

Mechanismen zur Bestimmung der Richtung zum Ziel

Das Navigationssystem der Vögel – Teil 2

ROSWITHA UND WOLFGANG WILTSCHKO



Briefftauben sind ein beliebtes Untersuchungsobjekt für die Navigationsleistungen der Vögel. Foto: Mabel Amber auf www.pixabay.com.

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.

Im ersten Teil dieser Arbeit wurde das „Karte-Kompass-Modell“ vorgestellt, das Navigation bei Vögeln als ein Zwei-Schritt-Verfahren beschreibt: Zunächst wird die einzuschlagende Richtung als Kompassrichtung festgelegt, dann wird diese mit einem Kompass aufgesucht [1]. Im Folgenden wurden die bei Vögeln bekannten Kompassmechanismen beschrieben: der Magnetkompass [2], der auf direkter Wahrnehmung beruht, sowie die erlernten astronomischen Mechanismen, der Sonnenkompass [3] und, bei nächtlich ziehenden Zugvögeln, der Sternkompass [4].

Dieser zweite Teil der Arbeit ist der Frage gewidmet, wie die Richtung zum Ziel festgelegt wird. Auch für diesen ersten Schritt im Navigationsvorgang, die Bestimmung des Kompasskurses zum Ziel, gibt es mehrere Verfahren, die die Vögel je nach Situation anwenden, nämlich im Heimbereich Navigation aufgrund von Weginformation, beim Vogelzug angeborene Zugrichtungen und sowohl im Heimbereich als auch auf dem Zug das Benutzen von Ortsinformation – ein Mechanismus, der auf Erfahrung beruht und echte Navigation erlaubt. Diese Mechanismen sind wesentlich weniger gut bekannt als die Kompassmechanismen, aber auch hier ist unsere Kenntnis in den letzten Jahrzehnten gewachsen.

Navigation anhand von Weginformation

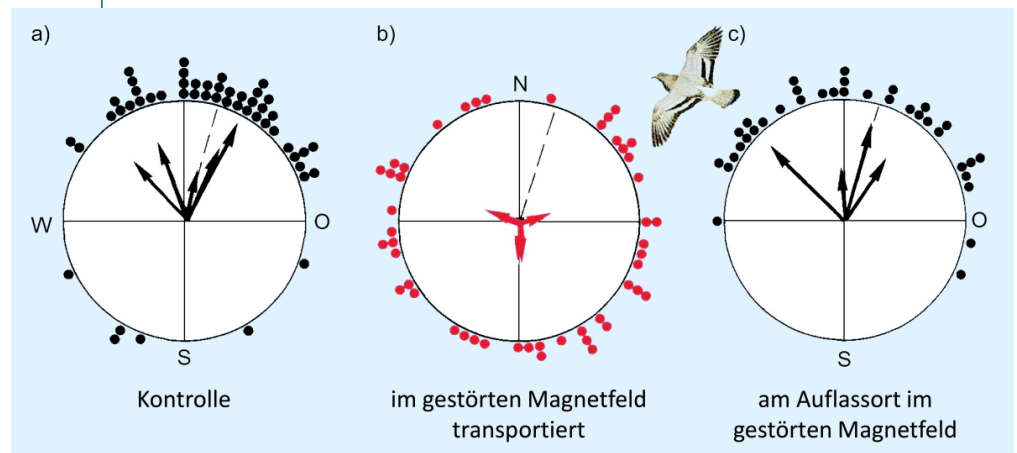
Die häufigste Navigationsaufgabe ist die Rückkehr zum Ausgangspunkt, z. B. zum Nest, einem Ruheplatz usw. Dabei kann man Information benutzen, die man auf dem Hinweg gesammelt hat. Theoretisch ergeben sich hier verschiedene Möglichkeiten der Information. Zum einen könnten sich die Vögel, wie wir es tun würden, prominente visuelle Landmarken entlang des Weges merken und sie auf dem Rückweg in umgekehrter Reihenfolge abfliegen. Das würde jedoch bedeuten, dass sie auf dem gleichen Weg zurückkehren müssten, was zu Umwegen führt, wenn der Hinweg nicht gradlinig war. Zudem ergibt sich bei längeren Wegen eine gewisse Belastung des Gedächtnisses. Eine andere Möglichkeit wäre, dass Vögel den Kompasskurs des Hinflugs registrieren und diesen umkehren, um heim zu fliegen. Wenn der Hinweg allerdings nicht gradlinig verläuft, müssen sie die jeweiligen Strecken, die sie in den verschiedenen Richtungen geflogen sind, entsprechend berücksichtigen und zu einer Gesamt-

richtung integrieren – die Gegenrichtung dieser Gesamtrichtung ergibt dann die Heimrichtung. Dies würde eine Rückkehr auf direktem Weg erlauben. Ein solches Verfahren – Registrierung der Richtungen des Hinwegs und deren Integration – ist z. B. für Wüstenameisen sehr gut untersucht [5]. Wir vermuten, dass junge Vögel auf ähnliche Weise vorgehen, solange sie noch unerfahren sind und die erfahrungsabhängigen Mechanismen noch nicht entwickelt haben.

Die ersten spontanen Flüge junger Vögel entziehen sich leider der experimentellen Untersuchung. Bei jungen Brieftauben hat sich jedoch gezeigt, dass sie Weginformation nicht nur beim aktiven Flug, sondern auch während eines passiven Transports aufnehmen können [6]: Solange ihnen das Magnetfeld zugänglich ist, registrieren sie offensichtlich mit ihrem Magnetkompass die Richtungen, in denen sie transportiert werden, und aus dieser Information leiten sie die Richtung ab, die sie nach dem Auflassen einschlagen (Abbildung 1).

Wegumkehr ist ein einfaches Verfahren, auf das sich Jungtauben bei ihren ersten Flügen verlassen können, wenn sie die Umgebung ihres Schlags erkunden und dabei die Informationen sammeln, die sie zur Erstellung ihrer Navigationskarte (siehe unten) brauchen. Später, bei erfahrenen Tauben, scheint Weginformation an Bedeutung zu verlieren, denn die Störung des Magnetfelds während der Verfrachtung, die bei jungen unerfahrenen Tauben Desorientierung hervorrief (Abbildung 1b), zeigte bei älteren

ABB. 1 | VERWENDUNG VON MAGNETISCHER WEGINFORMATION



Die Abflugrichtungen junger, unerfahrener Brieftauben sind (a) bei normalem Transport heimwärts gerichtet; b) nach Transport in einem gestörten Magnetfeld desorientiert. c) Die gleiche magnetische Behandlung nach Ankunft am Auflassort hat keinen Effekt. Es wurden fünf bzw. vier Versuche zusammengefasst. Die Heimrichtung 16° ist durch einen gestrichelten Radius markiert; die Punkte an der Peripherie der Kreise stellen die Abflüge einzelner Tauben dar, die Pfeile im Kreis die mittleren Vektoren der einzelnen Auflassungen (nach [6]).

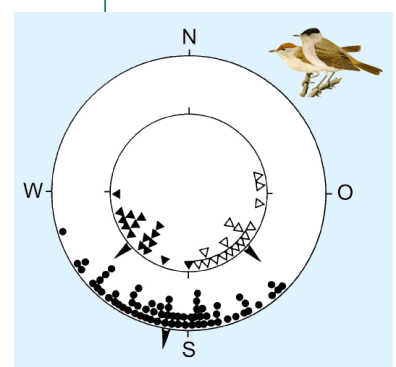
ren Tauben keine Wirkung mehr – sie konnten die Richtung heim zum Schlag auch ohne Weginformation bestimmen [6]. Es ist allerdings offen, ob Weginformation, wenn vorhanden, auch bei ihnen weiterhin im Navigationsprozess verrechnet wird.

