

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Frankfurt (Main)

Magnetismus und Richtungsfinden zugunruher Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*)

Von Friedrich Wilhelm Merkel und Wolfgang Wiltschko

KRAMER (1949) zeigte, daß die Zugaktivität gekäfigter nächtlich zugunruher Vögel deutlich gerichtet ist und die eingehaltene Richtung über die Gesamtdauer der Zugaktivität einer Nacht — auch in geschlossenen Räumen! — meist konstant bleibt. In einer Reihe von Fällen bevorzugten Rotrück-Würger (*Lanius collurio*) die südöstliche, also die Zug-Richtung. „Die beobachtete Richtungstendenz wird insoweit als charakteristisch für die Zugorientierung betrachtet, als sie der Ausdruck einer Orientierungsbereitschaft ist“ (S. 283). Warum sich die Vögel öfters in der Richtung irren, versuchte KRAMER u. a. damit zu erklären, daß die Ausweichs-Stereotypen in dem Netzkäfig das Bild verfälschen. Seine Versuche, die Richtungstendenz durch ein künstliches Magnetfeld zu ändern, schlugen fehl. KRAMER hält jedoch seine Versuche diesbezüglich nicht für völlig entscheidend. Die Theorien über eine mögliche Beteiligung des Erdmagnetfeldes sind sein an (siehe auch STRESEMANN 1935), ohne das bisher experimentelle Grundlagen erarbeitet werden konnten.

Die Versuche, von denen hier zu berichten ist, begründen sich auf der von MERKEL und FROMME (1958), FROMME (1961), MERKEL, FROMME und WILTSCHKO (1964) bewiesenen Tatsache, daß in geschlossenen Räumen ohne jegliche Himmelssicht eine Bevorzugung der natürlichen Zugrichtung auftritt. Sie wurden im wesentlichen so wie die von FROMME (1961) und MERKEL, FROMME und WILTSCHKO (1964) beschriebenen Versuche durchgeführt. Der Registrierkäfig (100 cm Durchmesser, 35 cm Höhe) steht zentral 1 m unter einer größtenteils geschwärzten Glimmlampe. Die Beleuchtungsintensität im Käfig ist kleiner als 0,02 Lux. Der Käfig ist allseitig mit Niederdruck-Polyaethylen verkleidet. Dies dürfte das Auftreten von Bewegungs-Stereotypen stärker verhindern, als es bei Netzkäfigen der Fall ist. Zwischen den 8 radial angeordneten Sitzstangen von 35 cm Länge bleibt ein Mittelraum von 30 cm Durchmesser frei. An jeder Sitzstange ist ein Mikroschalter so angebracht, daß jeder Ansprung des Versuchstieres einen Impuls gibt, den ein Registrierapparat in einem anderen Raum (ohne Hörverbindung) aufzeichnet. Der Käfig wurde jedesmal gedreht, wenn derselbe Vogel erneut zum Versuch herangezogen wurde. Während der zu beschreibenden Versuchsserie tauschten wir den Registrierkäfig selbst zweimal aus.

Alle hier zu erörternden Versuche wurden in der Stahlkammer durchgeführt, die bei FROMME (1961) eingehend beschrieben ist. Die Kammer besteht aus 2 identischen Räumen (Hauptkammer und Schleuse) und ist allseitig von Stahlwänden umgeben, die das magnetische Feld im Inneren auf 0,14 Gauß Total-Intensität abschwächen. Die Totalintensität des erdmagnetischen Feldes beträgt in Frankfurt (Main) 0,41 Gauß, was

auch für die normalen Vogelhaltungsräume des Zoologischen Institutes gilt. Die Richtung der Horizontalkomponente (magnetisch Nord) wird in der Klimakammer nur unwesentlich verändert. Der Registrierkäfig steht in der Hauptkammer.

