jahren 1961–1965. Luscinia 45: 1–22. * Deelder, C.L. & F.W Tesch (1970): Heimfindevermögen von Aalen (*Anguilla anguilla*), die über große Entfernungen verpflanzt worden waren. Marin. Biol. 6: 81–92. * Dircksen, R. (1932): Die Biologie des Austernfischers, der Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe. J. Orn. 80: 427–521. * Dornfeld, K. (1977): Statistische Auswertung der Wettfluggeschwindigkeiten von Preistauben I. Brieftaube 1977: 872–874, 904–906, 935–937. * Downhower, J.F & D.M. Windsor (1971): Use of landmarks in orientation by Bank Swallows. BioScience 21: 570–572. * Drost, R. (1938): Über den Einfluß von Verfrachtungen zur Herbstzugzeit auf den Sperber, *Accipiter nisus* (L.). Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Orientierung der Vögel auf dem Zug ins Winterquartier. Acta IX Congr. Ornithol. Intern. Rouen 1937, pp. 503–521. * Earle, R. (1987): Homing ability of the South African Cliff Swallow. Safring News 16: 1–7. * Edrich, W & W T Keeton (1977): A comparison of homing behavior in feral and homing pigeons. Z. Tierpsychol. 44: 389–401. * Elsner, B. (1978): Accurate measurements of the initial track (radius 1500 m) of homing pigeons. In: Animal Migration, Navigation, and Homing. K. Schmidt-Koenig & W.T. Keeton (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 194–200. * Emlen, J.T

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

& R.L. Penney (1964): Distance navigation in the Adelie Penguin. Ibis 106: 417–431. ✻ Endler, J. (1970): Kinesthetic orientation in the California newt (*Taricha torosa*). Behaviour 37: 15–23. ✻ Exner, S. (1883): Negative Versuchsergebnisse über das Orientierungsvermögen der Brieftauben. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. III, 102: 318–331. ✻ Ferguson, D.E. (1967): Sun-compass orientation in Anurans. In: Animal Orientation and Navigation. R.M. Storm (ed.). Oregon State Univ. Press, Corvallis, pp. 21–32. ✻ Ferguson, D.E., H.F Landreth & J.P McKeown (1967): Sun compass orientation of the Northern Cricket Frog, *Acris crepiens*. Anim. Behav. 15: 45–53. ✻ Fiaschi, V A. Farina & P Ioalé (1974): Homing experiments on swift *Apus apus* (L.) deprived of olfactory perception. Monit. Ital. Ital. (N.S.) 8: 235–244. ✻ Fisler, G.F (1967): An experimental analysis of orientation to the homesite in two rodent species. Can J. Zool. 45: 261–268. ✻ Foa, A., S. Benvenuti, P Ioalé & H.G. Wallraff (1984): Geographical and temporal variability in pigeon homing. Behav. Ecol. Sociobiol. 15: 25–34. ✻ Fox, A.C. (1940): Observations on the homing insticts of Cowbirds. Bird Banding 11: 23. ✻ Furrer, R.K. (1973): Homing of *Peromyscus maniculatus* in the channelled scrablands of east-central Washington. J. Mammal. 54: 466–482. ✻ Ganzhorn, J.U & K. Schmidt-Koenig (1988): Initial orientation of homing pigeons around Tübingen. In: Current Topics in Avian Biology. R. van der Elzen, K.-H. Schuchmann & K. Schmidt-Koenig (eds.), Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Bonn, pp. 305–309. ✻ Gerdes, K. (1962): Richtungstendenzen vom Brutplatz verfrachteter Lachmöwen (*Larus ridibundus* L.) unter Ausschluß visueller Geländemarken. Z. wiss. Zool. 166: 352–410. ✻ Glückler, B. (1990): Heimkehrleistung von Kohlmeisen (*Parus major*) nach Verfrachtung außerhalb der Fortpflanzungszeit. