

Das Navigationssystem der Vögel

Roswitha Wiltschko und Wolfgang Wiltschko

Wiltschko R & Wiltschko W 2017: The avian navigational system. *Vogelwarte* 55: 29-51.

In the past 50 years, the field of animal navigation has been growing fast. In this review, we will summarize our present knowledge on avian navigation, which is a two-step process: in the first step, the birds determine the compass course to the goal; in the second step, they use a compass to transfer this direction into a flying direction. Here we briefly describe (1) the avian compass mechanisms – magnetic compass, sun compass, star compass - and their interrelations and (2) the mechanisms setting the course, like navigation based on site-specific information, navigation based on information obtained during the outward journey, and, in the case of juvenile first-time migrants, the innate migration program leading the young birds to their yet unknown wintering area. The navigational systems for returning back to a home site and migratory orientation both develop according to the same principle: initially, innate mechanisms allow reaching the goal, at the same time providing the opportunity to acquire information on the distribution of the navigational factors to establish the complex navigational ‘map’ that allow the direct orientation to a familiar goal from a distant site.

✉ RW:Fachbereich Biowissenschaften, J. W. Goethe-Universität Frankfurt, Max-von-Laue-Straße 13, D-60438 Frankfurt am Main, Germany. E-Mail: wiltschko@bio.uni-frankfurt.de

1. Einleitung

Die großartigen Navigationsleistungen von Vögeln sind schon lange bekannt. Bereits vor 4000 Jahren domestizierten die alten Ägypter Felsentauben, *Columba livia*, und setzten sie als „Brieftauben“ zur Nachrichtenübermittlung ein. Die Orientierungsleistungen der Zugvögel sind uns dagegen noch nicht so lange bewusst. Zwar hatte man schon sehr früh beobachtet, dass manche Vogelarten nur im Sommer bei uns weilen, aber die gewaltigen Ausmaße des Vogelzugs wurden erst deutlich, als Reisende die entsprechenden Arten im Winter im Mittelmeergebiet und in Afrika beobachten. Vor allem aber trug die Vogelberingung dazu bei, da sie erste konkrete Daten über die weiten Flüge einzelner Individuen lieferte. Auch stellte sich heraus, dass zahlreiche Zugvögel, wenn sie im Frühjahr ins Brutgebiet zurückkehrten, wieder am gleichen Ort brüteten, und auch im Winterquartier suchen viele Arten einen bewährten Überwinterungsort im nächsten Jahr wieder auf (s. Dorst 1961; Mewaldt 1964). Großräumige Verfrachtungsversuche mit Seevögeln, aber auch mit landbewohnenden Kleinvögeln in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts dokumentierten die weite Verbreitung der Fähigkeit der Vögel zur Navigation, d.h. einen bestimmten Ort gezielt anzufliegen. Dabei stehen die Entfernungen, aus denen verfrachtete Wildvögel zurückkehren, unter anderem mit der Größe des Aktionsraums in Beziehung (Zus. und Literatur, s. R. Wiltschko 1992).

Die systematische Untersuchung dieser Fähigkeiten begann in der Mitte des 20. Jahrhundert, ausgelöst durch zwei Beobachtungen, die sich für die Methodik als sehr wichtig herausstellen sollten. Die erste war die Entdeckung Kramers (1949), dass gefangene Zugvögel wäh-

rend der Zugzeit in geeigneten Käfigen ihre Zugrichtung bevorzugen. Dadurch wurde es möglich, Zugvögel unter verschiedenen Bedingungen zu testen, denn in dem kleinen Bereich um einen Käfig ließen sich Umweltbedingungen kontrolliert ändern. Zweitens stellten Matthews (1951) und Kramer (Kramer & von Saint Paul 1952) unabhängig voneinander fest, dass verfrachtete Brieftauben in der Regel etwa in Heimrichtung abfliegen. Bis dahin war es nur möglich gewesen, die Heimkehrrate und die Heimkehrzeit zu registrieren; jetzt wurde die Beobachtung der Verschwinderichtungen (die Richtungen, in denen verfrachtete Vögel nach dem Freilassen aus dem Gesichtsfeld verschwinden) zu einer wichtigen Methode, denn diese Verschwinderichtungen spiegeln wider, welche Richtung die Vögel am Auflassort für ihre Heimrichtung halten. So erlauben sie das Abschätzen der Wirkung experimenteller Manipulationen. Dazu kam als weitere methodische Neuerung die Dressur von Vögeln auf Richtungen, die in den 1950er Jahren vielfach angewendet wurde (z. B. Hoffmann 1954; von St. Paul 1954, 1956). Später rückte diese Methode aber mehr in den Hintergrund und wird heute meist nur noch angewandt, wenn spontanes Verhalten nicht zur Verfügung steht.

Heute ist das Navigationssystem der Vögel in groben Zügen bekannt, auch wenn einige Fragen noch offen sind. Dabei stammen viele Erkenntnisse aus Untersuchungen an Brieftauben, einem „Haustier“, doch es gibt sehr viele Parallelen zum Verhalten anderer Vögel - man darf wohl davon ausgehen, dass diese mit gebührender Vorsicht übertragen werden können und allgemeine Eigenschaften des Navigationssystems der Vögel widerspiegeln.

2. Ein grundlegendes Konzept

Mit dem Sonnenkompass beschrieb Kramer 1950 den erste Orientierungsmechanismus der Vögel, und seine Entdeckung veranlasste ihn (Kramer 1953; 1957), das *Karte-Kompass-Prinzip* zu formulieren. Es beschreibt Navigation als ein Zwei-Schritt-Verfahren: Im ersten Schritt, dem „Karten“-Schritt, stellt der Vogel fest, in welcher Kompassrichtung sein Ziel liegt; im zweiten Schritt, dem „Kompass“-Schritt sucht er diese Richtung mit Hilfe eines Kompassmechanismus auf – die erste Angabe, etwa „Süd“, wird damit in ein „dorthin“ umgewandelt, das dem Vogel die Flugrichtung vorgibt (Abb. 1).

Kramer (1953) stellte das *Karte-Kompass-Prinzip* zunächst für verfrachtete Brieftauben auf, wobei der erste Schritt offen blieb und im zweiten Schritt der Sonnenkompass angenommen wurde. Dieses Prinzip kann aber viel allgemeiner gefasst werden, so dass es praktisch alle Orientierungsleistungen von Vögeln umfasst. Navigation scheint immer ein Zwei-Schritt-Verfahren zu sein: Zunächst wird die Richtung zum Ziel festgelegt, was auf sehr verschiedene Weise geschehen kann, und auch im zweiten Schritt kann der Sonnenkompass durch andere Kompassmechanismen ersetzt werden (s. R. Wiltschko u. Wiltschko 2003). Das *Karte-Kompass-Prinzip* stellt ein grundlegendes Konzept in der Orientierungsforschung dar, und es erlaubte, gezieltere Fragen nach den einzelnen Orientierungsmechanismen und ihrer Rolle im Navigationssystem zu stellen.

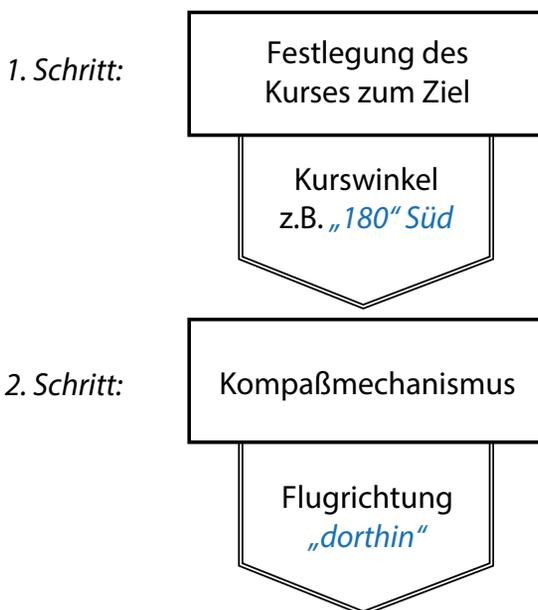


Abb. 1: Kramers (1953) Karte-Kompaß-Prinzip, verallgemeinert. – Kramer's (1953, 1957) Map-and-Compass-Model, generalized.

Auch wir werden hier nach dem *Karte-Kompass-Prinzip* vorgehen. Zunächst wollen wir die Kompassmechanismen vorstellen, denn diese sind weitgehend bekannt. Die Mechanismen, die die Richtung zum Ziel festlegen, sind weniger gut untersucht und noch nicht in allen Einzelheiten verstanden.

3. Kompassmechanismen

Den Vögeln stehen mehrere Kompassmechanismen zur Verfügung: ein Magnetkompass, der Richtungsinformation aus den Magnetfeld der Erde ableitet, und die Himmelkompass, vor allem der Sonnenkompass, der die Sonne und das Polarisationsmuster des Himmels zur Richtungsbestimmung benutzt. Bei nachziehenden Zugvögeln ist darüber hinaus ein Sternkompass beschrieben. Wir beginnen unsere Darstellung mit dem Magnetkompass, denn er ist der einzige Mechanismus, der angeboren ist in dem Sinne, dass er auf einer direkten Sinneswahrnehmung beruht.

3.1. Der Magnetkompass

In den 1960er Jahre konnte die Frankfurter Arbeitsgruppe um F.W. Merkel zunächst nachweisen, dass Zugvögel sich entgegen der damals vorherrschenden Meinung auch ohne Himmelslicht orientieren konnten (Merkel et al. 1964). Anschließend Versuche zeigten dann, dass die Vögel das Magnetfeld zum Richtungsfinden benutzen. Im Erdmagnetfeld schlugen die Vögel im Käfig ihre Zugrichtung ein; bei Drehung der magnetischen Nordrichtung durch Helmholtz-Spulen änderten sie ihre Richtungswahlen entsprechend (Abb. 2a,b), d.h. sie strebten im Frühjahr weiter nach *magnetisch* Nord, auch wenn dies einer ganz anderen geographischen Richtung entsprach (z. B. W. Wiltschko 1968).

Die Funktionsweise des Magnetkompass wurde ebenfalls analysiert, indem die Fähigkeit der Vögel, sich in Zugrichtung zu orientieren, als Kriterium diente. Dabei zeigte sich, dass der Magnetkompass der Vögel sich grundsätzlich von unserem technischen Kompass unterscheidet. Dies wird bei drei Eigenschaften deutlich:

- (1) Die Vögel nehmen nicht die Polarität des Magnetfelds wahr, sondern offensichtlich nur den axiale Verlauf der Feldlinien und unterscheiden die beiden Enden der Achse aufgrund ihrer Inklination, der Neigung im Raum. Bei Umkehrung der Vertikal-komponente, wenn die Feldlinien nicht länger nach Norden-unten wie im lokalen Erdmagnetfeld, sondern nach Norden-oben verlaufen, kehren die Vögel ihre Richtung um (Abb. 2c). Sie haben damit einen *Inklinationskompass*, der nicht zwischen magnetisch Nord und Süd unterscheidet, sondern zwischen *polwärts*, wo die Achse der Feldlinien nach unten weist, und *äquatorwärts*, wo sie nach oben zeigen (Abb. 3) (W. Wiltschko & Wiltschko 1972).
- (2) Der Magnetkompass der Vögel funktioniert spontan nur in einem begrenzten biologischen Fenster. Eine

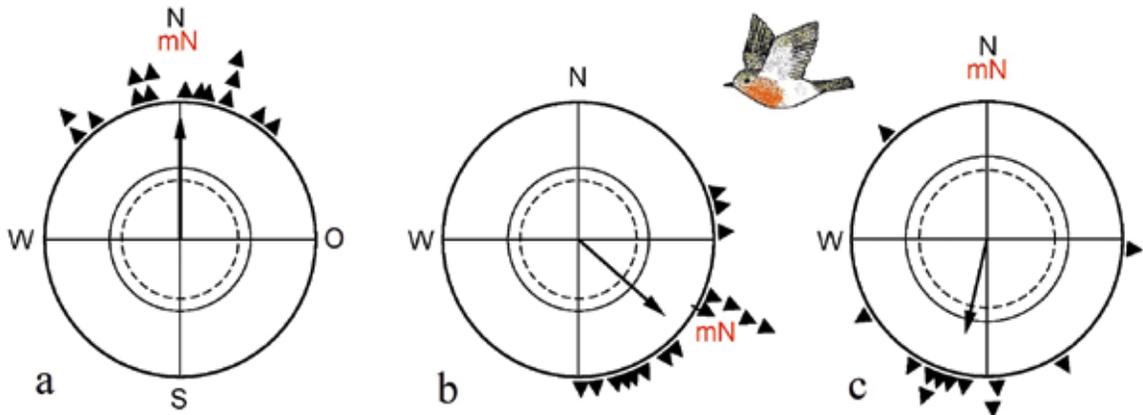


Abb. 2: Der Nachweis des Magnetkompaß als Inklinationskompaß: Orientierung von Rotkehlchen während des Frühjahrszugs im lokalen Erdmagnetfeld (2a), in einem Magnetfeld, dessen Horizontalkomponente um 120° nach Ost-Südost gedreht war (2b) und in einem Magnetfeld, dessen Vertikalkomponente umgekehrt war, so daß sie statt nach unten nach oben wies (2c). N, O, S, W: die geographischen Richtungen Nord, Ost, Süd und West; mN: magnetische Nord. Die Dreiecke an der Peripherie des Kreises gibt die mittlere Richtungswahl einzelner Vögel an; der Pfeil stellt den mittleren Vektor dar, proportional zum Radius des äußeren Kreises, und die beiden inneren Kreise geben die 5% (gestrichelt) und die 1% Signifikanzgrenze des Rayleigh-Tests (Batschelet 1981) an (nach W. Wiltshcko et al. 2001). – *Evidence for the avian magnetic compass being an inclination compass: Orientation of European Robins during spring migration in the local geomagnetic field (2a), in a field with magnetic North turned by 120° to East-Southeast (2b), and in a magnetic field with the vertical component inverted so that it pointed upward instead of down (2c). N, O, S, W: the geographic directions North, East, South and West, mN: magnetic North. The triangles at the periphery of the circle indicate the mean headings of individual birds; the arrow represents the grand mean vector, proportional to the radius of the outer circle, and the two inner circles mark the 5% (dashed) and 1% significant border of the Rayleigh tests (Batschelet 1981) (after W. Wiltshcko et al. 2001).*

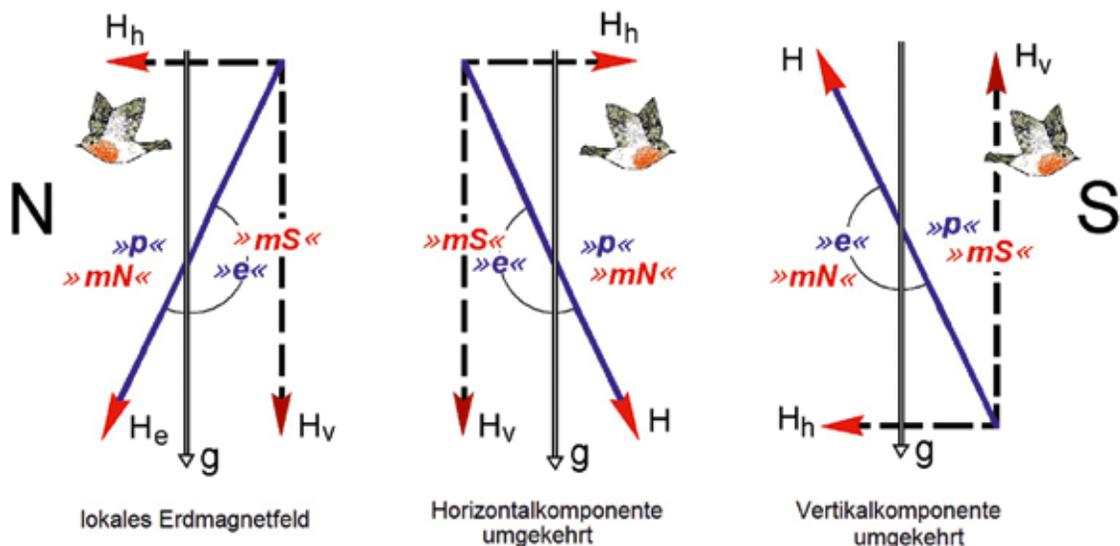


Abb. 3: Schema des Magnetfelds, von Westen aus gesehen, das die Funktionsweise des Inklinationskompass veranschaulichen soll. He: Vektor des lokalen Erdmagnetfeld, H: Vektor des Magnetfeld, Hh, Hv: Horizontal- und Vertikalkomponente; g, Richtung der Schwerkraft. N, S: geographisch Nord und Süd; »mN«, »mS«: magnetisch Nord und Süd; »p«, »e«: polwärts und äquatorwärts, die Angaben des Magnetkompasses der Vögel. Die fliegende Vogel zeigt die Richtung an, in der die Vögel bei uns ihre Frühjahrszugrichtung suchen. – *Schematic view on the magnetic field, as seen from the West, to illustrate the functional mode of the inclination compass. He: vector of the local geomagnetic field; H: vector of the magnetic field; Hh, Hv: horizontal and vertical component; g, gravity. N, S: geographic North and South; »mN«, »mS«: magnetic North and South; »p«, »e«: polward and equatorward, the readings of the avian magnetic compass. The flying birds mark the direction that the birds in our latitudes take to be their spring migratory direction.*

abrupte Änderung der Feldstärke um mehr als 25 % führt zu Desorientierung. Allerdings sind Vögel fähig, sich an andere Feldstärken zu gewöhnen, wenn sie sich in stärkeren oder schwächeren Feldern aufhalten (s. R. Wiltschko & Wiltschko 2014). Dabei geht die Gewöhnung an doppelt so starke Felder recht schnell (W. Wiltschko et al. 2006), aber auch eine Gewöhnung an sehr schwache Felder von weniger als 1/10 der lokalen Feldstärke von 46 μT (nanoTesla) ist möglich, wenn auch langwieriger (Winklhofer et al. 2013). Allerdings können sich die Vögel nur bei Feldstärken orientieren, die sie zuvor erfahren haben, nicht aber bei dazwischen liegenden Intensitäten. Es scheint so, als ob das biologische Fenster weder erweitert noch verschoben wird, sondern als ob sich bei der neuen Feldstärke ein weiteres biologisches Fenster aufbaut.

