

Das Karte-Kompass-Prinzip und die Kompassmechanismen

Das Navigationssystem der Vögel – Teil 1

ROSWITHA UND WOLFGANG WILTSCHKO

Vögel sind aufgrund ihrer Flugfähigkeit sehr mobil, und daher ist ihr Aktionsraum in der Regel viel ausgedehnter als der von gleichgroßen Tiere, die sich laufend oder kriechend fortbewegen. Um sich in diesem großen Gebiet möglichst kraftsparend und effizient zu bewegen – etwa um eine bestimmte Futterquelle, eine Wasserstelle, einen Ruheplatz usw. aufzusuchen – haben Vögel ein komplexes Navigationssystem entwickelt, das sich aus angeborenen und erlernten Komponenten zusammensetzt. Es ist dadurch jeweils ideal an die Umgebung angepasst, in der sie sich orientieren müssen, und erlaubt ihnen flexible Orientierung in einem großen Bereich. Auch ermöglicht es vielen von ihnen, Gebiete zu nutzen, die nur zeitweilig gute Lebensbedingungen bieten, und anschließend wieder andere Regionen aufzusuchen – das Leben der Zugvögel mit sich jahreszeitlich ändernden Heimatgebieten.

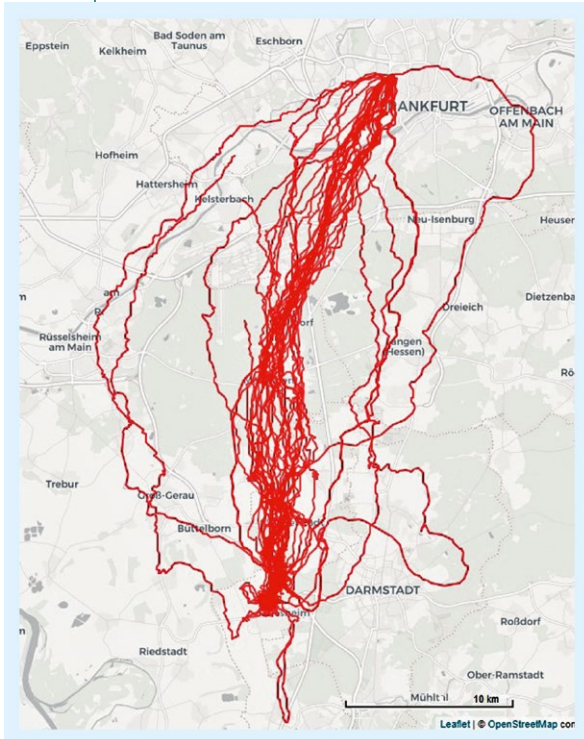


ABB. 1 Ein „Pfeilstorch.“ Ein Storch kehrte im Frühjahr mit einem Pfeil im Körper zurück, der, wie die Ethnologen herausfanden, afrikanischer Herkunft war (aus [1]).

Es ist schon lange bekannt, dass Vogelarten wie Tauben, wenn sie an einen fremden Ort verfrachtet werden, zu ihrem Heimatort zurückkehren. So hatte man bereits im alten Ägypten und Griechenland Abkömmlinge der Felsentaube (*Columba livia*) zum Haustier gemacht und setzte sie zur Nachrichtenübermittlung ein. Aber auch andere Vögel – z. B. verschiedene Seevögel, Stare, Schwalben und sogar Sperlinge – kehren nach Verfrachtung heim. Die Leistungen der Zugvögel beim Zug zu ihren entfernten Winterquartieren sind noch nicht so lange bekannt. Man wusste zwar, dass viele Vogelarten sich nur im Sommer

bei uns in Europa aufhalten, und erste Hinweise auf afrikanische Winterquartiere ergaben sich aus Berichten von Reisenden und als verletzte Störche Pfeile mitbrachten (Abbildung 1), die nicht aus Europa stammten. Das gewaltige Ausmaß der Zugbewegungen wurde jedoch erst bekannt, als gegen Ende des 19. Jahrhunderts die Vogelberingung einsetzte; die Wiederfunde zeigten grob die Zugrouten und die Winterquartiere der verschiedenen Arten auf. Auch wurde deutlich, dass viele Vögel im Frühjahr in das gleiche Gebiet zurückkehrten, das sie im Herbst verlassen hatten, und oft Jahr für Jahr am selben Ort brüteten.

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 159 erklärt.

ABB. 2 | FLUGWEGE HEIMKEHRENDER BRIEFTAUBEN


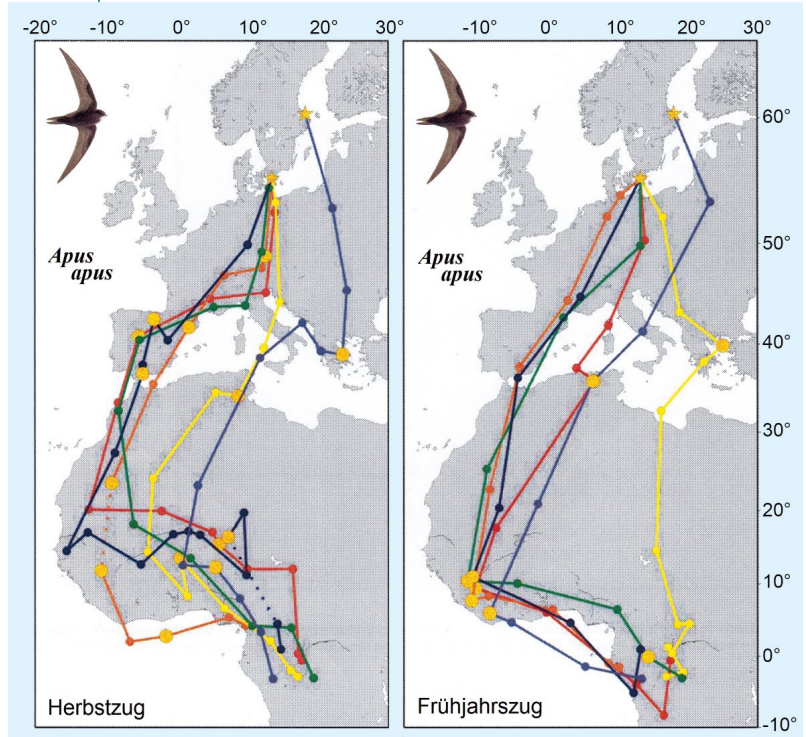
Tauben wurden an einem Ort 28,9 km südlich von ihrem Schlag in Frankfurt aufgelassen. Ihre Flugrouten wurden mit einem GPS-Flugschreiber (s. Kasten „Aufzeichnung von Flugwegen“) mit einem Fix pro Sekunde aufgezeichnet. Die meisten Tauben kehrten auf mehr oder weniger direktem Weg heim; einige wählten dagegen individuelle Routen.

Aber auch ein bewährtes Winterquartier wird von vielen Arten wiederholt aufgesucht [1].

Seit dann gegen Ende des 20. Jahrhunderts Methoden entwickelt wurden, die Flugwege einzelner Individuen aufzuzeichnen (Kasten „Aufzeichnung von Flugwegen“), bekamen wir ein realistischeres Bild von den gewählten Wegen, die in der Regel eine große Individualität aufzeigen: Selbst Vögel mit gleichem Start- und Zielort wählen oft unterschiedliche Routen. Dies zeigt zum Beispiel die Dokumentation der Heimwege von Tauben, die nach Süden verfrachtet und dort einzeln aufgelassen, zu ihrem Schlag nach Frankfurt am Main zurückflogen (Abbildung 2). Das Gleiche gilt für die Zugrouten von schwedischen Mauerseglern in ihr Überwinterungsgebiet in Zentralafrika und zurück (Abbildung 3) [2]. Verschiedene Individuen wählen unterschiedliche Routen, und ihre Routen können im Herbst und im Frühjahr sehr ähnlich sein, aber sich auch deutlich unterscheiden.

Das Karte-Kompass-Modell

Wie es die Vögel schaffen, nach Verfrachtung an einen fremden Ort an ihren Heimatort zurückzukehren und

ABB. 3 | ROUTEN SCHWEDISCHER MAUERSEGLER (APUS APUS) INS AFRIKANISCHE WINTERQUARTIER UND ZURÜCK


Die Flugrouten wurden mit Geolokatoren (s. Kasten „Aufzeichnung von Flugwegen“) aufgezeichnet. Die unterschiedlichen Farben stellen die Flugwege verschiedener Individuen dar; gestrichelt verbinden sie Punkte vor und nach den herbstlichen Tag- und Nachtgleichen, wenn die Ortsangaben sehr ungenau werden. Viele Segler benutzen im Frühjahr ähnliche Routen wie im Herbst, z. B. das Individuum, dessen Wege orange eingezeichnet sind, während andere verschiedene Routen wählten, wie z. B. derjenige, dessen Routen gelb eingezeichnet sind – er flog im Frühjahr wesentlich weiter östlich als im Herbst (nach [2]).

nach Wanderung von mehreren 1000 km ihren Zielort zu finden, war lange unbekannt. Erste Versuche in den 20er Jahren des 20. Jahrhundert zeigten nur, dass Brieftauben, die man auf Umwegen verfrachtet hatte, auf direktem Wege heimkehrten [3]. Die eigentliche Erforschung des Navigationssystems der Vögel begann jedoch erst nach 1950, denn damals wurden zwei Phänomene beschrieben, die

IN KÜRZE

- Navigation bei Vögeln ist ein **Zwei-Schritt-Prozess**: Zunächst wird der Kurs zum Ziel als Kompassrichtung bestimmt, dann wird er mit Hilfe eines Kompassmechanismus aufgesucht und in eine Flugrichtung umgewandelt.
- Vögel verfügen über einen **angeborenen Magnetkompass**, der auf direkter Wahrnehmung des Magnetfelds beruht, sowie über einen **erlernten Sonnenkompass** und – bisher nur bei nächtlich ziehenden Zugvögeln nachgewiesen – einen **Sternkompass**.
- Auf widersprüchliche Informationen der verschiedenen Kompassmechanismen reagieren die Vögel, indem sie die astronomischen Systeme wieder mit dem Magnetfeld in Einklang bringen, so dass alle Kompassmechanismen die **gleiche Richtungsinformation geben**.

in der Folgezeit als Grundlage für entsprechende Studien dienten: Kramer [4] beschrieb, dass Zugvögel auch in Gefangenschaft zur Zugzeit in Käfigen ihre ► Aktivität in die Zugrichtung konzentrieren, und der Engländer Matthews [5] stellte fest, dass verfrachtete Brieftauben beim Freilassen in der Regel in Richtungen abflogen, die in etwa mit ihrer Heimrichtung übereinstimmten. Dies gilt auch für andere verfrachtete Vögel.