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der J.W. Goethe-Universität Frankfurt a. M. ✻ Goethe, M. (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe auf der Vogelinsel Memmertsand. J. Orn. 85: 1–119. ✻ Goldsmith, T.H. & D.R. Griffin (1956): Further observations of homing terns. Biol. Bull. 111: 235–239. ✻ Golle, H. (1980): Verfrachtungsversuche mit Sperlingen. In: J. Nicolai: 91. Jahresversammlung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft 1979 in Frankfurt. J. Orn. 121: 315. ✻ Graue, L.C. (1970): Orientation and distance in pigeon homing (*Columba livia*). Anim. Behav. 18: 36–40. ✻ Graue, L.C. & Pratt (1959): Directional differences in pigeon homing in Sacramento, California, and Cedar Rapids, Iowa. Anim Behav. 7: 201–208. ✻ Griffin, D.R. (1940): Homing experiments with Leach's Petrels. Auk 57: 61–74. ✻ Griffin, D.R. (1943): Homing experiments with Herring Gulls and Common Terns. Bird-Banding 14: 7–33. ✻ Griffin, D.R. (1952a): Bird Navigation. Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 27: 359–400. ✻ Griffin, D.R. (1952b): Airplane observations of homing pigeons. Bull. Mus. Comp. Zool. 107: 411–440. ✻ Griffin, D.R. (1955): Bird navigation. In: Recent Studies in Avian Biology. A. Wolfson (ed.). Univ. Ill. Press, Urbana, pp. 154–197. ✻ Griffin, D.R. & T.H. Goldsmith (1955): Initial flight directions of homing pigeons. Biol. Bull. 108: 254–276. ✻ Griffin, D.R. & R.J Hock (1949): Airplane observations of homing birds. Ecology 30: 176–198. ✻ Gronau, J. (1971): Spezielle Untersuchungen zur jahreszeitlichen Variabilität des Orientierungsverhaltens unerfahrener und erfahrener Reisetauben unter besonderer Berücksichtigung neuerer methodischer Aspekte. Dissertation in der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen. ✻ Gronau, J & K. Schmidt-Koenig (1970): Annual fluctuations in pigeon homing. Nature (London) 226: 87–88. ✻ Grüter, M. & R. Wiltschko (1990): Pigeon homing: the effect of local experience on initial orientation and homing success. Ethology 84: 239–255. ✻ Grüter, M., R. Wiltschko & W Wiltschko (1982): Distribution of release-site biases around Frankfurt a.M., Germany. In: Avian Navigation. F. Papi & H.G. Wallraff (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 222–231. ✻ Haartman, L.v. (1949): Der Trauerfliegenfänger. I. Ortstreue und Rassenbildung. Acta Zool. Fenn. 56: 104 p. ✻ Hamilton, W.J (1962): Does the Bobolink navigate? Wilson Bulletin 74: 357–366. ✻ Hampe, H. (1936): Verfrachtungsversuche mit Meisen. Vogelzug 7: 51–52. ✻ Hatch, J.J (1974): Homing experiments with Audubon's Shearwater. Auk 91: 830–832. ✻ Hatch, J.J. (1975): Homing experiments with Arctic Terns released over land and sea. Bird-Banding 46: 47–54. ✻ Havlin, J. (1979): Die Flüge der ‚Stadttauben'in der Umgebung von Brno. Folia Zoologica 28: 125–146. ✻ Heinroth, O. & K. Heinroth (1941): Das Heimfinde-Vermögen der Brieftauben. J. Orn. 89: 213–256. ✻ Heusser, H. (1958): Über die Beziehung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz. Behaviour 12: 208–232. ✻ Hilden, O. & P Saurola (1982): Speed of autumn migration of birds ringed in Finland. Orn. Fenn. 59: 140–143. ✻ Hilprecht, A. (1935): Heimfindeversuche mit Wintervögeln. Vogelzug 6: 188–196. ✻ Hirsiger, H. & G. Wagner (1968): Vergleich der Orientierungs- und Heimkehrleistungen verschiedener Altersgruppen von Brieftauben. Rev. Suisse Zool. 75: 589–597. ✻ Hitchcock, H.B. (1952): Airplane observations of homing pigeons. Proc. Amer. Phil. Soc. 96: 270–289. ✻ Hitchcock, H.B. (1955): Homing flights and orientation of pigeons. Auk 72, 355–373. ✻ Hoffmann, K. (1959): Über den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Heimkehrleistung von Brieftauben. J. Orn. 100: 90–102. ✻ Ioalé, P & S. Benvenuti (1983): Site attachment and homing ability in passerine birds. Monit. Zool. Ital. (N.S.) 17: 279–294. ✻