- (3) Der Magnetkompass ist lichtabhängig und erfordert eine geringe Menge kurzwelliges Licht aus dem Bereich von etwa 370 nm Ultraviolett bis 565 nm Grün (Zus. s. R. Wiltschko & Wiltschko 2014).

Diese zunächst überraschend erscheinenden Eigenschaften des Magnetkompasses sind im Einklang mit einem Mechanismus, mit dessen Hilfe die Vögel wahrscheinlich die Richtung des Magnetfelds wahrnehmen. Dieser ist ein *Radikalpaar*-Mechanismus, der auf chemischen Prozessen beruht, die von der Richtung des Magnetfelds modifiziert werden (Ritz et al. 2000; 2004). Die Polarität spielt dabei keine Rolle, so dass sie nicht wahrgenommen werden kann. Die Primärprozesse finden im Auge statt. Als Photopigment, das die Radikalpaare bildet, wurde Cryptochrom vorgeschlagen (Ritz et al. 2000), und die ermittelte Lichtabhängigkeit des Magnetkompass spiegelt die Absorption dieses Proteins wider. Cryptochrom 1a wurde tatsächlich in den für ultraviolettes/violettes Licht empfindlichen Zapfen in der Retina von Haushühnern, *Gallus gallus*, und Rotkehlchen nachgewiesen (Nießner et al. 2011). Diese Zapfen sind über die ganze Retina verteilt und damit wegen der runden Form des Augapfels in alle Raumrichtungen ausgerichtet - dadurch würde sich auf der Retina ein Aktivierungsmuster bilden, das zentralsymmetrisch zum magnetischen Vektor ausgerichtet ist. Änderungen der Feldstärke verändern das Aktivitätsmuster, aber die Zentralsymmetrie bleibt erhalten, so dass Vögel mit der Zeit in der Lage sind, auch das neue Muster zu interpretieren (s. Ritz et al. 2000).

Durch Käfigversuche wurde ein Magnetkompass bei über 15 weiteren Zugvogelarten nachgewiesen, wo er unabhängig von der Zugstrecke und der Tageszeit zum Einsatz kommt, auch bei Arten wie Gartengrasmücken, *Sylvia borin*, oder Trauerschnäppern, *Ficedula hypoleuca*, die über den magnetischen Äquator ziehen (W. Wiltschko 1974; Beck & Wiltschko 1981). Der Magnetkompass ist aber keineswegs auf Zugvögel beschränkt. Bei Brieftauben wurde er nachgewiesen, indem man verfrachtete

Tauben mit kleinen batterie-betriebenen Spulen um den Kopf freiließ und bei bedecktem Himmel geänderte Abflugrichtungen beobachten konnte (Walcott und Green 1974). Bei anderen Nicht-Ziehern wie Haushuhn und Zebrafinken, *Taeniopygia guttata*, gelang der Nachweis durch Richtungsdressur (Freire et al. 2005; Voss et al. 2007). Es sind erst wenige Arten im Detail untersucht, aber bisher zeigte sich, dass der Magnetkompass bei allen Arten offensichtlich auf die gleiche Weise funktioniert (s. Tab. 1) - dieser Typ Magnetkompass scheint allen Vögeln gemeinsam zu sein. Besonders die Parallelen zwischen dem Rotkehlchen, einem Singvogel, und dem Haushuhn, die sich auch auf histologische Untersuchungen der Retina beziehen (Nießner et al. 2011), sind aufschlussreich, denn beide Arten gehören zwei verschiedenen Entwicklungslinien an, die sich schon vor etwa 90 Millionen Jahren in der späten Kreidezeit getrennt haben (Ericson et al. 2006). Das spricht dafür, dass der Magnetkompass der Vögel bereits von den Ahnen der modernen Vögel im Erdmittelalter entwickelt wurde.

Das bedeutet, dass der Magnetkompass zunächst bei der Orientierung im Heimbereich eine Rolle spielte - er dient dazu, die täglichen Wege dort zu optimieren. Vögel können sich merken, in welcher Richtung ein Ziel, z. B. eine ergiebige Nahrungsquelle oder Wasserstelle, liegt und diese dann gezielt anfliegen. Den Einsatz der Magnetkompass auf kleinstem Raum dokumentieren auch die Dressurversuche, die in Arenen mit 1 m Durchmesser oder weniger stattfanden (s. Freire et al. 2005; Voss et al. 2007). Später, als einige Vögel zu ziehen begannen, wurde der Magnetkompass auch auf dem Vogelzug eingesetzt, wo er vom Wetter unabhängig tags und nachts Richtungsinformation liefern kann. Die Stärke des Erdmagnetfelds nimmt von den magnetischen Polen zum magnetischen Äquator hin ab; Zugvögel können sich aber während ihres Zugs nach Süden leicht an die sich allmählich abschwächende Feldstärke gewöhnen. Für die Arten, die über den magnetischen Äquator ziehen, ergibt sich allerdings aus der Funktionsweise des Magnetkompass als Inklinationskompass das Problem, dass die magnetische Richtungsinformation dort wegen des horizontalen Verlaufs der Feldlinien zweideutig wird. Hier müssen sie eine kurze Strecke wohl mit Hilfe der Himmelskompassmechanismen überwinden (s. Beason 1992). Jenseits des magnetischen Äquators auf der magnetischen Südhalbkugel weist die Inklination nach oben; hier müssen die Vögel ihre Zugrichtung von *äquatorwärts* in *polwärts* umkehren, um im Herbst weiter nach Süden zu fliegen. Käfigversuche mit Gartengrasmücken zeigten, dass der Aufenthalt in einem horizontalen Magnetfeld offenbar als Signal wirkt und eine Umkehr der Zugrichtung bewirkt (W. Wiltschko & Wiltschko 1992).

3.2. Der Sonnenkompass

Beim Richtungsbestimmen mit der Sonne muss deren tägliche Wanderung berücksichtigt werden - die Vögel müssen die Stellung der Sonne mit Hilfe ihrer *Innere*

Tab. 1: Vogelarten, bei denen ein Magnetkompaß nachgewiesen worden ist – Bird species demonstrated to have a magnetic compass.

Vogelart (Familie) Bird species (family)	Verbreitung Distribution	Strecken Distance	Tageszeit Time of day	Modus Mode	Eigenschaften Characteristics
Hühnervögel (Galliformes):					
Haushuhn (Phasianidae)	Asien +	(lokal)	(tags)	(Inkl.)	lichtabhängig; biol. Fenster; RP-Mech.
Tauben (Columbiformes):					
Hausstaube (Columbidae)	Europa+	(lokal)	(tags)	Inkl.	lichtabhängig
Limikolen (Charadriiformes):					
Sanderling (Scolopacidae)	Arktis	mittel-lang	tags,nachts		
Singvögel (Passeriformes):					
Rauchschwalbe (Hirundinidae)	Holarktis	lang	tags		
Baumpieper (Motacillidae)	Europa	lang	tags		
Rotkehlchen (Turdidae)	Europa	mittel	nachts	Inkl.	lichtabhängig; biol. Fenster; RP-Mech.
Trauerschnäpper (Muscicapidae)	Europa	lang	nachts	Inkl.	
Wintergoldhähnchen (Regulidae)	Europa	kurz	nachts		
Gartengraswücke (Sylviidae)	Europa	lang	nachts	Inkl.	lichtabhängig, biol. Fenster; RP-Mech.
Dorngrasmücke (Sylviidae)					
Mönchgrasmücke (Sylviidae)	Europa	mittel-lang	nachts	Inkl.	
Buchfink (Fringillidae)	Europa	kurz	tags		
Schneeammer (Emberizidae)	Arktis	mittel	tags,nachts		
Rotaugenvireo (Vireonidae)	N.-Amerika	lang	nachts		
Indigofink (Emberizidae)	N.-Amerika	lang	nachts	Inkl.	
Reisstärkung (Icteridae)	N.-Amerika	lang	nachts	Inkl.	
Austral. Brillenvogel (Zosteropidae)	Australien	mittel	Dämmerung	Inkl.	lichtabhängig
Dreistreifenhonigfresser (Meliphagidae)	Australien	mittel	tags	Inkl.	
Zebrafink (Estrildidae)	Australien	(lokal)	(tags)	(Inkl.)	RP-Mech

Bei Nicht-Zugvögeln ist als Strecke lokal angegeben, und dies und die Zeit in Klammern gesetzt. Modus und Eigenschaften: Inkl., lichtabhängig, biol. Fenster, RP-Mech. geben an, bei welchen Arten ein Inklinationskompaß, Lichtabhängigkeit, ein biologisches Fenster und ein Radikalpaarmechanismus nachgewiesen ist; (Inkl.) zeigt den indirekten Nachweis des Inklinationskompaß über den Radikalpaarmechanismus. – Distance: lang = long, mittel = medium; for non-migrants, (lokal) is given as distance. Time of day; tags = during the day; nights = at night; Dämmerung = during twilight. Mode and characteristics: inkl, lichtabh., biol. . Fenster. and RP Mech. indicate for which species an inclination compass, light-dependency, a biological window and a Radical Pair mechanism has been demonstrated; (Inkl) indicates indirect evidence for an inclination compass by a Radical Pair mechanism.

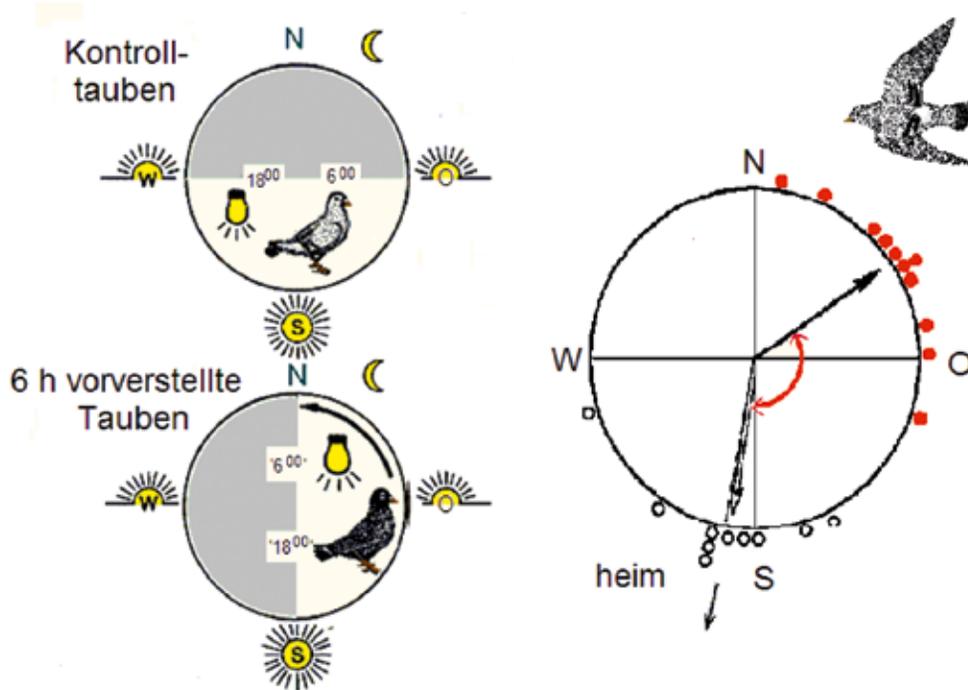


Abb. 4: Nachweis des Sonnenkompass bei Brieftauben im Zeitumstimmungsversuch. Links: Tag-Nacht-Wechsel bei den Kontrolltauben (oben) und den 6 Stunden vorverstellten Versuchstauben (unten). Rechts: Abflugdiagramm der Kontrolltauben (offene Symbole) und der Versuchstauben (rote Symbole) an einem Ort ca. 40 km nördlich vom Schlag. Die Symbole an der Peripherie des Kreises geben die Verschwinderichtungen einzelner Tauben an, die Pfeile stellen den mittleren Vektor der Gruppen dar. Die Heimrichtung, 192°, ist durch einen gestrichelten Radius und einen Pfeil außerhalb des Kreises markiert. N, O, S, W: geographische Richtungen (nach R. Wiltschko et al. 1999). – *Demonstration of sun compass orientation of homing pigeons in a clock-shift experiment. Left: Day and Night-regime of the control birds (above) and of the 6 hours fast-shifted experimental birds (below). Right: vanishing diagrams of the control birds (open symbols) and of the experimental birds (red symbols) at a release site about 40 km north of the loft. The symbols at the periphery of the circle mark the vanishing bearings of individual pigeons, the arrows represent the mean vectors of the groups. The home direction, 192°, is indicated by a dashed radius and a small arrow outside the circle. N, O, S, W: geographic directions.*

Uhr interpretieren. Darauf beruht auch der heute übliche Nachweis des Sonnenkompass durch *Zeitumstimmungsversuche*: Vögel, meist Brieftauben, werden einem Hell-Dunkel-Wechsel ausgesetzt, der gegenüber dem natürlichen Tag um meist 6 Stunden verschoben ist. Nach etwa 5 Tagen ist die *Innere Uhr* auf den neuen Tag-Nacht-Wechsel eingestellt, und wenn man die Tauben dann verfrachtet und frei lässt, weichen ihre Abflugrichtungen merklich von denen unbehandelter Kontrolltauben ab (Abb. 4) - bei uns auf der Nordhalbkugel bei Vorverstellung der Inneren Uhr im Gegenurzeigersinn, bei Nachverstellung im Uhrzeigersinn (z. B. Schmidt-Koenig 1958; Keeton 1979 u.v.a.). Aber nicht nur die Sonne selbst, sondern auch sonnenabhängige Faktoren wie das Band des polarisierten Lichts werden von den Vögeln benutzt. Besonders zur Zeit des Sonnenuntergangs, wenn es 90° von der Sonne senkrecht über dem Horizont steht, scheint es bei Nachtziehern eine wichtige Rolle zu spielen.

Unsere Kenntnis der Funktionsweise des Sonnenkompass geht vor allem auf Versuche mit Brieftauben zurück.

Tauben richten sich nur nach dem Sonnenazimut (der Richtung der Sonne auf den Horizont projiziert); die Sonnenhöhe wird offensichtlich ignoriert. Dies machen schon die Zeitumstimmungsversuche deutlich: Wenn Tauben mit 6 h vorverstellter Innerer Uhr morgens kurz nach Sonnenaufgang aufgelassen werden, sollten sie aufgrund ihrer subjektiven Zeit die Mittagssonne hoch am Himmel erwarten, während die Sonne nur knapp über dem Horizont steht – trotzdem zeigen sie die typische Abweichung (s. Abb. 4, rechts). Auch sind Tauben in der Lage, das unterschiedlich schnelle Vorrücken der Sonne im Laufe des Tages – nach Sonnenaufgang bzw. vor Sonnenuntergang gering, mittags viel schneller – bei der Kompensation der Sonnenwanderung zu berücksichtigen (R. Wiltschko et al. 2000).

Aus dem Umstand, dass die jeweilige Sonnenbahn von der geographischen Breite abhängt, folgt, dass die Kompensationsmechanismen genau auf die Bedingungen im Heimbereich der Vögel eingestellt sein müssen. Daher war es nicht überraschend, dass sich der Sonnenkompass als erlernt erwies: er wird aufgrund

von Erfahrung aufgebaut (W. Wiltschko et al. 1976). Die näheren Umstände der Lernvorgänge sind bei jungen Brieftauben untersucht worden und sollen hier kurz zusammengefasst werden: Der Sonnenkompass entwickelt sich spontan im dritten Lebensmonat der Tauben – im Alter von 8 bis 10 Wochen reagierten Jungtauben noch nicht auf Verstellung der Inneren Uhr, während sie mit 12 Wochen bereits die typische Abweichung zeigten. Junge Tauben, die über kurze Strecken verfrachtet worden waren und heimfliegen mussten, besaßen dagegen bereits mit 8-10 Wochen einen funktionsfähigen Sonnenkompass (R. Wiltschko & Wiltschko 1981). Offensichtlich hatte die Erfahrung, sich orientieren zu müssen, die Entwicklung des Sonnenkompasses beschleunigt. Dabei müssen die jungen Tauben die Wanderung der Sonne über weite Strecken zu verschiedenen Tageszeiten beobachten – die Kenntnis der Sonnenbahn nur am Nachmittag reichte nicht aus, um den Sonnenkompass auch am Vormittag zu etablieren (R. Wiltschko et al. 1981).