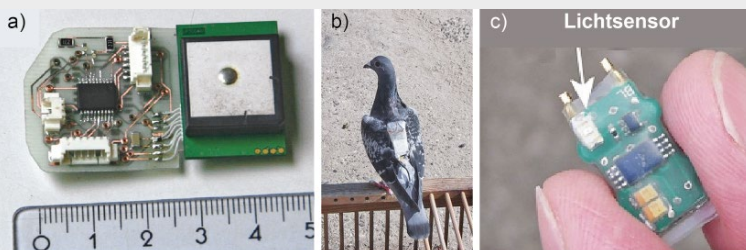
Die bald folgende Entdeckung des Sonnenkompass (siehe unten) veranlasste Kramer [6], das sogenannte „Karte-Kompass-Prinzip“ vorzuschlagen. Es beschreibt die Navigationsvorgänge bei Vögeln als ein Zwei-Schritt-Ver-

fahren: In einem ersten Schritt, dem *Karten-Schritt*, wird der Kompasskurs zum Ziel bestimmt, im zweiten Schritt, dem *Kompass-Schritt*, wird dann dieser Kurs mit Hilfe eines Kompass als Flugrichtung eingeschlagen. Kramer hatte das Karte-Kompass-Prinzip zunächst für das Heimkehren von Brieftauben formuliert, wobei er für den Kompass-Schritt den Sonnenkompass annahm, den einzigen damals bekannten Kompassmechanismus. Der Mechanismus, mit dessen Hilfe die Vögel den Heimkurs bestimmen, war noch unbekannt und blieb offen. Das Karte-Kompass-Prinzip lässt sich allerdings verallgemeinern und auf andere Orientierungsaufgaben übertragen, auch auf die Navigation beim Vogelzug. Heute kennen wir neben dem Sonnenkompass weitere Kompassmechanismen, und auch die Mechanismen zur Bestimmung des Kurswinkels zum Ziel sind in groben Zügen bekannt, wenn auch hier noch viele Fragen offen sind. Wir wollen die verschiedenen Orientierungsmechanismen im Folgenden vorstellen, beginnend mit den Kompassmechanismen (siehe auch Kasten „Brieftauben als Versuchstiere“).

AUFZEICHNUNG VON FLUGWEGEN

Seit den 80er Jahren des 20. Jahrhunderts sind mehrere Methoden zur Aufzeichnung von Flugwegen entwickelt worden [20]. Die Geräte für die Satellitentelemetrie waren anfangs recht schwer, wurden aber laufend kleiner und leichter. Eine heute verbreitete Methode nutzt das GPS (global positioning system), bei dem Vögeln ein kleiner GPS-Empfänger auf dem Rücken positioniert wird, der in bestimmten Zeitintervallen die Satelliten abfragt und so die geografische Position bestimmt (Fix). Mit Flugschreibern von etwa 25 g (Abbildung) können die Routen von verfrachteten Brieftauben vom Ort ihrer Auffassung zum Schlag aufgezeichnet werden: Das Gerät wird mit einer Batterie betrieben und gibt die Fixes in einen Speicher ein; es wird der Taube nach ihrer Heimkehr abgenommen und die gespeicherten Daten ausgelesen. Bei Zugvögeln, die ja erheblich längere Strecken fliegen, sind Geräte für Satellitentelemetrie bisher nur bei größeren Vögeln wie Greifvögeln, Störchen, aber auch Kuckucken eingesetzt worden. Hier wurden als Stromquelle auch Sonnenkollektoren benutzt. Die Rate der Ortsbestimmungen ist erheblich geringer, und die Geräte sind meist mit einem Sender versehen, der die Daten in bestimmten Abständen an einen Satelliten übermittelt, der sie dann zugänglich macht.

Eine andere Methode, Flugwege aufzuzeichnen, sind die Geolokatoren. Diese Geräte sind mit einer Datumsanzeige und einer sehr präzise gehenden Uhr ausgestattet und messen die Tageslänge, deren Beginn und Ende gespeichert wird. Aus dem Datum und der Dauer der Tageslänge lässt sich auf die geografische Breite schließen, aus der Mitte der Tageslänge auf die geografische Länge. Die Geolokatoren sind erheblich kleiner als die GPS-Geräte (Abbildung) und können auch von kleineren Vögeln getragen werden, wie z. B. Mauerseglern (siehe Abbildung 3). Ein gewisser Nachteil ist allerdings, dass man den Vogel wieder fangen muss, um die Daten auszulesen. Auch wird die Ortsbestimmung zu Zeit der Tag- und Nachtgleichen im März und September, wenn die Tage überall 12 Stunden lang sind, für einige Tage ziemlich ungenau bis unmöglich. Die Technik zum Aufzeichnen von Flugwegen wird laufend weiter verfeinert, und man kann auf die zukünftigen Ergebnisse gespannt sein.



a) GPS-Flugschreiber für Tauben: Empfänger mit Patch-Antenne; Gesamtgewicht mit Batterie und Verpackung etwa 30 g. b) Taube, die den verpackten Flugschreiber auf dem Rücken trägt. c) Geolokator: Er wiegt weniger als 1 g und kann auch von kleineren Vögeln wie Mauerseglern und Singvögeln getragen werden. Fotos: a–b) I. Schiffner, c) F. Bairlein.

Bekannte Kompassmechanismen

Ein Kompass zeigt unabhängig vom Ort Richtungen an. Bei Vögeln sind drei Kompassmechanismen bekannt, nämlich der *Magnetkompass*, der dem Magnetfeld der Erde Richtungsinformation entnimmt, und die beiden astronomischen Mechanismen: der *Sonnenkompass*, der aus dem Sonnenstand Richtungen bestimmt, und der *Sternkompass*, der Richtungen aus den Sternen ableitet. Während der Magnetkompass jederzeit zur Verfügung steht, sind die astronomischen Kompassmechanismen an die jewei-

BRIEFTAUBEN ALS VERSUCHSTIERE

Viele der hier beschriebenen Erkenntnisse wurden in Versuchen mit Brieftauben gewonnen – einem Vogel, den die Menschen seit Jahrtausenden als Haustier halten. Brieftauben werden gern zu Orientierungsversuchen benutzt wegen ihrer leichten Verfügbarkeit, weil sie die Behandlung durch Menschen gewöhnt sind und weil ihre Heimkehr zuverlässig festgestellt werden kann. Es stellt sich die Frage, ob man die an Brieftauben gewonnenen Befunde auf wildlebende Vögel übertragen kann. Wir gehen davon aus, dass Brieftauben durchaus ein gutes Modell für die Navigation bei Vögeln allgemein darstellen, denn die Domestikation dürfte sich wenig auf das Orientierungsverhalten ausgewirkt haben. Die Anforderungen an das Navigationsvermögen sind eher gering, denn die Tauben werden in der Regel im Schwarm aufgelassen, und die Selektion durch Taubenzüchter begünstigt schnelles Fliegen und das Überspringen von anderen. Zudem zeigen wildlebende Vögel in entsprechenden Versuchen das gleiche Verhalten: Auch Uferschwalben, Sturmtaucher und andere verfrachtete Vögel fliegen meist in Heimrichtung ab und weisen an manchen Orten die gleiche Abweichung von der Heimrichtung wie Brieftauben auf (siehe Abbildung 11 im Teil 2). Letzteres spricht dafür, dass sie auf die gleiche Weise vorgehen.

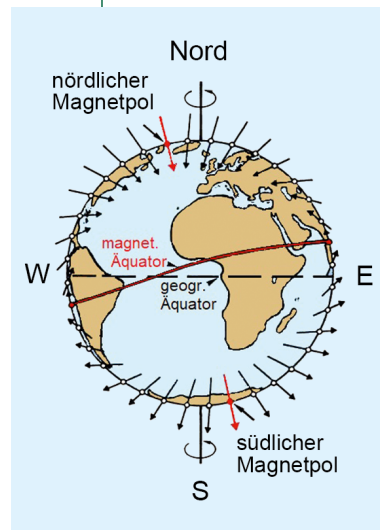
lige Tageszeit gebunden; außerdem können sie bei dichter Bewölkung, wenn die Sonne oder die Sterne nicht sichtbar sind, nicht benutzt werden.