Angeborene Information über Zugrichtung und Zugstrecke

Eine ganz andere Navigationsaufgabe stellt sich jungen Zugvögeln bei ihrem ersten Zug: Sie müssen das noch unbekannte Überwinterungsgebiet ihrer Population erreichen. Dabei verlassen sie sich auf ein angeborenes Zugprogramm, das ihnen die Richtung und – über die Dauer der Zugaktivität – die Länge der Zugroute vorgibt [7]. Bei Arten, die im Familienverband ziehen, wie z. B. Gänse, Schwäne und Kraniche, könnten die Jungen die Zugrichtung von den Altvögeln lernen. Aber bei vielen Arten ziehen die Vögel allein, und die Jungvögel beginnen ihren ersten Zug vielfach vor den älteren Vögeln, müssen also von sich aus Information über den Zugweg besitzen.

Handaufgezogene Zugvögel verschiedener Arten zeigten zur Herbstzugzeit in Käfigen eine spontane Bevorzugung ihrer Zugrichtung, und zwar für die Dauer der Zugzeit, wobei die Zugaktivität bei Arten,

ABB. 2 | KREUZUNGSVERSUCHE ZUR VERERBUNG DER ZUGRICHTUNG



Mönchsgrasmücken verschiedener Populationen wurden gekreuzt; das Diagramm zeigt das Orientierungsverhalten zu Beginn der Herbstzugzeit. Symbole am inneren Kreis geben die Richtungen der 16 Elternpaare an. Ausgefüllte Dreiecke: südwestziehender Elternteil aus dem Rhein-Main-Gebiet, offene Dreiecke: südostziehender Elternteil vom Neusiedler See im Osten Österreichs; die Punkte am äußeren Kreis zeigen die Richtungen der Nachkommen. Die jeweiligen Mittelrichtungen sind mit einer Pfeilspitze markiert; die der Nachkommen liegt zwischen denen der Elternpopulationen (aus [8]).

IN KÜRZE

- Navigation bei Vögeln ist ein **Zwei-Schritt-Prozess**: Zunächst wird der Kurs zum Ziel als Kompassrichtung bestimmt, dann wird diese mit Hilfe eines Kompassmechanismus aufgesucht und in eine Flugrichtung umgewandelt.
- Junge, unerfahrene Vögel legen die Heimrichtung fest, indem sie spontan die verschiedenen Abschnitte des Hinwegs integrieren und diese **Gesamtrichtung des Hinwegs** umkehren.
- Junge Zugvögel erreichen ihr noch unbekanntes Winterquartier über ein **angeborenes Zugprogramm**, das ihnen Richtung und Dauer des Zugs vorgibt.
- Durch Lernprozesse **erstellen die Vögel eine Navigationskarte** – ein mentales Bild von der Verteilung der Navigationsfaktoren in ihrer Heimatregion und auf ihrer Zugstrecke. Die benutzten Faktoren sind Umweltgradienten, die sich extrapolieren lassen und so auch an unbekanntem Orten benutzt werden können.

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 258 erklärt.

die über die Sahara ziehen, entsprechend stärker war als bei solchen, die im Mittelmeerraum überwintern [7].

Bei Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) gibt es in Mitteleuropa Populationen mit unterschiedlichen Zugrichtungen: Die westlichen Populationen ziehen zunächst nach Südwest über die Iberische Halbinsel, die östlichen Populationen nach Südost über die Balkanhalbinsel. Kreuzungsversuche mit je einem Elternteil aus beiden Populationen machten deutlich, dass die Richtungsinformation vererbt wird, und zwar intermediär [8]: Die Nachkommen strebten in Richtungen, die in der Mitte zwischen den Zugrichtungen der Eltern lagen (Abbildung 2). Eine neuere Arbeit [9] untersucht das Zugverhalten verschiedener Populationen von Mönchsgrasmücken auch aus den Überschneidungsgebieten ausführlicher – ihre Zugrouten und ihre Genetik. Ob Arten, die im Familienverband ziehen, auch über angeborene Richtungsinformation verfügen, ist unklar.

Die angeborene Richtungsinformation kann auch so gestaltet sein, dass sich nicht-geradlinige Zugrouten ergeben, wenn diese ökologisch günstiger sind. So fliegen mitteleuropäische Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) zunächst auf südwestlichem Kurs zur iberischen Halbinsel, ändern dort ihre Zugrichtung nach Süd bis Südost, um ihre afrikanischen Winterquartiere südlich der Sahara zu erreichen (Abbildung 3a). Auf diese Weise vermeiden die Vögel die Überquerung der Alpen und des Mittelmeers an der Stelle, wo es am breitesten ist. Handaufgezogene Gartengrasmücken bevorzugten anfangs südwestliche Richtungen (Abbildung 3b); Anfang Oktober, wenn sie normalerweise die spanische Südküste erreichen würden, änderten sie ihre Zugrichtung und strebten dann nach Süd (Abbildung 3c) [10]. Ihr angeborenes Zugprogramm sagt ihnen also, in unsere Sprache übertragen, so etwas wie „flieg 6 Wochen nach Südwest, dann 6 Wochen nach Süd“.

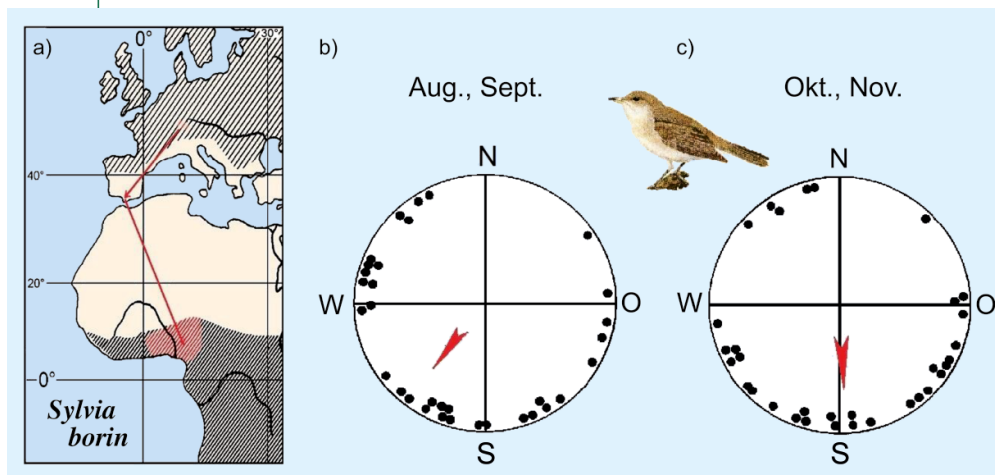
Wie solche Richtungsänderungen gesteuert werden, ist bisher nur für sehr wenige Arten untersucht worden, und es scheint Unterschiede zwischen Arten und wohl auch Populationen zu geben. Die oben beschriebenen Gartengrasmücken führten die Änderung der Zugrichtung allein nach dem Zeitprogramm durch; bei mitteleuropäischen Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*), die eine ähnliche Zugroute haben, war allerdings ein weiterer Faktor notwendig. Im Magnetfeld von Frankfurt gehalten, wurden sie Anfang Oktober, wenn sie beim natürlichen Zug die iberische Mittelmeerküste erreichen würden, zunehmend desorientiert und stellten dann ihre Zugaktivität ein. Wurden dagegen die Änderungen des Magnetfelds simuliert, die sie auf ihrem Zug erleben würden, blieben sie aktiv und änderten Anfang Oktober ihre Zugrichtung nach Südsüdost – hier bedurfte es offensichtlich der magnetischen Bedingungen von Südspanien, um den zweiten Teil des Zugs auszulösen [11]. Ob in der Natur dabei noch weitere Faktoren eine Rolle spielen, etwa Fliegen über dem Meer, ist unklar. Nicht-lineare Zugrouten sind von vielen anderen Vogelarten bekannt. Wie diese Richtungsänderungen gesteuert werden, bedarf weiterer Untersuchungen.