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Ioalé, P H.G. Wallraff, F Papi & A. Foa (1983): Long-distance releases to determine the spatial range of pigeon navigation. Comp. Biochem. Physiol. 76 A: 733–343. * Isenbügel, E. (1960): Heimfindevermögen eines Haussperlings. Ornithol. Mitt. 12: 138. * Issel, J (1978): Die Brieftaube in der Vergangenheit. Die Brieftaube 95: 1212–1213. * Janzen, D.H. (1971): Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203–205. * Joslin, J.K. (1977): Rodent long distance orientation (‚homing'). Adv. Ecol. Res. 10: 63–89. * Karlsson, F (1984): Age-differential homing tendencies in displaced Bank Voles, *Clethrionomys glareolus*. Anim. Behav. 32: 515–519. * Keeton, W T (1969): Orientation by pigeons: Is the sun necessary? Science 165: 922–928. * Keeton, W T (1970): Comparative orientational and homing performances of single pigeons and small flocks. Auk 87: 797–799. * Keeton, W T (1973): Release-site bias as a possible guide to the ‚map' component in pigeon homing. J. Comp. Physiol. 86: 1–16. * Keeton, W T (1974): The orientational and navigational basis of homing in birds. Adv. in the Study of Behavior 5, Academic Press, New York, San Francisco, London, pp. 47–132. * Keeton, W T (1980): Avian orientation and navigation: new developments in an old mystery. In: Acta XVII Congr. Intern. Ornithol., Vol. I. R. Nöhring (ed.) Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Berlin, pp. 137–158. * Kenyon, K.W & D.W Rice (1958): Homing of Laysan Albatrosses. Condor 60: 3–6. * Klein, H., P Berthold & E. Gwinner (1973): Der Zug europäischer Grasmücken (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Vogelwarte 27: 73–134. * Kluijver, H.W (1935): Ergebnisse eines Versuchs über das Heimfindevermögen von Staren. Ardea 24: 227–239. * Knieriem, H. (1943): Voraussetzungen für schnelles Heimfinden der Brieftauben bei geringen Verlusten auf den Reisen. Z. Tierpsychol. 5: 131–153. * Knopf, F.L. (1983): Returns of transplanted Pine Siskins released as singles or in flocks. J. Field Ornithol. 54: 67–71. * Kowalski, U. & R. Wiltschko (1987): Pigeon homing: familiarity with the release site reduces the release site bias. J. Exp. Biol. 133: 457–462. * Kowalski, U. & W Wiltschko (1986): Richtungsorientierung von Brieftauben von dem Abflug. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 79: 222. * Kramer, G. (1957): Experiments in bird orientation and their interpretation. Ibis 99: 196–227. * Kramer, G. (1959): Recent experiments on bird orientation. Ibis 101: 399–416. * Kramer, G. & H. Seilkopf (1950): Heimkehrleistungen von Reisetauben in Abhängigkeit vom Wetter, insbesondere vom Wind. Vogelwarte 15: 242–247. * Kramer, G. & U v.Saint Paul (1952): Heimkehrleistungen von Brieftauben ohne Richtungsdressur. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven 1951: 172–178. * Krätzig, H. (1939): Untersuchungen zur Siedlungsbiologie waldbewohnender Höhlenbrüter. Ornithol. Abh. (Beih. Deutsche Vogelwelt) 1: 96 pp. * Krätzig, H. & E. Schüz (1936): Ergebnis der Versetzung ostbaltischer Stare ins Binnenland. Vogelzug 7: 163–175. * Lack, D. & R.M. Lockley (1938): Skokholm bird homing experiments. I. 1936–37: Puffins, Storm-Petrels and Manx Shearwater. Brit. Birds. 31: 242–248. * Lamp, J. (1986): Aufzeichnungen der Flugwege von Brieftauben durch Beobachtungen vom Flugzeug aus. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der J.W. Goethe-Universität Frankfurt a.M. * Löhrl, H. (1959): Zur Frage des Zeitpunkts einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). J. Orn. 100: 132–140. * Loos, C. (1907): Ein Beitrag zur Frage über die Geschwindigkeit des Fluges der Vögel. Ornithol. Monatsber. 15, 17–23. * Madison, D.M. & C.R. Shoop (1970): Homing behaviour, orientation, and home range of salamanders tagged with Tantalum–182. Science 168: 1483–1487. * Manwell, R.D. (1941): Homing instinct in Red-Winged Blackbirds. Auk 58: 184–187. * Marzluff, J.M. & R.P Balda (1989): Causes and consequences of female-biases dispersal in a flock-living birds, the Piñon Jay. Ecology 70: 316–328. Matthews, G.V T (1951): The experimental investigation in homing pigeons. J. Exp. Biol. 28, 508–536. * Matthews, G.V T (1952): An investigation of homing ability in two species of gulls. Ibis 94, 243–264. * Matthews, G.V T (1953a): Navigation in the Manx Shearwater. J. Exp. Biol. 30: 370–396. * Matthews, G.V T (1953b): The orientation of untrained pigeons: a dichotomy in the homing process. J. Exp. Biol. 30: 268–276. * Matthews, G.V T (1961): ‚Nonsense' orientation in Mallards, *Anas platyrrhynchos*, and its relation to experiments on bird navigation. Ibis 103a: 211–230. * Matthews, G.V T (1963a): The astronomical bases of ‚nonsense' orientation. In: Proc. XIII. Intern. Ornithol. Congr. Ithaca 1962, Ch. Sibley (ed.), Amer. Ornithol. Union, pp. 415–429. * Matthews, G.V T (1963b): The orientation of pigeons as affected by the learning of landmarks and by the distance of displacement. Anim. Behav. 11: 310–317. * Matthews, G.V T (1967): Some parameters of ‚nonsense' orientation in Mallards. Wildfowl Trust 18th Ann. Rep., 88–97. * Matthews, G.V T (1984): ‚Nonsense' orientation in Mallards; a resumé and an investigation of the mechanism of a sun-compass. Wildfowl 35: 81–92. * Matthews, G.V T & W.A. Cook (1977): The role of landscape in the ‚nonsense' orientation of Mallards. Anim. Behav. 25: 508–517. * Mauersberger, G. (1957): Umsiedlungsversuche am Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca*), durchgeführt in der Sowjetunion. – Ein Sammelreferat. J. Orn. 98: 445–447. * Mayhew, W W (1963): Homing of Bank Swallows and Cliff Swallows. Bird Banding 34: 179–190. * Menzenbach, M. (1987): Verfolgung der Flugwege von Brieftauben vom Flugzeug aus. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der J.W. Goethe-Universität Frankfurt a.M. * Metzgar, L.H.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