Der Magnetkompass

Die Erde ist von einem Magnetfeld umgeben. Die Feldlinien verlassen die Erde am südlichen Pol, laufen um die Erde herum und treten am nördlichen Pol wieder ein (Abbildung 4). Die Neigung der Feldlinien gegenüber der Horizontalen, die *Inklination*, ändert sich dabei stetig. Wo die Feldlinien horizontal verlaufen, ergibt sich der magnetischen Äquator. Die Feldstärke des Erdmagnetfelds ist an den Polen am stärksten und nimmt zum Äquator hin kontinuierlich ab (Kasten „Magnetfelder“).

Vögel können das Erdmagnetfeld zum Richtungsfinden benutzen. Ihr Magnetkompass wurde 1965 zunächst bei Zugvögeln nachgewiesen: So richteten sich Rotkehlchen (*Eritibacus rubecula*) während der Zugzeit in runden Käfigen (Abbildung 5a) bevorzugt in ihrer Zugrichtung aus und streben im Herbst in südliche, im Frühjahr in nördliche Richtungen. Wenn die Nordrichtung des lokalen Magnet-

ABB. 4 | DAS MAGNETFELD DER ERDE



Die magnetischen Pole sind durch rote Pfeile symbolisiert, der magnetische Äquator durch eine rote Linie. Die Pfeile entsprechen den magnetischen Feldlinien, ihr Schnittwinkel mit der Erdoberfläche stellt die Neigung der Feldlinien am jeweiligen Ort, die lokale Inklination, dar. Die Länge der Pfeile entspricht der jeweiligen Feldstärke; sie nimmt von den magnetischen Polen zum magnetischen Äquator hin ab (siehe Kasten „Magnetfelder“).

felds mit Hilfe von Spulen (Kasten „Magnetfelder“) bei konstanter Feldstärke und Inklination gedreht wird, ändern die Vögel ihre Richtung entsprechend (Abbildung 5b, c) [7].

Inzwischen ist ein Magnetkompass bei mehr als 20 Vogelarten aus verschiedenen Ordnungen nachgewiesen. Die meisten Arten sind Zugvögel, was vor allem daher kommt, dass bei ihnen die spontanen Richtungstendenzen während der Zugzeit eine sehr gute Grundlage bieten, das Orientierungsverhalten zu untersuchen. Aber der Magnetkompass ist keineswegs auf Zugvögel beschränkt. Bei nicht-ziehenden Arten, wie z. B. der Brieftaube (*Columba livia domestica*), dem Haushuhn (*Gallus gallus domesticus*) und dem Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*), einer australischen Prachtfinkenart, konnte man durch Richtungsdressur zeigen, dass auch sie einen Magnetkompass besitzen. Wir gehen heute davon aus, dass dieser bei Vögeln allgemein verbreitet ist.

Die weitere Analyse des Magnetkompass der Vögel – meist an Rotkehlchen durchgeführt – zeigte, dass er ganz anders funktioniert als unser

MAGNETFELDER

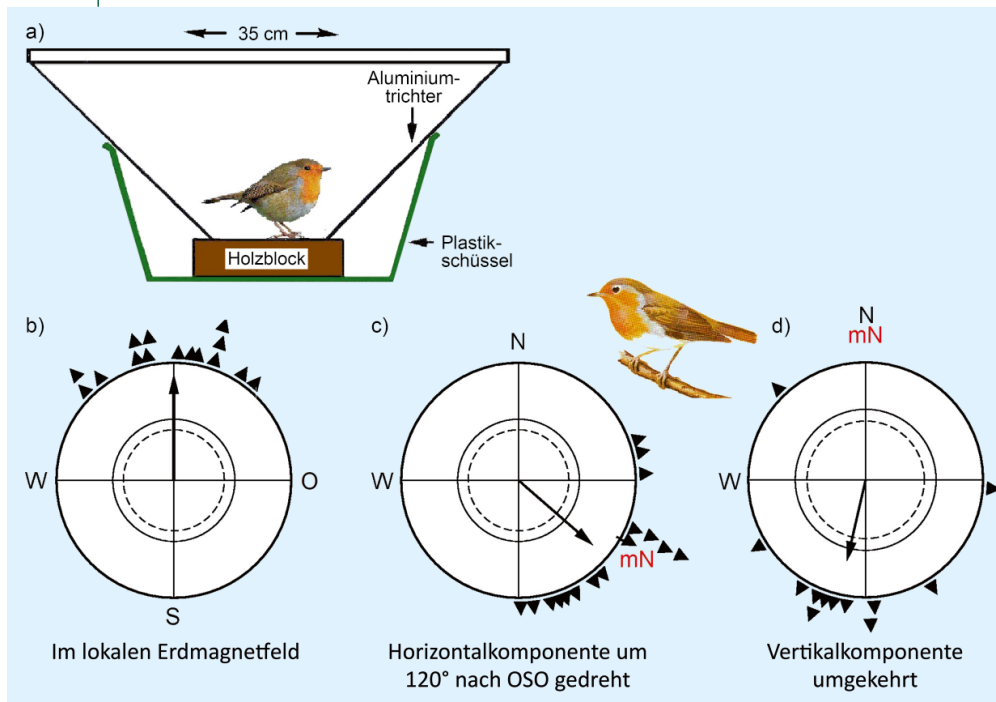
Das Erdmagnetfeld wird größtenteils von der Erde selbst erzeugt. Die beiden magnetischen Pole liegen in der Nähe der Rotationspole, sind aber nicht mit diesen identisch. Die Feldlinien verlassen die Erde am südlichen Pol (einem physikalischen Nordpol), laufen um die Erde herum und treten am nördlichen Pol wieder ein. Die Neigung der Feldlinie gegenüber der Horizontalen wird als Inklination bezeichnet. Sie ist am südlichen magnetischen Pol -90° , am magnetischen Äquator 0° – hier verlaufen die Feldlinien horizontal, parallel zur Erdoberfläche – und am nördlichen magnetischen Pol $+90^\circ$ (Abbildung 4). Die Abweichung der magnetischen Nordrichtung von der wahren (geografischen) Nordrichtung ist die Deklination oder Missweisung. Die Feldstärke (Intensität) des Erdmagnetfelds ist an den Polen mit etwa $60 \mu\text{T}$ (microTesla) am stärksten und nimmt zum Äquator hin ab (durch die Länge der Pfeile in Abbildung 4 symbolisiert); an der Ostküste Südamerikas erreicht sie mit etwa $23 \mu\text{T}$ ein Minimum. In Frankfurt am Main ($50^\circ 08' \text{N}$, $8^\circ 40' \text{E}$) betragen die entsprechenden Werte zur Zeit $+65^\circ$ Inklination bei einer Feldstärke von $47 \mu\text{T}$, die Missweisung etwa 2° Ost.

Das regelmäßige Magnetfeld wird von räumlichen und zeitlichen Unregelmäßigkeiten überlagert. Die räumlichen Anomalien entstehen durch Vulkanismus, Ablagerungen von mag-

netischem Gestein, Erzen usw. im Boden, die zeitlichen Schwankungen durch elektromagnetische Strahlung von der Sonne auf die sonnenzugewandte Seite der Erde. Letztere fallen in den mittleren Breiten meist in Größenordnungen von bis zu etwa 50 nT (nanoTesla); Sonnenfleckenaktivitäten und Eruptionen auf der Sonne führen zu magnetischen Stürmen, die stärkere Schwankungen mit sich bringen [21]. Dazu kommen langfristige stetige Änderungen des Erdmagnetfelds: Diese Säkularvariation bedingt eine allmähliche Änderung der Feldstärke, Inklination und Deklination. Dazu kommen Umpolungen des Magnetfelds; die letzte fand vermutlich vor etwa 730 000 Jahren statt.

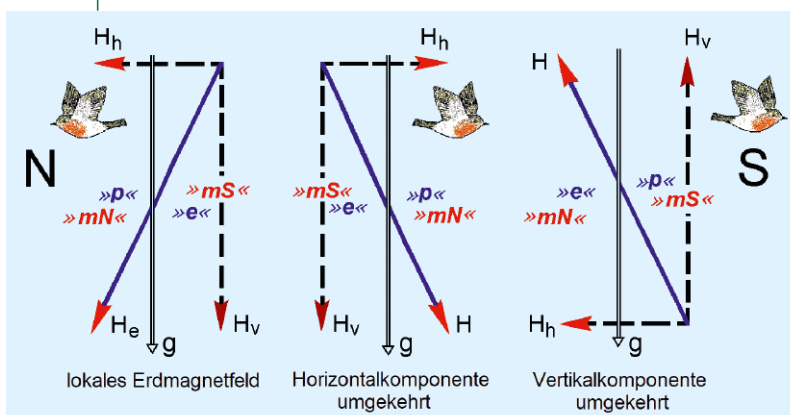
Um Vögel in einem geänderten Magnetfeld zu testen, muss mit Hilfe eines Spulensystems [22] ein künstliches Magnetfeld erzeugt werden, das sich dann zum lokalen Erdmagnetfeld addiert. Bei entsprechender Ausrichtung der Spulennachse kann man so das gewünschte Testfeld herstellen. Um den Vögeln magnetische Richtungsinformation zu entziehen, genügt es, die Horizontalkomponente des Erdmagnetfelds mit einem in Gegenrichtung gerichteten gleichstarken Feld zu kompensieren. Das resultierende Feld ist dann senkrecht nach unten (auf der Südhalbkugel nach oben) gerichtet und gibt so keine Richtungsinformation mehr.

