

JOURNAL FÜR ORNITHOLOGIE

Einundneunzigster Jahrgang

Heft 4

Oktober

1943

Der Flug des Nektarvogels (*Cinnyris*).

Von Karl Zimmer.

(Hierzu die Tafeln XIII—XVI.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	371
Fragestellung	371
Danksagungen	372
Technik der Filmaufnahmen	372
Der Flug des Nektarvogels	
Verlauf des Flügelschlages	373
Frequenz der Flügelschläge . . .	377
Unterbrechungen des Flügelschlages	377
Wendungen auf der Stelle	379
Rückwärtsflug	380
Physikalisch-aerodynamische Darlegungen:	
a) Die Strömungsverhältnisse am Flügel bei Niederschlag und Aufschlag	380
b) Die beim Flügelschlag auftretenden Luftkräfte	382
c) Winkelgrösse des Flügelausschlages	383
d) Winkelgeschwindigkeit des Flügels	383
e) Lineare Geschwindigkeit an der Flügelspitze	383
f) Flügelfläche und Flächenbelastung	384
Der Flug anderer kleiner Singvögel	384
Benutzte Literatur	387

Einleitung.

Fragestellung.

Bei der Auswertung des Filmes, der den Flug eines Kolibris in Zeitlupenaufnahmen zur Anschauung bringt (STOLPE & ZIMMER 1939), ergab es sich, dass der Flug kleiner Singvögel bisher nur sehr mangelhaft analysiert worden ist. Es konnte in jener Arbeit zwar dargetan werden, dass der Flug der Kolibris grundsätzlich verschieden sei von dem kleiner Passeres, aber ein genauer Vergleich war damals noch nicht durchführbar. Um dem abzuhelpen, habe ich mich bemüht, eine

Singvogelart zu finden, die dazu gebracht werden kann, als „Filmstar“ wie der Kolibri eine Weile vor dem Futtergefäss zu „schwirren“, und meine Wahl fiel schliesslich auf einen afrikanischen Nektarvogel, *Cinnyris (Chalcomitra) senegalensis* (L.), der im Berliner Zoologischen Garten lebte. Er hat dann auch wirklich allen meinen Erwartungen voll entsprochen.

Die Untersuchung, die den Gegenstand vorliegender Abhandlung bildet, bezieht sich im wesentlichen auf den Flug des Nektarvogels „auf der Stelle“ (eine Flugart, die ich im folgenden als Trillerflug bezeichnen werde) und auf die Uebergänge desselben zum freien Flug.

Danksagungen.

Wie schon der Kolibrifilm, so wurden auch die Filme von Nektarvogel und Weberfink durch die Reichsanstalt für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht, Berlin, hergestellt. Der regen Anteilnahme und kameradschaftlichen Mitwirkung des Referenten für Biologie in der Hochschulabteilung dieser Reichsanstalt, Herrn Dr. WEBNER RÜPPELL, ist es zu verdanken, dass der Film in dieser Form nunmehr vorliegt. Auch des inzwischen tödlich verunglückten Kameramannes, Herrn EGGERT, sei hier gedacht, der in unerträglicher Arbeitsfreudigkeit zum Gelingen des Filmes beigetragen hat. Weiterhin gilt mein Dank dem Leiter der Hochschulabteilung der Reichsanstalt Herrn Dr. SCHWARZ, der nach Einberufung Dr. RÜPPELLS zum Heeresdienst die Fachgruppe Biologie übernahm. Infolge seiner steten Hilfsbereitschaft konnte eine grosse Anzahl von Abbildungen und Fotovergrösserungen hergestellt werden. Herr Prof. Dr. E. STRESEMANN förderte meine Untersuchungen wesentlich durch vielfache Ratschläge und durch Ueberlassung von Vogelbälgen und Spiritusmaterial aus den Beständen des Berliner Zoologischen Museums. Nicht zuletzt habe ich auch dem Berliner Zoologischen Garten, Herrn Prof. Dr. LUTZ HECK und seinem Assistenten Herrn Dr. STEINMETZ meinen Dank auszusprechen, die mir die für den Film benötigten Vögel überliessen und bei allen Aufnahmen einen Wärter zur Verfügung stellten.

Technik der Filmaufnahmen.

Der Nektarvogel wurde für die Filmaufnahmen in eine Glasvoliere gesetzt und erhielt, nachdem er sich an seine neue Umgebung gewöhnt hatte, ein Glasröhrchen mit Honiglösung gereicht. Sofort flog er von seiner kleinen Sitzstange und verweilte wenige Sekunden flügel Schlagend vor dem Trinkgefäss, um aus ihm zu saugen. Während dieser Sekunden wurden die Aufnahmen gemacht, nachdem die grossen Lichtquellen (viele 1000 Lux stark) eingeschaltet worden waren.

Als Aufnahmegesetz diente die Askania-Zeitlupe, die bis zu 1000 Aufnahmen in der Sekunde ermöglicht. Für unsere Zwecke wurde eine Frequenz bis zu 600 Bildern pro Sekunde gewählt. Das Gerät läuft im Gegensatz zur Zeiss-Ikon-Kamera, die bei den Kolibri-aufnahmen (STOLPE & ZIMMER 1939a) verwendet worden war, mit geringer Frequenz an und steigert sie bis zu der angegebenen Höhe. Lichtsignale, die auf dem Filmstreifen in $\frac{1}{50}$ sec. Abstand aufgezeichnet werden, ermöglichen die nachträgliche Errechnung der Aufnahme-frequenz. Die Tiefenschärfe ist so gross, dass sich der Flügel in allen Bewegungsphasen scharf abbilden lässt. Es wurden Aufnahmen von

der Seite, von vorn, von hinten und von oben gemacht, diejenigen von oben durch Spiegelung. Zufälligerweise glückte es, auch Wendungen des Vogels festzuhalten. Bei Durchsicht des grossen Filmmaterials zeigte es sich ferner, dass es Aufnahmen vom Rückwärtsflug enthielt.

Für die Versuchsaufnahmen wurde nicht der Nektarvogel, sondern ein kleiner Weberfink, *Estrilda astrild*, und als Aufnahmegerät nicht die Askania-Zeitlupe, sondern die Zeiss-Ikon-Kamera benutzt. Bei diesem Vogel ergaben sich aber Schwierigkeiten dadurch, dass er nicht beharrlich genug auf der gleichen Stelle flog, vielmehr die ganze Voliere für seinen Flug ausnutzte, so dass er schnell aus dem Bildfenster geriet. Von einem „freien Flug“ konnte in dem verhältnismässig sehr kleinen Raum dennoch keine Rede sein, und Vergleiche zwischen dem nur wenig fördernden Flug und dem Flug auf der Stelle haben keine merklichen Unterschiede der Flügelführung ergeben. Von *Estrilda* wurden auch Aufnahmen gleichzeitig von zwei Seiten durch Spiegelung gemacht, z. B. von oben und gleichzeitig von der Seite oder von oben und gleichzeitig von vorne. Diese aufschlussreiche Methode konnte beim Nektarvogel nicht mehr angewandt werden, weil er entkam und ein zweites Exemplar nicht mehr beschafft werden konnte. Im folgenden werde ich des öfteren die Aufnahmen von *Estrilda* zum Vergleich benutzen; für die endgültige Fassung des Filmes sind aber nur Aufnahmen des Nektarvogels verwendet worden

Der Flug des Nektarvogels.

Verlauf des Flügelschlages.

Der Niederschlag des Flügels erfolgt hauptsächlich von oben hinten nach unten vorn. Der Flügel wird dabei weit ausgebreitet. Am tiefsten Punkt faltet der Vogel den Flügel ein, zieht ihn nahe am Körper vorbei wieder empor und entfaltet ihn aufs neue über dem Körper (Taf. XIV). Aus der Reihe eines Flügelschlages sind 10 charakteristische Stellungen in Vergrösserung wiedergegeben (Taf. XIII). Da die Gesamtdauer des ununterbrochenen Flügelschlages etwa $\frac{1}{10}$ sec. beträgt, sind die wiedergegebenen Einzelbilder der Tafel XIII im durchschnittlichen Abstand von $\frac{1}{100}$ sec. gemacht, doch ist der zeitliche Abstand nicht immer der gleiche.

Bild I. Beginn des Niederschlages. Die Spitzen der 6 distalen Handschwingen ragen fingerartig hervor. Im übrigen bilden die Hand- und Armschwingen eine geschlossene Fläche, die an den Körper anstösst. Der Flügel ist weit ausgebreitet.