Bei den Lernprozessen dient der angeborene Magnetkompass als Bezugssystem zum Abschätzen der Sonnenwanderung (W. Wiltschko et al. 1983): Junge Tauben, die zur Zeit des Lernens für 10 Tage die Sonne nur aus einem Magnetfeld mit gedrehter Nordrichtung beobachtet hatten, zeigten anschließend eine Abweichung von der Richtung, in die unbehandelte Kontrollen flogen (R. Wiltschko & Wiltschko 1990) (Abb. 5). Dies war aber nur bei jungen Tauben der Fall – adulte

Tauben erwiesen sich nach einem entsprechenden Aufenthalt in einem gedrehten Magnetfeld unbeeinflusst. Dies spricht dafür, dass es zum Erlernen des Sonnenkompasses eine *sensible Phase* gibt, in der die jungen Tauben spontan auf die Richtungsbeziehung zwischen Sonne und Magnetfeld achten. Allerdings muss der Sonnenkompass auch nach der Lernphase flexibel bleiben, denn es ist zu erwarten, dass er sich ständig auf die jahreszeitlichen Änderungen der Sonnenbahn einstellt.

Es ergibt sich die Frage, in welchem Maß diese an Brieftauben gewonnenen Erkenntnisse auf andere Vogelarten übertragen werden können. Der Sonnenkompass ist bei vielen anderen Vogelarten nachgewiesen, durch Dressurversuche oder beim Samenverstecken und -wiederfinden (z. B. von Saint Paul 1954, 1956; Duff et al. 1998; W. Wiltschko et al. 1999). Diese Vögel sind alle mit den gleichen Problemen konfrontiert wie die Tauben, und deshalb scheint es wahrscheinlich, dass auch sie die betreffenden Mechanismen auf die beschriebene Weise erlernen. Was das Alter des Erlernens angeht, muss man allerdings Unterschiede erwarten. Zugvögel, die bereits bald nach dem Flüggewerden in ihr Winterquartier aufbrechen, erwerben den Sonnenkompass für ihre Heimatregion vermutlich schneller.

Der Sonnenkompass ist durch seine Entstehungsweise ideal an die Bedingungen im Heimgebiet der Vögel angepasst, und es ist anzunehmen, dass er dort bei sonnigem Wetter in der täglichen Orientierung eine wichtige Rolle spielt. Dies dokumentiert zum Beispiel sein Einsatz im

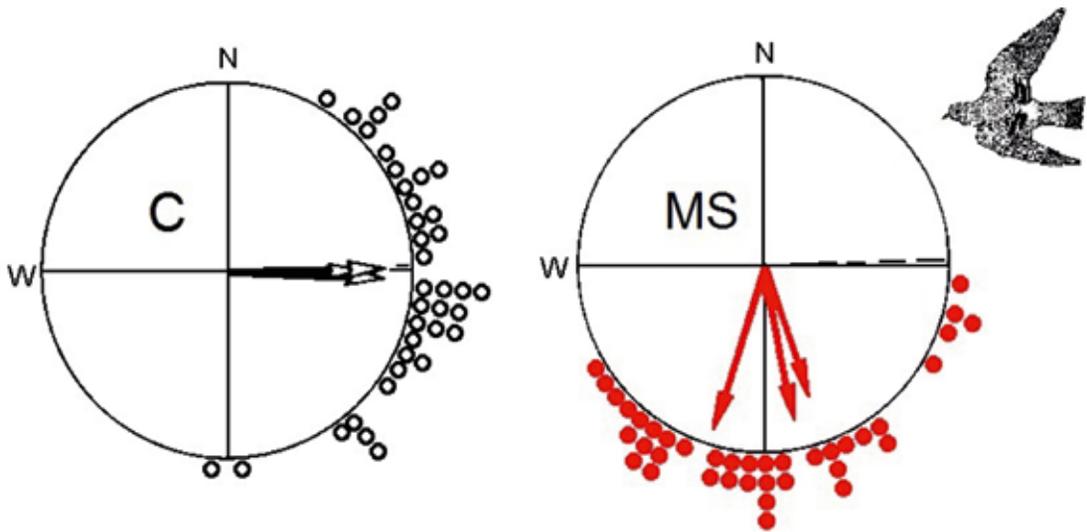


Abb. 5: Der Magnetkompass als Referenzsystem für das Erlernen des Sonnenkompass: Abflugdiagramme von jungen Brieftauben, die im "Magnetschlag" die Sonne 10 Tage aus einem um 120° nach Ost-Südost gedrehten Magnetfeld beobachtet hatten. Links: Tauben aus dem Kontrollschlag mit dem natürlichen Erdmagnetfeld; rechts: Versuchstauben aus dem "Magnetschlag" (MS) mit der gedrehten magnetischen Nordrichtung. Symbole wie in Abb. 4; es sind jeweils 3 Versuche zusammengefasst, die Mittelrichtungen der einzelnen Versuche sind als Pfeile dargestellt (Daten aus R. Wiltschko & Wiltschko 1990). – *The magnetic compass as reference for learning the sun compass: vanishing diagrams of young pigeons from a "magnetic loft" that had observed the sun for 10 days staying in a magnet field with magnetic North turned by 120° to East-Southeast. Left: Vanishing bearings of pigeons that had stayed in the control loft in the geomagnetic field; right: vanishing bearings of the experimental pigeons that had stayed in the "magnetic loft" (MS). Symbols as in Fig. 4; three releases each are summarized, with the mean vectors of each release represented by a separate arrow (data from R. Wiltschko & Wiltschko 1990).*

Zusammenhang mit Samenverstecken und –wiederfinden bei amerikanischem Häherarten (W. Wiltshcko et al. 1999) und bei anderen kleinräumigen Ortsaufgaben (s. Duft et al. 1998). Auch die Dressurversuche in kleinen Arenen sprechen dafür (von Saint Paul 1954, 1956; Able & Dillon 1977). Man darf sicher annehmen, dass alle Vogelarten den Sonnenkompass benutzen, auch Zugvögel im Brutgebiet. Ob er jedoch auch beim Vogelzug eine große Rolle spielt, ist unklar. Bei Tagziehern würde die Abhängigkeit der Sonnenbahn von der geographischen Länge und Breite bedingen, dass der Sonnenkompass beim Fortschreiten auf dem Zugweg ständig an der aktuellen Situation angepasst werden müsste – hier scheint der Magnetkompass weit besser geeignet, zumal das Erdmagnetfeld in den gemäßigten und niedrigen Breiten einen regelmäßigen Verlauf zeigt. Zeitumstimmungsversuche mit einem australischen Tagzieher, dem Dreistreifenhonigfresser, *Lichenostomus chrysops*, ergaben keine Hinweise auf ein Benutzen des Sonnenkompasses (Munro & Wiltshcko 1993); auch orientierten sich tagziehende Baumpieper, *Anthis trivialis*, bei klarem Himmel nach der gedrehten magnetischen Nordrichtung (Åkesson et al. 2006). - Dagegen scheinen die Sonnenuntergangsfaktoren die Orientierung zu beeinflussen, wenn die Nachtzieher in der Abenddämmerung aufbrechen (z. B. Moore 1982; Katz 1985; Helbig 1991a u.v.a.); sie sind wohl als Teil des Sonnenkompass zu betrachten (s. Able & Cherry 1986).

Wir können annehmen, dass Zugvögel nach Ankunft im Winterquartier einen neuen Sonnenkompass erstellen, der an die dortigen Gegebenheiten angepasst ist, und ihn dann bei den täglichen Flügen dort benutzen. Für Weistreckenzieher, wie z. B. Mauersegler, *Apus apus*, die auf der Südhalbkugel überwintern, bedeutet dies, dass sie zwei grundsätzlich verschiedenen Mechanismen entwickeln müssen: im Brutgebiet einen, der eine Sonnenwanderung im Uhrzeigersinn, und im Winterquartier einen, der eine Sonnenwanderung in Gegenrichtung kompensiert.

3.3. Der Sternkompass

Die ersten Hinweise, dass nächtlich ziehende Vögel die Sterne zur Orientierung benutzen, stammen aus Planetariumsversuchen mit Grasmücken (Gatt. *Sylvia*) (Sauer 1957). Diese Orientierung wurde später als Sternkompass identifiziert (Emlen 1967a, b): Amerikanische Indigofinken, *Passerina cyanea*, kehrten ihre Richtungen um, wenn die nördlichen Sternbilder nach Süden projiziert wurden (Abb. 6). Ähnliche Versuche mit anderen Nachtziehern erbrachten entsprechende Ergebnisse (z. B. Katz & Michelson 1978). Die Rolle der Sterne als Orientierungsfaktoren wurden u.a. durch Freilandversuche bestätigt, bei denen die Vögel ihre Zugrichtung allein nach den Sternen im kompensierten Magnetfeld einschlugen (z. B. W. Wiltshcko & Wiltshcko 1975a,b; Bingman 1984, 1987).

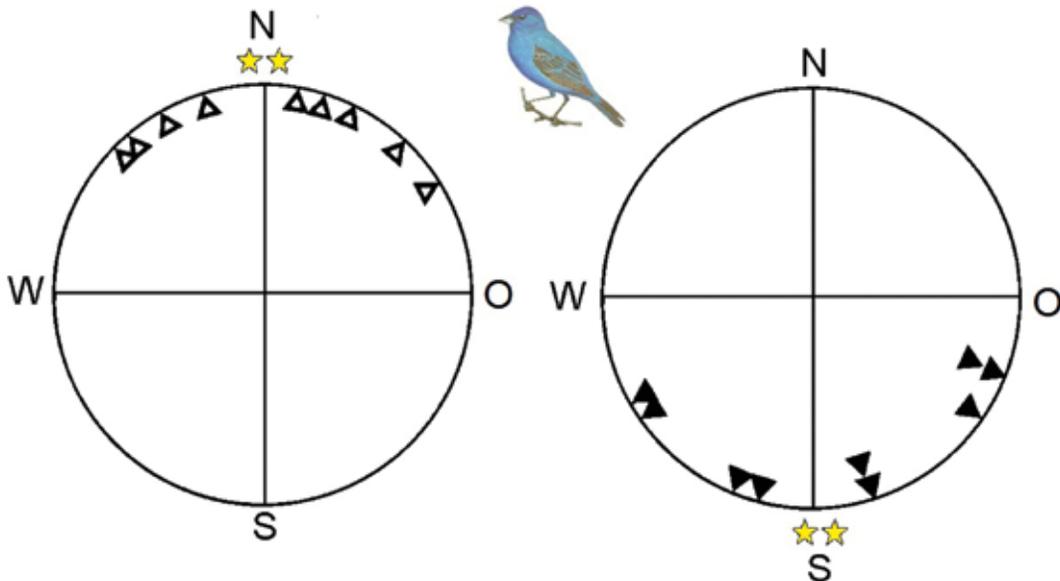


Abb. 6: Nachweis des Sternkompass im Planetarium beim Indigo-Finken. N, O, S, W: die geographischen Richtungen; die Sterne markieren die Stellung der nördlichen Sterne. Die Symbole an der Peripherie geben die mittlere Richtungswahl einzelner Vögel an: offen: die nördlichen Sterne im Norden; geschlossen: die der gleichen Vögel, als die nördlichen Sterne nach Süden projiziert wurden (Daten aus Emlen 1967a) – *Evidence for star compass orientation of Indigo Buntings in a Planetarium.* N, O, S, W: geographic directions; the stars mark the position of the northern stars. The symbols at the periphery indicate the mean directions of individual birds: open: the northern stars in the North, solid: orientation of the same birds when the northern stars were projected to the South (data from Emlen 1976a).

Die Funktionsweise des Sternkompass analysierte Emlen (1967b) zunächst unter natürlichem Himmel. Obwohl die Sterne ihre Stellung im Laufe der Nacht ändern, da sie um den Himmelspol kreisen, ist die Innere Uhr beim Sternkompass nicht beteiligt: Zeitumgestellte Indigofinken zeigten keine Abweichung von unbehandelten Kontrollen. Dies galt auch beim Gegenversuch in Planetarium, wenn die Vögel unter 6 oder 12 Std. vor- oder nachverstellten Sternenhimmeln getestet wurden. Emlen schloss daraus, dass Vögel wohl ähnlich vorgehen wie wir Menschen, wenn wir auf der Nordhalbkugel aus der Konstellation der Sterne die Nordrichtung ableiten: Die 5-fache Verlängerung der Hinterachse des Großen Wagens führt immer zum Polarstern und damit nach Norden, unabhängig von der jeweiligen Stellung des großen Wagens. Welche Sternbilder dabei im Einzelnen eine Rolle spielen, ließ sich nicht eindeutig feststellen. Die Sternbilder der nördlichen zirkumpolaren Region schienen wichtig, aber es deuteten sich individuelle Unterschiede an (Emlen 1967b).

Der Sternkompass ist, wie der Sonnenkompass, ein erlernter Mechanismus. Damit stellt sich die Frage, wie die Sternbilder ihre Richtungsbedeutung erhalten. Hier spielt anfangs die Himmelsrotation, die Wanderung der Sterne um den Himmelspol, eine wichtige Rolle (Emlen 1970). Da diese Frage aber eng mit der Umsetzung des angeborenen Zugprogramms verknüpft ist, soll sie dort ausführlicher dargestellt werden (s. 4.2). Während des Zuges selbst ändert sich der Anblick der Himmels, denn mit fortschreitendem Zug in Herbst verlieren die nördlichen Sterne an Höhe, und im Süden tauchen neue, noch unbekannte Sternbilder auf. Diese scheinen nach der Richtungsinformation vom Erdmagnetfeld geeicht zu werden (s. W. Wiltschko 1975a,b). Das Magnetfeld konnte selbst einem einfachen künstlichen „Himmel“ aus nur 16 Lichtpunkten als „Sternen“ Richtungsbedeutung geben, so dass Rotkehlchen anschließend in der Lage waren, sich allein aufgrund dieses „Himmels“ in einem kompensierten Magnetfeld zu orientieren (W. Wiltschko & Wiltschko 1976).

Bisher ist der Sternkompass nur bei nächtlich ziehenden Vögeln nachgewiesen worden; ob er darüber hinaus bei andern nachtaktiven Vögeln, wie etwa Eulen oder Nachtschwalben, eine Rolle spielt, ist nicht bekannt.

3.4. Zusammenwirken der Kompassmechanismen

Da die Vögel bei klarem Himmel jeweils über mehr als einen Kompass verfügen, stellt sich die Frage nach der Wichtung der einzelnen Mechanismen. Dies Problem wurde untersucht, indem man die Information des Magnetfelds und die der Himmelsmarken miteinander in Konkurrenz setzte.

Die ersten Versuche dieser Art waren bereits die Zeitumstimmungsversuche zum Sonnenkompass. Die typische Abweichung (s. Abb. 4) spricht dafür, dass er bei Sonne das Verhalten dominiert, obgleich der Magnetkompass gleichzeitig korrekte Richtungsinformation

liefert. Allerdings beobachtete schon Schmidt-Koenig (1961), dass die beobachtete Abweichung meist kleiner ist, als man aufgrund der Differenz im Sonnenazimut erwarten sollte. Eine Analyse von mehr als 100 Zeitumstimmungsversuchen mit Tauben verschiedenen Alters und Erfahrungstands (R. Wiltschko et al. 1994) ergab, dass junge Tauben, die den Sonnenkompass gerade erst erlernt hatten, die erwartete Abweichung zeigten, diese aber bei älteren, erfahrenen Tauben zunehmend geringer wird und auf etwa 50 % absinkt. In Zeitumstimmungsversuchen, bei denen älteren Tauben der Magnetkompass durch aufgeklebte Magnete gestört wurde, vergrößerten sich die Abweichungen wieder (R. Wiltschko & Wiltschko 2001). Dies spricht dafür, dass erfahrene Tauben Sonnenkompass und Magnetkompass gemeinsam benutzen und bei Nicht-Übereinstimmung eine Art Kompromissrichtung fliegen. Der Grund für die Abnahme der Dominanz des Sonnenkompass ist unklar; es wurde diskutiert, dass diese Tauben bereits die jahreszeitlichen Änderungen der Sonnenbahn erlebt hatten und den Sonnenkompass hatten nacheichen müssen. Tauben, die langfristig in einem 6 h nachverstellten Tag gehalten wurden und während der Überschneidungszeit mit dem natürlichen Tag frei fliegen durften, stellten ihren Sonnenkompass um und passten ihn der experimentellen Situation an (W. Wiltschko et al. 1984) - für sie war die „Morgensonne“ dann im Süden und die „Mittagsonne“ im Westen.

Bei nachtziehenden Zugvögeln liegen wesentlich mehr Konkurrenzversuche vor, und die Ergebnisse sehen zunächst sehr unterschiedlich aus (Zus. s. R. Wiltschko & Wiltschko 1999). Es kristallisierte sich jedoch eine gewisse einheitliche Tendenz heraus: Bei Versuchen, in denen Vögel nur einmal in der Konfliktsituation getestet wurden, zeigten sich sehr unterschiedliche Reaktionen: Manche Arten folgten den Sonnenuntergangsfaktoren (z.B. Sandberg et al. 1988; Åkesson 1994), während andere dem Magnetfeld folgten (W. Wiltschko and Wiltschko 1975a; Bingman & Wiltschko 1988; Sandberg & Pettersson 1996); wieder andere schlugen Kompromiss-Richtungen ein, wurden zweigipflig oder desorientiert (z. B. Sandberg et al. 1988; Åkesson 1994). Dagegen richteten sich Vögel, die mehrfach in der Konfliktsituation getestet wurden, nach dem Magnetfeld; sie eichten Sterne und Sonnenuntergangsfaktoren entsprechend um (Abb. 7; z. B. W. Wiltschko et al. 1975a,b, 1998; Bingman 1987; R. Wiltschko et al. 1999; Sandberg et al. 2000). Dies galt auch für Rotkehlchen, die offensichtlich erst verzögert auf die Drehung der magnetischen Nordrichtung reagieren: Nur einmal getestet, folgten sie den Sonnenuntergangsfaktoren (Sandberg et al. 1988), aber nach mehreren Tests richteten sich nach magnetisch Nord (W. Wiltschko & Wiltschko 1975b; Bingman 1987).