ABB. 5 | MAGNETKOMPASS UND SEINE FUNKTION ALS „INKLINATIONSKOMPASS“



a) Trichterförmiger Testkäfig zum Erfassen der Richtungstendenz; der Aluminiumtrichter ist mit Thermopapier ausgelegt, auf dem die Vögel Spuren hinterlassen, b–d) Rotkehlchen wurden während des Frühjahrszuges in drei magnetischen Bedingungen getestet: b) als Kontrollen im lokalen Erdmagnetfeld, c) in einem Feld, dessen Horizontalkomponente gedreht war, während Feldstärke und Inklination gleich blieben, und d) in einem Feld, bei dem die Vertikalkomponente umgekehrt war, während Nordrichtung und Feldstärke gleich blieben (s. auch Abbildung 6). Die Reaktion der Vögel im Vergleich zu der im Erdmagnetfeld zeigt, dass sie ihre Aktivität nach der Richtung des Magnetfelds ausrichten und die Polarität des Magnetfelds nicht wahrnehmen ([nach [7]). Die Dreiecke stellen den Mittelwert aus jeweils 3 Versuchen pro Vogel dar, der innere Pfeil gibt jeweils die mittleren Vektoren an (siehe Kästen „Kreisverteilungen“).

ABB. 6 | SCHEMA INKLINATIONSKOMPASS DER VÖGEL



Querschnitt durch das Magnetfeld, von Westen aus gesehen. N, S, geografisch Nord und Süd. Der blaue Pfeil symbolisiert den Verlauf der Feldlinien (H_e im Erdmagnetfeld, H in den beiden Testfeldern), H_h , H_v , Horizontal- und Vertikal-komponenten der Felder. Die roten Pfeilspitzen zeigen die Polarität; g , Richtung der Schwerkraft. $\gg mN \ll$, $\gg mS \ll$, magnetisch Nord und Süd, Richtungsangaben, die auf der Polarität beruhen; $\gg p \ll$, $\gg e \ll$, polwärts und äquatorwärts, Richtungsangaben des Inklinationskompass, die auf der Neigung der Feldlinien beruhen. Der Vogel gibt jeweils die Richtung an, in der die Vögel ihre Frühjahrszugrichtung suchen (nach [8]).

technischer Kompass. Drei Eigenschaften waren recht überraschend:

(1) Inklinationskompass

Der Magnetkompass der Vögel ist ein sogenannter Inklinationskompass. Vögel können die Polarität des Magnetfelds offensichtlich nicht wahrnehmen, sondern sie orientieren sich am axialen Verlauf der Feldlinien und deren Neigung im Raum. Wird die Vertikalkomponente des Magnetfelds umgekehrt, so kehren auch die Vögel ihre Richtung um (Abbildungen 5b, d), obgleich die Nordrichtung erhalten bleibt und unser technischer Kompass keine andere Richtung anzeigt. Der Verlauf der Feldlinien hat sich jedoch geändert, denn sie weisen jetzt nach oben (Abbildung 6); sie entsprechen damit einem Feld der Südhalbkugel (siehe Abbildung 4). Die Vögel unterscheiden also nicht, wie wir aufgrund der Polarität, zwischen „magnetisch Nord“ und „magnetisch Süd“, sondern zwischen „polwärts“, wo die Feldlinien nach unten geneigt sind, und „äquatorwärts“, wo sie nach oben zeigen [8].

Ein Inklinationskompass ist bisher bei allen daraufhin untersuchten Vogelarten nachgewiesen worden, sogar bei Brieftauben in Verfrachtungsversuchen: Die Tauben trugen

dafür eine kleine batteriebetriebene Spule um den Kopf (Abbildung 7a). Wenn der Strom so gepolt war, dass die Vertikalkomponente des Magnetfelds nach oben wies (N aufwärts), kehrten die Tauben unter bedecktem Himmel ihre Abflugrichtung um (Abbildung 7c) [9].

Am magnetischen Äquator, wo die Feldlinien waagrecht verlaufen, wird der Magnetkompass zweideutig, und Zugvögel, die über den magnetischen Äquator ziehen wie z. B. die Gartengrasmücke (*Sylvia borin*), müssen ihre Zugrichtung dort von „äquatorwärts“ in „polwärts“ ändern, um weiter nach Süden zu ziehen, im Frühjahr auf dem Rückzug entsprechend andersherum. Versuche haben gezeigt, dass der Aufenthalt in einem horizontalen Magnetfeld selbst als Auslöser für diese „Richtungsänderung“ wirkt [8]. Die Umpolungen des Erdmagnetfelds, die in der Erdgeschichte mehrfach stattfanden, beeinträchtigten den Inklinationskompass dagegen nicht.

(2) Biologisches Fenster

Der Magnetkompass der Vögel funktioniert nur in einem biologischen Fenster um die Stärke des lokalen Erdmagnetfelds. Feldstärkenänderungen von etwa 25 Prozent

nach unten und nach oben führen zunächst zu Desorientierung. Allerdings ist dieses biologische Fenster flexibel: Rotkehlchen, die für eine Weile in Feldern außerhalb des biologischen Fensters gehalten wurden, konnten sich dann auch in den entsprechenden schwächeren oder stärkeren Feldern orientieren [8]. Dabei handelt es sich nicht um eine Verschiebung oder Erweiterung des biologischen Fensters, denn die Vögel, die an Feldstärken dreimal so stark wie das Erdmagnetfeld gewöhnt waren, konnten sich weiterhin im lokalen Erdmagnetfeld orientieren, aber nicht bei dazwischenliegenden Feldstärken. Es scheint, als ob der Aufenthalt in einer Feldstärke außerhalb des biologischen Fensters dort ein neues Fenster induziert. Diese Flexibilität des biologischen Fensters kommt den Zugvögeln zugute: Auf ihrem langen Flug nach Süden erreichen sie Gebiete mit niedrigeren Feldstärken und können sich langsam an die dortigen Verhältnisse gewöhnen. Ein biologisches Fenster ist erst bei wenigen Vogelarten untersucht und nachgewiesen worden, allerdings bei so verschiedenen Entwicklungslinien wie Singvögeln und Haushühnern, so dass wir annehmen, dass es eine allgemeine Eigenschaft des Magnetkompasses der Vögel darstellt [8].

(3) Lichtabhängigkeit

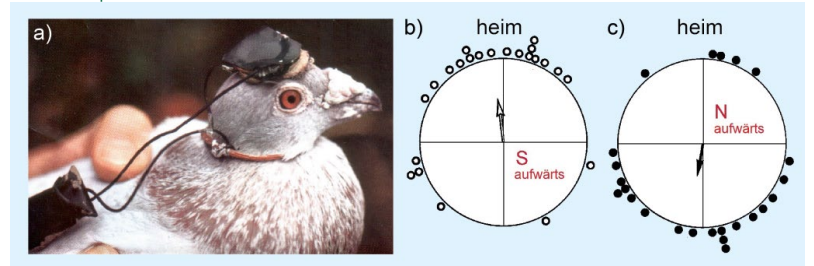
Der Inklinationskompass der Vögel funktioniert nur bei Licht aus dem kurzwelligen Bereich, von etwa 370 nm (ultraviolett) bis etwa 565 nm (grün). Die Lichtmenge, die dabei benötigt wird, ist jedoch sehr gering und dürfte auch bei nicht völlig bedeckten Nächten vorhanden sein. Auch diese Eigenschaft ist bei verschiedenen Vogelarten nachgewiesen [8].

Diese Charakteristiken des Magnetkompass leiten sich aus dem speziellen Wahrnehmungsmechanismus ab. Man nimmt an, dass Vögel das Magnetfeld über ► spin-chemische Prozesse in lichtempfindlichen Makromolekülen (Cryptochromen) wahrnehmen, die im Auge lokalisiert sind. Dies würde zu einem Aktionsmuster auf der Netzhaut führen, das zentralsymmetrisch zur Achse der Feldlinien entsteht und so den Vögeln Richtungen angibt [10]. Dieses Modell wird durch zahlreiche Versuche mit verschiedenen Arten unterstützt [11]. Da z. B. Hühner und Singvögel, deren Entwicklungslinien Galloanseres und Neoaves sich bereits vor mehr als 90 Millionen Jahren in der Kreidezeit getrennt haben, den gleichen Typ Magnetkompass besitzen, gehen wir davon aus, dass dieser bereits bei den Ahnen der Vögel entwickelt wurde und dass alle Vögel auf die gleiche Weise Richtungen aus dem Erdmagnetfeld ableiten können. Allerdings gibt es Hinweise, dass andere Wirbeltiere das Magnetfeld auf andere Weise wahrnehmen [11].

Der Sonnenkompass

Den ersten Hinweis auf die Rolle der Sonne bei der Orientierung der Vögel gab der Spiegelversuch, den Kramer 1950 durchführte [12]: Ein Star (*Sturnus vulgaris*) hielt

ABB. 7 | NACHWEIS DES INKLINATIONSKOMPASS BEI BRIEFSTAUBEN



a) Taube mit Spulen um den Kopf; je nach Polung der Batterie auf dem Rücken kann die Vertikalkomponente des erzeugten Magnetfelds nach unten (Süd aufwärts) oder nach oben (Nord aufwärts) gepolt werden. b, c) Abflugrichtungen der Tauben unter bedecktem Himmel bei unterschiedlicher Polung. Die Punkte an der Peripherie des Kreises geben Abflugrichtungen einzelner Tauben im Bezug zur Heimrichtung an, die Pfeile die mittleren Vektoren (s. Kasten „Kreisverteilungen“). Foto a: C. Walcott, Abb b, c: nach [9].

in einem runden Käfig eine konstante Richtung ein (Abbildung 8a). Als man Spiegel so vor die sechs Fenster setzte, dass sie das Licht um 90° ablenkten, änderte der Vogel seine Richtung entsprechend (Abbildung 8b).