Es ergibt sich die Frage, wie die angeborene Richtungsinformation in eine aktuelle Zugrichtung umgesetzt wird. Die meisten handaufgezogenen Vögel hatten im ersten Sommer keinen Kontakt zu den astronomischen Faktoren; ihnen stand das Magnetfeld als einziger Faktor zur Verfügung. Ihr orientiertes Verhalten zeigt, dass das Magnetfeld als Referenzrichtung für die angeborene Zugrichtung dienen kann. Allerdings sind erst wenige Arten im Detail untersucht. Bei Indigofinken (*Passerina cyanea*) [4] und Trauerschnäppern [12] zeigte sich, dass die Himmelsrotation – die Wanderung der Sterne um den Himmelspol – bei der Ausprägung der Zugrichtung die entscheidende Rolle spielt: Aufgrund der Beobachtung der

Himmelsrotation in der Zeit vor dem ersten Herbstzug etablierten die Vögel einen Sternkompass, mit dem sie ihre Zugrichtung einhalten konnten. Konfliktversuche, bei denen handaufgezogene Trauerschnäpper den natürlichen Himmel in einem gedrehten Magnetfeld beobachteten, ergaben, dass die Zugrichtung bezogen auf den Magnetkompass durch die Himmelsrotation umgekehrt worden war [12].

Bei mitteleuropäischen Gartengrasmücken zeigte sich ein weiteres Zusammenwirken von Himmelsrotation und Magnetfeld [12]: Junge Vögel, die rotierende Sterne nur in einem teilkompensierten Magnetfeld ohne magnetische Richtungsinformation beobachtet hatten, zogen später unter stehenden Sternen ohne mag-

ABB. 3 | DER ZUG MITTELEUROPÄISCHER GARTENGRASMÜCKEN



a) Der Zug der Gartengrasmücken in ihr afrikanisches Winterquartier. b, c) Richtungen handaufgezogener Grasmücken zu Beginn der Zugzeit (b) und in der zweiten Hälfte der Zugzeit (c); die roten Pfeile markieren die jeweilige Mittelrichtung (nach [10]).

netische Richtungsinformation vom ehemaligen Zentrum der Rotation weg, was einer südlichen Richtung entsprach. Vögel, die die rotierenden Sterne im natürlichen Magnetfeld erlebt hatten, schlugen dagegen ihre populationspezifische südwestliche Zugrichtung zu den Sternen auch ohne magnetische Richtungsinformation ein. Es schien so, als sei bei ihnen die Abweichung von der Südrichtung nur in Bezug auf das Magnetfeld angeboren. Weitere Untersuchungen müssen klären, wie sich dies bei den verschiedenen Vogelarten und -populationen verhält.

Ortsinformation – die Navigationskarte und die Mosaikkarte

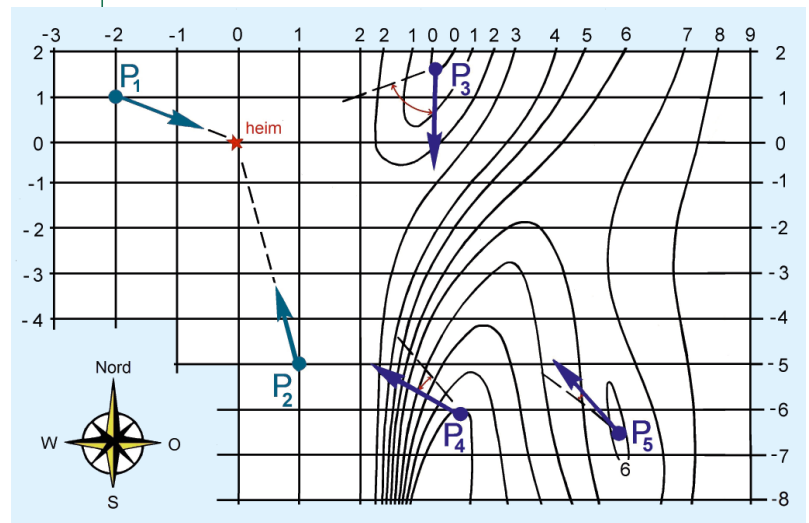
Neben den beiden oben beschriebenen Möglichkeiten, die keine Vorkenntnis erfordern, können erfahrene Vögel andere Mechanismen benutzen, nämlich solche, die auf Erfahrung beruhen – sie benutzen dann zur Navigation Informationen, die sie an dem Ort aufnehmen, an dem sie ihren Flug zum Ziel beginnen, und vergleichen diese mit der entsprechenden Information vom Zielort.

Wenn Vögel verfrachtet werden, geht man davon aus, dass ihre Abflugrichtungen nach dem Freilassen die Richtung repräsentieren, die sie am Ort ihrer Freilassung für ihre Heimrichtung halten. Die Abflüge sind meist mehr oder weniger heimgerecht [13], weichen aber oft in charakteristischer Weise von der Heimrichtung ab. Diese Abweichungen treten an den betreffenden Orten regelmäßig auf; sie sind für den jeweiligen Ort charakteristisch und werden deshalb als ► *Ortsmissweisung* bezeichnet [14]. Die Vögel ändern ihre Flugrichtungen jedoch später, denn sie kommen in der Regel ohne größere Verzögerung heim.

Das Konzept

Um in der Lage zu sein, an entfernten, unbekanntenen Orten Ortsfaktoren zu benutzen, müssen Vögel die lokalen Navigationsfaktoren interpretieren können. Zur Erklärung dieser Leistungen wurde die Vorstellung entwickelt, dass Vögel ihre Heimrichtung mit Hilfe von ► Umweltgradienten und einer „Navigationskarte“ bestimmen [15]. Diese wird als richtungsmäßig ausgerichtete Vorstellung von der räumlichen Verteilung der Navigationsfaktoren (siehe unten) in der Heimregion gesehen und ist in Abbildung 4 veranschaulicht. Wenn die Vögel den Verlauf der Gradienten in ihrem Heimbereich kennen, können sie diese über den Bereich direkter Erfahrung hinaus extrapolieren. Sie leiten ihre Heimrichtung ab, indem sie am Ort, an dem sie sich befinden, die lokalen Werte der Navigationsfaktoren mit den erinnerten Werten vom Zielort vergleichen. Im Beispiel von Abbildung 4: Wenn sie aus Erfahrung wissen, dass z. B. Faktor A nach Osten hin ansteigt, und sie kommen an einen Ort, an dem die lokalen Werte von A wesentlich höher sind als daheim, schließen sie daraus, dass sie weit im Osten ihres Heimatorts sind und dass sie also, um diesen zu erreichen, nach Westen fliegen müssen. Bei regelmäßigem Verlauf der Gradienten stimmt die Abflugrichtung mit der Heimrichtung mehr oder weniger

ABB. 4 | DIE NAVIGATIONSKARTE

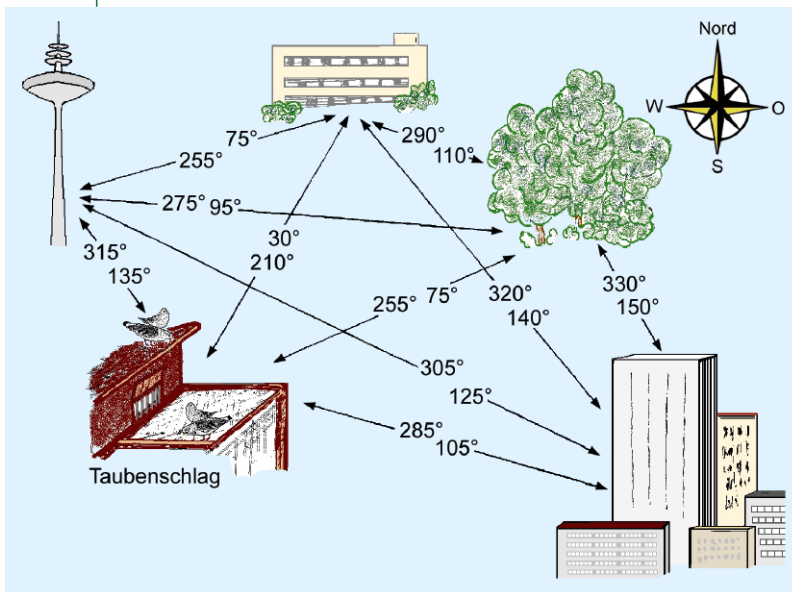


Die Navigationskarte ist ein richtungsmäßig ausgerichtetes Bild der Verteilung von Umweltgradienten, die als Navigationsfaktoren benutzt werden. Eingezeichnet sind die Isolinien gleicher Intensität der Werte zweier Faktoren in Bezug zu den Werten am Heimatort. Unregelmäßigkeiten in der Verteilung (wie an P3, P4 und P5) führen zu Fehleinschätzungen des Standorts und damit zu Abflugrichtungen, die von der Heimrichtung abweichen, den sogenannten ‚Ortsmissweisungen‘.