Bild II. Die Handschwingen haben sich weit nach vorn abwärts bewegt, während die Armschwingen ihre bisherige Lage im Raum nahezu beibehalten haben.

Bild III. Die Handschwingen sind jetzt gespreizt und vom Luftdruck an ihrer Spitze aufwärts gebogen worden. Gleichzeitig sind sie um ihren Schaft nach vorn verwunden (proniert). Mit ihrer Fläche haben sie sich in die Richtung der Schlagbewegung gestellt. Die Flügelfläche begrenzt jetzt einen nach vorn offenen Hohlraum.

Bild IV. Die Spitze der 2. und 3. Handschwinge ist stark proniert, die 1. (rudimentäre) Handschwinge ebenfalls. Letztere ragt aus der Fläche des Flügels heraus. Die proximalsten Armschwingen haben sich weiter abwärts bewegt.

Bild V. Phase des äussersten Niederschlages. Die Verwindung der freien Handschwingen ist fast vollkommen rückläufig geworden.

Bild VI. Beginn der Aufwärtsbewegung. Der Flügel bildet keine geschlossene Fläche mehr; vor allem an seiner Basis kann man durch die gelockerten Schwungfedern hindurchblicken. Vorderkante des Flügels etwas zurückgezogen, also 1. Stadium der Einfaltung.

Bild VII. Zwischen den 6 distalen Handschwingen klaffen große Lücken. Die übrigen Hand- und die Armschwingen sind eingefaltet und liegen nahe am Körper.

Bild VIII. Flügel schon nahezu maximal zusammengefaltet. Eine Lücke erscheint nur noch zwischen Arm- und Handfittich.

Von dieser Stellung aus wird der Flügel wieder entfaltet und zunächst der Oberarm gehoben, so dass man hinfort auf die Unterseite des Flügels schaut.

Bild IX. Das Oeffnen des Flügels. Blick auf die gewölbte Flügelunterseite. Die erste (rudimentäre) Handschwinge ist schon leicht gelüftet. Die 2. Handschwinge hat sich etwas von der 3. gelöst.

Bild X. Die distalen Handschwingen sind schon wieder im Begriff sich zur Flügelfläche zu ordnen, während die proximalen und vor allem die Armschwingen noch in Jalosiestellung verharren.

Gleich danach wird die Ausgangsstellung des Niederschlages (Bild 1) wieder erreicht.

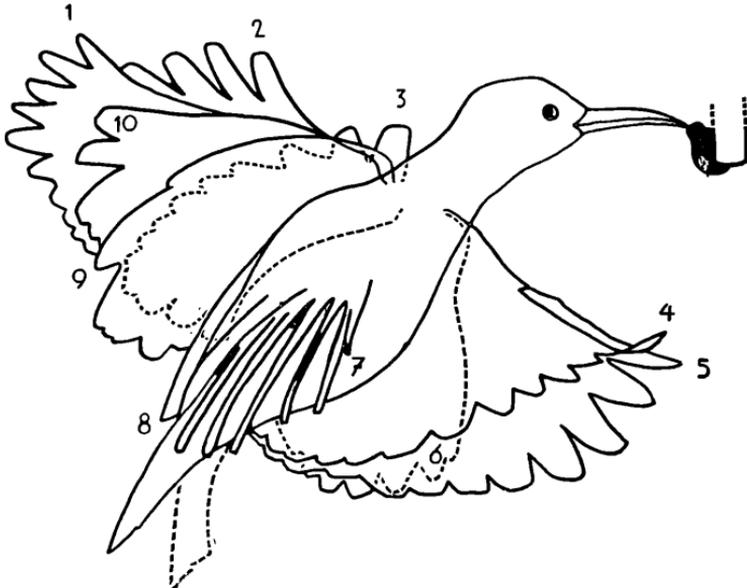


Abb. 1. Die 10 Phasen des Flügelschlages, von der Seite gesehen, übereinandergezeichnet.

In *Abb. 1* sind diese 10 Phasen übereinandergezeichnet. Man sieht die Flügelspitze eine Ellipse beschreiben, deren grosse Achse von oben hinten nach vorn unten geneigt ist und fast senkrecht auf der Achse der Flügelbewegung steht.

Nach den Aufnahmen eines ganzen Flügelschlages ist die in *Abb. 2* wiedergegebene Kurve konstruiert worden. Der Flügel schlägt in Richtung des Pfeiles von hinten oben nach vorn unten und geht am unteren Wendepunkt gleitend in den Aufschlag, am oberen Wendepunkt gleitend in den Niederschlag über. Die Kurve des Niederschlages stellt eine fast gerade Linie dar, denn sie entsteht durch Projektion einer halbkreisförmigen Bewegung.

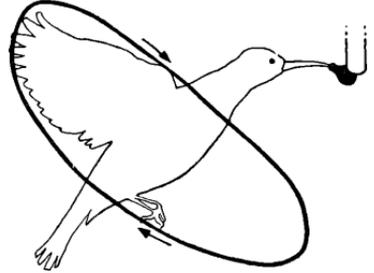


Abb. 2. Die Bahn der Flügelspitze von der Seite gesehen, eine Projektion der wirklichen Bewegung auf die Seitenebene.

Die für die 10 Seitenansichten gegebenen Erläuterungen werden auch für das Verständnis der übrigen 3 Aufnahmenreihen der *Taf. XIII* (von vorn, von hinten, von oben) genügen, so dass auf eine besondere Erklärung verzichtet sei.

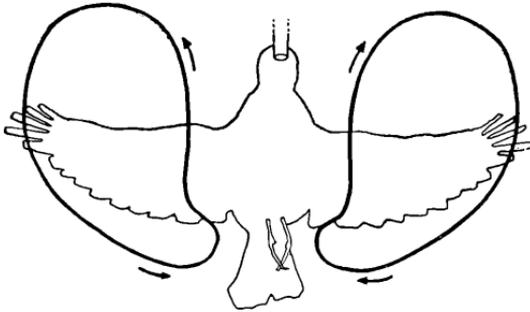


Abb. 3. Die Bahn der Flügelspitze von vorn gesehen, eine Projektion der wirklichen Bewegung auf die Frontalebene.

Die Flügelspitze vorn betrachtet beschreibt ungefähr eine Ellipse (*Abb. 3*). Der Niederschlag liefert dabei eine klare Kurve. Beim Aufschlag wird das Bild der Kurve gestört, sie hat nämlich eine Einbuchtung nach innen, weil die gegenseitige Entfernung der Flügel am vorderen Umkehrpunkt geringer ist als die Körperbreite. Die Achse dieser Kurve ist von oben aussen nach innen unten gestellt.

Um die Bewegung der Flügelspitze im Raum erfassen zu können, habe ich diese Kurve mit der Kurve *Abb. 2* kombiniert. Die daraus resultierende Raumkurve zeigt, dass die Fläche der Ellipse den Seiten des Körpers nicht parallel, sondern nach innen geneigt ist. Der grosse Durchmesser der wirklichen Flügelbewegung hat also die Richtung von hinten-oben-aussen nach vorn-unten-innen.

In *Abb. 4* sind die 10 Aufnahmen der Ansicht von oben übereinandergezeichnet (Projektion der wirklichen Bewegung auf die Horizontalebene).

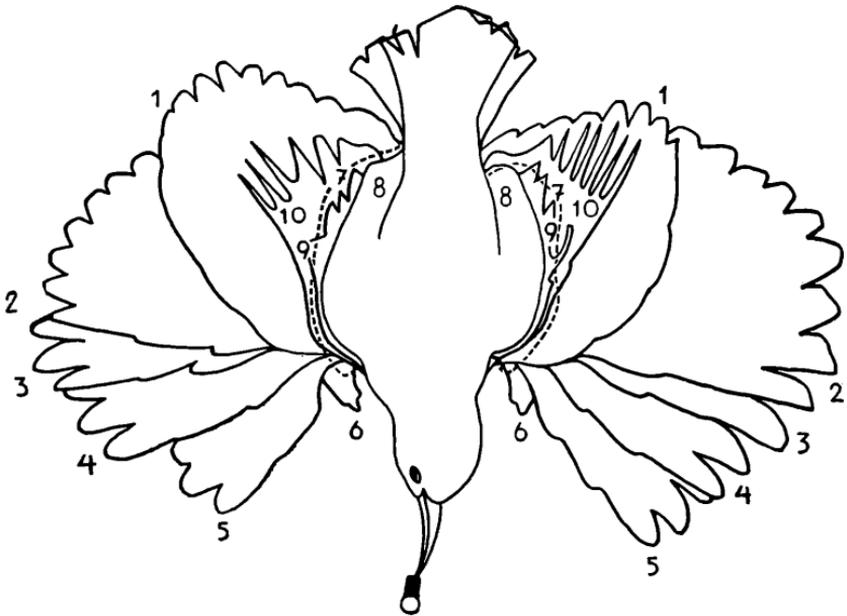


Abb. 4. Die 10 Phasen des Flügelschlags, von oben gesehen, übereinandergezeichnet.