Eine spätere Veröffentlichung (Muheim et al. 2006) beschrieb, dass Savannenammern, *Passerculus sandwichensis*, ihren Magnetkompass nach dem Polarisations-

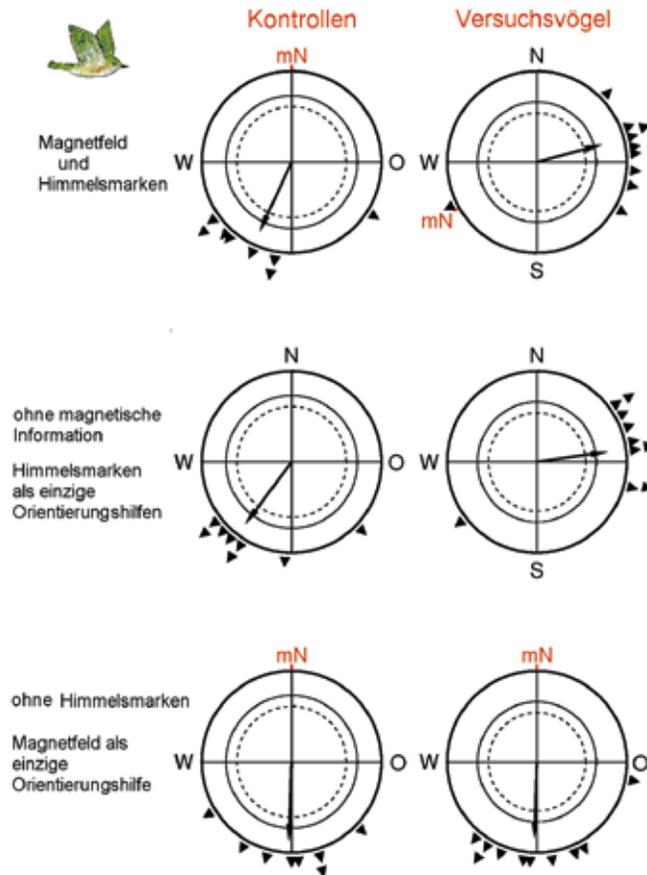


Abb. 7: Konfliktversuche mit einer Gruppe australischer Brillenvögel, *Zosterops l. lateralis*, einem Dämmerungszieher, bei denen die Vögel unter dem natürlichen Himmel mehrfach in einem Magnetfeld getestet wurden, dessen Nordrichtung um 120° nach West-Südwest gedreht war, und die Nachwirkungen dieses Konflikts. Obere Diagramme: Mittelrichtungen der einzelnen Vögel aus mehreren Versuchen in der Konflikt-Situation – die Vögel folgten dem Magnetkompass. Mittlere Diagramme: anschließende Versuche mit den gleichen Vögel unter natürlichem Himmel ohne magnetische Richtungsinformation – die Vögel hatten die Himmelsfaktoren umgeeicht. Untere Diagramme: anschließende Orientierung im Labor im Erdmagnetfeld ohne Himmelslicht – die Richtungen zum Magnetfeld waren unverändert. Symbole wie in Abbildung 2 (nach R. Wiltshcko et al. 1999). – *Cue-conflict experiments with Australian Silveryeyes, Zosterops l. lateralis, a twilight migrant, where the birds were repeatedly tested under the natural sky in a magnetic field with magnetic North turned by 120° to West-Southwest, and the after-effect of this conflicts. Upper diagrams: mean directions of individual birds from several tests in the cue-conflict situation – the birds followed their magnetic compass. Central diagrams: subsequent orientation of birds under the natural sky without magnetic information – the birds had re-calibrated the celestial cues. Lower diagrams: subsequent experiments in the laboratory in the local geomagnetic field without celestial cues – the directions with respect to the magnetic field remained unchanged. (after R. Wiltshcko et al. 1999).*

muster zur Zeit des Sonnenuntergangs eichten, wobei der Bereich direkt über dem Horizont besonders wichtig sei. Dies löste abermals eine Serie von Konfliktversuchen aus, darunter auch solche, die, ähnlich einer Studie von Cochran und Kollegen (2004), die Abflugrichtungen von Vögeln mit Sendern verfolgten. Aber eine Umeichung des Magnetkompass konnte auch bei Horizontsicht durchweg nicht bestätigt werden (z. B. R. Wiltshcko et al. 2008; Chernetsov et al. 2011; Schmaljohann et al. 2013; Åkesson et al. 2015).

Verschiedene Vogelarten reagieren also zunächst unterschiedlich auf die Konfliktsituation. Es lässt sich allerdings feststellen, dass sie langfristig offensichtlich bestrebt sind, die Widersprüche zwischen den verschiedenen Kompassinformationen aufzulösen. In den bisher untersuchten Fällen passen sie die astronomische Information der magnetischen Richtungsinformation an.

4. Bestimmung der Richtung zum Ziel

Brieftauben und auch Wildvögel kehren nach Verfrachtung aus beträchtlichen Entfernungen zurück (Zus. R. Wiltshcko 1992), sind also in der Lage, dort die Richtung zum Ziel zu bestimmen. Interessant sind Versuche mit Zugvögeln, die auf dem Zug im rechten Winkel zum normalen Zugweg verfrachtet wurden,

denn hier zeigte sich auf dem Herbstzug einen grundlegenden Unterschied zwischen Altvögeln und Jungvögeln (Abb. 8): Erwachsene Vögel, die schon mindestens einmal im Überwinterungsgebiet überwintert hatten, änderten ihre Richtung und steuerten das Winterquartier an, während Jungvögel auf dem ersten Herbstzug in Zugrichtung weiterflogen, parallel zur ihrer normalen Zugstrecke (Perdeck 1958; Thorup et al. 2007). Diese jungen Vögel, wie auch solche, die auf ihrem ersten Frühjahrszug verfrachtet worden waren, flogen aber im Frühjahr in Richtung auf das Brutgebiet und erreichten es zum Teil auch (Perdeck 1974, 1983; s. auch Chernetsov et al. 2008a). Das zeigt ganz deutlich, dass Vögel nur ein Gebiet ansteuern können, *das sie kennen* – den Jungvögeln fehlte auf dem ersten Herbstzug nicht die Fähigkeit, zu navigieren (s. auch Thorup et al. 2011), sondern die *Information* über das Zielgebiet.

4.1. Rückkehr zu einem bekannten Ort

Die normale Orientierungsaufgabe für Vögel ist, zu ihrem Heimort zurück zu kehren. Der erste Schritt im Navigationsprozess, die Bestimmung der Kompassrichtung zum Ziel, kann dabei auf verschiedene Weise erfolgen. Beim Umherfliegen im Heimbereich ist es denkbar, dass Vögel sich die Richtungen zu wiederholt auf-

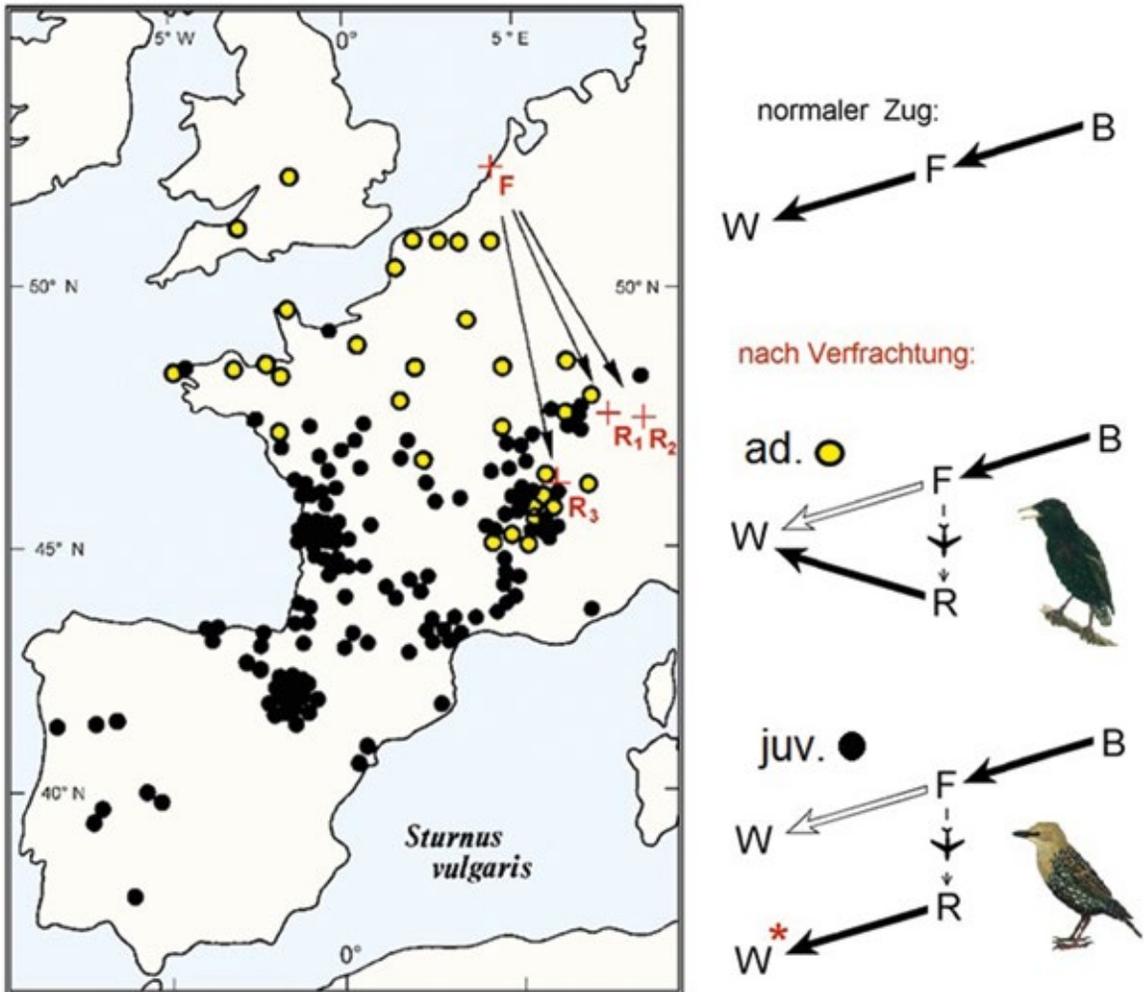


Abb. 8: Die klassische Verfrachtungsversuche von Perdeck (1958): Auf dem Herbstzug durchziehende baltische Stare wurden von Holland in die Schweiz verfrachtet und dort freigelassen. Linke Abbildung: Ringfunde, die das unterschiedliche Verhalten von Altvögeln und Jungvögeln zeigten. Rechte Abbildung: schematische Darstellung des normalen Zugs und des Verhaltens nach Verfrachtung. Die Altvögel (ad.) änderten ihre Richtung und flogen zu den angestammten Überwinterungsgebieten; die Jungvögel auf dem ersten Zug (juv.) zogen in Zugrichtung weiter. - *The classic displacement experiment of Perdeck (1958) with Baltic starlings, caught as transmigrants in the Netherland and displaced to Switzerland. Left: ringing recoveries revealing a difference in behavior between old birds and juveniles. Right: schematic diagram of the normal migration and the behavior after displacement. The old birds (ad.) changed their direction and headed towards their traditional winter quarters; the young birds on their first migration (juv.) continued in migratory direction.*

gesuchten Zielen einfach merken, aber solche spontanen Flüge entziehen sich der experimentellen Analyse. Gut untersucht ist dagegen die Heimkehr nach Verfrachtung, besonders bei Brieftauben.

Grundsätzlich kann die Richtung zum bekannten Ziel auf zwei Weisen festgestellt werden, nämlich aufgrund von *Weginformation* und aufgrund von *Ortsinformation*. Vögel benutzen beide Arten von Information, allerdings verschiebt sich der Schwerpunkt mit zunehmendem Alter und Erfahrung. Hier wollen wir zunächst schildern, wie man sich die Navigation erfahrener Vögel mittels Ortsinformation vorstellt.

4.1.1. Ortsinformation - die Navigationskarten

Modelle zur Navigation von Vögeln müssen folgende Beobachtungen erklären können:

- (1) Bereits Mathews (1951) und Kramer (Kramer & von Saint Paul 1952) hatten festgestellt, dass eine Gruppe von Brieftauben normalerweise auch von entfernten, ihnen unbekanntem Orten gerichtet abfliegt - die Tauben sind sich einig, in welche Richtung sie fliegen müssen. Das Gleiche gilt auch für verfrachtete Wildvögel wie z. B. Uferschwaben, *Riparia riparia* (Sargent 1962; Keeton 1973; Baldaccini et al. 1989), und Gelbschnabelsturmtau-

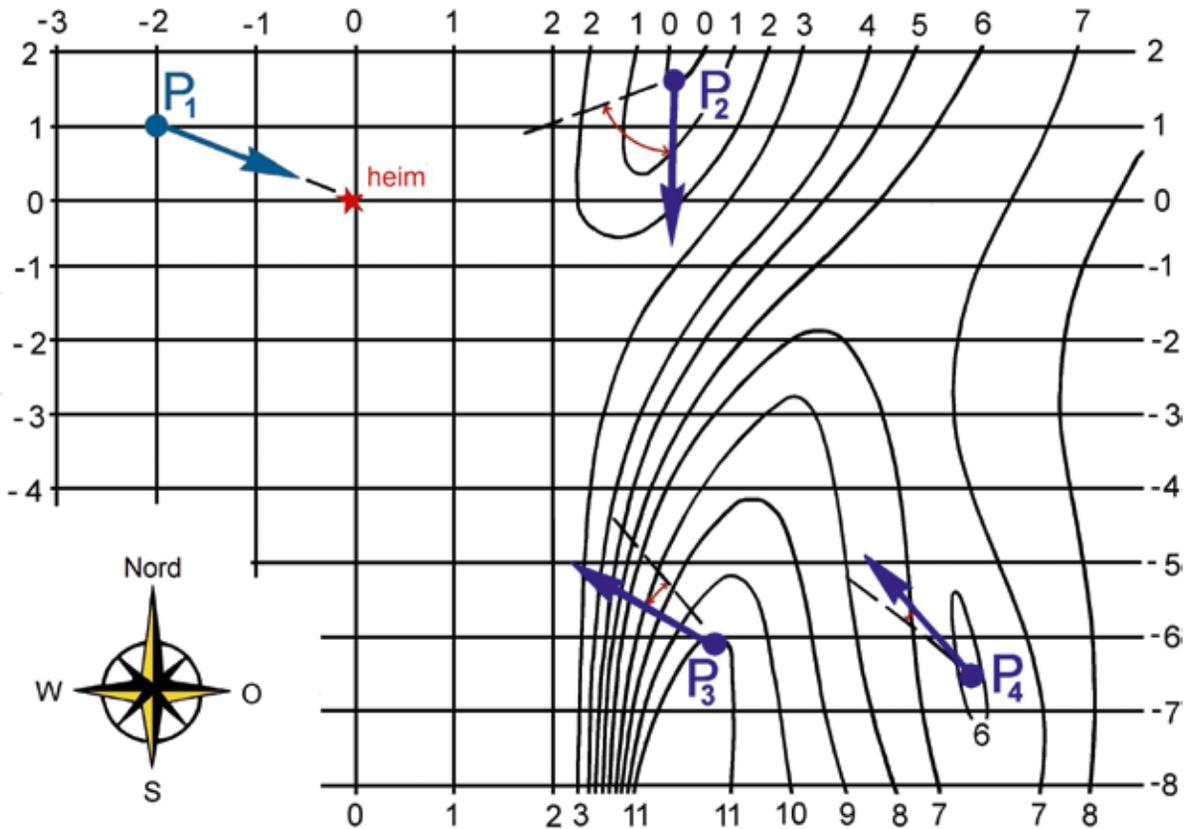


Abb. 9: Modell der Gradientenkarte: Schema zweier Navigationsfaktoren, das die Bestimmung der Heimrichtung mittels Ortsinformation veranschaulichen soll. Der eine Gradient steigt nach Norden an, der andere nach Osten. Der Heimort ist durch einen roten Stern markiert; die lokalen Werte der Gradienten ist jeweils als Differenz zu den Werten am Heimort angegeben. Links: In P1, einem Ort in einem Gebiet, in dem beide Gradienten regelmäßig verlaufen, flogen die Vögel in Heimrichtung ab (blauer Pfeil). Rechts: in diesem Gebiet weist der Ost-West verlaufend Gradient Unregelmäßigkeiten auf, die bei den Vögeln zu einer falschen Einschätzung des Lage der Orte P2, P3 und P4 führen und damit Abweichungen von der Heimrichtung, so genannte „Ortsmißweisungen“ bedingen (abweichende blaue Pfeile). – Model of the “gradient map” with two navigational factors for illustrating how the home direction is determined by local information. One gradient increases to the North, the other to the East. The home site is marked by a red star; the local gradient values are given with respect to the home values. Left: at site P1 in a region where both gradients are regular the birds head into their true home direction (blue arrow). Right: in this region, the East-West gradient is irregularly distributed. This causes birds to misjudge their position at the sites P2, P3 and P4, leading to deviations from the home direction, so-called “release site” biases (deviating blue arrows).

cher, *Calonectris diomedea* (Rodriguez-Tejeiro et al. 1984).