(1967): An experimental comparison of Screech Owl predation on resident and transient White-footed Mice (*Peromyscus leucopus*). J. Mammal. 48: 387–391. ✻ Mewaldt, L.R. (1963): California ‚crowned' sparrows return from Louisiana. Western Bird Bander 38: 1–4. ✻ Mewaldt, L.R. (1964): California sparrows return from displacement to Maryland. Science 146: 941–942. ✻ Michener, M.C. & C. Walcott (1966): Navigation of single homing pigeons: Air-plane observations by radio-tracking. Science 154: 410–413. ✻ Michener, M.C. & C. Walcott (1967): Homing of single pigeons – analysis of tracks. J. Exp. Biol. 47: 99–131. ✻ Mueller, H.C. (1966): Homing and distance – orientation in bats. Z. Tierpsychol. 23: 403–421. ✻ Murton, R.K. & N.J. Westwood (1966): The foods of the Rock Dove and Feral Pigeon. Bird Study 13: 130–146. ✻ Nastase, A.J. (1982): Orientation and homing abilities of the Barn Swallow. J. Field Ornithol. 53: 15–21. ✻ Nickel-Malejka, A. (1990): Vergleich der Orientierungsleistung von Brieftauben, die einzeln oder in kleinen Gruppen aufgelassen wurden. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der J.W. Goethe-Universität Frankfurt a. M. ✻ Nolan, V E.T Ketterson & L. Wolf (1988): Long-distance homing by non-migratory Dark-Eyed Juncos. Condor 88: 539–542. ✻ Papi, F & L. Pardi (1968): The initial orientation of homing pigeons observed by radar. Monit. Zool. Ital. (N.S.) 2: 87–93. ✻ Papi, F L. Fiore, V Fiaschi & N.E. Baldaccini (1971): Orientation of homing pigeons released over the sea. Z. vergl. Physiol. 73: 317–338. ✻ Pardi, L. & F Scapini (1987): Die Orientierung des Strandflohkrebses im Grenzbereich Meer/Land. Information Processing in Animals 4, G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 74 pp. ✻ Penney, R.L. & J.T Emlen (1967): Further experiments on distance navigation in the Adelie Penguin. Ibis 109: 99–109. ✻ Perdeck, A.C. (1958): Two types of orientation in migrating *Sturnus vulgaris* and *Fringilla coelebs* as revealed by displacement experiments. Ardea 46: 1–37. ✻ Perdeck, A.C. (1964): An experiment on the ending of autumn migration in Starlings. Ardea 52: 133–139. ✻ Perdeck, A.C. (1967): Orientation by Starlings after displacement to Spain. Ardea 55: 194–202. ✻ Pratt, J.G. & R.H. Thouless (1955): Homing orientation in pigeons in relation to opportunity to observe the sun before release. J. Exp. Biol. 32: 140–157. ✻ Precht, H. (1956): Einige Versuche zum Heimfindevermögen von Vögeln. J. Orn. 97: 377–383. ✻ Ralph, C.J. & L.R. Mewaldt (1975): Timing of site fixation upon wintering grounds in Sparrows. Auk 92: 698–705. ✻ Ralph, C.J. & L.R. Mewaldt (1976): Homing success in wintering sparrows. Auk 93: 1–14. ✻ Rau, P (1929): Experimental studies in the homing of carpenter and mining bees. J. Comp. Physiol. 9: 35–70. ✻ Reynaud, G. (1900): The orientation of birds. Bird-Lore 2: 101–108 u. 141–147. ✻ Ridgway, S.H. & C.C. Robinson (1985): Homing by released captive California Sea Lions, *Zalophus californicus*, following release on distant island. Can. J. Zool. 63: 2162–2164. ✻ Riviere, B.B. (1923): Homing pigeons and pigeon racing. Brit. Birds. 17: 118–138. ✻ Robinson, W.L. & J.B. Falls (1965): A study of homing of meadow mice. Am. Midl. Nat. 73: 188–224. ✻ Rodda, G.H. (1984): Homeward paths of displaced juvenile alligators as determined by radio-telemetry. Behav. Ecol. Sociobiol. 14: 241–246. ✻ Rodriguez-Teijeiro, J.D., P.J. Cordero-Tapia & J. Nadal (1984): Orientation initiale lors de la rentrée au nid du Puffin cendré (*Calonectris diomedea*) sous conditions de ciel clair et ciel couvert. Proc. d' Acquisition Précoce, les Comm. Colloque Intern. d'Ethologie, Bellateera (Barcelona), April 1984, pp. 483–490. ✻ Rüppell, W (1934a): Versuche zur Ortstreue und Fernorientierung der Vögel. II. Verfrachtungsversuche am Star (*Sturnus vulgaris* L.) und anderen Arten von W. Schein, Winsen. Vogelzug 5: 53–59. ✻ Rüppell, W (1934b): Versuche zur Ortstreue und Fernorientierung der Vögel. III. Heimfindeversuche mit Rauchschwalben (*Hirundo rustica*) und Mehlschwalben (*Delichon urbica*) von H. Warnat (Berlin-Charlottenburg). Vogelzug 5: 161–166. ✻ Rüppell, W (1935): Heimfindeversuche mit Staren 1934. J. Orn. 83: 462–524. ✻ Rüppell, W (1936): Heimfindeversuche mit Staren und Schwalben 1935, J. Orn. 84: 180–198. ✻ Rüppell, W (1937): Heimfindeversuche mit Staren, Rauchschwalben, Wendehälsen, Rotrückenwürgern und Habichten (1936). J. Orn. 85: 120–135. ✻ Rüppell, W (1940): Neue Ergebnisse über Heimfinden beim Habicht. Vogelzug 11: 57–64. ✻ Rüppell, W (1944): Versuche über Heimfinden ziehender Nebelkrähen nach Verfrachtung. J. Orn. 92: 106–132. ✻ Rüppell, W & W Schein (1938): Ergebnis eines Heimfindeversuchs mit aufgezogenen Staren von Wilhelm Schein, Winsen. Vogelzug 9: 18–22. ✻ Rüppell, W & W Schein (1941): Über das Heimfinden freilebender Stare bei Verfrachtung nach einjährigem Freiheitsentzug am Heimatort. Vogelzug 12: 49–56. ✻ Rüppell, W & A. Schifferli (1939): Versuche über Winter-Ortstreue an *Larus ridibundus* und *Fulica atra*. J. Orn. 87: 224–239. ✻ Rüppell, W & E. Schüz (1948): Ergebnis der Verfrachtung von Nebelkrähen (*Corvus corone cornix*) während des Wegzugs. Vogelwarte 15: 30–36. ✻ Sargent, T.D. (1962): A study of homing in the Bank Swallow (*Riparia riparia*). Auk 79: 234–246. ✻ Schietecat, G. (1988): Meteorologische und geophysikalische Einflüsse bei Brieftaubenwettflügen. Brieftaube 105: 856–857, 894–896, 936–938 u. 972–974. ✻ Schifferli, A. (1936): Transportversuche mit Futterplatzvögeln im Herbst und Winter. Ornithol. Beob. 34: 1–8. ✻ Schifferli, A. (1942): Verfrachtungsversuche mit Alpenseglern (*Micropus m. melba*) Solothurn – Lissabon. Ornithol. Beobacht. 39: 145–150. ✻ Schmidt-Koenig, K. (1961): Die Sonne als Kompaß im Heim-Orientierungssystem