Im ersten Teil des Niederschlages wird der Flügel fächerartig nach vorn bewegt, so dass man hier besser von Vorschlag als von Niederschlag sprechen würde (vergl. Tafel XIII D Nr. I—V). Dieselben Abbildungen zeigen auch die aerodynamisch wichtigen 2 Vorflügel: Daumenfittich und erste Handschwinge. Von oben betrachtet beschreibt die Flügelspitze etwa eine Ellipse, deren vorderer Teil fast halbkreisförmig ausgebildet ist. Die Kurve des Aufschlages ist eingebuchtet (Abb. 5).

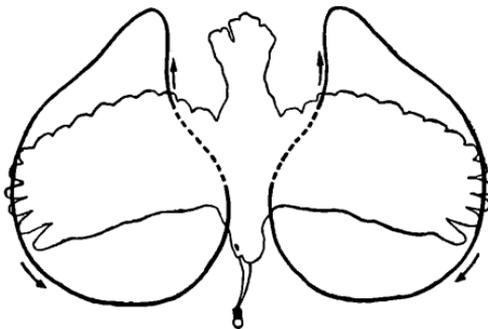


Abb. 5. Die Bahn der Flügelspitze von oben gesehen, eine Projektion der wirklichen Bewegung auf die Horizontalebene.

Die Bewegung des Flügels im Raum verläuft also wie folgt. Der Niederschlag beginnt hinten oben oberhalb des Kopfes, so hoch wie der Flügel nur irgend gehoben werden kann. Nun wird der Flügel mit weit gebreiteten Schwingen nach unten und vorn bewegt. Die distalen 5 bis 6 Handschwingen ragen aus der Flügelebene heraus und sind sowohl proniert wie dorsalwärts gekrümmt. Die kurze erste Handschwinge und der Daumenfittich sind als Vorflügel herausgestellt. Der Flügel bildet währenddem einen halbkugeligen Hohlraum, der hinten durch den breit gefächerten Schwanz mehr oder weniger vollkommen abgeschlossen ist. Für den Aufschlag wird der Flügel eingefaltet und an den Körper gezogen, um dann dicht an diesem entlang hochgeführt zu werden, wobei sich die Schwingen jalousieartig öffnen, bis die erste Phase des Niederschlages wieder erreicht ist.

Frequenz der Flügelschläge.

Die Schlagfrequenz beträgt beim Trillerflug des Nektarvogels etwa 10 Flügelschläge pro Sec. (600 pro Min.), mit geringen Schwankungen. Das Auszählen der Frequenz war dadurch erschwert, dass der Vogel nicht gleichmässig schlug, sondern die Schlagfolge sehr häufig unterbrach und seine Schwingen ziemlich nahe am Körper festhielt (w. i.).

Ein Vergleich der *Tabellen 1 und 2*, in denen die Dauer einiger Auf- und Niederschläge zusammengestellt ist, lehrt, dass die Betrachtung der Bewegung von der Seite zu einem anderen Ergebnis führt als die Betrachtung von oben. Das rührt daher, dass Auf- und Niederschlag gleitend ineinanderübergehen und die Wahl des „Wendepunktes“ allein von der Betrachtungsweise abhängt. Ich bin geneigt anzunehmen, dass die Zählung von oben her der Wirklichkeit am nächsten kommt. Dann würde sich die Niederschlagszeit zur Aufschlagszeit wie 1,3 : 1 verhalten. (DEMOLL fand beim Abflug eines Kanarienvogels ein ganz ähnliches Verhältnis, nämlich 1,4 : 1, beim Kolibri beträgt es nach STOLPE und ZIMMER (1939 a) 1,1 : 1.)

Unterbrechung des Flügelschlages.

Wie bereits früher erwähnt (Seite 377), unterbrach der Nektarvogel seine Schlagfolge sehr häufig dadurch, dass er seine Schwingen eine kurze Zeit bewegungslos an den Körper drückte. Solche Pausen traten fast ausnahmslos beim Aufschlag ein, und zwar dann, wenn der Flügel am Körper vorbeigeführt werden sollte. Sie wiederholten sich in ziemlich regelmässigen Zeitabständen, in einer Schlagfolge z. B. bei jedem 2. Flügelschlag, in einer anderen beim 2., oder 3. Flügelschlag; ja eine gewisse Verzögerung erfuhren sogar fast alle Flügelschläge. Die Länge der Pausen war sehr verschieden. Sie konnten Bruchteile der Gesamtdauer des Flügelschlages betragen oder so lange währen wie ein halber oder gar ein ganzer Flügelschlag. Für den von mir ebenfalls aufgenommenen Astrild war dieses Verhalten sehr charakteristisch. Er

Tabelle 1.

Aufschlags- und Niederschlagszeit des Flügelschlages *von der Seite* gesehen bei 14 verschiedenen Flügelschlägen von je 0.1 sec. Dauer.

Aufschlag in sec.	Niederschlag in sec.	Gesamtdauer in sec.
0,056	0,044	0,1
0,059	0,041	0,1
0,056	0,044	0,1
0,056	0,044	0,1
0,05	0,05	0,1
0,055	0,045	0,1
0,06	0,04	0,1
0,055	0,045	0,1
0,061	0,039	0,1
0,056	0,044	0,1
0,057	0,043	0,1
0,06	0,04	0,1
0,062	0,038	0,1
Durchschnittliche Zeit des Aufschlages	Durchschnittliche Zeit des Niederschlages	
0,057	0,043	

Tabelle 2.

Aufschlags- und Niederschlagszeit des Flügelschlages *von oben* gesehen.

Aufschlag in sec.	Niederschlag in sec.	Gesamtdauer in sec.
0,042	0,058	0,1
0,043	0,057	0,1
0,042	0,058	0,1
0,047	0,053	0,1
0,038	0,062	0,1
0,041	0,059	0,1
0,047	0,053	0,1
0,048	0,052	0,1
Durchschnittliche Zeit des Aufschlages	Durchschnittliche Zeit des Niederschlages	
0,044	0,056	

schaltete eine Pause nach jedem 5. bis 8. Flügelschlag ein, und solche von der Dauer eines ganzen Flügelschlages kamen sehr häufig vor, manchmal währten sie bis zur Dauer zweier Flügelschläge. Schlagfrequenz bei *Estrilda* etwa 30 in der Sekunde, Pause also oft $\frac{1}{30}$, manchmal $\frac{1}{17}$ oder gar $\frac{1}{13}$ sec.; dabei konnte der Vogel sich langsam vorwärtsbewegen. Zuweilen zeigt der Film eine geringe Auf- und Abwärtsbewegung des Vogels. Es gibt aber auch viele solcher Pausen, an denen er vollkommen ruhig auf der Stelle steht (Tafel XV). Vor-

genommene Messungen haben Schwankungen von nur wenigen mm nach oben und unten ergeben, die beim Ablauen des Films überhaupt nicht erkennbar werden. Nach dem Fallgesetz müsste Estrilda in $\frac{1}{18}$ sec. um 3 cm, der Nektarvogel in $\frac{1}{10}$ sec. um 5 cm fallen. Aber davon ist im Film nichts zu sehen. Die Vögel müssen sich also bei ihrem letzten Niederschlag so viel überschüssigen Auftrieb erteilen, wie erforderlich ist, um in der Pause nicht zu sinken.

Ich möchte annehmen, dass für die in den Flug eingeschalteten Pausen muskelphysiologische Gründe maßgebend sind, die schnellen und energischen Schlagfolgen also unterbrochen werden, um die Muskelarbeit für kurze Zeit ruhen zu lassen. Damit schliesse ich mich der Ansicht von STRESEMANN und LORENZ an, welche die in den „hüpfenden“ Flug vieler Kleinvögel eingeschalteten Pausen des Flügelschlages gleichfalls als kurze Erholungspause für die Muskulatur bezeichnet haben.

Wendungen auf der Stelle.