Im Gegensatz zum Magnetkompass, bei dem die Vögel Richtungen direkt wahrnehmen können, erfordern die astronomischen Kompassmechanismen, dass die Vögel die Stellung der Himmelskörper interpretieren. Die Erdumdrehung bewirkt, dass diese scheinbar von Ost nach West über den Himmel wandern. Um aus der Sonnenstellung Richtungen ableiten zu können, muss die Tageszeit

KREISVERTEILUNGEN

Orientierungsdaten, wie die Verschwinderichtungen einzeln aufgellassener Briefstauben oder die Richtungswahlen von Zugvögeln in Käfigen, sind kreisverteilt. Um die Verteilung zu charakterisieren, wird der mittlere Vektor berechnet. Aus den *n* Werten α_i ergibt sich seine Richtung, die Mittelrichtung α_m , nach der Formel

$$\alpha_m = \arctan \frac{\sum \sin \alpha_i}{\sum \cos \alpha_i}$$

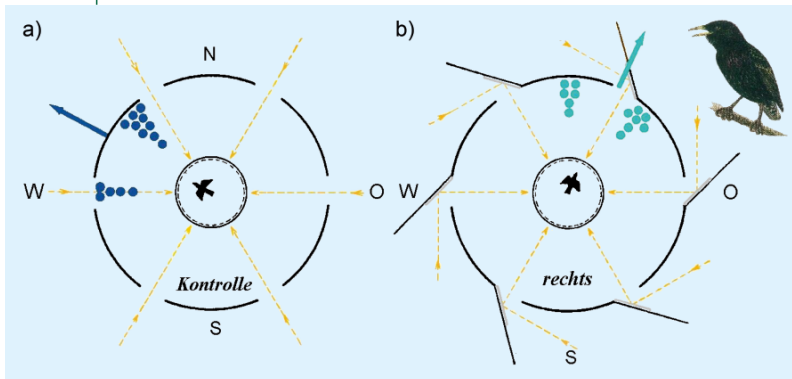
Seine Länge r_m berechnet sich nach

$$r_m = \frac{1}{n} \sqrt{(\sum \sin \alpha_i)^2 + (\sum \cos \alpha_i)^2}$$

Die Länge des mittleren Vektors wird in Datenabbildungen in der Regel in Bezug auf den Radius des Kreises aufgetragen. Sie spiegelt die Güte der Orientierung wider: Sie wäre 0, wenn die Werte völlig gleichmäßig um den Kreis verteilt sind, und wird umso länger, je mehr die Werte sich in einer Richtung häufen. Liegen sie alle in der gleichen Richtung, wäre sie 1 und erreichte den Kreis.

In Abhängigkeit von *n*, der Zahl der Werte, gibt es jeweils eine Vektorlänge, ab der man orientiertes Verhalten annehmen darf. Die Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% und 1% für diese Annahme wird oft durch innere Kreise angegeben. Ragt der mittlere Vektor darüber hinaus, darf man annehmen, dass sich die Vögel orientieren konnten.

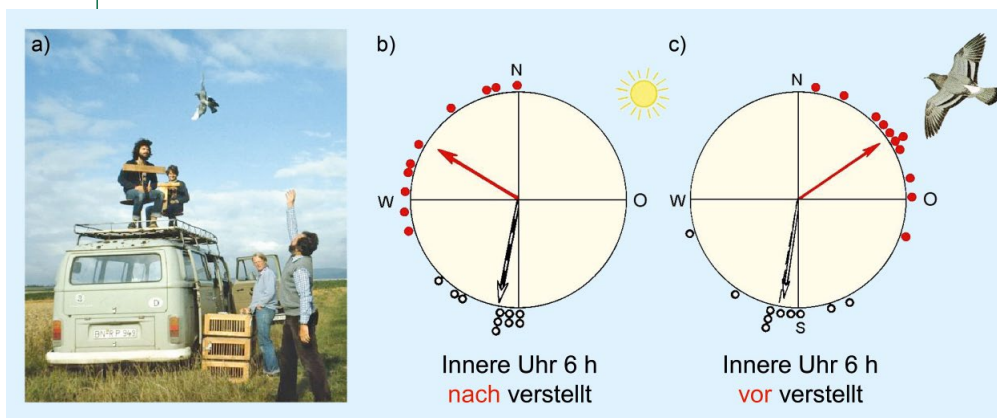
ABB. 8 | KRAMERS KLASSISCHER SPIEGELVERSUCH



a) Kontrolle bei normal einfallendem Tageslicht. b) Spiegel lenkten das einfallende Tageslicht um 90° nach rechts um; der Star ändert seine Richtungstendenzen entsprechend. Die Punkte zeigen die Richtungswahlen des Stars, die äußeren Pfeile geben die Mittelrichtungen an (nach [12]).

berücksichtigt werden. Darauf basieren die späteren Versuche zum Sonnenkompass. Das Zeitgefühl – die *Innere Uhr* – wird durch Sonnenaufgang und Sonnenuntergang bestimmt. Für sogenannte Zeitumstellungsversuche hält man Vögel für mindestens 5 Tage in einem geschlossenen Raum, in dem die Hellphase zeitverschoben ist, z. B. 6 Stunden früher beginnt und endet als in der Natur. Dies verstellt die Innere Uhr der Vögel. Werden diese dann bei Sonne aufgelassen, schätzen sie die Sonnenstellung falsch ein und fliegen in Richtungen ab, die sich deutlich von denen unbehandelter Kontrollvögel unterscheiden [13]. Eine Nachverstellung der Inneren Uhr bewirkt in unseren Breiten eine Abweichung im Uhrzeigersinn, eine Vorverstellung eine im Gegenuhrzeigersinn (Abbildung 9). Auf der Südhalbkugel, wo die Sonne im Norden kulminiert, ist das entsprechend umgekehrt.

ABB. 9 | NACHWEIS DES SONNENKOMPASSES



Untersucht wurde die Wirkung von Zeitumstellung auf die Orientierung von Tauben. a) Eine Taube wird aufgelassen, und ihr Abflug anschließend von zwei Beobachtern mit guten Ferngläsern beobachtet, bis sie nicht mehr zu sehen ist. b, c) Abflugrichtungen von Tauben, die 42 km nördlich von ihrem Schlag einzeln aufgelassen wurden; die Heimrichtung 192° ist gestrichelt. Die Symbole an der Peripherie der Kreise stellen die Abflugrichtungen einzelner Tauben dar, die Pfeile die entsprechenden mittleren Vektoren. Offene Symbole: Kontrolltauben aus dem normalen Tag, rote Symbole: zeitverstellte Versuchstauben. Foto a: R. Wiltschko.

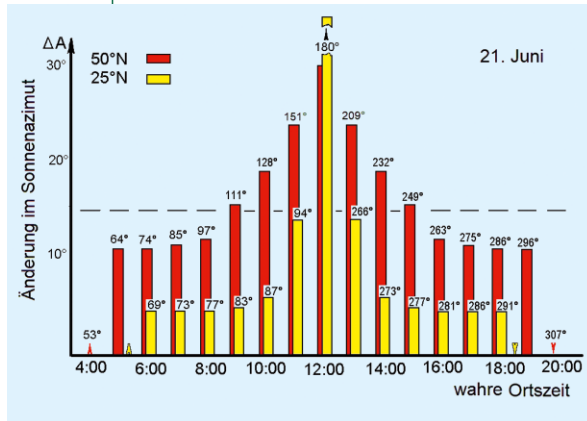
Bei den Versuchen zeigte sich, dass die Vögel offensichtlich nur die Richtung der Sonne – das *Sonnenazimut* – berücksichtigen und die *Sonnenhöhe* ignorieren [6]. Vorverstellte Tauben, die an ihrem subjektiven Mittag aufgelassen wurden, hätten einen hohen Sonnenstand erwarten müssen; stattdessen stand die Sonne knapp über dem Horizont. Dies ignorierten die Tauben und flogen mit der erwarteten Abweichung ab (Abbildung 9c).

Das *Sonnenazimut* ändert sich aber im Laufe des Tages nicht gleichmäßig (Abbildung 10), sondern morgens und abends, wenn die Sonne rasch an Höhe gewinnt bzw. verliert, viel langsamer als in der Mittagszeit, wenn sie hoch am Himmel steht. Zudem ist die *Sonnenbahn* stark von der geografischen Breite abhängig (Abbildung 11). Um eine gute Orientierung zu gewährleisten, müssen die Vögel also den Gang der Sonne genau kennen, und der *Sonnenkompass* muss an den Ort angepasst sein, an dem die Vögel ihn benutzen. Dies wird dadurch gewährleistet, dass der *Sonnenkompass* erlernt wird. Junge Vögel beobachten die *Sonnenbahn*, prägen sie sich ein und verbinden sie mit der Zeitangabe ihrer Inneren Uhr. Der *Magnetkompass* dient dabei als Referenzsystem, gegenüber dem die *Wanderung* der Sonne gemessen wird. Bei jungen *Brieftauben* – sie werden etwa im Alter von 5 bis 6 Wochen flugfähig – finden diese Lernvorgänge im dritten Lebensmonat statt; der genaue Zeitpunkt hängt von der frühen *Flugerfahrung* ab [14].