FROMME (1961) fand, daß Rotkehlchen ihre normale Zugrichtung nicht einhalten können, wenn sie für jeweils eine Nacht aus ihren normalen Wohnkäfigen in den Registrierkäfig der Klimakammer gesetzt werden. Im Herbst 1963 und im Frühjahr 1964 hielten wir Rotkehlchen unter Kunsttagsbedingungen im Schleusenraum der Klimakammer. Diese Vögel zeigten im Orientierungskäfig der Hauptkammer erstaunlicherweise eine klare Bevorzugung der jeweiligen natürlichen Zugrichtung (WILTSCHKO unveröffentlicht). Obwohl FROMME (1961) ebenso wie KRAMER (1949) außerhalb der Stahlkammer keine Beeinflussung der Zugrichtung durch Änderung des Erdmagnetfeldes feststellen konnte, legten uns diese Ergebnisse erneut die Vermutung nahe, daß die Vögel das Erdmagnetfeld während der Zuginruhe zum Richtungsfinden benützen. Es erschien uns denkbar, daß sich die Rotkehlchen erst längere Zeit an das schwächere Feld der Klimakammer adaptieren müssen, um ihre natürliche Zugrichtung einhalten zu können.

Wir stellten um den Registrierkäfig 2 Helmholzspulen von 180 cm Durchmesser und 90 cm Abstand. Die Spulen sind mit je 30 Windungen Cu-Lackdraht (Diposyn U 0,90 mm²) versehen und werden mit 1 Ampere aus einem 12-Volt-Akkumulator gespeist. Je nach Polung kann die Horizontalkomponente des künstlichen Feldes (magnetisch Nord mN) nach geographisch Ost (E) oder geographisch Nordwest (NW) gerichtet werden. Der begrenzte Raum in der Stahlkammer verhinderte eine andere Stellung. Die Feldstärke beträgt bei mN in E 0,30 Gauß, bei mN in NW 0,41 Gauß. Die Inhomogenität des Feldes ist im Bereich des Käfigs kleiner als 4%.

Die Versuchsrotkehlchen wurden im Laufe des September 1964 in Frankfurt* gefangen und zunächst in einem Raum des Zoologischen Instituts bei Tageslicht gehalten. Von hier aus brachten wir jeden Vogel möglichst dreimal für je eine Nacht in den Testraum der Klimakammer (ohne Magnet) = Versuchsordnung I. Die hierbei erzielten Ergebnisse sind in der Tabelle und Abbildung 1 wiedergegeben. Sie bestätigen die Befunde von FROMME (1961), wonach Rotkehlchen unter diesen Bedingungen nicht in der Lage sind, ihre natürliche Zugrichtung beizubehalten (siehe auch unten). Nach der dritten Versuchsnacht überführten wir den Vogel in einen Wohnkäfig in der Schleuse der Klimakammer, wo eine Leuchtstoffröhre HNW 202, 40 W, für den der Jahreszeit entsprechenden Tag-Nacht-Rhythmus sorgt. Nach 3 Tagen und dann jeweils im Abstand von 3 bis 5 Tagen kamen die Versuchstiere wieder in den Registrierkäfig unter den verschiedenen Versuchsbedingungen (Versuchsordnung II = ohne künstliches Magnetfeld, Versuchsordnung III = mN in E, Versuchsordnung IV = mN in NW). Die Ergebnisse sind in den Tabellen und Abbildungen 2 bis 4 wiedergegeben.

Die Tabellen zeigen die absoluten Aktivitätswerte je Versuchsnacht, aufgeteilt auf die 8 Richtungen. In den Tabellen und Abbildungen 3 und 4 ist zu der jeweiligen geographischen Richtung auch diejenige angegeben, welche dem künstlichen Magnetfeld entspricht. Die Aktivitätsverteilungen vieler Einzelnächte und aller Tabellensummen weichen laut Kuipertest (KUIPER [1960] und PERDECK [1963]) von einer Zufallsverteilung ab. Die aus der Aktivitätsverteilung jeder einzelnen Versuchsnacht vektoriell berechnete Mittelrichtung trugen wir in den Abbildungen als gleichberechtigten Meßwert ein, wodurch jede einzelne Versuchsnacht eines jeden Vogels nur als ein Testwert erscheint. Die jeweiligen Mittelrichtungen sind der letzten Spalte der Tabellen zu entnehmen. Aus den Richtungen der einzelnen Nächte wurde wiederum eine Mittelrichtung bestimmt: Deren