überein (P1, P2 in Abbildung 4). Wenn die Gradienten dagegen Unregelmäßigkeiten aufweisen, bedingt dies Abweichungen von der Heimrichtung (P3, P4, P5 in Abbildung 4). Die häufig beobachteten Abweichungen der Abflugrichtungen von der Heimrichtung – die Ortsmissweisungen – lassen sich also auf lokale Anomalien in der Verteilung der Navigationsfaktoren zurückführen.

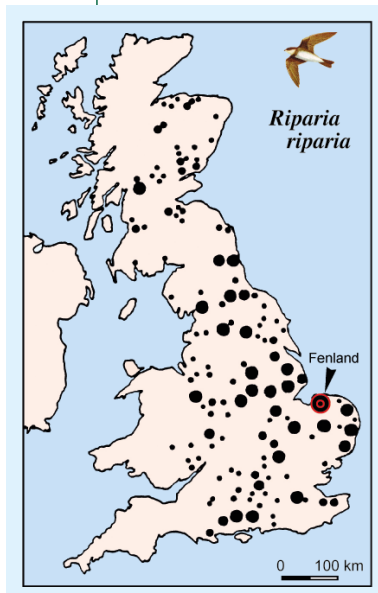
In der Nähe des Heimatorts wird der Unterschied der lokalen Werte zu den Heimwerten der Gradienten so klein, dass Unterschiede nicht mehr zuverlässig wahrgenommen werden können. Zeitumstellungsversuche im Umkreis weniger Kilometer vom Schlag, also in einem Bereich, in dem man den Tauben intensive Ortskenntnis und Kenntnis der Landmarken unterstellen muss, zeigen, dass auch hier die Heimrichtung als Kompassrichtung bestimmt wird. Für den Bereich um den Heimatort nimmt man deshalb die „Mosaikkarte“ an, eine richtungsmäßig orientierte Vorstellung der Verteilung prominenter Landmarken im Heimbereich (Abbildung 5). Sie entspricht der Navigationskarte, nur dass anstelle von sich kontinuierlich ändernden Gradienten lokale Marken abgespeichert sind, deren Richtungsbeziehung zum Ziel die Vögel kennen. Im unmittelbaren Heimbereich geben diese Landmarken ihnen den Kompasskurs nach Hause an: Vögel wissen zum Beispiel, dass eine bestimmte Landmarke westlich von daheim liegt und sie also nach Osten fliegen müssen, um heim zu kommen (siehe auch [15]). Wie groß das Gebiet der Mosaikkarte ist, ist nicht bekannt, aber es ist damit zu rechnen, dass es unterschiedlich ist, je nachdem, wie die Bedingungen vor Ort im Hinblick auf die Navigationsfaktoren und Landmarken sind.

ABB. 5 | DIE MOSAIKKARTE



Die Mosaikkarte ist ein richtungsmäßig ausgerichtetes Bild der Verteilung prominenter Landmarken im Heimbereich und deren Richtungsbeziehung zum Heim und untereinander, die die Navigation im Heimbereich ermöglicht: Die Tauben wissen z. B. aus Erfahrung, dass der Fernsehturm im Nordwesten vom Schlag liegt und dass sie von dort nach Südosten fliegen müssen, um heimzukehren.

ABB. 6 | UMHHERSTREIFEN JUNGER VÖGEL NACH DEM AUSFLIEGEN



Junge Uferschwalben aus der Kolonie in Fenland (Südostengland) wurden markiert, und die Beobachtungen dieser Vögel im ersten Sommer und Herbst vor dem ersten Wegzug aufgezeichnet. Kleine Punkte: einzelne Individuen, mittlere Punkte: zwei Individuen, große Punkte: drei und mehr Individuen (nach [17]).

Diese Vorstellungen wurden zunächst aufgrund von entsprechenden Beobachtungen für die Navigation von Brieftauben entwickelt, aber sie lassen sich auf wildlebende Vögel übertragen, selbst auf Zugvögel, die nach dem ersten Aufenthalt im Zielgebiet nicht mehr durch völlig unbekannte Gebiete ziehen und auf dem ersten Zug Gelegenheit hatten, die dortige Verteilung der Navigationsfaktoren zu erfahren.

Das Erstellen und die Größe der Karten

Die räumliche Verteilung der Navigationsfaktoren in ihrer Heimregion müssen die Vögel jeweils individuell lernen. Dies geschieht auf spontanen Erkundungsflügen. Nach dem Ausfliegen fliegen junge Brieftauben zunächst um ihren Schlag, aber bald streifen sie weiter umher und bleiben oft längere Zeit, gelegentlich über eine Stunde, außer Sichtweite. Dabei machen sie sich wohl mit der räumlichen Verteilung der Navigationsfaktoren in der näheren und weiteren Umgebung ihres Schlags vertraut. Bei jungen Tauben, die über kurze Stre-

cken verfrachtet wurden, zeigte sich, dass diese zunächst die Umgebung des Auflassorts abfliegen, bevor sie sich auf den Heimweg machen. Doch auch später im Leben können Tauben noch dazulernen und ihre Navigationskarte verbessern und ergänzen [16]. Auch junge wildlebende Vögel fliegen nach dem Selbstständigwerden oft weit umher und durchstreifen großräumige Gebiete. Gut dokumentiert sind die Beobachtungen an Uferschwalben (*Riparia riparia*) aus einer Kolonie im Südosten von England [17]: Die markierten Jungvögel wurden in einem großen Gebiet nachgewiesen, bevor sie zum Herbstzug gen Süden aufbrachen (Abbildung 6). Dieses Umherfliegen ist auch geeignet, ihnen die Information über die räumliche Verteilung regionaler Gradienten für den Aufbau einer effizienten Navigationskarte zu vermitteln, die ihnen die Navigation in ihrem Heimatgebiet ermöglicht.

Wir nehmen an, dass diese Vorstellungen über die Navigationskarte und ihre Entstehung für alle Vögel in ähnlicher Weise gelten, und zwar nicht nur in der Heimatregion, sondern bei Zugvögeln auch auf dem Zug. Der erste Zug ins Winterquartier wird über das angeborene Zugprogramm gesteuert [7]; dabei haben die jungen Zugvögel Gelegenheit, sich mit der großräumigen Verteilung potenzieller Navigationsfaktoren entlang ihres Zugwegs vertraut zu machen, so dass sie später in der Lage sind, zu navigieren und ihre Zielgebiete gezielt anzufliegen. Den Unterschied zwischen dem ersten Zug ins noch unbekannte Winterquartier und späteren Zugbewegungen dokumentieren unter anderem die klassischen Verfrach-

GLOSSAR

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

Infraschall: Schall in Wellenlänge, die unter unserem Hörbereich liegen. Er entsteht durch Brandung an der Küste, Wind über Gebirgskämmen und bestimmten Wetterereignissen und breitet sich über weite Strecken bei geringer Abnahme aus.

Magnetische Anomalie: Gebiet, in dem die Feldstärke des Erdmagnetfelds von den regelmäßigen Werten abweicht; oft starke Schwankungen auf kleinstem Raum. Magnetische Anomalien entstehen in Verbindung mit Erzen im Boden, Vulkanismus usw.

Ortsmissweisung (engl. release site bias): Abflugrichtungen verfrachteter Vögel, die eine für den jeweiligen Ort typische Abweichung von der Heimrichtung zeigen.

Umweltgradienten: Umweltfaktoren, die einen Gradienten aufweisen, z. B. die Intensität des Erdmagnetfelds, die von den Polen zum magnetischen Äquator abnimmt.

Zugaktivität: Aktivität eines Zugvogels, in der sich die Bereitschaft zu ziehen ausdrückt. Bei nachziehenden Vögeln ist es die Aktivität während der Dunkelheit, die nur während der Zugsaison auftritt und der Länge des Zugwegs entspricht.