Allerdings ändert sich die *Sonnenbahn* im Laufe der Jahreszeiten beträchtlich (Abbildung 11), und zwar besonders schnell in der Zeit um die Tag- und Nachtgleichen im März und September. Die Vögel müssen ihren *Sonnenkompass*, d. h. ihre Vorstellung von der *Sonnenbahn*, entsprechend anpassen. Dies ist noch nicht genauer untersucht, doch man kann vermuten, dass dies auf ähnliche Weise mit dem *Magnetkompass* als Referenzsystem geschieht.

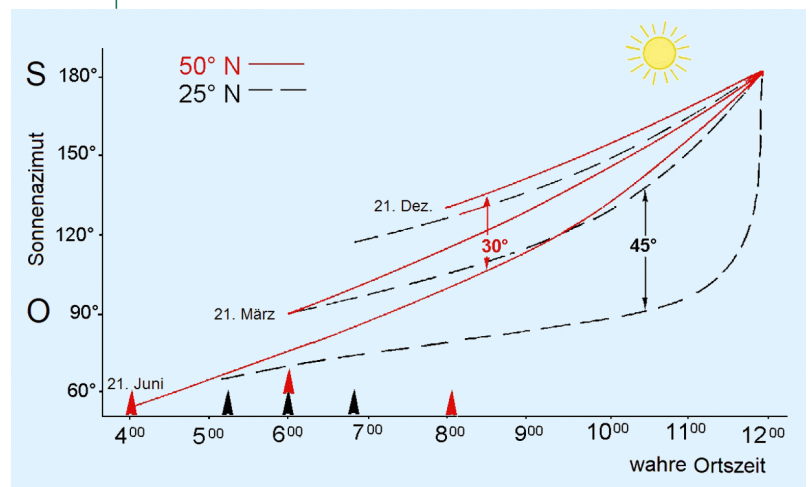
Ein *Sonnenkompass* ist bisher bei etwa 10 Vogelarten durch *Zeitumstellungsversuche* nachgewiesen, unter anderem beim *Ortsgedächtnis* von Hähern, die Samen verstecken, um sie später wiederzufinden [15]. Man nimmt an, dass er bei Vögeln allgemein verbreitet ist. Von seiner Entstehung und Funktionsweise bei wildlebenden Vögeln ist wenig bekannt, doch man kann davon ausgehen, dass die Vorgänge bei ihnen denen bei *Brieftauben* entsprechen und auch sie den *Sonnenkompass* bald nach dem Ausfliegen erlernen. Damit ist sichergestellt, dass der so entstandene *Sonnenkompass* genau auf die Bedingungen der Region angepasst ist, in der die Vögel ihn benutzen müssen. Allerdings laufen die *Lernvorgänge*

ABB. 10 | SONNENAZIMUT IM LAUFE DES TAGES BEI VERSCHIEDENEN GEOGRAFISCHEN BREITEN



Änderung des Sonnenazimuts am 21. Juni, wenn die Sonne am weitesten nördlich steht, bei 50° und 25° nördlicher Breite. Die waagrechte gestrichelte Linie markiert 15°, den Mittelwert des Tages. Die kleinen Pfeile geben Sonnenaufgang und Sonnenuntergang an. Oberhalb der Säulen ist jeweils das Azimut eingetragen, das die Sonne zu dem betreffenden Zeitpunkt erreicht hat.

ABB. 11 | ÄNDERUNG DES SONNENAZIMUTS MIT DEN JAHRESZEITEN



Aufgetragen sind die Azimutwerte bis Mittag bei 50° und 25° nördlicher Breite am 21. Juni, wenn die Sonne am nördlichsten steht, dem 21. März, der Tag- und Nachtgleichen, wenn die Sonne über dem Äquator steht, und dem 21. Dezember, wenn die Sonne am südlichsten steht. Die kleinen Pfeile geben den jeweiligen Sonnenaufgang an. Die senkrechten Doppelpfeile zeigen Beispiele für die Fehler, die auftreten würden, wenn die Vögel ihre Vorstellung von der Sonnenbahn den jahreszeitlichen Änderungen nicht angleichen würden.

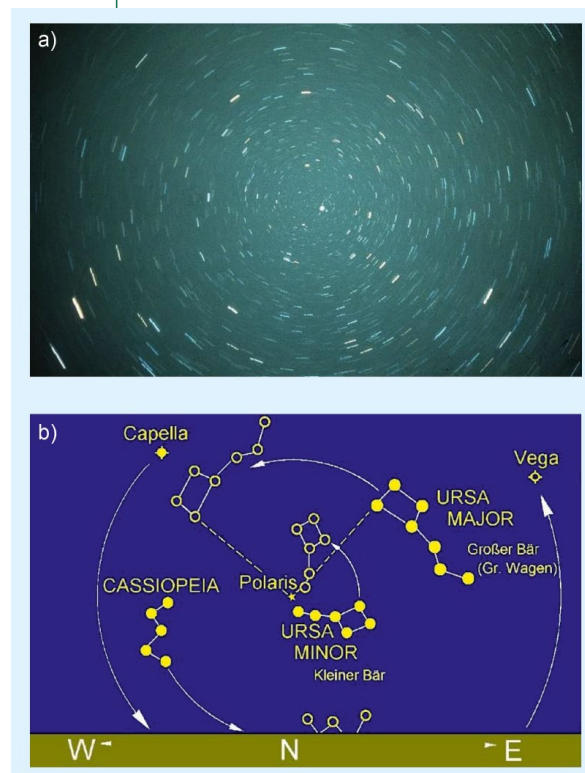
bei Zugvögeln, die ihren Geburtsort bald verlassen müssen, wahrscheinlich merklich schneller ab als bei Brieftauben.

Für die Orientierung in der Heimregion ist der Sonnenkompass ein sehr wichtiger Orientierungsmechanismus. Auf dem Vogelzug scheint er dagegen höchstens eine geringe Rolle zu spielen. Sonnenkompassorientierung wurde bei tagziehenden Vögeln auf der Basis der Zugorientierung noch nicht eindeutig nachgewiesen. Auch theoretische Überlegungen lassen den Sonnenkompass für die Zugorientierung wenig geeignet erscheinen: Beim Zug im Herbst nach Süden und im Frühjahr nach Norden müsste er immer wieder an die neue geografische Breite angepasst werden. Es gibt allerdings Hinweise, dass der Sonnenuntergangspunkt, der wohl ein Teil des Sonnenkompass ist, sowie das Polarisationsmuster des Himmelslichts für nachziehende Zugvögel, die in der Abenddämmerung aufbrechen, eine gewisse Rolle spielen. Auch ist zu vermuten, dass die Zugvögel, wenn sie ihr Winterquartier erreicht haben, dort ihren Sonnenkompass an die dortigen Verhältnisse anpassen. Für ► Weistreckenzieher wie Schwalben und Mauersegler, die südlich des Äquators überwintern, würde das bedeuten, dass sie in ihrem Winterquartier von einer Sonnenwanderung im Gegenuhrzeigersinn ausgehen müssen, umgekehrt wie in ihrem Brutgebiet.

Der Sternkompass

Auch der Anblick des Sternenhimmels verändert sich im Laufe der Nacht. Die nördlichen zirkumpolaren Sterne kreisen im Gegenuhrzeigersinn um den Polarstern am nördlichen ► Himmelspol, die weiter südlichen, näher am

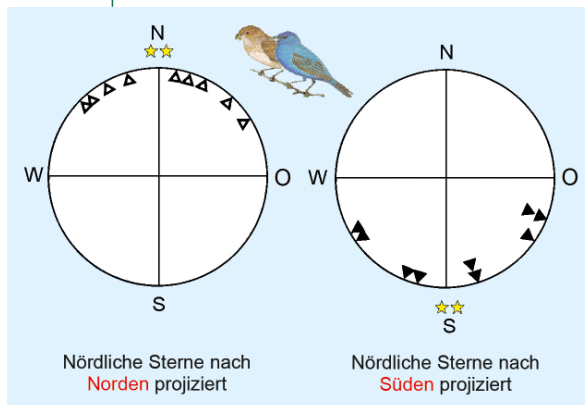
ABB. 12 | WANDERUNG DER STERNE UM DEN NÖRDLICHEN HIMMELSPOL



a) Nach Norden gerichtetes Foto des Himmels, etwa 20 min belichtet. b) Schematische Darstellung der Wanderung der Sterne um den Polarstern Polaris in 6 Stunden. Ausgefüllte Symbole: Sterne zum früheren Zeitpunkt; offene Symbole: Sterne 6 Stunden später. Foto a: P. Weindler.

Orientierung der Indigofinken während des Frühjahrszugs im Planetarium, bei normaler und bei geänderter Sternstellung (nach [16]).

ABB. 13 | NACHWEIS DES STERNKOMPASSES



Himmelsäquator gelegenen gehen im Osten auf und im Westen wieder unter (Abbildung 12). Dabei erscheinen die Sterne jede Nacht 4 Minuten früher, so dass sich ihr Anblick von Nacht zu Nacht geringfügig verschiebt. Im Herbst sind daher am südlichen Himmel andere Sterne sichtbar als im Frühjahr.