Der Film vom Nektarvogel zeigt einige „Wendungen auf der Stelle“. In einem Fall wendet sich der Vogel vom Trinkgefäß ab und dreht sich nach links, indem er den rechten Flügel kräftiger und schneller niederschlägt als den linken. Das dabei auftretende Drehmoment nach links lässt der Vogel nun dadurch noch weiter wirksam werden, dass er die Flügel fest an den Körper anlegt (Tafel XVI, C). Tafel XVI, D zeigt das Ergebnis: Der Körper hat sich um etwa 45° nach links gedreht. Der Vogel hebt nun von neuem die Flügel und es sieht so aus, als ob wiederum der rechte Flügel in der Bewegung dem linken voraneilt, wodurch eine neue Drehkraft erzeugt werden würde (und zwar wiederum nach links).

Eine 2. Methode auf der Stelle zu drehen zeigt ein anderer Filmstreifen. Der Vogel hat den Körper zunächst steil gestellt, und zwar dadurch, dass er durch weites Vorstrecken der Flügel den Druckpunkt der Flügel vor den Körperschwerpunkt verlagert hat. Effekt: Der Vogel sinkt hinten so weit, bis Druckpunkt und Schwerpunkt wieder übereinander liegen. Der linke Flügel wird viel weiter ausgebreitet als der rechte und eilt diesem etwas voraus. In der folgenden Phase ist der linke Flügel so weit unter dem Körper nach rechts geschlagen worden, dass seine Spitze auf der rechten Seite des Körpers erscheint. Erfolg: Der Körper hat sich um etwa 15° nach links gedreht. Hierauf werden die Flügel eingezogen, um die Wirkung auf den Körper abzuwarten. Am Ende der Pause hat sich der Körper in der Zeit von $\frac{2}{10}$ sec. um weitere 35° gedreht (Tafel XVI, D unten), Gesamtdrehung 90° .

Um auf der Stelle zu wenden, erteilt sich also der Vogel entweder mit dem der Drehrichtung entgegengesetzten Flügel einen Vortrieb oder mit dem in der Drehrichtung liegenden Flügel einen Rücktrieb. Im ersten Fall macht er den 1. Teil des normalen Vorschlages, der

neben dem Auftrieb auch Vortrieb erzeugt, für die Drehung wirksam, im zweiten Fall nutzt er den 2. Teil des Vorschlages aus, der vor allem rücktreibende Wirkung hat.

Rückwärtsflug.

Auf einem kurzen Filmstreifen ist eine Phase des Rückwärtsfluges zu sehen. Der Vogel war der Käfigwand zu nahe gekommen und weicht ihr nun rückwärts aus. Vermutlich geschieht dies dadurch, dass er im 2. Teil eines Flügelniederschlages bei steil hängendem Körper, also mit stark supinierten Flügeln, nach vorn schlägt, wobei er einen Rückstoss erfahren wird, dessen Auswirkung er dann mit mehr oder weniger eng angezogenen Flügeln abwartet. Leider ist nur diese letzte Phase der Rückwärtsbewegung im Filmstreifen festgehalten. Wahrscheinlich fliegen die meisten kleinen Vögel auf diese Weise „vom Platz aus“ rückwärts, am häufigsten die Blütenbesucher, denen ja oft gar keine andere Wahl bleiben wird, um von der Blüte wieder loszukommen. Auch der Kolibri kann, wie die Durchsicht des von STOLPE und ZIMMER (1939 a) bearbeiteten Filmstreifens ergeben hat, rückwärts fliegen.

Physikalisch-aerodynamische Darlegungen.

a) Die Strömungsverhältnisse am Flügel bei Niederschlag und Aufschlag.

Kein Fahrtwind liefert dem trillerfliegenden Vogel die zur Erlangung von Auftrieb erforderlichen Sog- und Druckkräfte. Er muss sich diese Kräfte auf andere Weise beschaffen. Das geschieht durch die Flügelbewegung, die in den von oben aufgenommenen Bildern am besten zu sehen ist.

1. Teil des Niederschlages (Abb. 7, 8). Bei der Spreizung des Flügels wird der Flügel nach vorn bewegt, weshalb wir diese Bewegung auch Vorschlag genannt haben. Dabei entsteht als Äquivalent des Fahrtwindes der Schlagwind. Während seiner Vorwärtsbewegung wird der gespreizte Flügel auch gleichzeitig nach abwärts geschlagen und dabei von einem von vorn unten kommenden Anblaswind getroffen. Als Reaktion auf diesen Anblaswind, der ihn in einem grossen Winkel trifft, streckt der Flügel Daumenfittich und erste Handschwinge heraus, die als „Vorflügel“ bewirken, dass die Luftströmung auch bei so grossem Anstellwinkel über den Handschwingen nicht abreisst (STOLPE und ZIMMER 1938). Der gleichen Aufgabe dienen an der Flügelspitze die auseinandergespreizten Enden der distalen Handschwingen.

2. Teil des Niederschlages. Der Flügel formt sich zur vorn offenen Hohlkugel. Die durch die weit ausgespannten Armschwingen im ersten Teil des Niederschlages unter dem Flügel gestaute Luft wird im 2. Teil unter den Körper gedrückt. Die zusammengedrückten Luftmassen werden nach vorn unten gestossen, so dass der Vogel einen Auftrieb nach hinten oben erfährt.

Der *Aufschlag* begegnet fast keinem Luftwiderstand, denn die Schwungfedern werden im 1. Teil des Aufschlages zusammengefaltet und im 2. Teil des Aufschlages jalousieartig geöffnet.

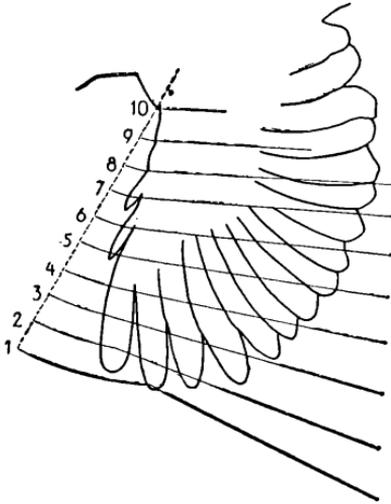


Abb. 6.

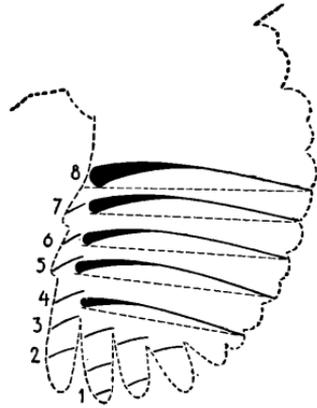


Abb. 7.

Abb. 6. Verlauf der Stromlinien über dem Flügel im 1. Teil des Niederschlages. Schlagwind an der Flügelspitze am grössten; am proximalen Teil des Flügels „schleichende Strömung“.

Abb. 7. Querschnitte des Flügels an den Stellen der in Abb. 6 gezeigten Stromlinien. 1, 2 und 3 Auflösung des breiten Flügels in Einzelschwingen, zur Vermeidung von Randwirbeln und Wirbelzopf; 4—7 Profile mit Vorflügel durch erste Handschwinge und Daumenfittich; 8 Profil ohne Vorflügel.

b) Die beim Flügelschlag auftretenden Luftkräfte.

Die Filmaufnahmen beweisen, dass der Körper des trillerfliegenden Vogels völlig unbeweglich an der Stelle verharrt. Das verlangt eine Erklärung. In *Abb. 8* sind die Luftkräfte aufgezeichnet, die im ersten Teil des Flügelniederschlages auftreten. Sie sind an den stark pronierten Spitzen der distalen Handschwingen nach vorn und oben gerichtet; an den körpernäheren Handschwingen richten sie sich immer mehr auf daher sind diese Schwingen nicht so stark proniert. An den Armschwingen sind die Luftkräfte sogar nach hinten gerichtet. Zerlegen wir die Luftkräfte in eine lotrechte und eine wagerechte Komponente, dann ergeben sich an den Handschwingen Auftrieb und Vortrieb, beide an den distalsten besonders gross. An den Armschwingen finden wir Auftrieb und Rücktrieb, wobei der Auftrieb proximalwärts immer kleiner wird, bis schliesslich nur noch der Rücktrieb übrig bleibt. Die Grösse der Luftkräfte nimmt von der Flügelspitze nach dem Körper hin ab, weil die Handschwinge eine grössere Bahn beschreiben als die Armschwinge.