* Die Rotkehlchen R 11 und R 14 haben eine andere Vorgeschichte. Sie wurden auf Helgoland gefangen und seit Herbst 1963 in einer künstlichen Photoperiodik im Schleusenraum der Klimakammer gehalten. Die Photoperiodik wurde so gewählt, daß die Tiere einen Monat früher als die anderen Versuchstiere in die Herbstzuginruhe 1964 kamen. R 11 und R 14 treten deshalb in Versuchsordnung I nicht auf.

Vektorlänge a ergibt ein Maß für die Streuung ($a = 1$, wenn alle Werte in einer Richtung liegen, $a = 0$, wenn sich alle Werte genau gegenüber liegen) und kann direkt zur Signifikanzprüfung herangezogen werden (SCHMIDT-KOENIG 1961).

Abb. 1.

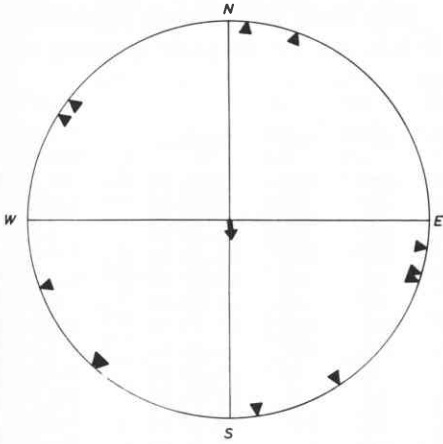


Abb. 2.

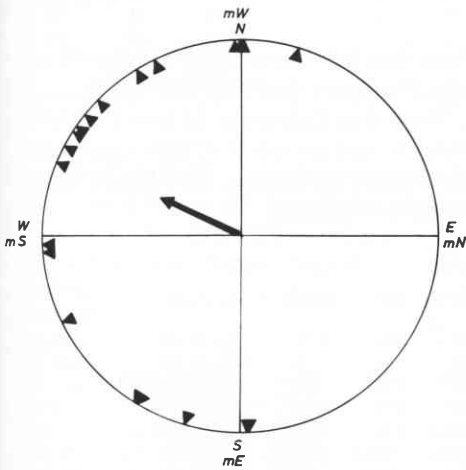
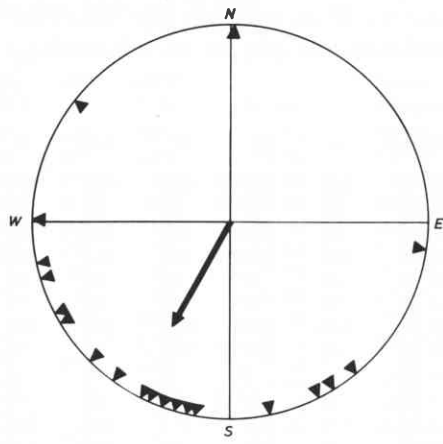


Abb. 3.

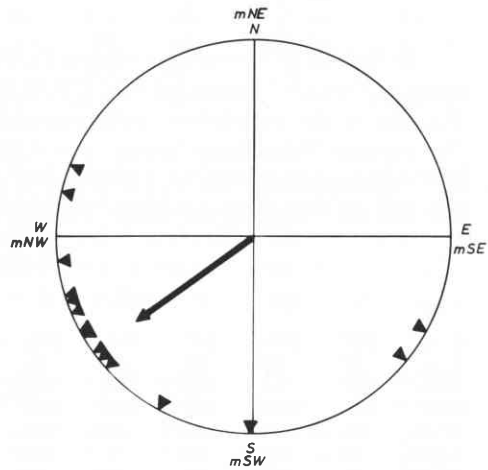


Abb. 4.