Emlen wies 1967 den Sternkompass durch Versuche im Planetarium nach [16]. Der Indigofink (*Passerina cyanea*), ein amerikanischer nachziehender Zugvogel, bevorzugte in einem normal ausgerichteten Planetarium seine Zugrichtung. Als Emlen den Sternprojektor umdrehte und die nördlichen Sterne nach Süden projizierte, änderten die Vögel ihre Richtungstendenzen entsprechend um (Abbildung 13).

Auch der Sternkompass ist ein erlernter Mechanismus. Versuche mit handaufgezogenen Vögeln im manipulierten Planetarium zeigten, dass die Himmelsrotation beim Erlernen des Sternkompass eine sehr wichtige Rolle spielt: Das Zentrum der Himmelsrotation wird als „Norden“ interpretiert, von dem Vögel mit südlicher Zugrichtung im Herbst wegziehen [17]. Weitere Versuche sollten klären, welche Sterne für den Sternkompass die entscheidenden sind, doch diese brachten keine eindeutigen Ergebnisse. Allerdings gab es Hinweise auf individuelle Unterschiede. Emlen vermutete, dass die Vögel die Richtungsinformation aus der Gestalt und der relativen Lage verschiedener Sternbilder zueinander unabhängig von deren aktueller Position ableiten [16]. Damit gehen sie also wahrscheinlich etwa so vor wie wir, wenn wir, ausgehend vom Großen Wagen (Großer Bär), die Hinterachse verlängern und so den Polarnstern und damit Norden finden.

Dabei haben die Vögel offensichtlich keine angeborene Vorstellung davon, wie der Sternhimmel auszusehen hat. Als Gartengrasmücken unter einem künstlichen „Himmel“ handaufgezogen wurden, der nur aus 16 Lichtpunkten bestand, sich aber mit einer Umdrehung pro Tag drehte, lernen sie dieses völlig willkürliche, sehr einfache „Sternmuster“ und konnten es später während der Zugzeit zur Orientierung benutzen [17].

Wenn Zugvögel im Herbst nach Süden ziehen, ändert sich für sie der Anblick des Himmels. Die nördlichen Sterne verlieren an Höhe und verschwinden schließlich unter

dem Horizont, während im Süden neue Sterne erscheinen. Dazu kommt die langsame Veränderung im Jahresverlauf. Diese neuen Sternbilder werden während des Zuges über den Magnetkompass eingeeicht (siehe unten).

Ein Sternkompass ist bisher nur bei nachziehenden Zugvögeln im Zusammenhang mit der Zugorientierung nachgewiesen worden. Es wäre interessant zu erfahren, ob ihn auch nachtaktive Vögel wie Eulen oder Ziegenmelker bei ihren nächtlichen Jagdflügen benutzen.

Das Zusammenwirken der Kompassmechanismen

Da die Vögel verschiedene Möglichkeiten zur Richtungsbestimmung haben, ergibt sich die Frage, wie sie die jeweilige Richtungsinformation bewerten. In der Natur stimmen die Angaben von Magnetkompass und den astronomischen Kompassmechanismen immer überein, und sie weisen in die gleiche Richtung. Doch in sogenannten Konfliktversuchen, bei denen Magnetfeld und Himmelsfaktoren unterschiedliche Richtungen anzeigen, wird die Wichtung der einzelnen Faktoren deutlich.

Sonnenkompass versus Magnetkompass

Bei den oben beschriebenen Zeitumstellungsversuchen, die dem Nachweis des Sonnenkompass dienen (Abbildung 9), stand den Vögeln gleichzeitig die natürliche magnetische Richtungsinformation zur Verfügung. Ihr Verhalten zeigt klar, dass sie dem Sonnenkompass den Vorzug geben. Der Sonnenkompass dominiert also über den Magnetkompass, aber offensichtlich nur kurzzeitig. Auch die zeitverschobenen Tauben, die nicht in Heimrichtung abfliegen, kehren in der Regel heim, wenn auch meist mit Verspätung [11]. Besonders, wenn sie vorher viel Flug Erfahrung bei bedecktem Himmel hatten, ist ihr Heimkehrerfolg sehr groß. Viele kommen noch am Tag der Auflassung zurück, etliche schon, bevor ihr subjektiv vorverstellter Tag zu Ende geht. Die Vögel merken offenbar, dass mit ihrem Sonnenkompass etwas nicht stimmt; die Information vom Sonnenkompass verliert an Bedeutung.

Die oben zitierten Versuche (Abbildung 9) wurden mit jungen Tauben in ihrem ersten Sommer durchgeführt, die den Sonnenkompass gerade erst erworben hatten. Hier entspricht die beobachtete Abweichung in etwa dem Unterschied im Sonnenazimut zwischen der subjektiven Zeit der Tauben und der wahren Zeit. Bei Zeitumstellungsversuchen mit älteren Tauben zeigt sich dagegen oft, dass die beobachtete Abweichung kleiner ist, als man aufgrund der Unterschiede im Sonnenazimut erwarten müsste, bei mehrjährigen Tauben oft nur gut 50 Prozent. Das Aufkleben von Magneten, die die Magnetfeldwahrnehmung störten, vergrößerte die Abweichung bis in den erwarteten Bereich [18]. Dies lässt darauf schließen, dass ältere Tauben eine Art von Kompromissrichtung zwischen Sonnenkompass und Magnetkompass fliegen. Der Magnetkompass scheint also später im Leben wieder an Bedeutung zu gewinnen. Über mögliche Gründe kann man nur

spekulieren; vielleicht hängt es damit zusammen, dass diese Tauben die jahreszeitlichen Änderungen der Sonnenbahn erlebt hatten und ihren Sonnenkompass entsprechend hatten anpassen müssen.

Konfliktversuche bei Dämmerungs- und Nachtziehern

Auch mit Zugvögeln wurden Konfliktversuche durchgeführt. Abbildung 14 zeigt als Beispiel das Orientierungsverhalten von australischen Brillenvögel (*Zosterops l. lateralis*) – einem Dämmerungszieher, der bei Sonnenuntergang aufbricht und etwa bis zum Erscheinen der ersten Sterne zugaktiv ist. Bei Sicht auf den natürlichen Himmel bei gedrehtem Magnetfeld änderten die Vögel ihre Zugrichtung entsprechend der neuen Magnetfeldrichtung (Abbildung 14b). Als man diese Vögel nach etlichen solcher Versuche in einem teilkompensierten Magnetfeld testete, so dass sie keine magnetische Richtungsinformation mehr erhielten, behielten sie diese Richtung bei (Abbildung 14d). Sie hatten die astronomischen Faktoren – Sonnenuntergangspunkt, Polarisationsmuster am Himmel, erste Sterne – nach dem gedrehten Magnetfeld umgeiecht: Die astronomischen Faktoren hatten von dem experimentell geänderten Magnetfeld neue Richtungsbedeutung bekommen [19].

Auch bei rein nachziehenden Vögeln ergaben Konfliktversuche ein ähnliches Bild: Der Magnetkompass erwies sich als dominant, die Sterne wurden nach dem Magnetfeld umgeiecht. Jedoch zeigten sich Unterschiede zwischen verschiedenen Arten in Bezug darauf, wie schnell dies geschah. Grasmücken richteten ihre Aktivität sofort nach der neuen magnetischen Nordrichtung aus, während Rotkehlchen sich zunächst weiter nach den natürlichen Sternen richteten, dann aber nach etwa zwei Nächten ebenfalls dem gedrehten Magnetfeld folgten. Anschließende Versuche in einem Magnetfeld, das keine Richtungsinformation mehr gab, zeigten, dass auch diese Vögel die Sterne umgeiecht hatten. Eine Zusammenfassung der zahlreichen Konfliktversuche mit Zugvögeln ist in [19] zu finden.

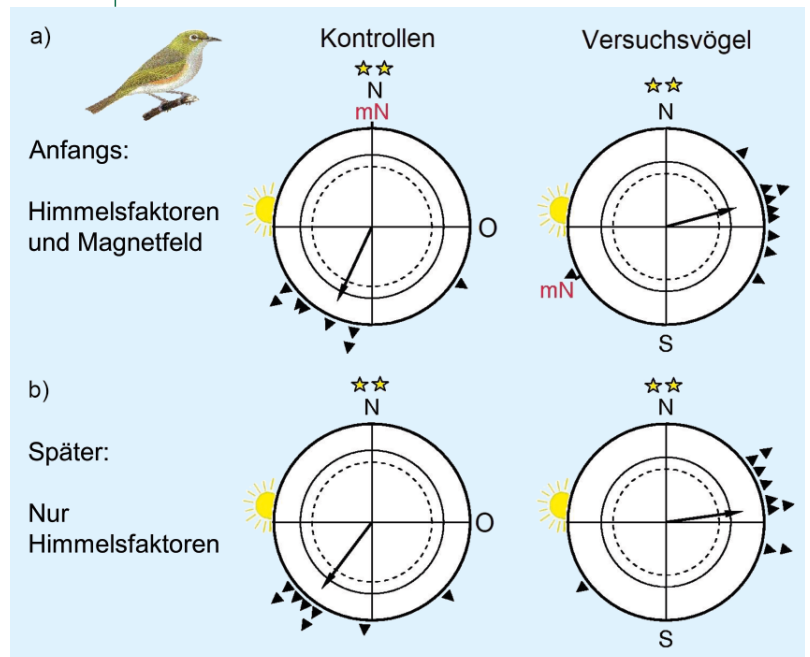
Insgesamt beruht die Kompassorientierung auf einem integrierten System. Die Vögel reagieren auf Konflikte, indem sie die astronomischen Systeme mit dem Magnetfeld wieder in Einklang bringen, so dass alle Kompassmechanismen die gleiche Richtungsinformation geben.