Für den Trillerflug ergibt sich also folgende Gesamtwirkung des Flügelschlages. Der Auftrieb entsteht als Teilkomponente der an den einzelnen Federn angreifenden Luftkräfte. Der Vortrieb der Handschwingen wird durch den Rücktrieb der Armschwingen aufgehoben, so dass sich der Vogel auf der Stelle halten kann. Auch die dem Körper naheliegenden Flügelteile sorgen dadurch, dass sie sich zu einer Hohlfläche zusammenschliessen, dafür, dass keine Bewegung des Körpers nach vorn und hinten auftritt.

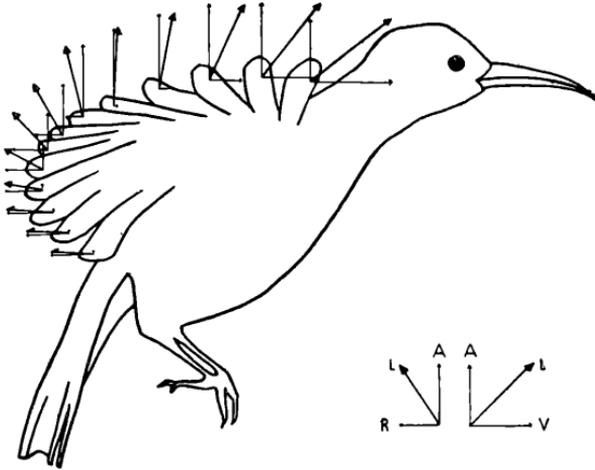


Abb. 8.

Die Luftkräfte an den Hand- und Armschwingen im ersten Teil des Niederschlages.

L = Luftkraft, A = Auftrieb, V = Vortrieb, R = Rücktrieb.

Damit ist zwar erklärt, warum der Vogel beim Trillerflug nicht vor- und zurückpendelt, aber noch nicht, warum er sich nicht auf- und abbewegt. Es werden ja doch nur beim Niederschlag Auftriebskräfte erzeugt, die der Schwerkraft das Gleichgewicht halten; beim Aufschlag dagegen wirkt die Schwerkraft, ohne durch vom Vogel erzeugte Kräfte aufgehoben zu werden. Während dieser Zeit ($\frac{1}{20}$ sec.) müsste sein Körper nach dem Fallgesetz um 1,25 cm fallen, was aber nicht geschieht. Die Erklärung liegt darin, dass der Vogel durch den beim Niederschlag gewonnenen Auftrieb einen noch eine kurze Weile nachwirkenden Impuls nach oben erfährt, so wie ein Wattebausch nicht sinken würde, wenn er in jeder Sekunde 10 mal ein wenig von unten angestossen würde.

c) Winkelgrösse des Flügelausschlages.

Die Amplitude des Flügelschlages, gerechnet vom oberen zum unteren Umkehrpunkt, lässt sich nicht einfach aus den 3 Kurven der Projektionsebenen ablesen, sondern nur aus der Raumkurve bestimmen, die die Flügelspitze beschreibt. Dabei ergibt sich, dass der Flügel

beim Niederschlag einen Winkel von 160° — 170° von oben nach unten, und einen Winkel von 170° — 180° von hinten nach vorn beschreibt.

DEMOLL gibt für den Vorwärtsflug des Kanarienvogels einen Flügelausschlag von 150° an. Ich vermute, dass hier nur die Projektion des wirklichen Flügelschlages erfasst worden ist, denn ein Winkel von 150° würde sich ebenfalls ergeben, wenn ich der Berechnung die Flügelbewegung des Nektarvogels in Ansicht von vorn (Tafel XIII, B) zugrundelegen wollte. Der wirkliche Ausschlag ist also vermutlich auch bei dem Kanarienvogel noch etwas grösser als 150° .

d) Winkelgeschwindigkeit des Flügels.

Die mittlere Winkelgeschwindigkeit ist für alle Punkte des Flügels gleich gross. Wenn der Flügel in $\frac{1}{20}$ sec, 180° überstreicht, so ergibt das für die Dauer einer Sec. 3600⁰ oder 600 Umdrehungen in der Minute. Beim Kolibri hatten wir 1600 Drehungen in der Minute errechnet (STOLPE & ZIMMER 1939 a).

e) Lineare Geschwindigkeit an der Flügelspitze.

Im Gegensatz zur Winkelgeschwindigkeit wächst die lineare Geschwindigkeit am Flügel von innen nach aussen. Um die lineare Geschwindigkeit der Flügelspitze zu errechnen, habe ich aus den Bahnen, die die Flügelspitze in der Projektion auf die drei Ebenen des Raumes beschreibt, die wirkliche Bahn der Flügelspitze konstruiert. Dazu wurde ein Modell gebaut, in dem senkrechte Stahlstangen in etwa 1 cm Abstand auf die Bewegungskurve der Horizontalprojektion aufgestellt sind. Der Länge des einzelnen Stabes wurde die Bewegungskurve der Seitenprojektion zugrundegelegt. Verbindet man die Endpunkte dieser Stäbe, dann erhält man die von der Flügelspitze wirklich durchlaufene Kurve. Ihre Länge beträgt für einen ganzen Flügelschlag des Nektarvogels 37 cm. Sie wird von der Flügelspitze in $\frac{1}{10}$ sec. durchflogen. Demnach beträgt die mittlere Geschwindigkeit der Flügelspitze 3,07 m/sec. oder 13,32 km/Std. Von dem von der Flügelspitze zurückgelegten Weg entfallen auf den Niederschlag 22,5 cm und auf den Aufschlag 14,5 cm. Da der Niederschlag 0,056 sec. dauert, beträgt seine Geschwindigkeit 4,02 m/sec. oder 15,472 km/Std. Der Aufschlag dauert 0,044 sec., seine Geschwindigkeit beträgt mithin 3,30 m/sec. oder 11,88 km/Std. Die lineare Geschwindigkeit bleibt während des Auf- und Niederschlages ziemlich konstant, nur in der Mitte des Niederschlages ist sie unbedeutend gesteigert.

f) Flügelfläche und Flächenbelastung.

Zur Ermittlung der Grösse der Flügelfläche wurde so verfahren, wie es HEINROTH vorgeschlagen hat. Der Flügel wurde vollkommen ausgebreitet und in natürlicher Grösse auf Pappe aufgezeichnet. Aus dem Gewicht der Pappe ergab sich als Fläche beider Flügel 63,9 qcm.

Bei Kenntnis des Körpergewichtes lässt sich weiterhin die Flächenbelastung der Flügel feststellen. Sie ist beim Nektarvogel ungefähr halb so gross wie beim Kolibri. Ich bin dabei so verfahren, dass ich nur die Flügel als tragende Fläche in Betracht gezogen habe, weil ich davon ausgehe, dass bei einem freifliegenden Vogel Körper und Schwanz nicht zum Tragen kommen.

Der Flug anderer kleiner Singvögel.

Die Flügelbewegungen des trillerfliegenden Astrildes, die ich ebenfalls im Zeitlupenfilm studieren konnte, stimmen in allen Einzelheiten mit denen des Nektarvogels überein. Daher braucht auf sie nicht eingegangen zu werden. Es sei aber, um darzutun, dass die vom Film festgehaltenen Flügelbewegungen bei anderen Singvögeln genau so, und zwar nicht nur beim Trillerflug, sondern auch beim „freien Flug“ wiederkehren, auf einige Aufnahmen eingegangen, die EGGBRECHT (1937) vom Flug des Wasserschwätzers (*Cinclus*) veröffentlicht hat. Seine Abb. 9 hält eine Phase aus dem Beginn des 2. Teils des Niederschlages fest und entspricht meiner Tafel XIII, D IV—V. Seine Abb. 9



Abb. 9. Sperling beim freien Flug.
(Zeichnung nach einer Photographie aus G. C. AYMAR, Bird Flight, 1936.)

entspricht meiner Tafel XIII, D VI. Der Tiefpunkt des Flügelschlages ist bereits überschritten, die Flügel werden an den Körper angelegt. Seiner Abb. 10 entspricht beim Nektarvogel die Flügelschlagsphase Tafel XIII, B III, abgesehen davon, dass der Körper des Wasserschwätzers steiler aufgerichtet ist, weil der Vogel landen will - und dabei die Vorwärtsbewegung abbremsen bzw. in Auftrieb umwandeln muss. Die pronierten Handschwingen geben ihm zusätzlichen Auftrieb. Nach diesen Bildern zu urteilen, gleichen die Flügelbewegungen des Wasserschwätzers denen des Nektarvogels und des Weberfinken vollkommen.