- (2) Die Richtung, in die sie im Mittel fliegen, stimmt selten genau mit der Heimrichtung überein, ist in der Regel aber nicht sehr weit von ihr entfernt. Die Abweichungen sind typisch für den jeweiligen Aufflassort und werden als “Ortsmissweisung” (Wallraff 1959; engl. *release site bias*, Keeton 1973) bezeichnet.
- (3) Tauben kennen ihre Abflugrichtung zumindest grob schon vor dem Start. Aus Käfigen aufgelassen, wählten sie den Ausgang, der in ihrer späteren Verschwinderichtung lag (z. B. Chelazzi & Pardi 1972; Kowalski 1994; Mazotti et al. 1999) – sie brauchen zur Richtungsbestimmung also nicht umher zu fliegen.

Die Gradientenkarte: Das Konzept der Navigationskarte wurde schon im 19. Jahrhundert entwickelt; Wallraff (1974) hat es ausführlich beschrieben. Es geht davon aus, dass Vögel mindestens zwei, wahrscheinlich aber mehr Gradienten nutzen, Faktoren also, die sich räumlich ändern: Sie besitzen eine *Navigationskarte*, d.h. eine mentale Vorstellung des richtungsmäßigen Verlaufs dieser Gradienten; beim Beispiel in Abb. 9 wissen sie durch Umherfliegen, dass der eine Gradient nach Norden ansteigt und der andere Gradient nach Osten. Im Navigationsprozess bestimmen sie die lokalen *skalaren* Werte dieser Gradienten, vergleichen sie mit den erinnerten Werten des Heimatorts und leiten daraus ihre Heimrichtung als Kompassrichtung ab. Ist z. B. der Wert des erst genannten Gradienten größer als am Ziel, wis-

sen sie, dass sie sich nördlich vom Ziel befinden und also nach Süden fliegen müssen (s. Abb. 9).

Dieses Modell ist mit den oben beschriebenen Beobachtungen im Einklang. Der Umstand, dass sich Gradienten extrapolieren lassen, ermöglicht den Vögeln, sich auch an entfernten, unbekanntem Orten zu orientieren, indem sie, ausgehend vom Verlauf der Gradienten im Bereich, den sie kennen, einen entsprechenden weiteren Verlauf der Navigationsfaktoren annehmen. Allerdings ist der Verlauf natürlicher Umweltfaktoren selten ganz gleichmäßig; Unregelmäßigkeiten im lokalen Verlauf der Gradienten würden zu gewissen Abweichungen von der Heimrichtung führen (s. Abb. 8, rechts), wie man sie als „Ortsmissweisungen“ immer wieder beobachtet. Keeton (1973) führte sie als erster explizite auf Unregelmäßigkeiten im Verlauf der benutzten Kartenfaktoren zurück. Die Beobachtung, dass Tauben schon vor dem Freilassen zumindest eine grobe Vorstellung von der Richtung haben, in die sie fliegen müssen, erklärt sich aus dem Benutzen der jeweiligen skalaren Werte. - Auch erfahrene Zugvögel scheinen auf eine entsprechende Weise vorzugehen, denn sie sind nach Verfrachtung ebenfalls in der Lage, ihr Brutgebiet oder ihr bekanntes Winterquartier gezielt anzufliegen (Perdeck 1958; Thorup et al. 2007; s. Abb. 8).

Es bleibt die Frage nach der Natur der benutzten Navigationsfaktoren, und hier sind die Antworten leider erst in Ansätzen bekannt. Diskutiert werden großräumige geophysikalische Gradienten wie das Magnetfeld der Erde, dessen Stärke von den magnetischen Polen zum magnetischen Äquator abnimmt (z. B. Viguier 1882) und das Schwerefeld (z. B. Lednor & Walcott 1984; Blaser et al. 2014), aber auch Faktoren wie Gerüche (Zus. z. B. Gagliardo 2013), Infraschall (Hagstrum 2013) und sogar der Anblick von Landschaftselementen, der sich mit der Entfernung ändert (Baker 1984).

Befunde, die für magnetische Navigationsfaktoren bei Brieftauben sprechen, sind die Reaktion der Tauben auf zeitliche Schwankungen des Magnetfelds (Keeton et al. 1974; Schiffner & Wiltschko 2011) und die Beobachtung, dass die Orientierung in starken magnetischen Anomalien gestört ist (z. B. Walcott 1978; Kiepenheuer 1982; Dennis et al. 2007; R. Wiltschko et al. 2010). Auch bei Zugvögeln gibt es Hinweise, dass starke magnetische Anomalien das Verhalten beeinflussen (Alerstam 1987). Die Simulation von magnetischen Bedingungen fremder Orte lösten bei Zugvögeln Kompensationsreaktionen aus (z. B. Henshaw et al. 2010; Deutschlander et al. 2012; Kishkinev et al. 2015). Dabei ist besonders die Arbeit von Deutschlander und Kollegen (2012) während des Herbstzugs interessant, denn hier zeigten nur erwachsene Vögel, die das Winterquartier schon kannten, die entsprechende Reaktion, während Jungvögel auf dem ersten Zug weiter in Zugrichtung strebten – ein Ergebnis, das dem der Verfrachtungsversuche auf dem Zug (Perdeck 1958; Thorup et al. 2007) entspricht.

Auch zur Wirkung von Gerüchen gibt es sehr zahlreiche Versuche mit Brieftauben (Zus. s. Wallraff 2004; Gagliardo 2013); sie sprechen dafür, dass Navigation ohne Geruchseingänge an unbekanntem Orten nicht oder nur schlecht möglich ist. Daraus wurde geschlossen, dass Geruchsstoffe wichtige Navigationsinformation enthalten, auch wenn es Gegenbeispiele gibt (z. B. R. Wiltschko & Wiltschko 1989). Fachleute bezweifeln allerdings, dass sich Geruchsfelder der notwendigen Konstanz und Stabilität bilden können (Becker & van Raden, 1986; Waldvogel, 1987; Ganzhorn & Paffrath 1995). Versuche von Jorge und Kollegen (2009, 2010) zeigten dann, dass künstliche Gerüche die gleiche Wirkung entfalten wie natürliche, was dafür spricht, dass Geruchsstoffe selbst keine Navigationsinformation enthalten, sondern aktivierend wirken und vielleicht die Verarbeitung anderer, nicht-geruchlicher Navigationsinformation stimulieren. Dies würde auch erklären, warum Geruchsentzug an bekannten Orten, wo die Vögel die Navigationsfaktoren schon einmal interpretiert haben, keine Wirkung mehr zeigt. Die Kontroverse dauert noch an (s. Gagliardo et al. 2011; Phillips & Jorge 2014; Wallraff 2014). - Die wenigen Versuche mit Wildvögeln, die mit durchtrenntem olfaktorischen Nerven aufgelassen wurden, erbrachten ähnlich Ergebnisse und sprechen ebenfalls dafür, dass Geruch bei der Navigation beteiligt ist (z. B. Fiaschi et al. 1974; Wallraff et al. 1995; Holland et al. 2009; Gagliardo et al. 2013; Wikelski et al. 2015), erlauben aber leider auch nicht zu entscheiden, auf welche Weise – ob als Information oder aktivierend wirkend.

Insgesamt kann man wohl davon ausgehen, dass es sich beim Navigationssystem um ein multi-faktorielles System handelt (s. Keeton 1974; Walcott 2005; R. Wiltschko & Wiltschko 2015; Beason & Wiltschko 2015) - die Vögel machen sich alle Faktoren zunutze, die ihnen in ihrer Heimatregion geeignete Navigationsinformation liefern können. Die Karte weist wohl auch eine gewisse Redundanz auf, so dass einzelne Faktoren, die sich vorübergehend als ungeeignet erweisen, oft ohne große Probleme durch andere ersetzt werden können (s. z. B. R. Wiltschko et al. 2010, Schiffner et al. 2011a). Dabei benutzen verschiedene Vogelarten offensichtlich die gleichen Faktoren: In seiner Studie über Ortseffekte beobachtete Keeton (1973), dass Uferschwalben aus einer Kolonie in der Nähe seines Schlags an einem über 100 km entfernten Ort dieselbe große Abweichung von der Heimrichtung zeigten wie die Tauben (Abb. 10). Dies spricht dafür, dass beide Arten die Navigationsfaktoren an diesem Ort auf die gleiche Weise interpretierten.

Die Mosaik-Karte: In der Umgebung des Heimortes muss man davon ausgehen, dass die Vögel irgendwann die lokalen Werte der Navigationsfaktoren nicht mehr von den Heimwerten unterscheiden können. Doch auch in der unmittelbaren Nähe des Heimorts gilt das Kartekompass-Prinzip: Tauben mit verstellter Inneren Uhr

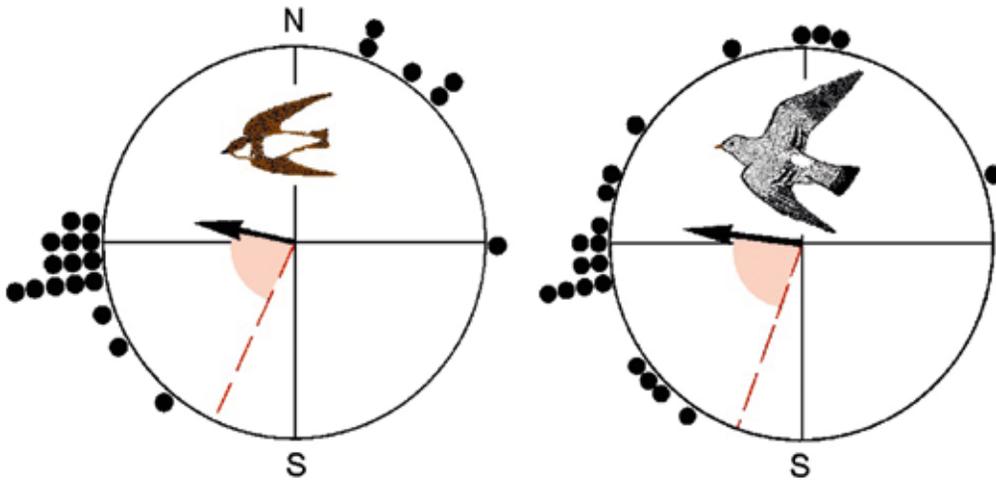


Abb.10: Uferschwalben und Tauben zeigten an einem über 100km entfernten Ort die gleiche Abweichung von der Heimrichtung im Uhrzeigersinn. Links: Verschwinderichtungen von Uferschwalben aus eine Kolonie nahe des Taubenschlags; recht: Verschwinderichtungen von Tauben aus diesem Schlag. Symbole wie in Abb.4 (Daten aus Keeton 1973). - *Bank Swallow and pigeons show the same large clockwise deviation from the home direction at a distant site. Left: vanishing bearings of Bank Swallows from a colony near the pigeon loft; right: vanishing bearings of pigeons from that loft. Symbols like in Fig. 4 (data from Keeton 1973).*

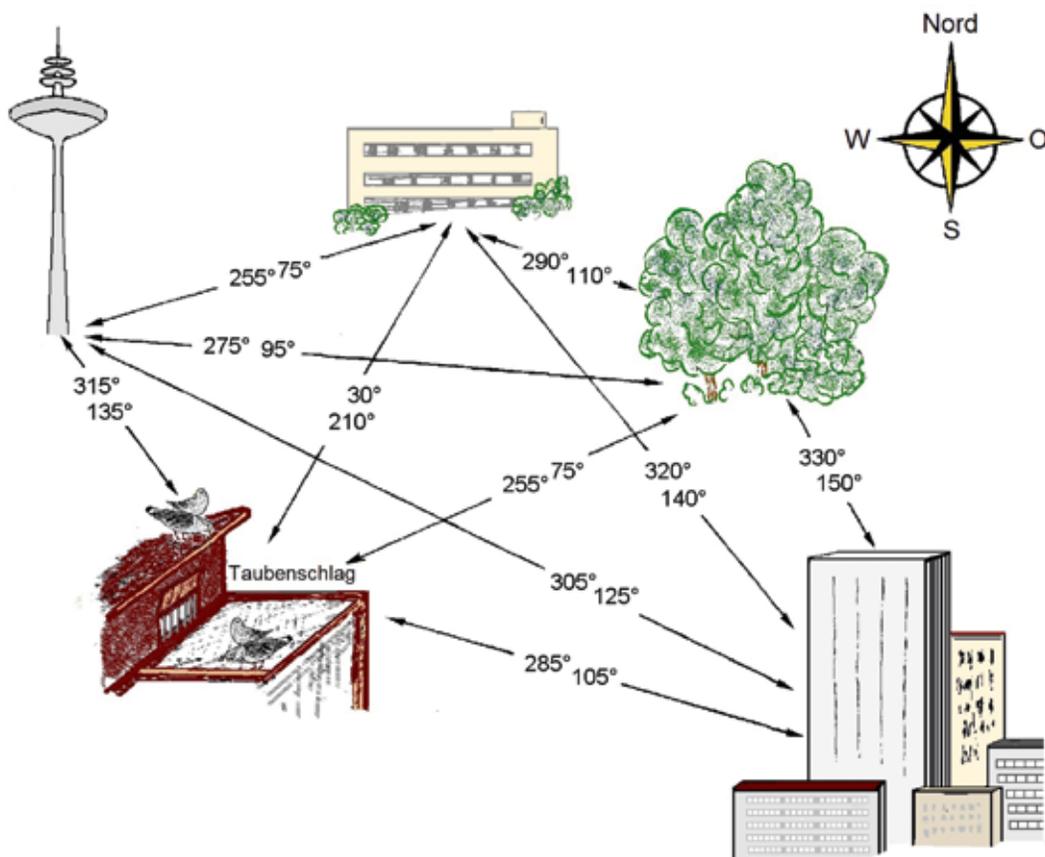


Abb. 11: Schema der "Mosaik-Karte", ein richtungsmäßig ausgerichtetes mentales Bild von der Verteilung prominenter Landmarken im Heimbereich. Die Vögel kennen die Richtung von diesen Landmarken nach Heim und auch die Richtungsbeziehungen zwischen den Landmarken. - *Model of the "Mosaic Map", a directionally oriented mental representation of prominent landmarks within the home range. The birds know the direction from each landmark to home and also the directions between landmarks.*

zeigen die typische Abweichung (z. B. Graue 1963; Biro et al. 2007) – sie bestimmen die Heimrichtung also auch dort als Kompasskurs. Graue (1963) entwickelte daraufhin das Konzept der *Mosaik-Karte*, einer richtungsmäßigen ausgerichteten mentalen Repräsentation der Verteilung prominenter Landmarken um Heim (s. auch Wallraff 1974). Hier zeigen nicht kontinuierliche Faktoren wie Gradienten, sondern einzelne (Land)marken die Heimrichtung an (Abb. 11): Eine Taube “weiß” z. B., dass ein bestimmtes Gebäude nord-westlich vom Schlag steht und dass sie, wenn sie dort ist, nach Südosten fliegen muss, um heimzukommen.

Die Größe des Bereichs der Mosaik-Karte ist nicht ganz klar – Beobachtungen von Michener & Walcott (1967) und Braithwaite (1993) sprechen für einen Radius von etwa 5 bis 10 km. Es ist aber zu vermuten, dass dieser Bereich stark von den örtlichen Begebenheiten abhängt und deshalb an verschiedenen Orten wahrscheinlich recht unterschiedliche Größen aufweist. Man kann auch davon ausgehen, dass es einen gewissen Überschneidungsbereich von Gradienten-Karte und Mosaik-Karte gibt, der den heimkehrenden Vögeln einen problemlosen Übergang zwischen beiden Systemen ermöglicht.

4.1.2. Wegumkehr und der Aufbau der Karte

Die Mosaik-Karte und die Gradienten-Karte müssen ein möglichst genaues Abbild der Faktoren im Heimbereich der Vögel sein – sie müssen also erlernt werden. Junge Vögel, die noch nicht über die notwendige Erfah-

rung verfügen, müssen den Heimkurs auf andere Weise bestimmen. Sie sind auf ein Verfahren angewiesen, das keine Vorkenntnisse erfordert und leiten ihre Heimrichtung von *Weginformation* ab. Wir gehen davon aus, dass sie die Gesamtrichtung des Hinwegs mit einem Kompass registrieren, indem sie die Richtungen der verschiedenen Wegstücke integrieren – die Umkehr dieser Richtung ergibt dann die Heimrichtung.

Dass junge Tauben bei ihren ersten spontanen Flügen so vorgehen, ist zu vermuten, lässt sich aber leider nicht experimentell nachweisen. Doch sind Jungtauben auch in der Lage, passive Verfrachtungen auf entsprechende Weise zu erfassen und zu verrechnen. Das zeigten Versuche, bei denen junge Brieftauben in einem gestörten Magnetfeld verfrachtet wurden (R. Wiltschko & Wiltschko 1985): Sie waren desorientiert ab (Abb. 12b). Offensichtlich waren sie nicht in der Lage gewesen, die Richtung des Hinwegs zu registrieren. Eine zweite Kontrollgruppe, die nach Ankunft am Auflassort für die Dauer der Verfrachtung in das gestörte Magnetfeld gesetzt wurde, flog dagegen in Heimrichtung (Abb. 12c). Dies macht deutlich, dass das Vorhandensein von Kompassinformation während des Hinwegs entscheidend ist.

