

Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupenfilm.

Von M. Stolpe und K. Zimmer.

Mit 14 Abbildungen im Text.

Als Schwirrflug bezeichnet man den Flug mit sehr hoher Flügelschlagfrequenz. In unseren Betrachtungen soll darunter der Flug, den der Kolibri auf der Stelle in vollkommen ruhiger Luft ausführt, verstanden werden.

Methodik der Filmaufnahmen. — Infolge der hohen Schlagfrequenz war es bisher nicht möglich, die Flügelbewegungen der Kolibris beim Schwirrflug zu analysieren. Um diese Aufgabe durchführen zu können, wurden Zeitlupenaufnahmen von schwirrenden Kolibris mit einer Aufnahme­frequenz bis 1500 Aufnahmen pro Sekunde gemacht. Hierzu wurde ein Glaskäfig von ca. $60 \times 40 \times 40$ cm mit z. T. verschiebbaren Wänden gebaut. In diesem Käfig wurde ein speziell für unseren Zweck hergestelltes Saugfläschchen angebracht, das durch eine besondere Vorrichtung von außen beliebig im Käfig hin- und herbewegt und auch hinein- und hinausgebracht werden konnte.

Die Kolibris wurden, nachdem sie ca. $\frac{1}{2}$ Stunde lang gehungert hatten, in den Käfig gesetzt. Wurde dann nach einiger Zeit das Saugfläschchen in den Käfig eingeführt, so schwirrte der Vogel mehrere Sekunden davor. Abb. 1 zeigt *Melanotrochilus fuscus* vor einem Trinkfläschchen schwirrend von der Seite gesehen.



Abb. 1. *Melanotrochilus* vor einem Trinkgefäß schwirrend von der Seite gesehen. (Photo: Reichsstelle für den Unterrichtsfilm des Reichserziehungsministers).
 $\frac{1}{1500}$ sec.

Da die bei den Aufnahmen verwandte Zeitlupenkamera nur

eine Tiefenschärfe von wenigen Zentimetern hat, mußte die Entfernung des Fläschchens vorher auf den cm genau abgemessen und die Stelle, an der der Vogel schwirren würde, genau festgelegt werden. Es wurden mit Hilfe dieser Methode Aufnahmen des schwirrenden Kolibris von vorn und von hinten und genau von der Seite gemacht.

Diese Aufnahmen ließen aber keine genaue Analyse der Flügelbewegungen zu. Denn da die Flügelbahn bei einem der Versuchsvögel vom vorderen bis zum hinteren Umkehrpunkte ca. 18 cm beträgt, die Tiefenschärfe aber nur \mp 3 cm, konnte bei den Aufnahmen von vorn und hinten der Flügel niemals auf der ganzen Flügelbahn scharfe Bilder ergeben. Ganz ähnlich war es bei den Aufnahmen von der Seite.

Nachdem diese Aufnahmen fertiggestellt waren, fehlten zu einer genauen Analyse in den drei Ebenen des Raumes noch Aufnahmen von oben. Die Kamera hätte hierzu um 90° geneigt werden müssen. Dies war aber wegen des komplizierten Mechanismus nicht möglich. Es mußte folgender Ausweg gewählt werden. Ueber dem schwirrenden Vogel wurde ein oberflächenversilberter Spiegel, unter 45° gegen die Horizontale geneigt, angebracht und der Kolibri dann im Spiegel photographiert. Bei dieser Anordnung spielte auch die geringe Tiefenschärfe der Kamera keine so große Rolle, da der Kolibri die Flügel ja ungefähr in einer horizontalen Ebene bewegt.

Die Aufnahmen selbst wurden von der Reichsstelle für den Unterrichtsfilm des Reichserziehungsministers (Referent Dr. W RÜPPELL), mit Hilfe des ballistischen Institutes (Leiter Prof. Dr. SCHARDIN) der Luftkriegsakademie in Gatow, hergestellt. Die Kolibris und zwar die Arten *Melanotrochilus fuscus* und *Chlorostilbon aureoventris* stellte der Zoologische Garten Berlin in dankenswerter Weise zur Verfügung.