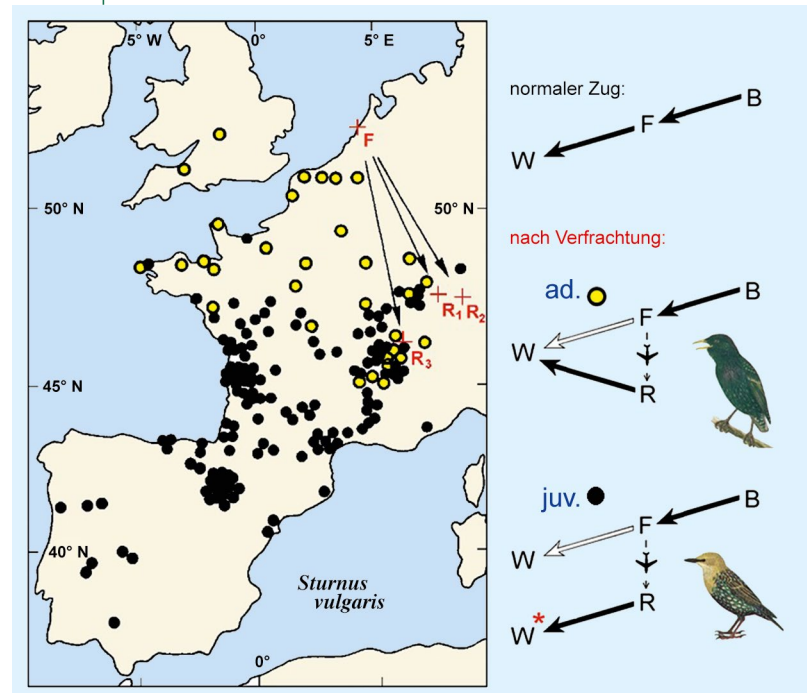
tungsversuche, die in den 1950er Jahren in den Niederlanden mit Staren (*Sturnus vulgaris*) baltischer Herkunft durchgeführt wurden [18]: Tausende Vögel wurden beringt, mit dem Flugzeug in die Schweiz verfrachtet und dort freigelassen. Die Verteilung der Wiederfunde (Abbildung 7) macht einen gravierenden Unterschied zwischen jungen und älteren Vögeln deutlich: Die Jungen, die das erste Mal zogen, folgten weiter ihrer angeborenen Zugrichtung, während die erfahrenen Vögel, die schon mindestens einmal im Zielgebiet überwintert hatten, ihren Kurs änderten und das Überwinterungsgebiet in Nordfrankreich und Südengland ansteuerten. Das heißt, bei späteren Zugbewegungen dominiert Navigation auf das Ziel hin – in diesem Fall das Überwinterungsgebiet – über die angeborene Zugrichtung.

Zur Navigation ist es notwendig, dass die Vögel das Ziel kennen – sie können grundsätzlich keinen ihnen unbekanntem Ort direkt annavigieren. Die jungen Stare waren nicht etwa grundsätzlich unfähig zu navigieren, sondern ihnen fehlte einfach das Wissen über die regionalen Verhältnisse im Zielgebiet. Die wenigen Wiederfunde von Verfrachtung auf dem Frühjahrszug dokumentieren, dass auch verfrachtete junge Stare wieder ihr angestammtes Brutgebiet ansteuerten [19] – dort waren sie vor dem Zug umher geflogen und kannten die dortigen Verhältnisse. Auch die jungen Uferschwalben (Abbildung 6) kehrten im nächsten Frühjahr an ihren Heimatort zurück: Von den später wieder nachgewiesenen Individuen brüteten mehr als 90 Prozent im Umkreis von weniger als 10 km von der Ursprungskolonie [17].

Lokale Faktoren geben den Vögeln also mit Hilfe der Navigationskarte die Richtung zum Ziel an. Inwieweit auch auf die Entfernung geschlossen werden kann, ist nicht ganz klar. Man muss annehmen, dass sie zumindest eine ungefähre Vorstellung von der Entfernung haben. Dafür spricht ein Versuch mit Tauben, die umgesiedelt worden waren: Nachdem sie sich am neuen Ort gut eingewöhnt hatten, ließ man sie zwischen ihrem alten und neuen Heim auf, und sie flogen jeweils auf den Schlag zu, der näher lag [20]. Dies lässt vermuten, dass sie Entfernungen abschätzen und sogar vergleichen können.

Es stellt sich die Frage, über welche Strecken Navigation möglich ist. Bei Standvögeln würde – je nach Größe des Heimbereichs – ein Areal nötig sein, das diesen Bereich um ein Mehrfaches übersteigt. Bei Zugvögeln muss der Bereich entsprechend größer sein und Brutgebiet sowie Winterquartier einschließen. Bei den Verfrachtungen der baltischen Stare in die Schweiz (Abbildung 7) konnten die erfahrenen älteren Vögel ihr Winterquartier in Nordfrankreich und Südengland ansteuern [18]; bei einer späteren Verfrachtung nach Barcelona war das vielen offenbar nicht mehr möglich, und von den jungen verfrachteten Individuen kehrte keiner mehr ins Brutgebiet zurück [21]. Diese Verfrachtung schien also über den Navigationsbereich der meisten Stare hinauszugehen. Andererseits zeigt die Reaktion von erfahrenen Dachsammern (*Zonotrichia leuco-*

ABB. 7 | VERFRACHTUNGSVERSUCH MIT ZIEHENDEN STAREN



Stare aus dem Baltikum wurden auf dem Durchzug an der niederländischen Küste am Ort F bei Den Haag gefangen, per Flugzeug in die Schweiz verfrachtet und dort an den Orten R1, R2 und R3 freigelassen. Die Ringfunde zeigten einen Unterschied im Verhalten zwischen jungen Staren auf dem 1. Zug und älteren Vögeln: Während letztere ihren Kurs änderten und auf ihr angestammtes Überwinterungsgebiet in Nordfrankreich und Südengland zufliegen, reagierten die jungen Stare nicht auf die Verfrachtung, flogen weiterhin in Zugrichtung und wurden in Südfrankreich und Spanien wiedergefunden. a) Verteilung der Wiederfunde (aus [18]). b) Schematische Darstellung des normalen Zugs, des Verhaltens der älteren Stare (ad.) und dem der Jungvögel (juv.). B: Brutgebiet, W: Überwinterungsgebiet; W*: neues Überwinterungsgebiet der verfrachteten Jungstare.

phrys gambelii), die während des Herbstzugs entlang der amerikanischen Westküste im Staat Washington gefangen und an die Ostküste nach New Jersey verfrachtet worden waren, dass sie diese Verfrachtung kompensieren konnten [22]. Dies spricht für eine Navigationskarte, die sich über die ganze Breite des nordamerikanischen Kontinents erstreckt. Es gibt also offensichtlich Unterschiede in der Ausdehnung der Karten, wobei noch unbekannt ist, ob dies an den jeweiligen Arten, den verschiedenen Regionen oder an den in die Karte integrierten Navigationsfaktoren liegt. Neuere Verfrachtungsversuche mit dänischen Kuckucken (*Cuculus canorus*), die zu Beginn des Zugs nach Südspanien, weit westlich ihrer normalen Zugroute, verfrachtet worden waren, und deren Flugrouten aufgezeichnet wurden [23], zeigten, dass auch sie ihre Zugrichtung änderten und ihr angestammtes Winterquartier anfliegen (Abbildung 8) – ihre Navigationskarte erlaubte ihnen also, von Spanien aus ihre zentralafrikanischen Winterquartiere anzusteuern. Allerdings traten hier interessante Unterschiede in der Reaktion individueller Vögel auf: Einige schienen direkt auf ihr Überwinterungsgebiet zuzusteuern,

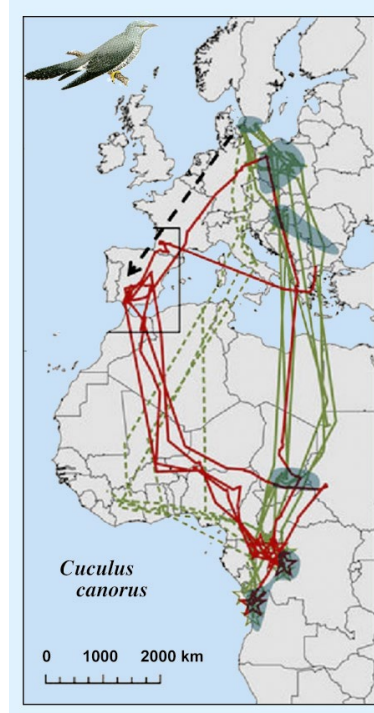
aber andere flogen zunächst verschiedene Rastgebiete unterwegs an und bogen dann Richtung Überwinterungsgebiet ab.