Junge Tauben unternehmen in ihren ersten Lebensmonaten oft weite Ausflüge und bleiben gelegentlich für längere Zeit außer Sicht. Wir nehmen an, dass diese Flüge dem Sammeln von Information für den Aufbau der Navigationskarten dienen. Die jungen Tauben stellen fest, wie sich die Navigationsfaktoren in ihrer Flugrichtung ändern, und diese Information wird mit der Flugrichtung

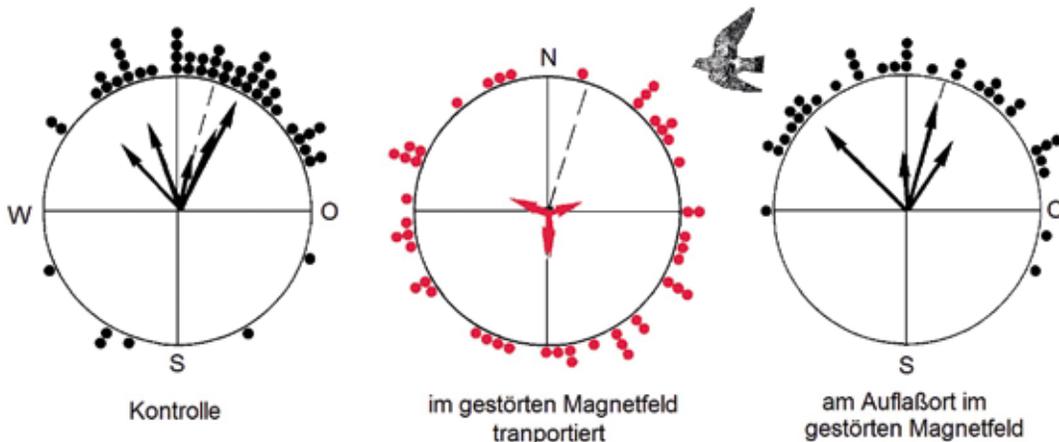


Abb. 12: Sehr junge Brieftauben bestimmen ihre Heimrichtung mit Hilfe von Weginformation. 12a: Verschwinderichtungen von Kontrolltauben, die im Erdmagnetfeld verfrachtet wurden; 12b: Verschwinderichtungen von Tauben, in einem gestörten Magnetfeld verfrachtet wurden; 12c: Verschwinderichtungen einer zweiten Gruppe von Kontrolltauben, die nach Ankunft am Auflassort für die Dauer der Verfrachtung dem gestörten Magnetfeld ausgesetzt waren. Es sind jeweils mehrere Auflassungen zusammengefasst; die mittleren Vektoren sind getrennt dargestellt proportional zum Radius des Kreises. Die Heimrichtung, 16° , ist als gestrichelter Radius angegeben (Daten aus R. Wiltschko & Wiltschko 1985). – *Young homing pigeons determine their home course with the help of route information obtained during the outward journey. 12a: Vanishing bearings of control pigeons transported in the geomagnetic field; 12b: vanishing bearings of pigeons transported in a distorted magnetic field; 12c: vanishing bearings of a second control groups that was exposed to the distorted magnetic field after arrival at the release site for the duration of the displacement. Several releases are pooled, with the mean vectors, proportional to the radius of the circle, given separately. The home direction, 16° , is marked as a dashed radius (data from R. Wiltschko & Wiltschko 1985).*

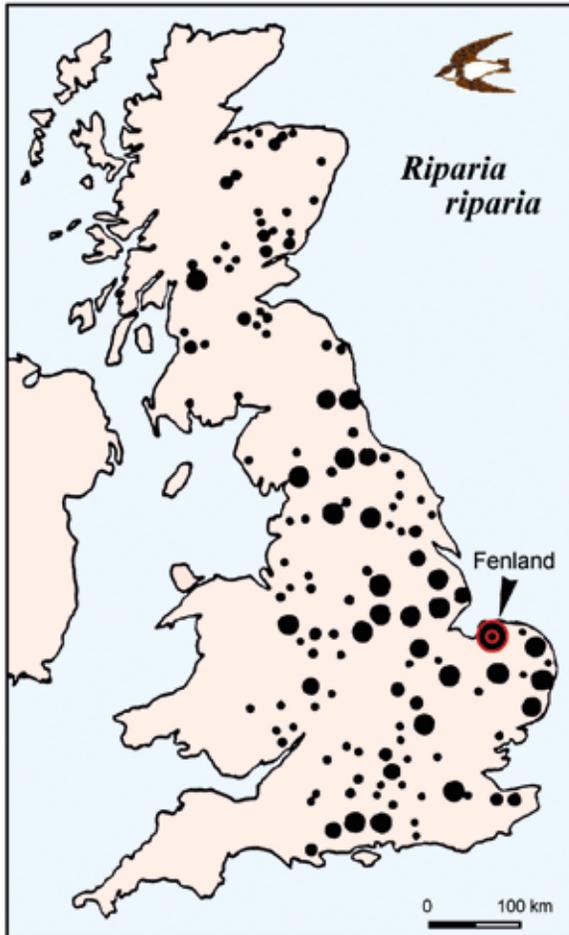


Abb. 13: Junge Uferschwalben streifen vor dem ersten Herbstzug weit umher. Angegeben sind Orte, an denen markierte junge Schwalben aus einer Kolonie an der englischen Ostküste im ersten Sommer gesichtet wurden (Daten von Mead & Harrison 1979). - *Post-fledgling movements of young Bank Swallows. Sightings of marked young birds from a colony at the English East coast during their first summer (data from Mead and Harrison 1979).*

verknüpft, so dass ein richtungsmäßig ausgerichtetes mentales Bild von der regionalen Verteilung der Navigationsfaktoren entsteht. Aber auch bei Verfrachtungen scheinen sie die Gelegenheit zu nutzen, sich in der Gegend des Auflassorts umzuschauen. Aufzeichnungen der Flugwege in dieser „Lernphase“ zeigen, dass die jungen Tauben viel längere Wege zurücklegten als erfahrene Tauben, oft das vier- bis sechsfache der direkten Entfernung. Diese ausgedehnten Flüge lassen sich als Erkundungsflüge interpretieren (s. Schiffner et al. 2011b).

Junge Wildvögel gehen wahrscheinlich auf entsprechende Weise vor. Es ist bekannt, dass junge Vögel nach dem Ausfliegen weit umherstreifen, wie dies z. B. für junge Teichrohrsänger, *Acrocephalus scirpaceus*, gezeigt wurde ((Mukhin et al. 2005). Der umfangreichste Dokumentation dieses Verhaltens stammt aus einer englischen

Studie (Mead & Harrison 1979): Junge Uferschwalben aus einer Kolonie am Wash an der Ostküste Englands wurden in ganz England bis hoch nach Schottland beobachtet, bevor sie ihren Zug nach Süden begannen (Abb. 13), obwohl die weitaus meisten sich später in oder in der Nähe ihrer Geburtskolonie ansiedelten. Das weite Umherstreifen dient unter anderem wohl auch zum Erlernen der Verteilung der Navigationsfaktoren. Eine Untersuchung von Löhrl (1959) macht ebenfalls deutlich, dass Zugvögel nur an Orte zurückkehren können, an denen sie hatten umherfliegen können: In einer großen Voliere handaufgezogene Halsbandschnäpper, *Ficedula albicollis*, wurden in zwei Gruppen freigelassen, und zwar die erste Gruppe kurz nach dem Selbständig-werden, die zweite Gruppe erst, nachdem der Herbstzug schon eingesetzt hatte. Nur Vögel aus der ersten Gruppe kehrten zum Ort des Freilassen zurück; sie hatten vor dem Wegziehen die Gegend erkunden können und so dort Gelegenheit gehabt, eine Karte aufzubauen,

Erfahrene Tauben sind in ihrer Orientierung nicht mehr beeinträchtigt, wenn sie ohne magnetische Richtungsinformation verfrachtet werden (R. Wiltshko & Wiltshko 1985). Sie kommen offensichtlich ohne Weginformation aus. Sie scheinen ihre Navigationsstrategie zu ändern und benutzen später bevorzugt Ortsinformation. Der Grund hierfür wird klar, wenn man die Nachteile der Weginformation bedenkt: Ein aufgrund von Weginformation bestimmter Kurs lässt sich nicht mehr korrigieren, und wenn der Fehler zu groß ist, würde der Vogel am Zielort vorbeifliegen. Das kann vernachlässigt werden, solange junge Vögel im Gebiet um den Zielort bleiben, aber wenn sie weiter umherstreifen oder weiter verfrachtet werden, könnte es eine erfolgreiche Heimkehr verhindern. Wenn dagegen Ortsinformation benutzt wird, können die Vögel die Richtung zum Ziel jederzeit neu bestimmen – Navigation nach Ortsinformation bietet also größere Sicherheit. Hier dürfte auch der Grund für den Aufbau der hochkomplexen Kartensysteme liegen.-

4.2. Der Flug ins noch unbekannte Winterquartier

Eine ganz andere Aufgabe stellt sich jungen Zugvögeln auf dem ersten Herbstzug: Sie müssen in das ihnen noch unbekannte Überwinterungsgebiet ihrer Art gelangen. Manche Arten, wie z. B. Gänse und Kraniche, ziehen im Familienverband, andere in Schwärmen - hier könnten die Jungen die Zugroute von ihren Eltern oder erfahrenen Artgenossen lernen. Viele Arten aber ziehen allein, und oft ziehen die Jungvögel vor den Alten. Hier müssen die Jungen von sich aus das Zielgebiet finden. Sie greifen für den ersten Zug auf angebotene Instruktionen zurück: Junge Zugvögel verfügen über ein *genetisch kodiertes Zugprogramm*, das ihnen Richtung und Länge des Zugwegs vorgibt (s. z. B. Berthold 1988; Gwinner 1996).

Die Entfernung wird dabei zeitlich über die Menge der Zugaktivität geregelt: Die Vögel sind so lange und in dem

Maße zugaktiv, wie sie normalerweise zum Erreichen des Winterquartiers brauchen (z. B. Berthold & Querner 1981). Man kann sich jedoch vorstellen, dass das Ende des Zuges flexibel ist und den Vögeln erlaubt, sich ein für die Überwinterung günstiges Gebiet auszusuchen.

4.2.1. Referenzsystem für die angeborene Zugrichtung

Auch die einzuschlagende Richtung ist angeboren (Helbig 1991b). Dabei dienen das Magnetfeld der Erde und die Himmelsrotation als Referenzsysteme, um die angeborene Information in eine aktuelle Flugrichtung umzusetzen. Handaufgezogene Zugvögel verschiedener Arten, die völlig ohne Himmelsicht aufgewachsen waren, schlugen mit dem Erdmagnetfeld als einzigem Orientierungsfaktor ihre normale Zugrichtung ein (z. B. Wiltschko & Gwinner 1974; Bingman 1983; Shumakov 1990, Bletz et al. 1996) (s. Abb. 14). Die Zugrichtung ist also in Bezug zum Magnetfeld angeboren. Die Bedeutung der Himmelsrotation wurde zuerst aufgrund von Planetariumsversuchen beschrieben: Indigofinken haben eine südliche Herbstzugrichtung; handaufgezogene Vögel wurden vor Zugbeginn unter einen Planetariumshimmel gehalten, der sich für die eine Gruppe um den Polarstern, für die andere um Beteigeuze in Sternbild Orion drehte. Später orientierten sich beide Gruppe unter stehendem Planetariumshimmel jeweils von den

Sternen weg, die das Rotationszentrum gebildet hatten (Emlen 1970). - Emlens Planetarium hatte den Himmel recht realistisch abgebildet; es zeigte sich aber, dass handaufgezogene Vögel sich auch nach einen ganz einfachen künstlichen „Himmel“ mit nur 16 Lichtpunkten orientierten, wenn sie ihn vorher mit 1 Umdrehung pro Tag hatten rotieren sehen (z. B. Weindler et al. 1996). Offensichtlich haben die jungen Vögel keine angeborene Vorstellung davon, wie der Sternhimmel aussehen muss - allein die Rotation ist entscheidend. Sie muss zwischen einer und drei Wochen beobachtet werden, um später die Richtung nach den Sternen einschlagen zu können (Michalik et al. 2014).

Die Beziehungen zwischen den beiden Bezugssystemen sind erst bei wenigen Arten untersucht. Die bisherigen Daten sprechen für einen Wandel zwischen der Zeit vor dem Zug, wenn die angeborene Information umgesetzt und die Zugrichtung bereitgestellt werden muss, und dem eigentlichen Zug. Vor dem Zug, zu einer Zeit also, in der die Vögel den Himmel langfristig beobachten können, erwies sich bei amerikanischen Savannenammern und bei Trauerschnäppern die Himmelsrotation als dominant und konnte die Richtung modifizieren, die die Vögel dann während des Zugs zum Magnetfeld einschlugen (z. B. Able & Able 1990, 1993; Prinz & Wiltschko 1992). Auf dem Zug selbst, dagegen, wenn sich der Himmel wegen der Ortsveränderung

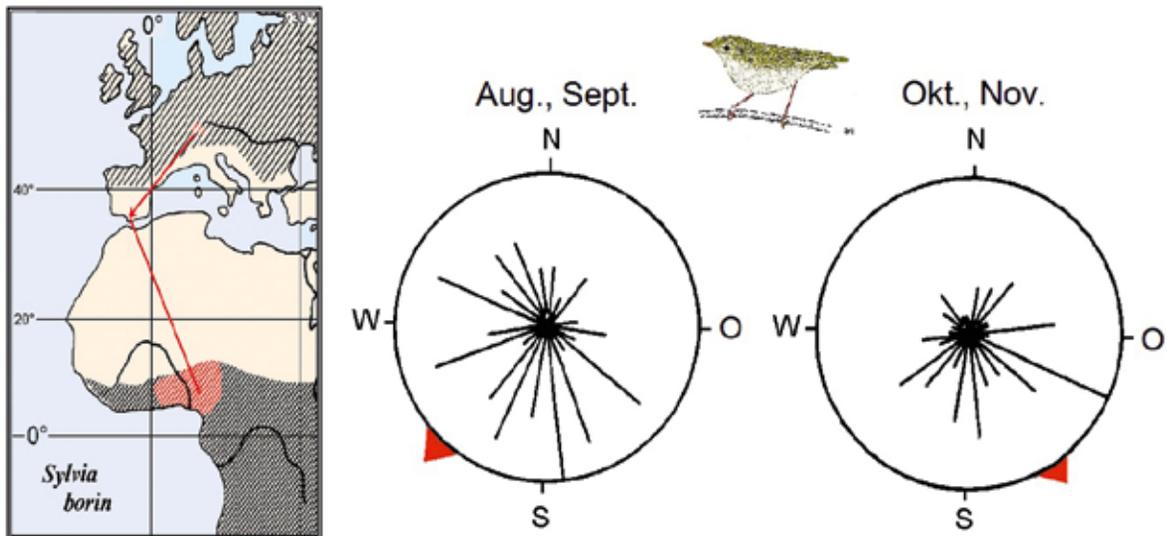


Abb. 14: Das Zugprogramm süddeutscher Gartengrasmücken. Links: Verbreitung und Zug (rot) der süddeutschen Population innerhalb des Verbreitungsgebiets der Art (schwarz). Weitgestreift: Brutgebiet; eng gestreift Überwinterungsgebiet. Rechts: die Orientierung von handaufgezogenen Gartengrasmücken, gehalten und getestet in Süddeutschland unter konstanten Bedingungen ohne Himmelsicht. Die Striche aus der Mitte des Kreises geben die Aktivität in der jeweiligen Richtung an; die roten Dreiecke markieren die Mittelrichtung: die jungen Vögel zeigen die Richtungsänderung von Südwest nach Südost zum richtigen Zeitpunkt (Daten aus Gwinner & Wiltschko 1978). - The migratory program of southern German Garden Warblers. Left: Distribution and migration route of the south German population (red) within the distribution of the species (black). Wide stripes: breeding area; narrow stripes: wintering quarters. Right: Orientation of hand-raised birds kept and tested in constant conditions without access to celestial cues. The black bars originating in the center indicate the amount of activity in the respective direction; the red triangles mark the mean direction: The young birds changed their migratory direction from Southwest to Southeast at the appropriate time (data from Gwinner & Wiltschko 1978).

ändert, scheint das Magnetfeld dominant; es konnte die Richtungsbedeutung der Sterne umeichen (s. 3.3.; eine ausführliche Diskussion ist bei R. Wiltschko & Wiltschko 1999 zu finden).

Bei Gartengrasmücken zeigte sich, dass wichtige Information über die Lage der Zugrichtung, nämlich die Abweichung von der Südrichtung, offenbar nur über das Magnetfeld kodiert ist: Jungvögel, die einen sich drehenden künstlichen Sternhimmel und das Magnetfeld gemeinsam erlebt hatten, hielten später unter den „Sternen“ allein ihre südwestliche Anfangsrichtung ein, während solche, die die Sterne nur im kompensierten Magnetfeld kannten, direkt nach „Süden“, d.h. in die Gegenrichtung zum Rotationspol, strebten (Weindler et al. 1996).