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

der Brieftauben. Z. Tierpsychol. 18: 221–244. * Schmidt-Koenig, K. (1963a): Neuere Aspekte über die Orientierungsleistungen von Brieftauben. Ergeb. Biol. 26: 286–297. * Schmidt-Koenig, K. (1963b): On the role of the loft, the distance and site of release in pigeon homing (the ‚cross loft experiment'). Biol. Bull. 125: 154–164. * Schmidt-Koenig, K. (1964): Initial orientation and distance of displacement in pigeon homing. Nature (London) 201: 638. * Schmidt-Koenig, K. (1965): Current problems in bird orientation. In: Advances in the Study of Behavior 1: 217–276. * Schmidt-Koenig, K. (1966): Über die Entfernung als Parameter bei der Anfangsorientierung der Brieftaube. Z. vergl. Physiol. 52: 33–55. * Schmidt-Koenig, K. (1970): Entfernung und Heimkehrverhalten der Brieftaube. Z. vergl. Physiol. 68: 39–48. * Schmidt-Koenig, K. (1982): Heimkehrerfolge von Habichten (*Accipiter gentilis*) nach Verfrachtungen. J. Orn. 123: 451. * Schmidt-Koenig, K. & T Heilig (1989): Homing pigeon navigation: Release site bias may characterize an extended area. In: Orientation and Navigation – Birds, Humans and Other Animals. Royal Inst. of Navigation, Cardiff 1989, paper 9. * Schneider, G.H. (1906): Orientierung der Brieftauben. Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg. 40: 252–279. * Schüz, E. (1938): Auflassungen ostpreußischer Jungstörche in England 1936. Vogelzug 9: 65–70. * Schüz, E. (1949): Die Spät-Auflassungen ostpreußischer Jungstörche in West-Deutschland 1933. Vogelwarte 15: 63–78. * Schüz, E. (1950a): Früh-Auflassungen ostpreußischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933–1936. Bonner Zoolog. Beitr. 1: 239–253. * Schüz, E. (1950b): Verfrachtete Zwischenzug-Stare kehren zum Teil in das Gebiet ihrer Jahresverbreitung zurück. Vogelwarte 15: 192–194. * Schwartz, P (1963): Orientation experiments with Northern Waterthrushes wintering in Venezuela. Proc. XIII. Intern. Ornithol. Congr. Ithaca, N.Y. 1962, pp. 481–487. * Sinsch, U. (1987): Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site. J. Comp. Physiol. A 161: 715–727. * Snyder, T.H. (1971): The Haffner 1000 mi strain. Amer. Racing Pigeons News 87: 18–21. * Sokolov, L.V (1976): (Der Zeitpunkt der Entstehung von Beziehungen zum künftigen Brutgebiet einiger ziehender Singvögel auf der Kurischen Nehrung, in Russisch). Akad. Wiss. USSR. Zool. Shurn. 55: 392–401. * Sokolov, L.V (1988): (Ortstreue bei Zugvögeln, in Russisch). Ornithologie 23, 11–25.. * Sokolov, L.V & V.G. Vysotsky (1991): (Die Fähigkeit männlicher Traierschnäpper (*Ficedula hypoleuca*), aus kurzen Entfernungen heimzukehren, in Russisch). Zool. zhurn. 10: 109–118. * Sokolov, L.V., K.V Bolshakov, N.V Vinogradova, T V Dolnik, D.S. Lyuleeva, V.A. Payesky, M.E. Shumakov & M.L. Yablonkevich (1984): (Versuche zur Prägung auf den zukünftigen Nestort bei jungen Buchfinken, in Russisch). Akad. Wiss. USSR. Zool. Shurn. 63, 1671–1681.Sci * Southern, W.E. (1968): Experiments on the homing ability of Purple Martins. Living Bird 7: 71–84. * Southern, W.E. (1969): Gull orientation behavior: Influence of experience, sex, age, and group releases. Jack-Pine Warbler 47: 34–43. * Southern, W.E. (1970a): Orientation in Gulls: Effect of distance, direction of release, and wind. Living Bird (Ithaca, N.Y.) 1970: 75–95. * Southern, W.E. (1970b): En route behavior of homing Herring Gulls as determined by radio tracking. Wilson Bull. 82: 189–200. * Spaepen, J. & P Dachy (1953): Het Orientatieprobleem bij de Trekvogels. III. Verdere homingproeven met Gierzwaluwen (*Apus apus* L.). Gerfaut 43: 327–332. * Stamps, J.A. (1987): The effect of familiarity with a neighborhood on territory acquisition. Behav. Ecol. Sociobiol. 21: 273–277. * Stickel, L.F (1968): Home range and travels. In: Biology of *Peromyscus* (Rodentia). J.A. King (ed.), Am. Soc. of. Mammal. Spec. Publ. 2: 373–411. * Stimmelmayr, A. (1932): Neue Wege zur Erforschung des Vogelzuges. Verh. Orn. Ges. Bay. 19: 418–446. * Summer-Smith, D. (1956): Movements of House Sparrows. Brit. Birds 49: 465–488. * Sunkel, W (1934): Verfrachtungsversuche des ‚Vogelring' mit heimischen Vögeln. Vogelring 6: 45–49. * Tamm, S. (1980): Bird orientation: Single homing pigeons compared with small flocks. Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 319–322. * Tesch, F.W (1967): Homing of Eels (*Anguilla anguilla*) in the southern North Sea. Marine Biol. 1: 2–9. * Teyssedre, A. (1986): Radio-tracking of pigeons previously exposed to random oscillating magnetic fields. Behaviour 96: 265–276. * Tracy, C.R. (1971): Evidence for the use of celestial cues by dispersing immature California Foads (*Bufo boreas*). Copeia 1971: 145–147. * Tracy, C.R. & J.W Dole (1969): Evidence of celestial orientation by California Toads (*Bufo boreas*) during breeding migration. Bull. Soc. Calif. Acad. Sci. 68: 10–18. * Treus, W & G.A. Uspenskij (1956): (Versuche zur Übersiedlung des Trauerschnäppers in die Parks von ‚Askania Nova', in Russisch). In: (Wege und Methoden der Ausnutzung der Vögel im Kampfe gegen schädliche Insekten). L.P. Pozanin (ed.), Moskau, pp. 139–143. * Trexler, J.C. (1984): Aggregation and homing in a Chrisidid Wasp. Oikos 43: 133–137. * Twitty, V., D. Grant & O. Anderson (1964): Long distance homing in the Newt *Taricha rivularis*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 51: 51–58. * Twitty, V D. Grant & O. Anderson (1967): Initial homeward orientation after long-distance displacements in the Newt *Taricha rivularis*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 57: 342–348. * Uchida, T & M. Kuwabara (1951): The homing instinct of the honeybee, *Apis mellifica*, J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 10: 87–96. * Ugolini, A. (1981): Initial homeward orientation after displacement in *Polistes gallicus*. Naturwissenschaften 68: 487. * Ugolini,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