Die Navigationsfaktoren

Die Navigationskarte muss mindestens zwei Gradienten enthalten (siehe Abbildung 4); es könnten aber auch wesentlich mehr sein. Die Identität dieser Faktoren ist eine der großen offenen Frage; es sind aber auf jeden Fall mehrere Faktoren verschiedener Natur. Am besten belegt sind magnetische Faktoren, wahrscheinlich die lokale magnetische Feldstärke, die einen deutlichen Gradienten aufweist und vom magnetischen Äquator zu den magnetischen Polen ansteigt. Sie wird aber in der Regel erst in größeren Entfernungen benutzt. Für magnetische Navigationsfaktoren spricht zum einen das Verhalten von Brieftauben in ► magnetischen Anomalien (Abbildung 9), wo die rasche Änderung der Feldstärke zu Desorientierung führt [24]. Zum anderen belegt aber auch die magnetische Simulation einer Verfrachtung bei Zugvögeln die wichtige Rolle magnetischer Navigationsfaktoren [25]: Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*), die am Fangort im Magnetfeld eines entfernten Ortes getestet wurden, reagierten genauso wie die Vögel, die tatsächlich an diesen Ort verfrachtet worden waren, und änderten ihre Frühjahrszugrichtung entsprechend (Abbildung 10).

Als weitere Faktoren wurden Schwerkraft, ► Infraschall und auch der Anblick von fernen Landschaftsmerkmalen, der sich mit der Entfernung ändert, in Erwägung gezogen, doch keiner dieser Faktoren ist bisher sicher nachgewiesen (für eine Übersicht siehe [26]). Auch Geruchsstoffe wurden als Navigationsfaktoren vorgeschlagen [27], aber deren Rolle wird sehr kontrovers diskutiert. In manchen Gebieten, z. B. Italien, hat Geruchszug eine desorientierende Wirkung, während das in anderen Regionen nicht der Fall war. Zudem trat die desorientierende Wirkung generell nur an Orten auf, die den Tauben unbekannt waren. Es gibt eine Vielzahl von Befunden, die von den Protagonisten im Sinne von Geruchsorientierung interpretiert werden, doch die Gesamtheit der Befunde lässt sich eher durch die Annahme erklären, dass Geruchsstoffe eine aktivierende Wirkung haben, und zwar bei der Integration neuer lokaler Werte in die Navigationskarte (für eine Dis-

ABB. 8 | VERFRACHTUNG ERWACHSENER KUCKUCKE AUF DEM HERBSTZUG



Gestrichelter schwarzer Pfeil: Verfrachtung von Dänemark nach Spanien. Rote Linien: Routen der verfrachteten Kuckucke; grüne Linien: Zugrouten von nicht verfrachteten Kontrollvögeln (durchgezogen: Herbstzug; gestrichelt: Frühjahrszug). Die offenen Sterne markieren die Überwinterungsgebiete einzelner Vögel; die schattierten Flächen Rast- und Futtergebiete während des normalen Zugs (nach [23]).

kussion der Kontroverse, siehe [28]). Die Rolle von Geruchsfaktoren ist letztlich noch nicht endgültig geklärt.

Inwieweit Landmarken an fernen bekannten Orten eine Rolle spielen, ist ebenfalls unklar. Es ist nicht anzunehmen, dass Vögel von bekannter Landmarke zu bekannter Landmarke fliegen, denn Zeitumstellung ruft auch an sehr gut bekannten Orten die charakteristischen Abweichungen von der Richtung der Kontrollen hervor, die das Benutzen des Sonnenkompass anzeigt und die Vögel dabei in eine völlig andere Beziehung zu den Landmarken bringt [29]. Im Nahbereich werden Landmarken dagegen, wie oben beschrieben, wahrscheinlich als Elemente der Mosaikkarte benutzt, assoziiert mit der Kompassrichtung nach Hause.

Wir können davon ausgehen, dass die Vögel, wenn sie ihre Navigationskarte aufbauen, opportunistisch vorgehen in dem Sinne, dass sie alle Faktoren in ihre Karte integrieren, die sich in ihrer Heimatregion als nützlich erweisen. Das bedeutet allerdings auch, dass die Navigationskarte in verschiedenen Regionen unterschiedliche Faktoren enthalten kann, was die Erforschung dieser Faktoren nicht leichter macht. Andererseits gibt es aber Hinweise, dass verschiedene Vogelarten aus der gleichen Region die gleichen Navigationsfaktoren benutzen [14]: Brieftauben und Uferschwalben aus einer Kolonie in

der Nähe des Schlags zeigten an einem über 100 km entfernten Ort die gleiche starke Abweichung von der Heimrichtung (Abbildung 11). Dies lässt darauf schließen, dass sie die lokalen Faktoren in gleicher Weise interpretierten.

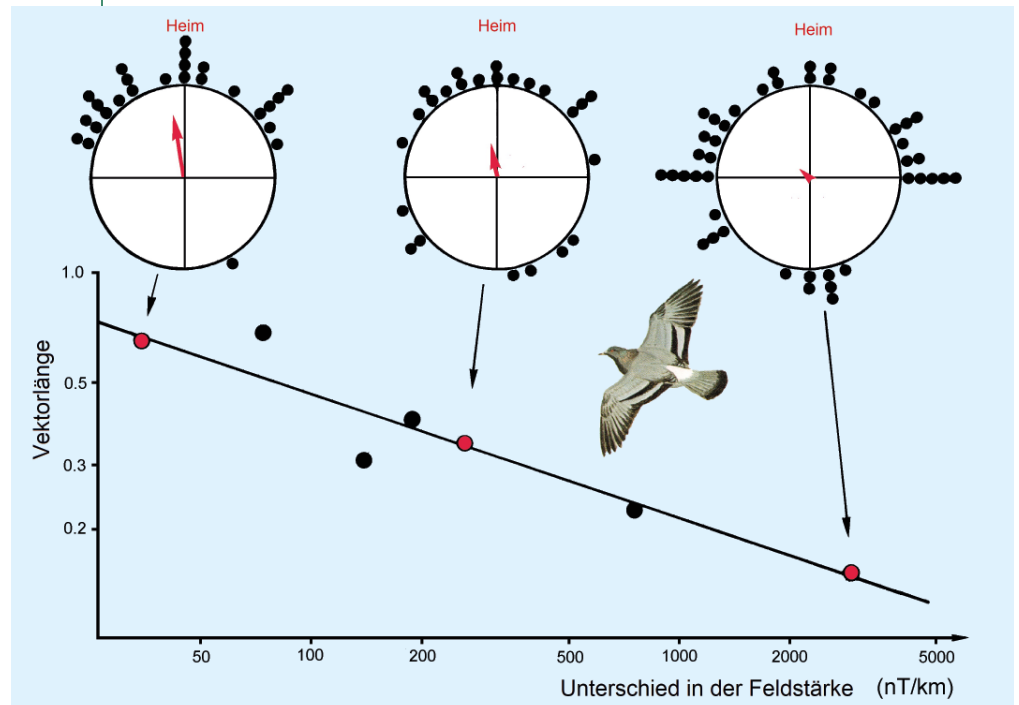
Ein effizientes System

Das Navigationssystem der Vögel setzt sich also aus spontanen und erlernten Komponenten zusammen, wobei die angeborenen Mechanismen es den Vögeln ermöglichen, die Lage und Verteilung möglicher Navigationsfaktoren zu erkunden und aufgrund dieser Erfahrung die komplexeren erlernten Mechanismen aufzubauen. Dies gilt für die Kompassmechanismen, vor allem aber auch für die Art und Weise, wie die Vögel die Richtung zum Ziel bestimmen. Der Magnetkompass, der auf der direkten Wahrnehmung der Richtung des Magnetfelds beruht, bildet die Referenzrichtung für das Erlernen des Sonnenkompass und wahrscheinlich auch für das Anpassen des Sonnenkompass an