Abb. 1. Mittelrichtungen aus einzelnen Versuchsnächten mit Rotkehlchen, die bei 0,41 Gauß gehalten und bei 0,14 Gauß getestet wurden. Die Länge der mittleren Vektoren ist in dieser wie in allen anderen Abbildungen maßstabsgetreu eingetragen. Bezug: $r = 1$.

Abb. 2. Mittelrichtungen in den Einzelnächten von Rotkehlchen, die bei 0,14 Gauß gehalten und bei 0,14 Gauß getestet wurden. Die Richtung der Horizontalkomponente des Erdfeldes ist unverändert.

Abb. 3. Mittelrichtungen in den Einzelnächten von Rotkehlchen, die bei 0,14 Gauß gehalten wurden, getestet in einem künstlichen Magnetfeld von 0,30 Gauß, dessen Horizontalkomponente mN nach geographisch E gerichtet ist.

Abb. 4. Mittelrichtungen in den Einzelnächten von Rotkehlchen, die bei 0,14 Gauß gehalten wurden, getestet in einem künstlichen Magnetfeld von 0,41 Gauß, dessen Horizontalkomponente mN nach geographisch NW gerichtet ist.

In Tabelle 1 (Versuchsordnung I: Vögel aus einem „Normalraum“ mit 0,41 Gauß in der Klimakammer bei 0,14 Gauß getestet) liegt das Maximum der Aktivitätsverteilung in NE. Diese Summenverteilung ist zwar nach dem Kuipertest mit $P = 0,01$ überzufällig, doch halten die Rotkehlchen ihre natürliche Herbstzugrichtung nicht ein. Nach der Ringfundauswertung (HAGGENMILLER [1965]) ist für Rotkehlchen eine Abzugsrichtung von S—W zu erwarten. Der Vektortest (Abb. 1) zeigt keine Bevorzugung irgendeiner Richtung und gibt mit einer Vektorlänge von $a = 0,11$ eine extrem große Streuung an.

Tabelle 1

Vogel	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW	Datum	Mittel- richtung
R 36	440	467	403	380	453	417	380	330	2. 10. 64	97,5°
R 38	37	47	55	53	53	46	49	38	5. 10. 64	146,3°
R 35	94	105	118	144	167	110	139	87	13. 10. 64	172,4°
R 36	138	128	106	113	122	131	136	143	16. 10. 64	303,3°
R 38	42	49	46	53	54	55	54	55	18. 10. 64	222,6°
R 35	23	32	53	20	18	31	27	46	19. 10. 64	19,6°
R 43	130	210	250	195	163	199	222	225	20. 10. 64	106,3°
R 39	42	107	106	78	38	67	109	107	21. 10. 64	5,1°
R 36	14	9	7	6	11	12	8	14	23. 10. 64	306,8°
R 39	31	29	21	37	38	25	54	17	27. 10. 64	221,7°
R 43	150	212	177	246	213	127	65	137	29. 10. 64	107,6°
R 43	120	137	66	116	156	173	165	133	5. 11. 64	250,1°
Summe	1261	1532	1408	1441	1486	1393	1408	1332		

Kuipertest
 $P < 0,01$

In Tabelle 2 (Versuchsordnung II: Vögel aus dem Schleusenraum [0,14 Gauß] getestet in Versuchskammer bei 0,14 Gauß) liegt das Maximum der Aktivitätsverteilung in SW, also in der natürlichen Herbstzugrichtung. Nach dem Kuipertest ist hier $P \ll 0,01$. Die mittlere Vektorlänge beträgt $a = 0,604$ (Abb. 2) und ist mit $P < 0,01$ signifikant. Die Vektorrichtung weist nach SW, also in die natürliche Zugrichtung. Dies spricht dafür, daß sich die Vögel auf die neuen Verhältnisse einstellen konnten.