A. & T Macchi (1988): Learned components in the solar orientation of *Talitrus saltator* Montagu (Amphipoda: Talitridae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 121: 79–87. ✻ Ugolini, A., A. Kessler & J.S. Ishay (1987): Initial orientation and homing by Oriental Hornets, *Vespa orientalis* L. (Hymenoptera, Vepidae). Monit. Zool. Ital. (N.S.) 21: 157–164. ✻ Ugolini, A., F Scapini, G Beugnon & L. Pardi (1988): Learning in zonal orientation of Sandhoppers. In: Behavioral Adaptations to Intertidal Life. G. Chelazzi & M. Vannini (eds.). Plenum Press, New York, London, pp. 105–118. ✻ Vannini, M. & G. Chelazzi (1978): Field observations on the rhythmic behaviour of *Nerita textilis* (Gastropoda: Prosobranchia). Marine Biol. 45: 113–121. ✻ Wagner, G. (1968): Topographisch bedingte zweigipflige und schiefe Kreisverteilungen bei der Anfangsorientierung verfrachteter Brieftauben. Rev. Suisse Zool. 75: 682–690. ✻ Wagner, G. (1970): Verfolgung von Brieftauben im Helikopter. Rev. Suisse Zool. 77: 39–60. ✻ Wagner, G. (1972): Topography and pigeon orientation. In: Animal Orientation and Navigation. S.R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G.J. Jacobs & R.E. Belleville (eds.), NASA SP–262, U.S. Gov. Print. Off., Washington, D.C., pp. 259–273. ✻ Wagner, G. (1974): Verfolgung von Brieftauben im Helikopter. II. Rev. Suisse Zool. 80: 727–750. ✻ Wagner, G. (1975): Zur Frage des Flugführens bei heimkehrenden Brieftaubengruppen. Z. Tierpsychol. 39: 61–74. ✻ Wagner, G. (1978): Homing pigeons' flight over and under low stratus. In: Animal Migration, Navigation, and Homing. K. Schmidt-Koenig & W.T. Keeton (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 162–170. ✻ Walcott, C. & A.I Brown (1989): The disorientation of pigeons at Jersey Hill. In: Orientation and Navigation – Birds, Humans and Other Animals. Royal Inst. of Navigation, Cardiff 1989, pap. 8. ✻ Wallraff, H.G. (1959a): Über den Einfluß der Erfahrung auf das Heimfindevermögen von Brieftauben. Z. Tierpsychol. 16: 424–444. ✻ Wallraff, H.G. (1959b): Örtlich und zeitlich bedingte Variabilität des Heimkehrverhaltens von Brieftauben. Z. Tierpsychol. 16: 513–544. ✻ Wallraff, H.G. (1960): Über Zusammenhänge des Heimkehrverhaltens von Brieftauben mit meteorologischen und geophysikalischen Faktoren. Z. Tierpsychol. 17: 82–113. ✻ Wallraff, H.G. (1966): Über die Anfangsorientierung von Brieftauben unter geschlossener Wolkendecke. J. Orn. 107: 326–336. ✻ Wallraff, H.G. (1967): The present status of our knowledge about pigeon homing. Proc. XIV Intern. Ornithol. Congr. Oxford, D.W. Snow (ed.). Blackwell Scientific Pub., Oxford, pp. 331–358. ✻ Wallraff, H.G. (1970): Über die Flugrichtungen verfrachteter Brieftauben in Abhängigkeit vom Heimatort und vom Ort der Freilassung. Z. Tierpsychol. 27: 303–351. ✻ Wallraff, H.G. (1974): Das Navigationssystem der Vögel. Ein theoretischer Beitrag zur Analyse ungeklärter Orientierungsleistungen. Schriftenreihe ‚Kybernetik' R. Oldenbourg Verlag, München, Wien. ✻ Wallraff, H.G. (1982): Homing to Würzburg: An interim report on long-term analyses of pigeon navigation. In: Avian Navigation. F. Papi & H.G. Wallraff (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 212–221. ✻ Wallraff, H.G. (1986): Directional components derived from initial orientation data of inexperienced homing pigeons. J. Comp. Physiol. 159: 143–159. ✻ Wallraff, H.G. & K. Hund (1982): Homing experiments with Starlings (*Sturnus vulgaris*) subjected to olfactory nerve section.In: Avian Navigation. F. Papi & H.G. Wallraff (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 313–318. ✻ Wallraff, H.G., M.F Neumann & U Sinsch (1989): Orientation and homing success of experienced and inexperienced anosmic pigeons. Ethol. Ecol. & Evol. 1: 47–64. ✻ Watson, J.B. (1908): The behavior of Noddy and Sooty Terns. Papers Dept. Marine Biol. Carnegie Inst. 2: 187–255. ✻ Watson, J.B. & K.S. Lashley (1915): An historical and experimental study of homing. Papers Dept. Marine Biol. Carnegie Inst. 7: 1–60. ✻ Webb, G.J.W R. Buckworth & S.C. Manolis (1983): *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area, N.T. IV A demonstration of homing. Aust. Wildl. Res. 10: 403–406. ✻ Wehner, R. (1982). Himmelsnavigation bei Insekten. Naturforsch. Ges. Zürich, Zürich. ✻ Weintraub, J.D (1970): Homing in the lizard *Scelopus orcutti*. Anim. Behav. 18: 132–137. ✻ Williams, T.C., J.M. Williams, J.M. Teal & J.W Kanwisher (1974): Homing flights of Herring Gulls under low visibility. Bird-Banding 45: 106–114. ✻ Wiltschko, R. (1992): The flying behavior of homing pigeons immediately after release. Ethology, im Druck ✻ Wiltschko, R. & W Wiltschko (1985): Pigeon homing: change in navigational strategy during ontogeny. Anim. Behav. 33: 583–590. ✻ Wiltschko, W & R. Wiltschko (1982): The role of outward journey information in the orientation of homing pigeons. In: Avian Navigation. F. Papi & H.G. Wallraff (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 239–252. ✻ Wiltschko, W R. Wiltschko & W T Keeton (1976): Effects of a ‚Permanent' clock-shift on the orientation of young homing pigeons. Behav. Ecol. Sociobiol. 1: 229–243. ✻ Wiltschko, W R. Wiltschko & W T Keeton (1984: Effects of a ‚Permanent' clock-shift on the orientation of experienced homing pigeons. Behav. Ecol. Sociobiol. 15: 263–272. ✻ Wiltschko, W R. Wiltschko & M. Jahnel (1987a): The orientation behavior of anosmic pigeons in Frankfurt a.M., Germany. Anim. Behav. 35: 1324–1333. ✻ Wiltschko, W R. Wiltschko & C. Walcott (1987b): Pigeon homing: Different effects of olfactory deprivation in different countries. Behav. Ecol. Sociobiol. 21: 333–342. ✻ Windsor, D.M. (1975): Regional expression of the directional preferences by experienced homing pigeons. Anim. Behav. 23: 335–343. ✻ Winkel, W (1974):