die jahreszeitlichen Änderungen der Sonnenbahn. Bei nachziehenden Vögeln gibt er auf dem Zug neu erscheinenden Sternbildern Richtungsbedeutung. Damit ist zum einen sichergestellt, dass die astronomischen Systeme immer an die jeweilige Situation angepasst sind; zum anderen können die Vögel Richtungen aus ihrem magnetischen wie visuellen Umfeld gemeinsam ableiten. Im Heimbereich ist der Sonnenkompass zunächst der dominierende Mechanismus und wird, wie die im ersten Teil dieses Beitrags beschriebenen Zeitumstellungsversuche zeigen (siehe dort Abbildung 9), bevorzugt benutzt. Aber die meisten der so in die Irre geleiteten Vögel bemerken die anfängliche Fehlinformation, korrigieren ihren Kurs entsprechend und kehren heim, wenn auch mit Verspätung.

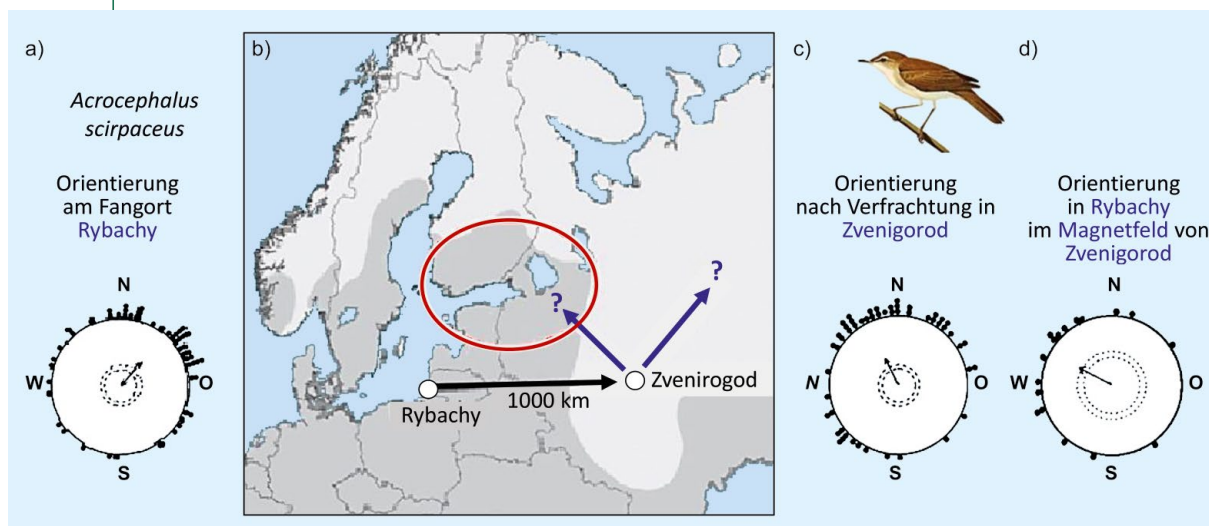
Bei den Mechanismen zur Bestimmung des Kurses zum Ziel können sich die jungen Vögel zunächst auf eine spontane Reaktion verlassen, indem sie die Richtung des Hinwegs registrieren – sie benutzen Weginformation, und diese setzt keinerlei Vor-

ABB. 9 ANFANGSORIENTIERUNG VON BRIEFSTAUBEN AUSSER- UND INNERHALB EINER MAGNETISCHEN ANOMALIE



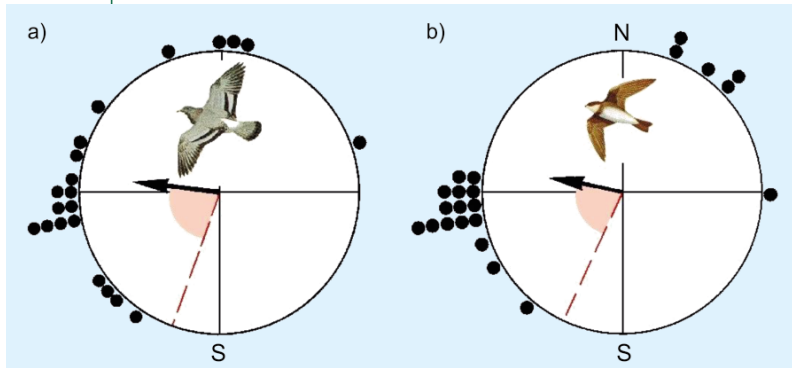
Aufgetragen ist die Vektorlänge der Verschwinderichtungen an sieben Orten außerhalb und innerhalb der Anomalie Iron Mine (Massachusetts, USA) in Bezug zu der jeweiligen Änderung in der Feldstärke innerhalb von 1 km in nT (Skalen logarithmisch): Schnelle Änderungen bedingen größere Streuung bis hin zur Desorientierung. Für drei Auffassungen (rot markiert) sind die jeweilige Verteilung der Verschwinderichtungen und der mittlere Vektor als Beispiel angegeben (nach [24]).

ABB. 10 | MAGNETISCH SIMULIERTE VERFRACHTUNG



Teichrohrsänger wurden während des Frühjahrszugs in Rybachy auf der Kurischen Nehrung gefangen und getestet (a). Nach Zvenigorod verfrachtet (b) und dort getestet (c), änderten sie ihre Richtung auf das Brutgebiet zu. Vögel, die in Rybachy blieben, dort aber im Magnetfeld von Zvenigorod getestet wurden (d), änderten ihre Richtung in gleicher Weise – sie kompensierten die magnetisch simulierte Verfrachtung (nach [25]). b) Dunkel: Verbreitungsgebiet der Teichrohrsänger; rot umrandet: vermutetes Brutgebiet der durch Rybachy ziehenden Vögel. Schwarzer Pfeil: Verfrachtung von Rybachy nach Zvenigorod. Blaue Pfeile: mögliches Orientierungsverhalten dort. Bei den Kreisdiagrammen stellen die Punkte am Rande die Richtungstendenz einzelner Vögel dar, der innere Pfeil gibt jeweils die mittleren Vektoren an.

ABB. 11 | ORIENTIERUNGSVERHALTEN ZWEIER ARTEN AM GLEICHEN ORT



Brieftauben (a) und Uferschwalben gleicher Herkunft (b) wurden an einem Ort 143 km nördlich des Herkunftsorts aufgelassen; die Heimrichtung (200°) ist durch einen roten Radius markiert. Die Punkte am Rand des Kreises geben Verschwinderichtungen der einzelnen Vögel an, die Pfeile die mittleren Vektoren. Die Abweichung der Mittelrichtung von der Heimrichtung ist rötlich markiert (nach [14]).

kenntnisse voraus. Weginformation hat aber einen gravierenden Nachteil, wenn sich die Vögel weiter von einem Ort entfernen, an den sie später zurückkehren wollen: Bei einer allein auf Weginformation beruhenden Orientierung ist nämlich keine Kurskorrektur möglich. Geringe Fehler bei der Erfassung des Kurses und der Integration verschiedener Flugrichtungen addieren sich und könnten so bei der Umkehr zu einem leicht fehlerhaften Kurs führen. Das ist nicht weiter schlimm, solange die Vögel in der Nähe vom Zielort bleiben; in einer Entfernung von 1 km macht z. B. ein Fehler von 5° weniger als 100 m aus. Wenn sie sich aber weiter vom Zielort entfernt haben, kann der gleiche Fehler dazu führen, dass der Zielort verfehlt wird. Das Benutzen von Ortsinformation mit der Hilfe der Navigationskarte erlaubt dagegen, die Richtung zum Ziel bei Bedarf jederzeit neu zu bestimmen. Anfängliche Fehler wie die Ortsmissweisung, hervorgerufen durch Unregelmäßigkeiten in der Verbreitung der Navigationsfaktoren, können leicht korrigiert werden. Navigation mit Hilfe der Karte ist flexibel, erlaubt Umwege, etwa um bestimmte Gebiete aufzusuchen oder zu meiden, ohne dass komplexe Wege integriert werden müssten. Auch können nicht nur ein Zielort, sondern beliebige Ziele angefliegen werden. Das Benutzen von Ortsinformation ist der rein auf Weginformation beruhenden Navigation überlegen und gibt mehr Sicherheit; deshalb wird sie wohl von erfahrenen Vögeln bevorzugt benutzt.