Tabelle 2

Vogel	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW	Datum	Mittel- richtung
R 14	307	278	307	314	373	357	308	272	7. 8. 64	190,1°
R 11	27	26	27	37	43	43	34	28	10. 8. 64	200,2°
R 11	287	294	305	339	373	376	355	294	2. 9. 64	203,4°
R 14	245	357	393	235	363	455	223	254	4. 9. 64	153,1°
R 14	199	306	322	62	310	367	133	220	5. 9. 64	140,4°
R 14	113	100	96	75	116	162	93	119	27. 9. 64	257,6°
R 14	31	37	32	25	39	51	33	35	28. 9. 64	238,7°
R 11	24	25	26	27	29	32	31	25	30. 9. 64	215,8°
R 11	24	21	22	30	37	33	27	27	1. 10. 64	205,6°
R 35	16	4	15	8	16	14	19	12	22. 10. 64	253,1°
R 35	86	177	276	219	337	227	382	152	25. 10. 64	195,8°
R 36	36	100	180	182	174	240	168	133	26. 10. 64	190,5°
R 38	139	148	121	127	150	168	174	163	4. 11. 64	268,7°
R 43	37	332	263	278	352	277	169	126	8. 11. 64	148,2°
R 38	95	110	69	112	130	152	133	91	10. 11. 64	224,8°
R 36	143	138	109	95	113	68	133	128	13. 11. 64	1,1°
R 39	402	532	469	430	484	488	340	477	21. 11. 64	98,1°
R 36	213	167	208	146	143	228	206	180	23. 11. 64	308,4°
R 39	291	291	254	348	272	309	281	278	25. 11. 64	167,6°
R 38	96	93	67	85	89	106	102	65	26. 11. 64	241,9°
Summe	2811	3536	3561	3174	3943	4153	3344	3079		

Kuipertest
 $P \ll 0,01$

In Tabelle 3 (Versuchsordnung III: Rotkehlchen aus dem Schleusenraum [0,14 Gauß] im Versuchsraum mit künstlichem Magnetfeld [0,30 Gauß] und mN in E) zeigt das Maximum der Aktivitätsverteilung auf NW. Dies entspricht der mSW-Richtung, also der natürlichen Zugrichtung (Aktivitätsverteilung nach Kuipertest überzufällig $P \ll 0,01$). Die mittlere Vektorrichtung (Abb. 3) zeigt ebenfalls nach NW = mSW. Bei einer Vektorlänge von $a = 0,44$ erhalten wir eine Signifikanz von $0,05 > P > 0,01$.

Tabelle 3

Vogel	mW N	mNW NE	mN E	mNE SE	mE S	mSE SW	mS W	mSW NW	Datum	Mittel- richtung
R 14	282	261	207	223	277	240	270	278	3. 8. 64	303,9°
R 11	134	140	156	173	181	176	187	164	4. 8. 64	212,4°
R 14	187	186	179	134	145	135	176	151	21. 8. 64	16,7°
R 14	366	409	316	216	348	398	377	383	22. 8. 64	334,5°
R 14	383	423	140	127	308	456	406	392	23. 8. 64	296,6°
R 14	147	113	156	193	221	238	123	95	14. 8. 64	176,5°
R 14	145	171	129	122	262	191	164	144	15. 8. 64	196,2°
R 11	46	27	29	33	36	40	41	52	8. 9. 64	292,4°
R 14	342	302	289	278	307	443	350	344	21. 9. 64	265,1°
R 14	215	170	153	181	195	370	261	179	22. 9. 64	243,8°
R 11	245	237	216	257	124	171	262	257	26. 8. 64	0,1°
R 11	14	13	8	14	4	6	14	15	27. 9. 64	359,3°
R 11	19	17	16	18	22	19	29	24	28. 9. 64	267,5°
R 36	147	116	106	87	90	128	167	121	31. 10. 64	307,9°
R 35	64	56	72	70	101	70	69	52	11. 11. 64	176,6°
R 43	559	377	368	355	275	165	376	583	15. 11. 64	358,2°
R 36	234	186	214	161	206	237	215	272	18. 11. 64	301,5°
R 43	71	67	111	84	78	101	111	80	24. 11. 64	212,1°
R 38	50	53	54	37	43	48	69	58	30. 11. 64	313,8°
R 36	215	217	139	145	177	157	198	264	1. 12. 64	328,5°
Summe	3865	3541	3058	2908	3400	3789	3865	3908		Kuipertest $P \ll 0,01$