Herrn Prof. Dr. SCHARDIN, Herrn Dipl.-Ing. WÖHL, Herrn Prof. Dr. HECK, Herrn Dr. STEINMETZ und Herrn Dr. STEINBACHER sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt. Bei allen Aufnahmen, die oft den ganzen Tag beanspruchten, war Herr Dr. RÜPPELL zugegen. Nur durch diese enge kameradschaftliche Zusammenarbeit mit ihm war es überhaupt möglich, alle technischen und sonstigen Probleme und Schwierigkeiten zu lösen und den Film zu einem befriedigenden Ende zu führen, wofür wir ihm zu ganz besonderem Dank verpflichtet sind.

Anzahl der Flügelschläge. — Da die Zeiß-Ikon-Zeitlupe eine Vorrichtung besitzt, die auf dem Filmstreifen alle Tausendstel Sekunde eine Zeitmarke (Strich) anbringt, ließ sich die Flügelschlagfrequenz leicht ermitteln. Es ergab sich für *Chlorostilbon* eine solche von 36—39 Flügelschlägen pro sec. und für *Melanotrochilus* von 27 bis 30 Flügelschlägen pro sec. Zum Vergleich seien einige mit Hilfe der stroboskopischen Methode von STRESEMANN und ZIMMER ermittelten Werte genannt: *Eupetomena macroura* 21—23; *Chlorestes caeruleus* 30—33; *Chrysolampis mosquitus* 32—33; *Phaethornis ruber* 50—51.

Bahn der Flügelspitze. — Die Frage, wie der Kolibri seine Flügel mit so großer Geschwindigkeit vor- und zurückschlagen und an den Umkehrpunkten auf die Geschwindigkeit 0 abbremsen könne,

klärte sich folgendermaßen. *Die Bahn der Flügelspitze ist achtförmig* (LISSAJOU'sche Figur). Diese Figuren kommen ja auch bei den Flügelbahnen der Insekten vor. Die gestrichelte Linie in Abb. 2 soll diese Bahn darstellen. Die in die Figur eingezeichneten Profile geben die ungefähre Lage eines Flügelquerschnittes an der Flügelspitze an. Der Flügel bewegt sich in Richtung der Pfeilspitzen von hinten oben nach vorn unten. Am vorderen Umkehrpunkte angekommen, bremst er nicht vollkommen ab, sondern bewegt sich langsam nach oben. Hierbei dreht er sich so, daß jetzt die *Unterseite* der Hand nach oben zeigt. In dieser Stellung wird der Flügel nach hinten geschlagen. Am hinteren Umkehrpunkt angekommen, bewegt sich der Flügel langsam nach oben und wird so gedreht, daß die Oberseite wieder nach oben zeigt. *Der Flügel ist also in dauernder Bewegung, und ein sogenannter*

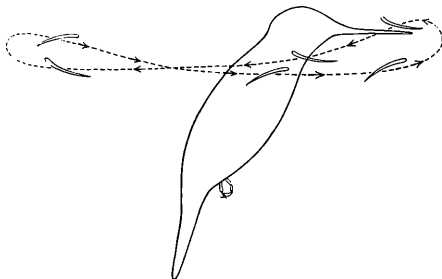


Abb. 2. Schema der Bahn der Flügelspitze von der Seite gesehen (*Chlorostilbon*). Die eingezeichneten Profile geben ungefähr den Anstellwinkel der Flügelspitze wieder. Der Flügel bewegt sich in Richtung der eingezeichneten Pfeile.

Totpunkt, an dem die Bewegung zum Stillstand kommt, ist nicht vorhanden.

Die Bahn der Flügelspitze wurde folgendermaßen ermittelt. Die von der Seite aufgenommenen Bilder wurden nacheinander auf eine Zeichenebene projiziert und die jeweilige Stellung der Flügelspitze eingezeichnet. Die so erhaltene Zeichnung (Abb. 2) ergibt aber nur ein Bild von der Form der Bahn. Die Länge entspricht nicht der Wirklichkeit, denn die Flügelspitze bewegt sich ja nicht in einer Ebene, sondern auf einer gebogenen Fläche im Raum. Die Aufnahmen von oben ergeben übereinander projiziert die Bahn der Flügelspitze von oben bzw. von unten gesehen (Abb. 3). Aus diesen beiden Zeichnungen (Abb. 2 und 3) läßt sich die tatsächliche Bahn der Flügelspitze im Raum ermitteln. Zur genauen Messung der Geschwindigkeiten zwischen den einzelnen Punkten ist es am zweckmäßigsten, sich eine Bahn aus Draht nachzubilden und alle Zeitmarken und Flügelstellungen einzuzeichnen. Es

ergaben sich hierbei für *Melanotrochilus* folgende Werte: *Durchschnittsgeschwindigkeit der Flügelspitze ca. 12 m/sec.*, *Durchschnittsgeschwindigkeit beim Vorschlag 13 m/sec.*, *beim Rückschlag 11 m/sec.* *Höchstgeschwindigkeit 20 m/sec.*