Aus diesen und anderen mir bekannt gewordenen Aufnahmen lässt sich ohne weiteres ablesen, dass die Flügelbewegungen beim freien Flug der kleinen Singvögel grundsätzlich mit denen des Trillerfluges über-

einstimmen und nur die Haltung des Körpers eine andere ist. Dieser liegt beim freien Flug mehr wagerecht. *Abb. 9* zeigt einen Sperling in der Körperhaltung des freien Fluges, *Abb. 10* den Nektarvogel in der Körperhaltung des Trillerfluges und in der Körperhaltung des freien Fluges (letztere gezeichnet unter Zugrundelegung von *Abb. 9*). Um vom Trillerflug in den freien Flug überzugehen, bedarf es nur einer Drehung um den Körperschwerpunkt nach vorn; dann tritt an den Handschwingen vor allem Vortrieb, an den Armschwingen Auftrieb auf, ohne dass die Flügelbewegungen eine Änderung zu erfahren brauchen.

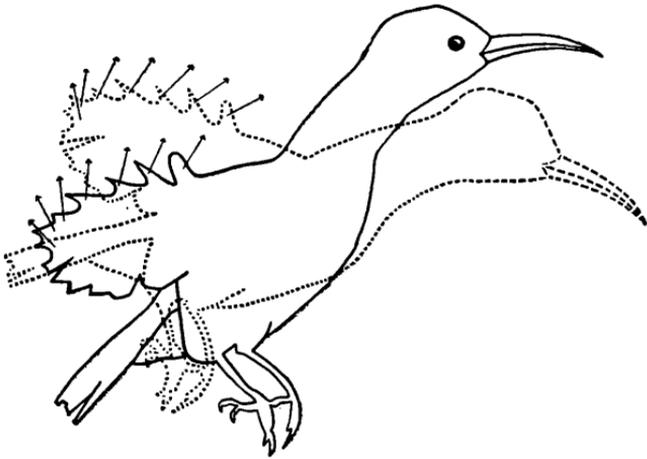


Abb. 10. Nektarvogel beim Trillerflug (ausgezogene Linie) und beim freien Flug (gebrochene Linie). Durch Drehung um den Körperschwerpunkt nach vorn richten sich ohne Änderung der Flügelbewegungen die Luftkräfte an den Handschwingen mehr nach vorn, an den Armschwingen mehr aufwärts. Dadurch entsteht an den Handschwingen in der Hauptsache Vortrieb, an den Armschwingen Auftrieb. Die Pfeile zeigen die Richtung der Luftkraft an.

Der einzige Autor, der bisher den Flug eines kleinen Singvogels genauer untersucht hat, ist DEMOLL (1930) gewesen. Er hat Zeitlupenaufnahmen vom Abflug und vom freien Flug des Kanarienvogels gemacht und daran festgestellt, dass die Flugbewegungen in beiden Fällen ziemlich genau die gleichen sind bis auf den Umstand, dass die Schwingen beim Abflug weiter nach vorn geschlagen werden und die Schlagfrequenz ein wenig höher ist. Die Dauer des Niederschlages verhält sich zu der des Aufschlages beim Abflug des Kanarienvogels wie 1,4 : 1, beim freien Flug wie 1,3 : 1. Wir können also DEMOLLS Darstellungen des freien Fluges (Hubfluges) ohne weiteres auf den Flug auf der Stelle übertragen. DEMOLL hat in keinem Fall eine Verwindung des Handfittichs feststellen können. Ich habe alle seine Zeichnungen, die nach Zeitlupenaufnahmen hergestellt worden waren, genau studiert und bin zu dem gleichen Ergebnis gekommen wie er. Das kommt daher, dass

die Phasen, in denen eine Verwindung auftritt, nämlich der Anfang des Niederschlages, bei DEMOLL überhaupt nicht abgebildet sind. Gewiss liegt das an der geringen Frequenz seiner Zeitlupenaufnahmen. Daher vermag DEMOLL auch nicht zu erklären, wie denn eigentlich eine Vorwärtsbewegung bei den kleinen Vögeln zustande kommt. Das Studium der Aufnahmen DEMOLLS lässt weiterhin erkennen, dass sie nicht den echten freien Flug zeigen, sondern den Flug mit geringer Vorwärtsbewegung. (Fluggeschwindigkeit nur 3,5—4 m/sec.). Seine Bilder beziehen sich also in der Hauptsache auf Uebergänge vom Trillerflug zum freien Flug. Daraus erklärt sich auch seine Angabe, dass die Schlagfrequenz bei Abflug und „freiem Flug“ fast gleich und die Richtung der Bahn der Flügelspitze in beiden Fällen nur unwesentlich verschieden sei. Aus alledem wage ich zu folgern, dass kleine Singvögel insgesamt in der Regel so fliegen, wie es der Nektarvogel am Platz tut.

Zum Schluss seien Kennzeichen und Verbreitung des Trillerfluges noch einmal umrissen.

Unterschied vom Vorwärtsflug der gleichen Art: Körper- und Schlagachse aufgerichtet, sonst keine grundsätzlichen Unterschiede. (Abb. 11.)

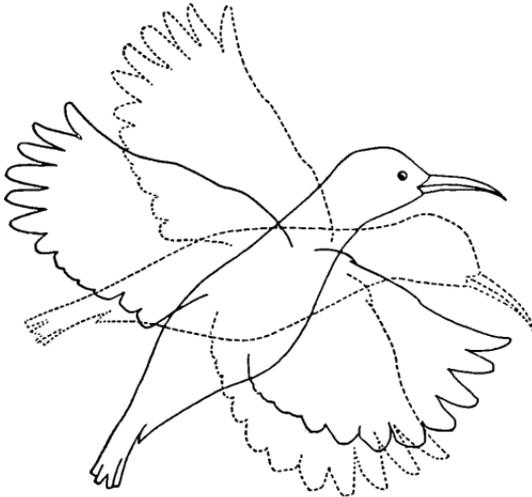


Abb. 11. Im Vergleich zum freien Flug (gebrochene Linie) sind beim Trillerflug (ausgezogene Linie) Körper und Flügelschlagachse aufgerichtet. Infolgedessen reicht die Flügelspitze am unteren Umkehrpunkt so weit nach vorn wie die Schnabelspitze.

Unterschied vom Schwirrflug: Sowohl Schwirrflug der Kolibris wie Trillerflug der Sperlingsvögel dienen zum Flug auf der „Stelle“. Mit dieser funktionellen Gleichheit endet ihre Uebereinstimmung. Beim Schwirrflug wird sowohl der Vorschlag als auch der Rückschlag des Flügels für die Gewinnung von Auftrieb benutzt und der im Ellbogen stark gewinkelte Flügel für den Rückschlag so stark supiniert, dass