In Tabelle 4 (Versuchsordnung IV: Vögel aus dem Schleusenraum [0,14 Gauß] im Versuchsraum mit künstlichem Magnetfeld [0,41 Gauß] und mN in NW) liegt das Maximum der Aktivitätsverteilung in S und SW = mSW und mW. Dies entspricht wiederum der natürlichen Zugrichtung (Aktivitätsverteilung nach Kuipertest überzufällig $P < 0,01$). Die Vektorrichtung zeigt nach mW ($a = 0,816$, $P \ll 0,01$).

Tabelle 4

Vogel	mNE N	mNW NE	mSE E	mSW SE	mS S	mSW SW	mW W	mSW NW	Datum	Mittel- richtung
R 14	259	214	205	200	226	236	233	222	11. 8. 64	240,7°
R 14	220	229	241	201	250	221	211	215	12. 8. 64	119,3°
R 11	130	137	143	167	140	171	140	139	16. 8. 64	181,1°
R 11	181	162	160	186	200	217	213	205	19. 8. 64	247,1°
R 11	132	122	130	142	156	167	159	143	20. 8. 64	228,1°
R 11	170	161	165	180	221	225	213	204	23. 8. 64	234,3°
R 14	267	84	312	317	177	211	209	237	29. 8. 64	128,1°
R 11	10	22	10	26	26	25	24	20	24. 9. 64	207,9°
R 35	93	69	36	49	75	94	86	75	3. 11. 64	283,3°
R 36	79	40	61	85	115	93	114	85	6. 11. 64	230,9°
R 36	81	10	26	81	95	71	72	83	7. 11. 64	238,4°
R 38	92	86	68	103	101	95	131	95	17. 11. 64	251,9°
R 35	42	29	37	23	40	43	29	43	19. 11. 64	291,4°
R 43	166	171	134	112	239	246	184	176	20. 11. 64	241,3°
R 38	88	136	101	82	131	135	98	136	22. 11. 64	262,5°
R 36	262	140	142	203	242	214	236	183	27. 11. 64	250,8°
Summe	2272	1812	1971	2157	2434	2464	2352	2261		Kuipertest $P < 0,01$

Für die Fähigkeit der Rotkehlchen, Richtungsinformationen vom erdmagnetischen Feld zu erhalten, sprechen auch die Ergebnisse eines weiteren Tests nach WATSON & WILLIAMS (1956), den MARKL (1964) beschrieben hat. Dazu wurden die Werte der Abb. 2 und 3 herangezogen, weil hier in jedem Fall der mittlere Vektor nach SW bzw. nach mSW zeigt. Die Nullhypothese sagt, daß alle Werte der Versuchsanordnung II und III im Streubereich eines gemeinsamen mittleren Vektors liegen. Diese Hypothese mußte mit einer Wahrscheinlichkeit von $P < 0,01$ abgelehnt werden. Danach existieren tatsächlich 2 verschiedene Vektoren, die einen Winkel von $86,9^\circ$ bilden, was einer Drehung der Horizontalkomponente des Magnetfeldes um 90° entspricht. Da bei unserer Registrierung dem Vogel nur alle 45° eine Wahlmöglichkeit zur Verfügung steht, ist dieses Ergebnis erstaunlich gut. Es ist deshalb kaum verwunderlich, daß die mittlere Vektorrichtung aus Versuchsanordnung IV trotz auffällig geringer Streuung nach mW statt nach mSW zeigt.

Nach unserer Auffassung sprechen die vorliegenden Versuchsergebnisse deutlich dafür, daß Vögel bei ihrem Richtungsfinden während der Zugunruhe das Erdmagnetfeld benützen. Die bisherigen Ergebnisse noch laufender Versuche bestärken uns in dieser Ansicht.