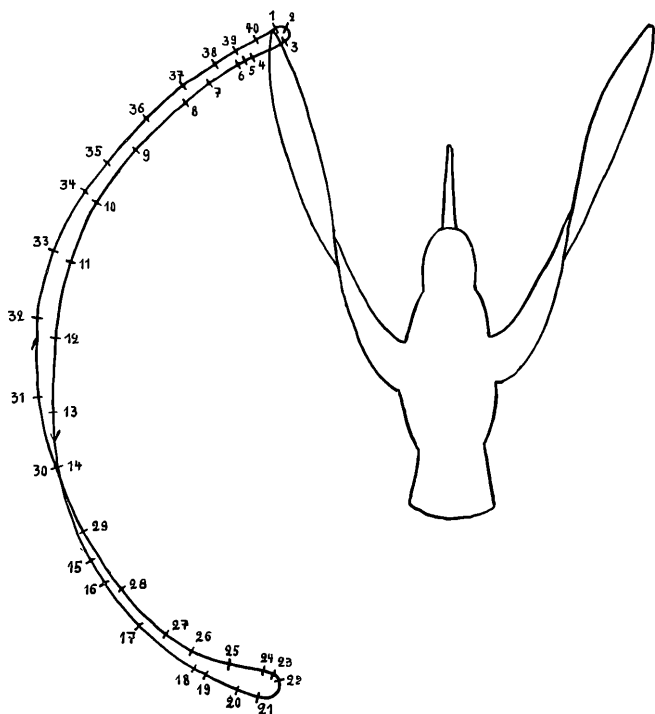


Abb. 3. Schema der Bahn der Flügelspitze von oben gesehen (*Melanotrochilus*). Die Zeitmarken 1—40 geben jeweils 1/1000 sec. an; die unregelmäßigen Abstände erklären sich durch die Unschärfe der einzelnen Bilder.

Bewegung des ganzen Flügels. — Bevor wir zu den eigentlichen Flügelbewegungen übergehen, wollen wir uns noch einmal vergegenwärtigen, daß die Flügelfläche beim Kolibri wie bei allen Vögeln aus den Handschwingen und den Armschwingen gebildet wird. Beim Kolibri besteht aber die Flügelfläche im wesentlichen nur aus den 10 Handschwingen; die 6 Armschwingen sind sehr klein und spielen anscheinend eine untergeordnete Rolle. Die Bewegung des Flügels erkennen wir am besten aus Abb. 4, die *Melanotrochilus* von oben zeigt. Die Abbildung ist folgendermaßen entstanden: die 30 bis 40 Einzelbilder eines Flügelschlages wurden vergrößert und durchgepaust. Dann wurden 8 charakteristische Phasen herausgegriffen und neben einander gestellt.

Bei unseren Betrachtungen gehen von dem unteren Bilde aus (Phase 1). Der Flügel befindet sich hier genau im hinteren Umkehrpunkte. Die Vorderkante des Flügels zeigt nach oben, die Hinterkante genau nach unten. Gehen wir jetzt in Richtung des Pfeiles nach rechts (Phase 2), so sehen wir die Stellung, in der sich der Kolibriflügel etwa $\frac{1}{200}$ stel sec.