Die Fortsetzung dieses Artikels, die beschreibt, wie die jeweilige Richtung zum Ziel festgelegt wird, folgt im nächsten Heft.

Zusammenfassung

Der Navigationsvorgang ist bei Vögeln ein Zwei-Schritt-Prozess: Zunächst wird die Richtung zum Ziel als Kompasskurs bestimmt, dann wird dieser Kurs mit Hilfe eines Kompassmechanismus aufgesucht und in die Flugrichtung umgesetzt. Vögel verfügen über einen Magnetkompass, der dem Magnetfeld der Erde Richtungsinformation entnimmt,

ABB. 14 | KONFLIKTVERSUCHE MIT EINEM DÄMMERUNGSZIEHER



Orientierung australischer Brillenvögel unter freiem, klarem Himmel. a) Mit magnetischer Richtungsinformation: Im Kontrollversuch befinden sich die Vögel im lokalen Erdmagnetfeld, die Versuchsvögel erleben ein Magnetfeld, bei dem magnetisch Nord nach WSW gedreht ist. b) Nach mehreren Versuchen unter diesen Bedingungen folgten Versuche ohne magnetische Information. Die Dreiecke stellen den Mittelwert aus jeweils 3 Versuchen pro Vogel dar, die inneren Pfeile die mittleren Vektoren. N: geografisch Nord, mN: magnetisch Nord. Die Sterne symbolisieren Nord nach den Himmelsfaktoren (nach [19]).

GLOSSAR

Aktivität eines Zugvogels/Zugaktivität: Drückt die Bereitschaft des Vogels zu ziehen aus. Bei nächtlich ziehenden Vögeln ist es die Aktivität während der Dunkelheit, die während der Zugsaison auftritt und der Länge des Zugwegs entspricht.

Deklination = Missweisung: Lokale Abweichung der magnetischen Nordrichtung von der wahren (geografischen) Nordrichtung.

Himmelspol: Ort am Himmel in Verlängerung der Erdachse, um den sich die Sterne drehen.

Innere Uhr: Das Zeitgefühl der Tiere, basiert auf einem inneren Rhythmus mit einer Phasenlänge von etwa 24 Stunden (circadian), der durch Sonnenaufgang und Sonnenuntergang mit dem natürlichen Tag synchronisiert wird.

Räumliche Anomalie des Magnetfelds: Gebiet, wo die Feldstärke des Erdmagnetfelds von den regelmäßigen Werten abweicht, oft starke Schwankungen auf kürzestem Raum. Sie entstehen in Verbindung mit Erzen im Boden, Vulkanismus usw.

Sonnenazimut: die Richtung der Sonne, auf den Horizont projiziert.

Spin-chemische Prozesse: Prozesse, bei denen der Spin bestimmter Elektronen von Bedeutung ist.

Weitstreckenzieher: Vogelarten, die über den Äquator ziehen.

sowie über einen erlernten Sonnenkompass, der aus der Richtung der Sonne Richtungsinformation ableitet; bei nächtlich ziehenden Zugvögeln ist zudem ein erlernter Sternkompass nachgewiesen.

The navigation system of birds – part 1

Avian navigation is a two-step process: First, the direction to the goal is determined as a compass course, in a second step, this course is located with a compass and converted into a flying direction. Birds have a magnetic compass that takes directional information from the geomagnetic field, a learned sun compass which derives direction from the sun azimuth; night-migrating birds can additionally derive directional information from the stars. How birds determine the course to their goal, will be explained in the second part of this article.

Schlagworte:

Navigation, Karte-Kompass-Prinzip, Magnetkompass, Sonnenkompass, Sternkompass.

Literatur

- [1] E. Schüz (1971). Grundriß der Vogelzugskunde. Berlin u. Hamburg, Paul Parey.
- [2] S. Åkesson et al. (2012). Migration routes and strategies in a highly aerial migrant, the common swift *Apus apus*, revealed by light-level geolocators. *PLoS ONE* 7 (7), e41195.
- [3] Hachet-Souplet zitiert nach: E. Claparede (1903), La faculté d'orientation lointaine. *Arch. Psychol. Genève* 2, 133–180.
- [4] G. Kramer (1950), Orientierte Zugaktivität gekäfigter Singvögel. *Naturwissenschaften* 37, 188.
- [5] G. V. T. Matthews (1951). The experimental investigation of navigation in homing pigeons. *J. Exp. Biol.* 28, 508–636.
- [6] G. Kramer (1953). Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwendet? *J. Ornithol.* 94, 201–219.
- [7] W. Wiltschko, W. F.W. Merkel (1966). Orientierung zugrunder Rotkehlchen im statischen Magnetfeld. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena* 1965, 362–367.
- [8] W. Wiltschko, W. R. Wiltschko (2017). Die Magnetorientierung der Vögel. *Ökol. Vögel* 34, 557–570.
- [9] C. Walcott, R.P. Green (1974). Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field. *Science* 184, 180–182.
- [10] T. Ritz et al. (2004). Resonance effect indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature* 429, 177–180.
- [11] R. Wiltschko, W. Wiltschko (2019). Magnetoreception in birds. *J. R. Soc. Interface* 16, 20190295.
- [12] G. Kramer (1950). Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. *Naturwissenschaften* 37, 377–378.
- [13] K. Schmidt-Koenig (1958). Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. *Z. Tierpsychol.* 15, 301–331.
- [14] R. Wiltschko (1981), Die Sonnenorientierung der Vögel. II. Entwicklung des Sonnenkompaß und sein Stellenwert im Orientierungssystem. *J. Ornithol.* 122, 1–22.
- [15] W. Wiltschko et al. (1999), Sun compass orientation in seed-caching corvids: its role in spatial memory. *Anim. Cogn.* 2, 215–221.
- [16] S.T. Emlen (1975), The stellar orientation system of a migratory birds. *Scient. American* 233, 102–111.

- [17] W. Wiltschko et al. (1987). The development of the star compass in Garden Warblers, *Sylvia borin*. *Ethology* 74, 285–292.
- [18] R. Wiltschko, W. Wiltschko (2001), Clock-shift experiments with homing pigeons: A compromise between solar and magnetic information? *Beh. Ecol. Sociobiol.* 49, 393–400.
- [19] R. Wiltschko, W. Wiltschko (1999). Celestial and magnetic cues in experimental conflict, in N.J. Adams, R.H. Slotow (Hrsg.), *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr. Durban. Birdlife South Africa, Johannesburg*, 988–1004.
- [20] T. Guilford et al. (2014). Migratory navigation in birds: new opportunities in an era of fast-developing tracking technology. *J. Exp. Biol.* 214, 3705–3712.
- [21] M. Winklhofer (2009), Geomagnetic field, in M.D. Binder, N. Hirokawa, U. Windhorst (Hrsg.) *Encyclopedia of Neuroscience*, 1711–1720.
- [22] J. L. Kirschvink (1989), Magnetite biomineralization and geomagnetic sensitivity in higher animals: An update and recommendations for future study. *Bioelectromagnetics* 10, 239–259.

Verfasst von:



Roswitha Wiltschko studierte Biologie in Frankfurt. Promotion 1979 mit einer Arbeit über „Die Sonnenorientierung der Vögel“. 1979–1984 wissenschaftliche Angestellte an der Universität Frankfurt, 1984–1987 Hochschulassistentin, 1990 Habilitation mit einer Arbeit „Das Orientierungssystem der Vögel: die Bestimmung der Sollrichtung beim Heimfinden“. 1991–1992 Vertretung einer Professur. Ab 1995 wissenschaftliche Angestellte, 2006 Ernennung zur außerplanmäßigen Professorin an der Universität Frankfurt. Seit der Promotion Zusammenarbeit mit Wolfgang Wiltschko bei zahlreichen Projekten zur Orientierung und Navigation bei Vögeln in Frankfurt und in Spanien, Italien, den USA, Australien und Neuseeland. Sie ist Ehrenmitglied des Royal Institut of Navigation, London.



Wolfgang Wiltschko studierte Biologie in Frankfurt. Im Rahmen seiner Dissertation 1967 konnte er als erster experimentell nachweisen, dass Vögel das Erdmagnetfeld als Kompass benutzen können. Von 1967 an Wissenschaftlicher Angestellter an der Universität Frankfurt. 1972 Habilitation mit einer Schrift über „Kompaßsystem bei der Orientierung von Zugvögeln“. 1974 als Postdoc an der Cornell University, N.Y, USA. Von 1975 bis zur Pensionierung Professor der Zoologie an der Universität Frankfurt. Zahlreiche Forschungsaufenthalte im Ausland, in Spanien, Italien, Arizona, USA, Australien und Neuseeland. 1977 erhielt er den Erwin-Stresemann-Preis der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und 1994 die Elliot-Coues-Award der American Ornithologists' Union. Von 1985–1991 Vizepräsident, 1992–1997 Präsident der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft. Er ist Ehrenmitglied der American Ornithologists' Union und des Royal Institute of Navigation, London; seit 2011 Ehrendoktor der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld.

Korrespondenz:

Roswitha und Wolfgang Wiltschko
Goethe-Universität Frankfurt
Fachbereich Biowissenschaften
Max-von-Laue-Str. 13
60438 Frankfurt am Main.
E-Mail: wiltschko@bio.uni-frankfurt.de