Entsprechendes gilt auch für den Vogelzug. Die Verfrachtungsversuche (Abbildungen 7 und 8) machen deutlich, dass Navigationsvorgänge nach dem ersten Zug über die angeborene Richtungsinformation dominieren. Versuche mit handaufgezogenen Zugvögeln zeigen zwar, dass die angeborene Zugrichtung auch später noch zur Verfügung steht [30], aber die Vögel ändern ihren Kurs bei Bedarf, um ihr Ziel – das Brutgebiet, das angestammte

Winterquartier, aber auch günstige Rastgebiete (Abbildung 8) – zu erreichen oder weniger günstige Gebiete zu meiden. Bei späteren Zugbewegungen ist die Navigation mit Hilfe der auf Erfahrung beruhenden Karte dem starren angeborenen Zugprogramm überlegen. Insgesamt werden die durch Erfahrung erworbenen Mechanismen später von älteren Vögeln bevorzugt benutzt, denn eine ausgedehnte Karte erlaubt eine effiziente Orientierung sowohl im Heimbereich als auch auf dem Vogelzug, ermöglicht größere Flexibilität und gibt vor allem mehr Sicherheit beim Erreichen des jeweiligen Ziels.

Zusammenfassung

Im ersten Teil dieses Beitrags haben wir aufgezeigt, welche Kompassmechanismen Vögel für die Navigation nutzen. Für die Bestimmung der Richtung zum Ziel im Heimbereich können sich junge Vögel zunächst spontan auf Weginformation verlassen, indem sie die Richtung des Hinwegs registrieren und Richtungsänderungen integrieren; die Umkehr dieser Richtung ergibt die Heimrichtung. Der erste Zug junger Zugvögel ins noch unbekannte Winterquartier wird durch ein angeborenes Zugprogramm gesteuert, das die Richtung und – über die Dauer des Zuges – die Entfernung vorgibt. Diese Mechanismen erlauben es den Vögeln, eine Navigationskarte aufzubauen, indem sie die räumliche Verteilung von Umweltgradienten erlernen. Durch Vergleich der lokalen Werte dieser Faktoren mit den Werten des Zielorts können sie den Kurs zum Ziel bestimmen. Die Navigationskarte wird von erfahrenen Vögeln bevorzugt benutzt, denn sie erlaubt mehr Flexibilität und bietet mehr Sicherheit als die angeborenen Mechanismen.

Summary

The navigation system of birds – part 2

In the first part of this article we have shown which types of compass systems birds use for navigation. For determining the course to the goal, young birds can rely on information gathered en route during the outward journey by recording the direction, integrating twists and turns and reversing this direction to obtain the course towards home. The first migration of young migrants is controlled by an innate migratory program that indicates the direction and – by the duration of migration – also the distance. These spontaneous mechanisms allow birds to establish a ‘navigational map’ by familiarizing themselves with the spatial distribution of environmental gradients. By comparing the local values of these factors with the remembered ones of the goal they can determine the course to the goal. Experienced birds preferably use the navigational map because it allows more flexibility and provides more security than the innate mechanisms.

Schlagworte:

Weginformation, Zugorientierung, angeborenes Zugprogramm, Ortsinformation, Navigationskarte, Mosaikkarte, Kompensation von Verfrachtung.

Literatur

- [1] G. Kramer (1953). Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwendet? *J. Ornithol.* 94, 201–219.
- [2] W. Wiltschko, W. R. Wiltschko (2017). Die Magnetorientierung der Vögel. *Ökol. Vögel* 34, 557–570.
- [3] 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.
- [4] S.T. Emlen (1975). The stellar orientation system of a migratory birds. *Scient. American* 233, 102–111.
- [5] R. Wehner, S. Wehner (1990). Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread? *Ethol., Ecol., Evol.* 2, 27–48.
- [6] R. Wiltschko, W. Wiltschko (1985). Pigeon homing: change in navigational strategy during ontogeny. *Anim. Behav.* 33, 583–590.
- [7] P. Berthold (1988). The control of migration in European warblers, in H. Ouellet (Hrsg.) *Acta XIX Congr. Intern. Ornithol.*, Ottawa 1986, Univ. of Ottawa Press, Ottawa, 215–249.
- [8] A. J. Helbig (1991). 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.
- [9] K. E. Delmore et al. (2020). Individual variability and versatility in an eco-evolutionary model of avian migration. *Proc. R. Soc. B* 287, 20201339.
- [10] E. Gwinner, W. Wiltschko (1978). Endogenously controlled changes in the migratory direction of the Garden Warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol.* 125, 267–273.
- [11] W. Beck, W. Wiltschko (1988). Magnetic factors control the migratory direction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* PALLAS), in H. Ouellet (Hrsg.), *Acta XIX Congr. Intern. Ornithol.*, Ottawa 1986, Univ. of Ottawa Press, Ottawa, 1955–1962.
- [12] W. Wiltschko et al. (1998). Interaction of magnetic and celestial cues in the migratory orientation of passerines. *J. Avian Biol.* 29, 606–617.
- [13] G. V. T. Matthews (1951). The experimental investigation of navigation in homing pigeons. *J. Exp. Biol.* 28, 508–636.
- [14] W. T. Keeton (1973). Release-site bias as a possible guide to the "map" component in pigeon homing. *J. Comp. Physiol.* 86, 1–16.
- [15] H. G. Wallraff (1974). Das Navigationssystem der Vögel. Schriftenreihe „Kybernetik“, R. Oldenbourg Verlag, München, Wien.
- [16] M. Grüter, R. Wiltschko (1990). Pigeon homing: the effect of local experience on initial orientation and homing success. *Ethology* 84, 239–255.
- [17] C. J. Mead, J. D. Harrison (1979). Sand martin movements within Britain and Ireland. *Bird Study* 26, 73–86.
- [18] A. C. Perdeck (1958). Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46, 1–37.
- [19] A. C. Perdeck (1983). An experiment of the orientation of juvenile Starlings during spring migration: an addendum. *Ardiea* 71, 255.
- [20] N. E. Baldaccini et al. (1976). Homing behaviour of pigeons confined to a new loft distant from their home. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 10, 461–467.
- [21] A. C. Perdeck (1967). Orientation of starlings after displacement to Spain. *Ardea* 55, 194–202.
- [22] K. Thorup et al. (2007). Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S in a migratory songbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 18115–18118.
- [23] M. Willemoes et al. (2015). Flexible navigation response in common cuckoos *Cuculus canorus* displaced experimentally during migration. *Scient. Reports* 5, 16402.
- [24] C. Walcott (1978). Anomalies in the earth's magnetic field increase the scatter in pigeons' vanishing bearings. In K. Schmidt-Koenig & W.T. Keeton (Hrsg.), *Animal Migration, Navigation and Homing*. Berlin, Heidelberg: Springer, 143–151.
- [25] D. Kishkinev et al. (2015). Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement. *Curr. Biol.* 25, R822–R824.
- [26] R. C. Beason, W. Wiltschko (2015). Cues indicating location in pigeon navigation. *J. Comp. Physiol. A* 201, 961–967.
- [27] F. Papi (1990). Olfactory navigation in bird. *Experientia* 46, 352–363.
- [28] R. Wiltschko, W. Wiltschko (2017). Considerations on the role of olfactory input in avian navigation. *J. Exp. Biol.* 220, 4347–4350.
- [29] E. Füller et al. (1983). Orientation of homing pigeons: compass orientation vs piloting by familiar landmarks. *J. Comp. Physiol.* 153, 55–58.
- [30] A. Helbig (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.

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