A

B

C

D

I

II

III

IV

V

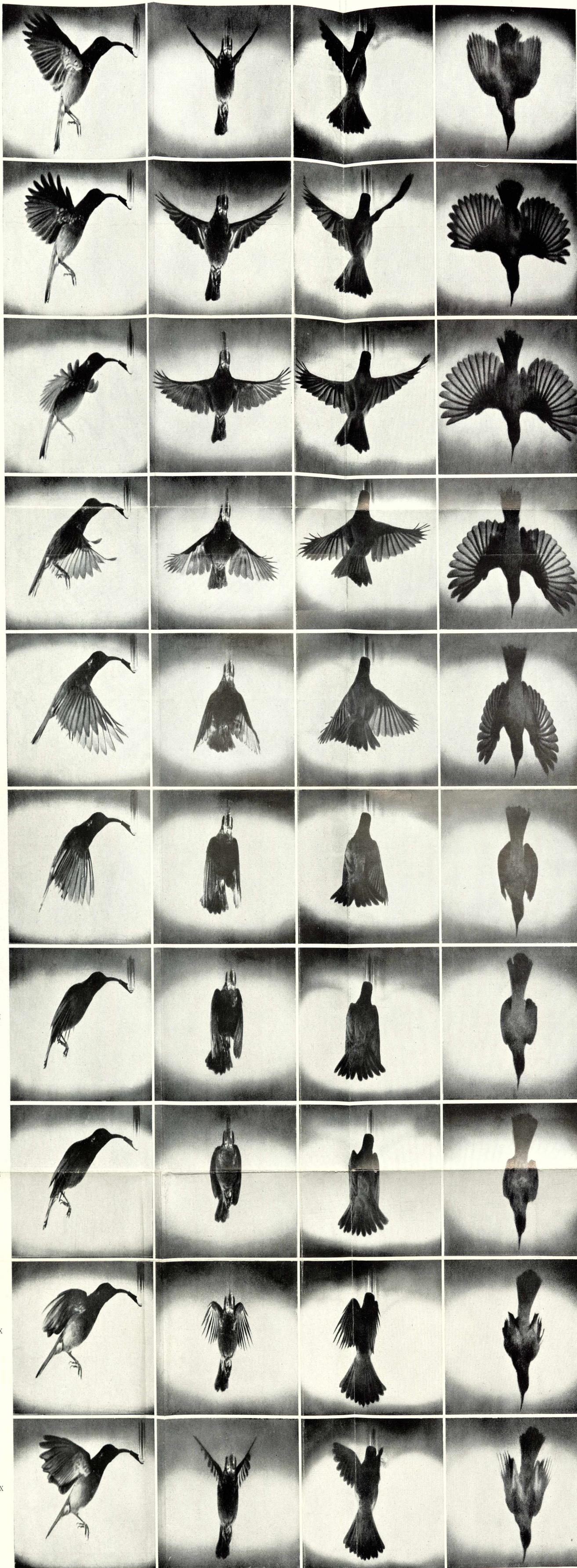
VI

VII

VIII

IX

X



von der Seite

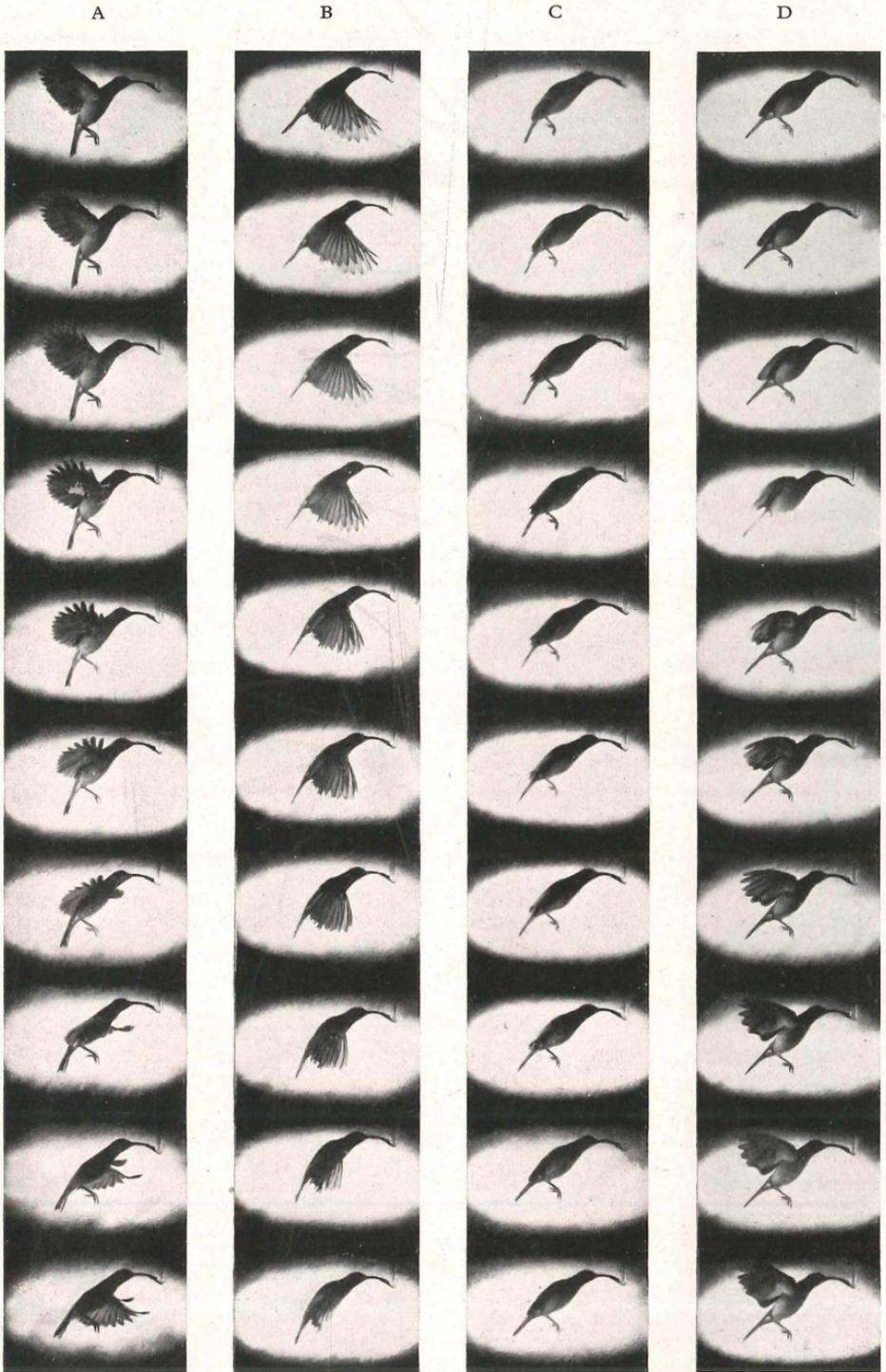
von vorn

von hinten

von oben

Aufn. Reichstein für Film und Bild

Ein Flügelschlag des Nektarvogels. Die 10 Aufnahmen jeder Längsreihe folgen einander im Zeitabstand von etwa $\frac{1}{10}$ Sekunde. Die 4 Aufnahmen jeder Querreihe zeigen ungefähr die gleiche Flügelstellung.



Aufn. Reichsanstalt für Film und Bild

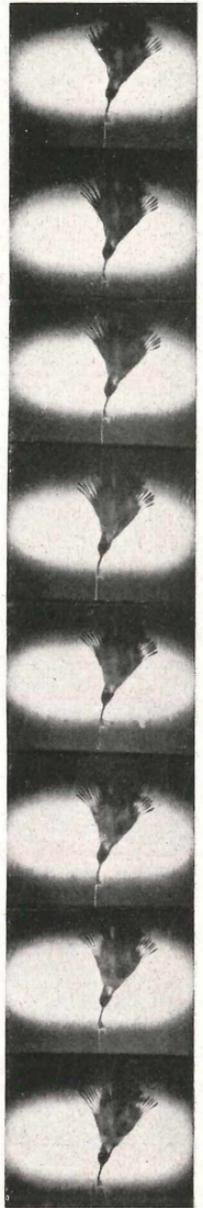
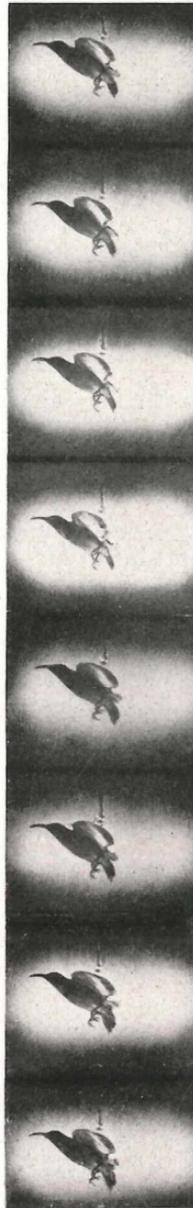
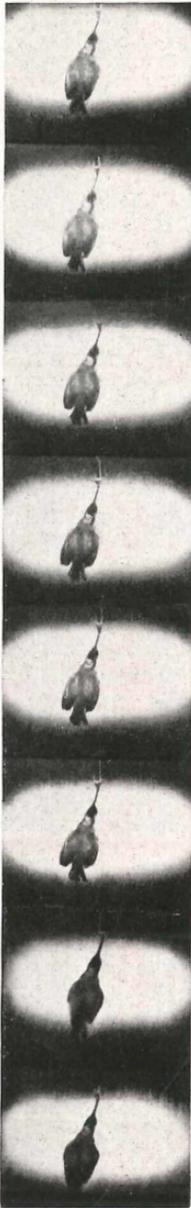
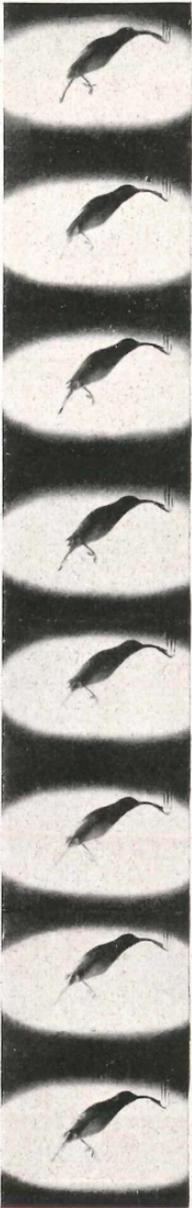
Ausschnitt aus dem Film, einen ganzen Flügelschlag des „trillerfliegenden“ Nektarvogels zeigend. In Reihe A sind unten 4, in Reihe B unten 3 Bilder weggelassen. Reihe A: Niederschlag — Reihe B: Aufschlag bis zum Anhalten der Flügel — Reihe C: das „Anhalten“ — Reihe D: Fortsetzung des Aufschlages bis zum oberen Wendepunkt.