Die angeborene Richtungsinformation für den ersten Herbstzug muss nicht immer einen geraden Zugweg vorgeben, sondern kann – angepasst an die ökologische Situation – zu durchaus komplexen Zugrouten führen. Ein Beispiel ist der Zug der süddeutschen Gartengrasmücken (Abb. 14): sie überwintern in Afrika südlich der Sahara, aber zunächst ziehen sie in südwestliche Richtung nach Spanien und Portugal. Dort ändern sie ihre Zugrichtung in eine süd- bis südöstliche Richtung, um nach Überquerung der Sahara ihr Winterquartier zu erreichen. Auf diese Weise vermeiden sie eine Überquerung der Alpen, des Mittelmeers und der Sahara an breiten Stellen. Versuche mit handaufgezogenen Vögeln aus Süddeutschland, die unter konstanten Bedingungen gehalten wurden, zeigten, dass diese Änderung der Zugrichtung vom Zugprogramm vorgegeben wird (Gwinner & Wiltschko 1978). Ihr Zugprogramm gibt ihnen im übertragenen Sinn offensichtlich folgende Anweisungen „flieg 6 Wochen nach Südwest, dann 6 Wochen nach Südost“. Dagegen ist die Steuerung der Richtungsänderung bei mitteleuropäischen Trauerschnäppern, deren Zugroute weitgehend der der Gartengrasmücken entspricht, auch vom Außenfaktoren abhängig (Beck & Wiltschko 1988): Im Erdmagnetfeld von Frankfurt gehalten, reduzierten handaufgezogene Vögel Anfang Oktober, zu der Zeit, zu der ihre freilebenden Artgenossen die Richtung änderten, ihre Zugaktivität und wurden desorientiert. Als man ihnen dagegen die Änderungen des Magnetfelds, die sie normalerweise auf ihren Zug erleben, im Labor in vier Schritten simulierte, blieben sie aktiv und änderten zeitgerecht ihre Kurs von Südwest auf Südost. Aber auch hier spielt das Zugprogramm offensichtlich eine wichtige Rolle, denn eine dritte Gruppe, der man das Magnetfeld von Nordafrika zu Beginn der Zugzeit anbot, war durchweg desorientiert (Beck & Wiltschko 1988). - Bei australischen Dreistreifenhonigfressern, die auf ihrem Zug dem Verlauf des ostaustralischen Gebirges folgen und in der Höhe von Brisbane ihre Richtung ändern, scheinen ähnliche Bedingungen vorzuliegen wie bei Gartengrasmücken, denn auch sie änderten in konstanten Bedingungen zeitgerecht ihre Zugrichtung (Munro et al. 1993).

Dies sind drei Beispiele, bei denen bekannte nicht-lineare Zugwege im Labor untersucht wurden. Eine Studie mit west-sibirischen Trauerschnäppern (Chernetsov et al. 2008b) zeigte, dass diese Vögel in Käfigversuchen in ihrer Heimatregion im August und September direkt nach Westen zogen. Eine Gruppe, die 4000 km nach Westen nach Rossitten auf die Kurischen Nehrung verfrachtet und dort getestet wurde, war zunächst desorientiert, zeigt aber im Oktober eine südsüdwestliche Richtungsbevorzugung. Auch hier wirkt offenbar das angeborene Zugprogramm mit äußeren Faktoren zusammen. Chernetsov und Kollegen (2008b) vermuten, dass ein solches Zugprogramm die Trauerschnäpper zunächst durch den Waldgürtel nach Westen führt und erst in Europa Kurs auf die afrikanischen Winterquartiere nehmen lässt, so dass sie die Wüsten im südlichen Zentralasien meiden können.

Durch die modernen Trackingmethoden wird es jetzt möglich, die Flugrouten einzelner Individuen aufzuzeichnen. Es begann mit Satelliten-Telemetrie bei größeren Vögeln wie Störchen und Adlern (z. B. Berthold et al. 2004; Meyburg et al. 2004; Alerstam et al. 2006), aber inzwischen können über Geolokatoren auch die Bewegungen von kleineren Vögeln wie Mauersegler und Steinschmätzer, *Oenanthe oenanthe*, aufgezeichnet werden (z. B. Åkesson et al. 2012; Bairlein et al. 2012). Aus den so erhaltenen Flugwegen ergibt sich ein überaus komplexes, variantenreiches Bild vom Ablauf des Vogelzugs. Dieser Reichtum an neuer Information wird unsere Ansichten davon, wie die Vögel ihre Routen den ökologischen Bedingungen anpassen, modifizieren und wohl zu differenzierteren Vorstellungen über das Zuggeschehen führen.

4.2.2. Der Übergang zur Navigation

Der Frühjahrszug ins Brutgebiet und alle weiteren Zugbewegungen sind eine Rückkehr in ein schon bekanntes Gebiet. Zwar steht die angeborene Information über die Zugrichtung weiterhin zur Verfügung (Gwinner & Wiltschko 1980; Helbig 1992), aber die schon erwähnten Verfrachtungsversuche (Perdeck 1958, 1974, 1983; Thorup et al. 2007; Chernetsov et al. 2008a) machen deutlich, dass Vögel ihr Zielgebiet jetzt gezielt ansteuern können (s. Abb. 8). Offensichtlich haben die Vögel während des Herbstzug und später Informationen über den Verlauf möglicher Navigationsfaktoren gesammelt und sich eine Karte aufgebaut, die es ihnen erlaubt, die Richtung zum Ziel auch von Orten außerhalb des normalen Zugwegs zu bestimmen. Die Navigationsfaktoren sind wahrscheinlich die gleichen, die auch für Tauben diskutiert werden (s. 3.1.1); eventuell kommen bei den teilweise sehr großen zurückgelegten Strecken noch weitere hinzu. Navigation dominiert jetzt über die angeborene Zugrichtung, wie die nach Verfrachtung eingeschlagenen, geänderten Richtungen klar zeigen (s. Abb. 8).

Bei der Zugorientierung tritt also das gleiche Prinzip auf wie beim Heimkehren: Zunächst wird die Naviga-

tion über einen vergleichsweise einfachen angeborenen Mechanismus – hier das Zugprogramm – gesichert. Damit erhalten die Vögel Gelegenheit, sich das Wissen anzueignen, das es ihnen ermöglicht, die Mechanismen aufzubauen, die ihnen dann eine großräumige Navigation zu entfernten Zielen ermöglichen.

Zusammenfassung

Das Navigationssystem der Vögel ist heute in groben Zügen bekannt. Der Navigationsvorgang entspricht dem von Kramer beschriebenen Karte-Kompass-Prinzip: die Richtung zum Ziel wird zunächst als Kompassrichtung bestimmt und dann mit einem Kompass aufgesucht. Als Kompassmechanismen stehen den Vögeln ein angeborener Magnetkompass und ein erlernter Sonnenkompass zur Verfügung; Nachtzieher besitzen darüber hinaus einen erlernten Sternkompass. Die Richtung zum Ziel wird bei adulten Vögeln aufgrund von Ortsinformation bestimmt. Sie haben durch Erfahrung eine „Karte“ aufgebaut, eine mentale Vorstellung von der Verteilung der Navigationsfaktoren in der Heimatregion, mit deren Hilfe sie die Heimrichtung ermitteln können, indem sie die lokalen Werte von Umweltfaktoren mit den erinnerten Werten am Zielort vergleichen. Junge Vögel, die noch nicht über eine solche Karte verfügen, benutzen Weginformation, indem sie die Kompassrichtung des Hinwegs bestimmen und umkehren. Über Erkundungsflüge wird dabei die Navigationskarte aufgebaut und ausgebaut. Junge Zugvögel auf dem ersten Zug in ihr noch unbekanntes Winterquartier besitzen ein angeborenes Zugprogramm, das ihnen Richtung und Entfernung vorgibt. Dabei sammeln sie Erfahrung für den Aufbau einer „Navigationskarte“, so dass sie später ihr Brutgebiet oder Winterquartier gezielt ansteuern können. Das Navigationssystem für das Heimkehren und die Zugorientierung entwickelt sich nach dem gleichen Prinzip: die Orientierung wird zunächst durch angeborene Mechanismen gewährleistet. Die jungen Vögel nutzen dabei die Gelegenheit, die notwendige Information über den regionalen Verlauf der Navigationsfaktoren zu sammeln, um sie in die „Karte“ einzubauen, die ihnen dann später eine großräumige Navigation ermöglicht.

Literatur

- Able KP & Able MA 1990: Ontogeny of migratory orientation in the Savannah Sparrow (*Passerulus sandwichensis*): calibration of the magnetic compass. *Anim. Behav.* 39: 903-913.
- Able KP & Able MA 1993: Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization. *Nature* 364: 523-525.
- Able KP & Cherry JD 1986: Mechanisms of dusk orientation in White-throated Sparrows (*Zonotrichia albicollis*): clock-shift experiments. *J. Comp. Physiol. A* 159: 107-113.
- Able KP & Dillon PM 1977: Sun compass orientation in a nocturnal migrant, the White-throated Sparrow. *Condor* 79: 393-395.
- Åkesson S 1994: Comparative orientation experiments with different species of passerine long-distance migrants: effect of magnetic field manipulations. *Anim. Behav.* 48: 1379-1393.
- Åkesson S, Jonzén N, Pettersson J, Rundberg M & Sandberg R 2006: Effect of magnetic manipulations on orientation: comparing diurnal and nocturnal passerine migrants on Capri, Italy, in autumn. *Ornis Svecica* 16: 55-61.
- Åkesson S, Klaassen R, Holmgren J, Fox JW & Hedenström A 2012: Migration routes and strategies in a highly aerial migrant, the Common Swift, *Apus apus*, revealed by light-level geolocators. *PLoS ONE* 7: e41195.
- Åkesson S, Odin C, Hegedüs R, Ilieva M, Sjöholm C, Farkas A & Horvath G 2015: Testing avian compass calibration: comparative experiments with diurnal and nocturnal passerine migrant in South Sweden. *Biology Open* 4: 35-47.
- Alerstam T 1987: Bird migration across a strong magnetic anomaly. *J. Exp. Biol.* 130: 63-86.
- Alerstam T, Hake M & Kjellen N 2006: Temporal and spatial patterns of repeated journeys by Ospreys. *Anim. Behav.* 71: 555-566.
- Bairlein F, Norris DR, Nagel R, Bulte M, Voigt CC, Fox JW, Hüssel DJT & Schmaljohann H 2012: Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biol. Lett.* 8: 505-507.
- Baker RR 1984: Bird navigation: the solution of a mystery? Hodder and Stoughton. London, Sydney.
- Baldaccini NE, Frugis S, Mongigi E & Ragionieri L 1989: Influence of topographical features on the initial orientation of the Sand Martin (*Riparia riparia*). In *Orientation and Navigation – Birds, Humans and other Animals*. paper 16. Royal Institute of Navigation, Cardiff.
- Batschelet, E 1981: *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London.
- Beason RC 1992: You can get there from here: Responses to simulated magnetic equator crossing by the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ethology* 91: 75-80.
- Beason RC & Wiltschko W 2015: Cues indicating location in pigeon navigation. *J. Comp. Physiol. A* 201: 961-967.
- Beck W & Wiltschko W 1981: Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca* PALLAS) orientieren sich nichtvisuell mit Hilfe des Magnetfelds. *Vogelwarte* 31: 168-174.
- Beck W & Wiltschko W 1988: Magnetic factors control the migratory direction of Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. In: Ouellet H (Hrsg) *Acta XIX Congr. Intern. Ornithol.* 1986 2: 1955-1962. Ottawa.
- Becker J & van Raden H 1986: Meteorologische Gesichtspunkte zur olfaktorischen Navigationshypothese. *J. Ornithol.* 127: 1-8.
- Berthold P 1988: The control of migration in European warblers. In: Ouellet H (Hrsg) *Acta XIX Congr. Internat. Ornithol.* 1986: 251-249. Ottawa.
- Berthold P & Querner U 1981: Genetic basis of migratory behavior in European warblers. *Science* 212: 77-79.
- Berthold P, Kaatz M & Querner U 2004: Long-term satellite tracking of White Stork (*Ciconia ciconia*) migration: constancy vs. variability. *J. Ornithol.* 1245: 356-359.
- Bingman VP 1983: Magnetic field orientation of migratory Savannah Sparrows with different first summer experience. *Behaviour* 87: 43-53.
- Bingman VP 1984: Night sky orientation of migratory Pied Flycatchers raised in different magnetic fields. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 77-80.
- Bingman VP 1987: Earth's magnetism and the nocturnal orientation of migratory European Robins. *Auk* 104: 523-525.
- Bingman VP & Wiltschko W 1988: Orientation of Dunnocks (*Prunella modularis*) at sunset. *Ethology*, 77: 1-9.

- Biro D, Freeman R, Meade J, Roberts SJ & Guilford T 2007: Pigeons combine compass and landmark guidance in familiar route navigation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 7471-7476.
- Blaser N, Guskov SI, Entin VA, Wolfer DP, Kanevskiy VA & Lipp HP 2014: Gravity anomalies without geomagnetic disturbances interfere with pigeon homing – a GPS tracking study. *J. Exp. Biol.* 217: 4057-4067.
- Bletz H, Weindler P, Wiltschko R, Wiltschko W & Berthold P 1996: The magnetic field as reference for the innate migratory direction in Blackcaps, *Sylvia atricapilla*. *Naturwissenschaften* 83: 430-432.
- Braithwaite VA 1993: When does previewing the landscape affect pigeon homing? *Ethology* 95: 141-151.
- Chelazzi C & Pardi L 1972: Experiments on the homing behavior of caged pigeons. *Monit. Zool. Ital.* 6: 11-18.
- Chernetsov N, Kishkinev D, Mouritsen 2008a: A long-distance migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration. *Curr. Biol.* 18: 188-190.
- Chernetsov N, Kishkinev D, Gashkov S, Kosarrev V & Bolshakov CV 2008b: Migratory programme of juvenile Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, from Siberia implies a detour around Central Asia. *Anim. Behav.* 75: 539-545.
- Chernetsov N, Kishkinev D, Kosarev V, Bolshakov CV 2011: Not all songbirds calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study. *J. Exp. Biol.* 214: 2540-2543.
- Cochran WW, Mouritsen H, Wikelski, M. 2004: Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science*, 304, 405-408.
- Dennis TE, Rayner MJ & Walker MM 2007: Evidence that pigeons orient to geomagnetic intensity during homing. *Proc. R. Soc. B* 274: 1153-1158.
- Deutschlander ME, Phillips JB & Munro U 2012: Age-dependent orientation to magnetically-simulated geographic displacements in migratory Australian Silvereyes (*Zosterops l. lateralis*). *Wilson J. Ornithol.* 124: 467-467.
- Dorst J 1961: *The Migration of Birds*. Heinemann, London
- Duff SJ, Brownlie LA, Sherry DF & Sangster M 1998: Sun compass and landmark orientation by Black-capped Chickadees (*Parus atricapillus*). *J. Exp. Biol.* 24: 243-253.
- Emlen ST 1967a: Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part I: The evidence for use of celestial cues. *Auk* 84: 309-352.
- Emlen ST 1967b: Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanisms of celestial orientation. *Auk* 84: 463-489.
- Emlen ST 1970. Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation. *Science* 170: 1198-1201.
- Ericson PG P, Anderson CL; Britton T, Elzanowski A, Johansson US, Källersjö M, Ohlson J I, Parsons TJ, Zuccon D & Mayr G 2006: Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biol. Lett.* 4: 543-547.
- Fiaschi V, Farina M & Ioaalé P 1974: Homing experiments with Swifts *Apus apus* (L.) deprived of olfactory perception. *Monit. Zool. Ital.* 8: 235-244.
- Freire R, Munro UH, Rogers LJ, Wiltschko R & Wiltschko W. 2005: Chickens orient using a magnetic compass. *Curr. Biol.* 15: R620-R621.
- Gagliardo A 2013: Forty years of olfactory navigation in birds. *J. Exp. Biol.* 216: 2165-2171.
- Gagliardo A, Ioaalé P, Fillannino C & Wikelski M 2011: Homing pigeons only navigate in air with intact environmental odours: a test of the olfactory activation hypothesis with GPS data loggers. *PLoS ONE* 6: e22385.
- Gagliardo A, Bried J, Lambardi P, Luschi P, Wikelski M & Bonadonna F 2013: Oceanic navigation in Cory's Shearwater: evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement. *J. Exp. Biol.* 216: 2798-2805.
- Ganzhorn JU & Paffrath D 1995: Patterns in air pollution as a model for the physical basis for olfactory navigation in pigeon homing. *J. Ornithol.* 136: 159-165.
- Graue LC 1963: The effect of phase shifts in the day-night cycle on pigeon homing at distances of less than one mile. *Ohio J. Science* 63: 214-217.
- Gwinner E 1996: Circadian and circannual programmes in avian migration. *J. Exp. Biol.* 199: 19-48.
- Gwinner E & Wiltschko W 1978: Endogenously controlled changes in migratory direction of the Garden Warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol.* 125: 267-273.
- Gwinner E & Wiltschko W 1980: Circannual changes in the migratory orientation of the Garden Warbler, *Sylvia borin*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 73-78.
- Hagstrum JT 2013: Atmospheric propagation modeling indicates homing pigeons use loft-specific infrasonic 'map' cues. *J. Exp. Biol.* 216: 687-699.
- Helbig AJ 1991a: Dusk orientation of migratory European robins, *Erithacus rubecula*: the role of sun-related directional information. *Anim. Behav.* 41: 313-322.
- Helbig AJ 1991b: Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross breeding experiment with SE- and SW-migrating Blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 9-12.
- Helbig, AJ 1992: Ontogenetic stability of inherited migratory directions in a nocturnal bird migrant: comparison between the first and second year of life. *Ethol. Ecol. Evol.* 4: 375-388.
- Henshaw I, Fransson T, Jakobsson S & Kullberg C 2010: Geomagnetic field affects spring migratory direction in a long distance migrant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 1317-1323.
- Hoffmann K 1954: Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung. *Z. Tierpsychol.* 11: 453-475.
- Holland RA, Thorup K, Gagliardo A, Bisson IA, Knech E, Mizrahi D & Wikelski M. 2009: Testing the role of sensory systems in the migratory heading of a songbird. *J. Exp. Biol.* 212: 4065-4071.
- Jorge PE, Marques AE & Phillips JB 2009: Activational rather than navigational effects of odors on homing of young pigeons. *Curr. Biol.* 19: 650-654.
- Jorge PE, Marques AE & Phillips JB 2010: Activational effects of odours on avian navigation. *Proc. R. Soc. B* 277: 45-49.
- Katz YB 1985: Sunset and the orientation of European Robins (*Erithacus rubecula*). *Anim. Behav.* 33: 825-828.
- Katz Y & Michelsons H 1978: Influence of direction altering of stellar or magnetic meridians on orientation of European Robins in circular cages in a planetarium (in Russian). In: Michelsons H, Blüm P & Baumaris J (Hrsg) *Orientazija Ptiz* (Orientation of Birds): 180-193. Zinatne, Riga.
- Keeton WT 1973: Release-site bias as a possible guide to the „map“ component in pigeon homing. *J. Comp. Physiol.* 86: 1-16.
- Keeton WT 1974: The orientational and navigational basis of homing in birds. *Adv. Study Behav* 8: 47-132.
- Keeton WT 1979: Avian orientation and navigation: a brief overview. *Brit. Birds* 72: 451-470.