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Über Verfrachtungsversuche von Kohl- und Blaumeisen (*Parus major* und *P. caeruleus*) außerhalb der Brutzeit im Norddeutschen Küstenraum. Vogelwarte 27: 264–278. ✻ Winkel, W & D. Winkel (1990): How does translocation affect the subsequent distribution of breeding pairs in a population of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*)? In: Population Biology of Passerine Birds. J. Blondel et al. (eds.). Springer Verlag, Berlin. Heidelberg. New York. pp. 461–472. ✻ Wodzicki, K. & R.J. Wojtusiak (1934): Untersuchungen über die Orientation und Geschwindigkeit des Fluges bei Vögeln. I. – Experimente an Schwalben (*Hirundo rustica* L.). Acta Ornithol. Mus. Zool. Polon., Werk 1, 8: 253–274. ✻ Wodzicki, K., W Puchalski & H. Liche (1938): Untersuchungen über die Orientierung und Geschwindigkeit des Fluges bei Vögeln. III. Untersuchungen an Störchen. Acta. Ornithol., Warsz 2: 239–258. ✻ Wodzicki, K., W Puchalski & H. Liche (1939): Untersuchungen über die Orientation und Geschwindigkeit des Fluges bei Vögeln. V Weitere Versuche mit Störchen. J. Orn. 87: 99–114. ✻ Wojtusiak, R.L. (1949): Polish investigations on homing in birds and their orientation in space. Proc. Linn. Soc. London 160: 99–116. ✻ Wojtusiak, R.L. & B. Ferens (1938): Untersuchungen über die Orientation und Geschwindigkeit des Fluges bei Vögeln. IV – Heimkehrgeschwindigkeit und Orientierungsart bei den Schwalben (*Hirundo rustica* L.). Bull. Acad. Polon. Cracovice Ser. B, 2: 173–201. ✻ Wojtusiak, R.L. & B. Ferens (1946): Homing experiments on birds. VII. – Further investigations on the velocity of Swallows (*Hirundo rustica* L.), and on the role of memory in their orientation in space. Bull. Acad. Polon. Cracovice Ser. B, 2: 153–164. ✻ Wojtusiak, R.L., K. Wodzicki & B. Ferens (1937): Untersuchungen über die Orientation und die Geschwindigkeit des Fluges der Vögel. II. – Weitere Untersuchungen an Schwalben: Beeinflussung durch Nachtzeit und Gebirge. Acta Ornithol. Mus. Zool. Polon., Werk 2, 4: 39–61. ✻ Wojtusiak, R.L., K. Wodzicki & B. Ferens (1946): Homing experiments on birds. – VI. Investigations on the Tree and House Sparrow (*Passer arboreus* Berwick and *P. domesticus* L.). Bull. Acad. Polon. Sci. Cracovice B 2: 99–106. ✻ Wojtusiak, R.L., Z. Bochenski, W Harmata & Z. Majlert (1979): Homing experiments on birds. Part XIV The influence of the route of transportation on the speed of return in the Swallow (*Hirundo rustica* L.). Folia Biol. (Krakow) 27: 169–179. ✻ Wojtusiak, R.L., Z. Majlert, H. Franckiewicz & W Hamata (1980): Homing experiments on birds. Part XV The influence of radio waves on the homing of swallows (*Hirundo rustica* L.). Folia Biol. (Krakau) 28: 127–144.