Wir möchten an dieser Stelle Herrn Dipl.-Ing. BRINKMANN und Herrn Dr. KUMMER für physikalische Ratschläge, Herrn Dr. MARKL für Hinweise zur Statistik und nicht zuletzt dem Institut für Physikalische Chemie der Universität Frankfurt (Main) danken, daß es uns ein Hall-Gaußmeter zur Verfügung stellte. Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

Summary

During the period of migratory unrest, European Robins, *Erithacus rubecula* (L.), prefer their natural migratory direction (SW or NE respectively) in orientation cages situated in rooms without celestial clues. If birds kept during daytime in a normal room of our laboratories were transferred for one night in an orientation cage placed in one room (the "test room") of an all-steel chamber, the natural direction could not be maintained. If, however, the same test animals are kept for at least 3 days in a second compartment of the same steel chamber (the "living room") the birds again show a clear preference for the natural migratory direction in the orientation cage of the "test room". This "directional choice" can be significantly influenced by generating a magnetic field with two Helmholtz coils. The horizontal component of this artificial field (experimental North mN) was directed to the E or NW respectively. If mN was directed to the E, the mean peak of activity of the testbirds could be recorded in the NW. On the other hand the activity pattern shows its maximum in the S when mN was directed to the NW. In both cases the direction was mSW in respect to the artificial field, this corresponds to the natural direction of migration which is SW.

In the laboratories of the Zoological Institute in Frankfurt (Main) the total intensity of the terrestrial magnetic field is 0.41 Gauss; in the two compartments of the steel chamber only 0.14 Gauss, the direction of the horizontal component is practically unchanged. The reorientation might be due to an adaptation to the less intensive magnetic field. During the tests in artificial fields the total intensity of the magnetic field was 0.30 Gauss or 0.41 Gauss respectively, the inhomogeneity of the field within the cage was maximally 4%.

The tables show the absolute numbers of activity steps distributed to eight points of the compass recorded during the individual tests. Tables 3 and 4 give the true directions and their corresponding directions produced by the artificial magnetic field.

The non-randomness of the activity patterns is significant according to the test given by KUIPER (1960) and PERDECK (1963).

The mean vectors of the tables 2 and 3 before and after changing the magnetic field differ significantly ($p < 0.01$) according to a vector test described by WATSON & WILLIAMS (1956) and MARKL (1964). The mean azimuth of every single test has been considered an equivalent test unit.

Literatur

- Fromme, H. G. (1961): Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Kleinvögel. Z. Tierpsychol. 18, 205—220. • Haggemiller, R. (1965): Die Wanderungen des Rotkehlchens in Deutschland an Hand von Beringungsergebnissen. Wissenschaftliche Hausarbeit zur ersten Staatsprüfung für das Lehramt an Volks- und Realschulen. Wissenschaftliches Prüfungsamt Frankfurt am Main. • Kramer, G. (1949): Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugruhe gekäfigter Vögel. In „Ornithologie als biologische Wissenschaft“, Carl Winter Verlag, Heidelberg. • Kuiper, H. N. (1960): Tests concerning random points on a circle. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Series A 63/1, 38—47. • Markl, H. (1964): Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* Förster. Z. vgl. Physiol. 48, 552—586. • Merkel, F. W., & H. G. Fromme (1958): Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Rotkehlchen. Naturwiss. 45, 499—500. • Merkel, F. W., H. G. Fromme & W. Wiltschko (1964): Nichtvisuelle Orientierung bei Rotkehlchen. Vogelwarte 22/3—4, 168—173. • Perdeck, A. C. (1963): Does navigation without visual clues exist in robins? Ardea 51/2—4, 91—104. • Schmidt-Koenig, K. (1961): Die Sonne als Kompaß im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben. Z. Tierpsychol. 18, 221—244. • Stresemann, E. (1935): Haben Vögel einen Ortssinn? Ardea 24/3—4. • Watson, G. S., & E. J. Williams (1956): On the contraction of significance tests on the circle and the sphere. Biometrika 43, 344—352.