A

B

C

D



Aufn. Reichsanstalt für Film und Bild

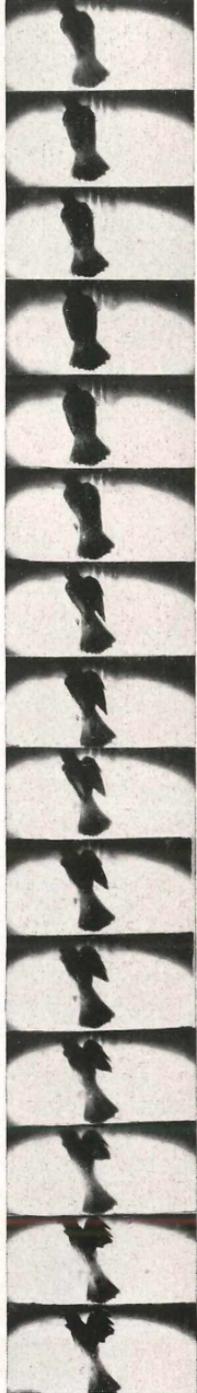
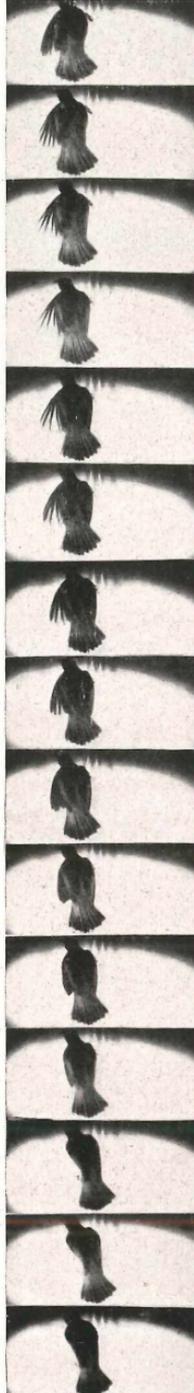
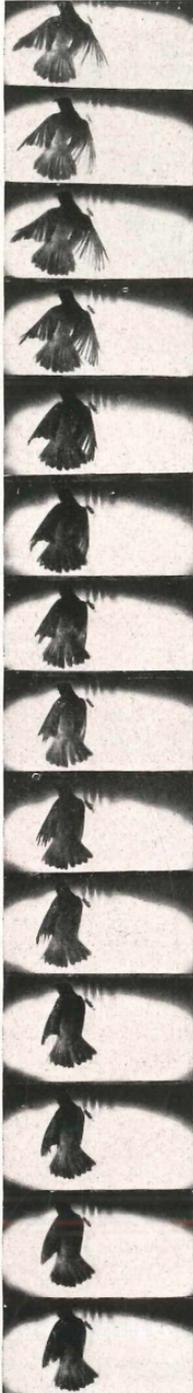
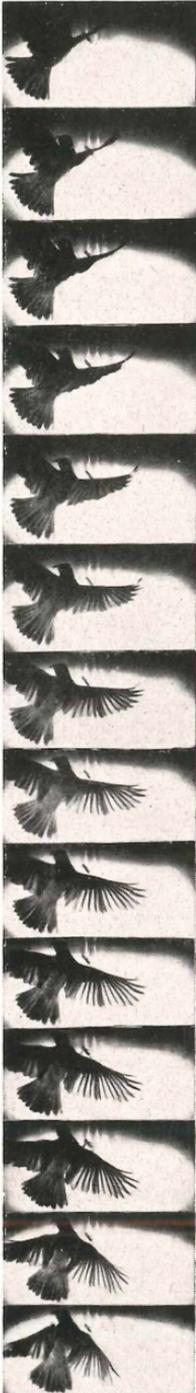
Das Anhalten des Flügelschlages. Reihe A (und B) bei angelegtem Flügel, von der Seite (und von oben), Aufnahmedauer etwa $\frac{1}{30}$ Sek. — Reihe C (und D) in einer späteren Phase des Aufschlages, Handschwingen jalousieartig geöffnet.

A

B

C

D



Aufn. Reichsanstalt für Film und Bild

Eine Wendung auf der Stelle. Rechter Flügel schlägt schneller und kräftiger abwärts als linker. Erfolg Reihe C unten: Drehung um 45°.

seine morphologische Unterseite zur funktionellen Oberseite wird. Der Schwirrflyug ist für die Kolibris bezeichnend; man kann ihn als ein Extrem des Rüttelflyuges betrachten, bei dem der Arm in der Beugstellung erstarrt ist.

Unterschied vom Rüttelflyug: Den Ausdruck Rüttelflyug beschränke ich auf die Flugbewegungen, die von grösseren Vögeln ausgeführt werden, wenn sie nur Auftrieb und keinen Vortrieb gewinnen wollen (Tagraubvögel, Störche, Reiher, Pelikane usw.; LORENZ: „Platzrütteln“). Kennzeichen: Nicht nur der Niederschlag, sondern auch der Aufschlag erzeugen Auftrieb. Beim Aufschlag wird der Flügel im Ellbogen gewinkelt, wobei die Handschwingen ihren Verband lockern und zum Angriffspunkt nutzbarer Luftkräfte werden (LORENZ 1933). Sowohl Flügelstellung wie Aerodynamik sind also anders als beim Trillerflyug.

Verbreitung des Trillerflyuges. Zum Trillerflyug (s. str.) sind wahrscheinlich alle Sperlingsvögel (Passeres) bis zur Grösse der Elster und des Eichelhäher befähigt, überdies auch noch die kleineren Angehörigen vieler anderer Vogelgruppen. Seine Verbreitung festzustellen wäre ein lohnender Gegenstand besonderer Untersuchungen. Am häufigsten bedienen sich des Trillerflyuges solche Arten, die an Blüten zu saugen oder festsitzende Kleintiere (Insekten, Spinnen) von Zweigen oder Blättern fliegend abzulesen pflegen. Andere Vogelarten gehen nur bei selteneren Anlässen aus dem Vorwärtsflyug zum Trillerflyug über (bei erschwerter Landung, beim Zweikampf usw.).

Benutzte Literatur.

- AYMAR, C. C. (1935). Bird Flight, London.
- DEMOLL, R. (1930). Die Flugbewegungen der grossen und kleinen Vögel; Zeitschr. f. Biologie 90, Heft 3.
- EGGEBRECHT, E. (1937). Zur Brutbiologie der Wasseramsel; Journ. f. Orn. 85, Heft 4, p. 675.
- FISCHER, M. H. (1930). Der Flug der Wirbeltiere in: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Band 15, 1, Berlin.
- GROEBBELS, F. (1932). Der Vogel; Band 1, Berlin 1932.
- HESSE, R. (1937). Tierbau und Tierleben. 2. Aufl. Berlin-Leipzig 1937.
- LANCHESTER, F. W. (1909). Aerodynamik (übersetzt von RUNGE). Leipzig und Berlin 1909 und 1911, 2. Band.
- LORENZ, K. (1933). Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehung der Flügel- und Steuerform zur Art des Fluges; Journ. f. Orn. 81, p. 107—235.
- STOLPE, M. & ZIMMER, K. (1938). Die flugmechanische Bedeutung des Daumenfittichs am Vogelflügel; Journ. f. Orn. 86, Heft 4.
- — (1939 a). Der Schwirrflyug der Kolibris im Zeitlupenfilm; Journ. f. Orn. 87, Heft 1.
- — (1939 b). Der Vogelflyug, seine anatomisch-physiologischen und physikalisch-aerodynamischen Grundlagen. Leipzig.
- STRESEMANN, E. (1934). Aves, in Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie VII, 2, 1927—1934.
- & ZIMMER, K. (1932). Ueber die Frequenz des Flügelschlages beim Schwirrflyug der Kolibris; Orn. Mon.-Ber. 40, Heft 5.
- ZIMMER, K. (1935). Experimentelle Bestimmung des Schwerpunktes der Vögel; Sitzungsber. d. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Journal für Ornithologie](#)

Jahr/Year: 1943

Band/Volume: [91_1943](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmer Karl

Artikel/Article: [Der Flug des Nektarvogels \(Cinnyris\) 371-387](#)