11. Anhang: Wissenschaftliche Namen der genannten Vogelarten

Die Abkürzungen hinter der Familie geben den Verbreitungsschwerpunkt (bei Zugvögeln: Lage des Brutgebiets) der betreffenden Art an:
Af = Afrika, Ant = Antarktis, Eu = Europa, EuA = Eurasien, KnO = Küsten nordische Ozeane, NA = Nordamerika, nAt = nördlicher Atlantik, nPa = nördlicher Pazifik, trO = tropische Ozeane. ( ) = eingeführt.

Adelie-Pinguin, *Pygoscelis adeliae* (Spheniscidae), Ant
Alpensegler, *Apus melda* (Apodidae), Eu
Amerikanische Klippenschwalbe, *Hirundo pyrrhinota* (Hirundinidae), NA
Ammerfinken, hier: *Zonotrichia leucophrys* und *Z. atricapilla* (Emberizidae), NA
Amsel, *Turdus merula* (Muscicapidae), Eu
Audubonsturmtaucher, *Puffinus lherminieri* (Procellariidae), trO

Baßtölpel, *Sula bassana* (Sulidae), nAt
Bläßhuhn, *Fulica atra* (Rallidae), Eu
Blaumeise, *Parus caeruleus* (Paridae), Eu
Brieftaube, *Columba livia* f. *domestica* (Columbidae), EuA, (NA)
Buchfink, *Fringilla coelebs* (Fringillidae), EuA

Feldsperling, *Passer montanus* (Passeridae), EuA
Felsentaube, *Columba l. livia* (Columbidae), Eu
Fichtenzeisig, *Carduelis pinus* (Fringillidae), NA
Flußseeschwalbe, *Sterna hirundo* (Sternidae), EuA, NA

Gartengrasmücke, *Sylvia borin* (Sylviidae), Eu
Gartenrotschwanz, *Phoenicurus phoenicurus* (Muscicapidae) EuA
Gelbschnabelsturmtaucher, *Calonectris diomedea* (Procellariidae), nAt
Gimpel, *Pyrrhula pyrrhula* (Fringillidae), Eu

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Goldammer, *Emberiza citrinella* (Emberizidae), Eu
Grünling, *Carduelis chloris* (Fringillidae), Eu

Habicht, *Accipiter gentilis* (Accipitridae), Eu
Hausrotschwanz, *Phoenicurus ochurus* (Muscicapidae), Eu
Haussperling, *Passer domesticus* (Passeridae), EuA, (NA)
Heckenbraunelle, *Prunella modularis* (Prunellidae), Eu
Heringsmöwe, *Larus fuscus* (Laridae), Eu

Kohlmeise, *Parus major* (Paridae), EuA
Kuhstärling, *Molothrus ater* (Icteridae), NA
Küstenseeschwalbe, *Sterna paradisea* (Sternidae), KnO

Lachmöwe, *Larus ridibundus* (Laridae), EuA
Laysan-Albatros, *Diomedea immutabilis* (Diomedeidae), nPa

Mauersegler, *Apus apus* (Apodidae), Eu
Mehlschwalbe, *Delichon urbica* (Hirundinidae), EuA
Mönchsgrasmücke, *Sylvia atricapilla* (Sylviidae), Eu

Nacktschnabelhäher, *Gymnorhinus cyanocephalus* (Corvidae), NA
Noddiseeschwalbe, *Anous stolidus* (Sternidae), trO

Pieperwaldsänger, *Seiurus noveboracensis* (Parulidae), NA
Purpurschwalbe, *Progne subis* (Hirundinidae), NA

Rauchschwalbe, *Hirundo rustica* (Hirundinidae), EuA, NA
Reisstärling, *Dolichonyx orizivorus* (Icteridae), NA
Ringschnabelmöwe, *Larus delawarensis* (Laridae), NA
Rotkehlchen, *Erithacus rubecula* (Muscicapidae), Eu
Rotschulterstärling, *Agelaius phoeniceus* (Icteridae), NA
Rußseeschwalbe, *Sterna fuscata* (Sternidae), trO

Samtkopfgrasmücke, *Sylvia melanocephala* (Sylviidae), Eu
Schwanzmeise, *Aegithalos caudatus* (Aegithalidae), EuA
Schwarzschnabelsturmtaucher, *Puffinus puffinus* (Procellariidae), nAt
Seidensänger, *Cettia cetti* (Sylviidae), Eu
Silbermöwe, *Larus argentatus* (Laridae), EuA, NA
Sommergoldhähnchen, *Regulus ignicapillus* (Sylviidae), Eu
Stadttaube, *Columba livia* f. *domestica* (Columbidae), Eu, (NA), verwildert
Star, *Sturnus vulgaris* (Sturnidae), Eu, (NA)
Stockente, *Anas plathyrynchos* (Anatidae), EuA, NA
Sturmmöwe, *Larus canus* (Laridae), EuA, NA
Südafrikanische Klippenschwalbe, *Hirundo spilodera* (Hirundinidae) Af
Sumpfmeise, *Parus palustris* (Paridae), Eu

Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca* (Muscicapidae), EuA

Uferschwalbe, *Riparia riparia* (Hirundinidae), EuA, NA

Walddrossel, *Hylocichla mustelina* (Muscicapidae), NA
Weißstorch, *Ciconia ciconia* (Ciconiidae), Eu
Wellenläufer, *Oceanodroma leucorhoa* (Hydrobatidae), nAt,nPA
Wendehals, *Jynx torquilla* (Jyngidae), Eu
Winter-Junco, *Junco hyemalis* (Emberizidae), NA

Zaunkönig, *Troglodytes troglodytes* (Troglodytidae), EuA

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 1991/92

Band/Volume: 36_1991

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

Artikel/Article: Das Verhalten verfrachteter Vögel 249-310