- Keeton WT, Larkin TS & Windsor DM 1974: Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation. *J. Comp. Physiol.* 95: 95-103.
- Kiepenheuer J 1982: The effect of magnetic anomalies on the homing behavior of pigeons. In: Papi F & Wallraff HG (Hrsg) *Avian Navigation*: 120-128. Springer, Berlin.
- Kishkinev D, Chernetsov N, Pokhomov A, Heyers D & Mouritsen H 2015: Eurasian Reed Warblers compensate for virtual magnetic displacement. *Curr. Biol.* 25: R811-R826.
- Kowalski U 1994: Das Richtungsverhalten verfrachteter Brieftauben (*Columba livia*) im Orientierungskäfig. *J. Ornithol.* 135: 17-35.
- Kramer G 1949: Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel. In: Mayr E & Schüz E (Hrsg) *Ornithologie als biologische Wissenschaft*: 269-283. Heidelberg.
- Kramer G 1950: Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. *Naturwissenschaften* 37: 377-378.
- Kramer G 1953: Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindorientierung verwertet? *J. Ornithol.* 94: 201-219.
- Kramer G 1957: Experiments in bird orientation and their interpretation. *Ibis* 99: 196-227.
- Kramer G. & von Saint Paul U 1952: Heimkehrleistungen von Brieftauben ohne Richtungsdressur. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 16, Suppl.: 172-178.
- Lednor AJ & Walcott C 1984: The orientation of pigeons at gravity anomalies. *J. Exp. Biol.* 111: 259-263.
- Löhrl H 1959: Zur Frage des Zeitpunkts der Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). *J. Ornithol.* 100:132-140.
- Matthews GVT 1951: The experimental investigation of navigation in homing pigeons. *J. Exp. Biol.* 28: 508-536.
- Mazzotti M, Nacci L & Gagliardo A 1999: Homeward orientation of pigeons confined in a circular arena. *Behav. Proc.* 46: 217-225.
- Mead CJ & Harrison JD 1979: Sand Martin movements within Britain and Ireland. *Bird Study* 26: 73-86.
- Merkel FW, Fromme HG, Wiltschko W 1964: Nichtvisuelles Orientierungsvermögen bei nächtlich zugunruhigen Rotkehlchen. *Vogelwarte* 22:168-173.
- Mewaldt LR 1964: Effects of bird removal on a winter population of sparrows. *Bird Banding* 35: 184-202.
- Meyburg BU, Meyburg C, Bělka T, Šreibr O & Vrana J 2004: Migration, wintering and breeding of a Lesser Spotted Eagle (*Aquila pomarina*) from Slovakia tracked by satellite. *J. Ornithol.* 145: 1-7.
- Michalik A, Alert B, Engels S, Lefeldt N & Mouritsen H 2014: Star compass learning: how long does it take? *J. Ornithol.* 155: 225-234.
- Michener M & Walcott C 1967: Homing of single pigeons - analysis of tracks. *J. Exp. Biol.* 47: 99-31.
- Moore FR 1982: Sunset and the orientation of a nocturnal bird migrant: a mirror experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10:153-155.
- Muheim R, Phillips JB & Åkesson S 2006: Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds. *Science* 313: 837-839.
- Mukhin A, Kosarev V, Ktitirov P 2005: Nocturnal life of young songbirds well before migration. *Proc R Soc B* 272: 1535-1539.
- Munro U & Wiltschko R 1993: Clock-shift experiments with migratory Yellow-faced Honeyeaters, *Lichenostomus chrysops* (Meliphagidae), an Australian day migrating bird. *J. Exp. Biol.* 181: 233-244.
- Munro U, Wiltschko W & Ford H 1993: Changes in the migratory direction of Yellow-faced Honeyeaters, *Lichenostomus chrysops* (Meliphagidae), during autumn migration. *Emu* 93: 59-62.
- Nießner, C, Denzau S, Gross JC, Peich, L, Bischof HJ, Fleissner G, Wiltschko W & Wiltschko R 2011: Avian ultraviolet/violet cones identified as probable magnetoreceptors. *PLoS ONE* 6: 20091.
- Perdeck AC 1958: Two types of orientation in migrating *Sturmus vulgaris* and *Fringilla coelebs* as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46: 1-37.
- Perdeck AC 1974: An experiment on the orientation of juvenile starlings during spring migration. *Ardea* 62: 190-195.
- Perdeck AC 1983: An experiment on the orientation of juvenile starlings during spring migration: an addendum. *Ardea* 71: 255.
- Prinz K & Wiltschko W 1992: Migratory orientation of pied flycatchers: interaction of stellar and magnetic information during ontogeny. *Anim. Behav.* 44: 539-545.
- Phillips JB & Jorge PE 2014: Olfactory navigation: failure to attempt replication of critical experiments keep controversy alive. Reply to Wallraff. *Anim. Behav.* 90: e7-e9.
- Ritz T, Adem S & Schulten K 2000: A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophys. J.* 7: 707-718.
- Ritz T, Thalau P, Phillips JB, Wiltschko R & Wiltschko W 2004: Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature* 429: 177-180.
- Rodriguez-Tejero JD, Cordero-Tapia PJ & Nadal J 1984: Orientation initiale lors de la rentrée au nid du Puffin Centré (*Calonectris diomedea*) sous conditions de ciel clair et ciel couvert In: Proc d'acquisition Précoc, les Comm. Colloque Intern. d' Ethologie: 483-490. Bellaterra, Barcelona.
- Sandberg R & Pettersson J 1996: Magnetic orientation of Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*), a species breeding in the high arctic: passage migration through temperate-zone areas. *J. Exp. Biol.* 199: 1899-1905.
- Sandberg R, Petterson J & Alerstam T 1988: Shifted magnetic fields lead to deflected and axial orientation of migrating robins, *Erithacus rubecula*, at sunset. *Anim. Behav.* 36: 865-876.
- Sandberg R, Bäckman J, Moore FR & Lohmus M 2000: Magnetic information calibrates celestial cues during migration. *Anim. Behav.* 60: 453-462.
- Sargent TD 1962: A study of homing in Bank Swallows (*Riparia riparia*). *Auk* 79: 234-246.
- Sauer F 1957: Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*). *Z. Tierpsychol.* 14: 29-70.
- Schiffner I & Wiltschko R 2011: Temporal fluctuations of the geomagnetic field affect pigeons' entire homing flight. *J. Comp. Physiol. A* 197: 765-772.
- Schiffner I, Fuhrmann P & Wiltschko R 2011a: Tracking pigeons in a magnetic anomaly and in magnetically 'quiet' terrain. *Naturwissenschaften* 9: 575-581.
- Schiffner I, Pavcovic, T, Siegmund B & Wiltschko R 2011b. Strategies of young pigeons during 'map' learning. *J. Navig.* 64: 431-448.
- Schmaljohann H, Rautenberg T, Muheim R, Naef-Daenzer B & Bairlein F 2013: Response of free-flying songbirds to an experimental shift of the light polarization pattern around sunset. *J. Exp. Biol.* 216: 1381-1387.

- Schmidt-Koenig K 1958. Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Stundenperiodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindvermögens. *Z. Tierpsychol.* 15: 301-331.
- Schmidt-Koenig K 1961: Die Sonne als Kompaß im Heimorientierungssystem der Brieftauben. *Z. Tierpsychol.* 18: 221-244.
- Shumakov ME 1990: The development of orientation capabilities of young night-migrants under natural and experimental conditions. In: Viksne J & Vilks I (Hrsg) *Baltic Birds* 5: 146-149. Riga.
- Thorup K, Bisson IA, Bowlin MS, Holland RA, Wingfield JC, Ramenofsky M & Wikelski M 2007: Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in migratory songbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 10: 18115-18119.
- Thorup K, Ortvard TE, Rabøl J, Holland RA, Tøttrup AP & Wikelski, M. 2011: Juvenile songbirds compensate for displacement to oceanic islands during autumn migration. *PLoS ONE* 6: e17903.
- Viguier C 1882: Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. *Revue Philosophique de la France et de l'Étranger* 14: 1-36.
- von Saint Paul U 1954: Nachweis der Sonnenorientierung bei nächstlich ziehenden Vögeln. *Behaviour* 6: 1-7.
- von Saint Paul U 1956: Compass directional training of Western Meadow Larks (*Sturnella neglecta*). *Auk* 73: 203-210.
- Voss J, Keary N & Bischof HJ 2007: The use of the geomagnetic field for short-distance orientation in zebra finches. *Behaviour* 18: 1053-1957.
- Walcott C 1978: Anomalies in the Earth's magnetic field increase the scatter in pigeons' vanishing bearings. In: Schmidt-Koenig K & Keeton WT (Hrsg) *Animal Migration, Navigation and Homing*: 143-151. Springer. Berlin, Heidelberg.
- Walcott C 2005: Multi-modal orientation cues in homing pigeons. *Integr. Comp. Biol.* 45: 574-581.
- Walcott C & Green RP 1974: Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnet field. *Science* 184:180-182.
- Waldvogel JA 1987: Olfactory navigation in homing pigeons: are the current models atmospherically realistic? *Auk* 104: 369-379.
- Wallraff HG 1959: Örtlich und zeitlich bedingte Variabilität des Heimkehrverhaltens von Brieftauben. *Z. Tierpsychol.* 16: 513-544.
- Wallraff HG 1974: Das Navigationssystem der Vögel. Ein theoretischer Beitrag zur Analyse ungeklärter Orientierungsleistungen. Oldenbourg. München, Wien.
- Wallraff HG 2004: Avian olfactory navigation: its empirical foundation and conceptual state. *Anim. Behav.* 67: 189-204.
- Wallraff HG 2014: Do olfactory stimuli provide positional information for home-oriented avian navigation? *Anim. Behav.* 90: e1-e5.
- Wallraff HG, Kiepenheuer J, Neumann MF & Streng A 1995: Homing experiments with Starlings deprived of the sense of smell. *Condor* 97: 20-26.
- Weindler P, Wiltschko R & Wiltschko W 1996: Magnetic information affects the stellar orientation of young migrants. *Nature* 383: 158-160.
- Wikelski M, Arriero E, Gagliardo A, Holland RA, Huttunen MJ, Juvaste R, Mueller I, Tertitski G, Thorup K, Wild M, Alanko M, Bairlein F, Cherenkov A, Cameron A, Flatz R, Hannila J, Hüppop O, Kangasniemi M, Kranstauber B, Penttinen MJ, Safi K, Semashko V, Schmid H & Wistbacka R 2015: True navigation in migratory gulls requires intact olfactory nerves. *Scientific Reports* 5: 17061
- Wiltschko R 1992: Das Verhalten verfrachteter Vögel. *Vogelwarte* 36: 249-310.
- Wiltschko R & Wiltschko W 1981: The development of sun compass orientation in young homing pigeons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 135-141.
- Wiltschko R & Wiltschko W 1985: Pigeon homing: change in navigational strategy during ontogeny. *Anim. Behav.* 33: 583-590.
- Wiltschko R & Wiltschko W 1989: Pigeon homing: olfactory orientation - a paradox. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 163-173.
- Wiltschko R & Wiltschko W 1990: Zur Entwicklung der Sonnenkompaßorientierung bei jungen Brieftauben. *J. Ornithol.* 131: 1-19.
- Wiltschko R & Wiltschko W 1999: Celestial and magnetic cues in experimental conflict. In: Adams NJ & Slotow R (Hrsg) *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr. Durban*: 988-1004. Birdlife South Africa, Johannesburg.
- Wiltschko R. & Wiltschko W 2001. Clock-shift experiments with homing pigeons: A compromise between solar and magnetic information? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 393-400.
- Wiltschko R & Wiltschko W 2003: Avian navigation: from historical to modern concepts. *Anim. Behav.* 65: 257-272.
- Wiltschko R & Wiltschko W 2014: Sensing magnetic directions in birds: radical pair processes involving cryptochrome. *Biosensors* 4: 221-242.
- Wiltschko R & Wiltschko W 2015: Avian navigation: a combination of innate and learned mechanisms. *Adv. Study Behav.* 47: 229-310.
- Wiltschko R, Nohr D & Wiltschko W 1981: Pigeons with a deficient sun compass use the magnetic compass. *Science* 214: 343-345.
- Wiltschko R, Kumpfmüller R, Muth R & Wiltschko W 1994: Pigeon homing: The effect of clock-shift is often smaller than predicted. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 63-73.
- Wiltschko R, Munro U, Ford H & Wiltschko W 1999: After-effects of exposure to conflicting cues celestial and magnetic cues at sunset in migratory Silvereyes *Zosterops l. lateralis*. *J. Avian Biol.* 30: 56-62.
- Wiltschko R, Walker M & Wiltschko W 2000: Sun-compass orientation in homing pigeons: compensation for different rates of change in azimuth? *J. Exp. Biol.* 203: 889-894.
- Wiltschko R, Munro U, Ford H & Wiltschko W 2008: Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds. *J. Ornithol.* 149: 607-614.
- Wiltschko R, Schiffner I, Fuhrmann P & Wiltschko W 2010: The role of the magnetite-based receptors in the beak in pigeon homing. *Curr. Biol.* 20: 1534-1538.
- Wiltschko W 1968: Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Z. Tierpsychol.* 25: 536-558.
- Wiltschko W 1974: Der Magnetkompaß der Gartengräsmücke (*Sylvia borin*). *J. Ornithol.* 115: 1-7.
- Wiltschko W & Gwinner E 1974: Evidence for an innate magnetic compass in Garden Warblers. *Naturwissenschaften* 61: 406.
- Wiltschko W & Wiltschko R 1972: The magnetic compass of European robins. *Science* 176: 62-64.

- Wiltschko W & Wiltschko R 1975a: The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. I. Autumn experiments with European warblers (Gen. *Sylvia*). *Z. Tierpsychol.* 37: 337-355.
- Wiltschko W & Wiltschko R 1975b: The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. II. Spring experiments with European robins (*Erithacus rubecula*). *Z. Tierpsychol.* 39: 265-282.
- Wiltschko W & Wiltschko R 1976: Interrelation of magnetic compass and star orientation on night-migrating birds. *J. Comp. Physiol.* 109: 91-99.
- Wiltschko W. & Wiltschko R 1992: Migratory orientation: magnetic compass orientation of Garden Warblers (*Sylvia borin*) after a simulated crossing of the magnetic equator. *Ethology* 91: 70-74.
- Wiltschko W, Wiltschko R & Keeton WT 1976: Effects of a "permanent" clock-shift on the orientation of young homing pigeons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 229-243.
- Wiltschko W, Wiltschko R, Keeton WT & Madden R 1983: Growing up in an altered magnetic field affects the initial orientation of young homing pigeons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 135-142.
- Wiltschko W, Wiltschko R. & Keeton WT 1984: The effect of a "permanent" clock-shift on the orientation of experienced homing pigeons. I. Experiments in Ithaca, New York. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 263-272.
- Wiltschko W, Wiltschko R, Munro U & Ford H 1998: Magnetic versus celestial cues: cue-conflict experiments with migrating Silvereyes at dusk. *J. Comp. Physiol. A* 182: 521-529.
- Wiltschko W, Balda RP, Jähnel M. & Wiltschko R 1999: Sun compass orientation in seed-caching corvids: its role in spatial memory. *Anim. Cogn.* 2: 215-221.
- Wiltschko W, Gesson M & Wiltschko R 2001: Magnetic compass orientation of European Robins under 565 nm Green light. *Naturwissenschaften* 88: 387-390.
- Wiltschko W, Stapput K, Thalau P & Wiltschko R 2006: Avian magnetic compass: fast adjustment to intensities outside the normal functional window. *Naturwissenschaften* 93: 300-304.
- Winklhofer M, Dylida E, Thalau P, Wiltschko W. & Wiltschko R 2013: Avian magnetic compass can be tuned to anomalously low magnetic intensities. *Proc. R. Soc. B* 280: 20130850.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [55_2017](#)

Autor(en)/Author(s): Wiltshko Roswitha, Wiltshko Wolfgang

Artikel/Article: [Das Navigationssystem der Vögel 29-51](#)