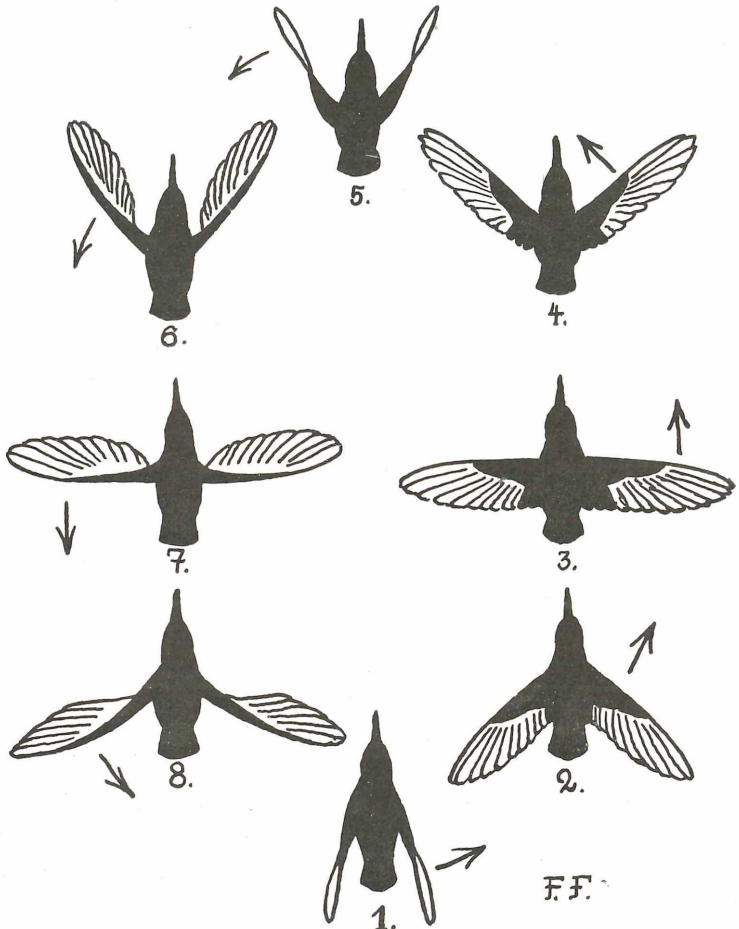


Abb. 4. Schema der Flügelbewegung eines Kolibris. Nähere Erklärungen im Text.

später befindet. Der Flügel hat sich jetzt nach vorn gedreht (proniert), die Vorderkante zeigt nach vorn, der Hinterrand nach hinten. Die Handschwingen sind voll entfaltet. Wieder $\frac{1}{250}$ stel sec. später befindet sich der Flügel in Phase 3. Er ist jetzt vollkommen entfaltet. Wir sehen deutlich die 10 Handschwingen und die 6 Armschwingen, die

aber z. T. übereinander liegen. In Phase 4 (etwa $\frac{1}{250}$ stel sec. später) hat sich die Stellung des Flügels wieder geändert. Die Vorderkante des Flügels ist noch immer vorn, die Hinterkante hat sich jedoch etwas gesenkt und zeigt schon schräg nach hinten unten. Der Flügel hat sich nach hinten gedreht (supiniert). In Phase 5 befindet sich der Flügel im vorderen Umkehrpunkt, d. h. der Vorschlag des Flügels ist beendet. Dieselbe Phase, von der Seite gesehen, zeigt Abb. 1. Beim Rückschlag wird die Hand des Flügels so gedreht, daß die Unterseite nach oben zeigt. Nach $\frac{1}{200}$ stel sec. hat der Flügel Phase 6 erreicht; wir sehen jetzt auf die Unterseite der Handschwingen, d. h. die *morphologische Unterseite des Flügels ist funktionell Oberseite geworden*. Noch schöner zeigt dies die nächste Phase 7, bei der fast alle Handschwingen so stark supiniert sind, daß die ganze ventrale Fläche nach oben zeigt. Die Armschwingen dagegen machen diese Drehung (Supination) nicht mit. Sie zeigen senkrecht nach unten. In der nächsten Phase (8) dreht die Hand sich schon wieder etwas zurück (Pronation), und der Flügel kehrt dann in die Ausgangsstellung am hinteren Umkehrpunkte zurück. Die Handschwingen an der Flügelspitze haben hierbei eine Drehung von insgesamt ungefähr 150° ausgeführt.

Die gesamte Bewegung, welche die Flügel bei einem Flügelschlage vollführen, sei noch einmal durch Abb. 5 veranschaulicht, die *Melanotrochilus* in Ansicht von oben zeigt. Wir sehen hier 38 Bilder, die ca. je $\frac{1}{1000}$ sec. nacheinander aufgenommen worden sind. Bild 1—9 zeigt den Vorschlag des Flügels vom hinteren Umkehrpunkt bis zur Körpermitte, Bild 10—18 von der Körpermitte bis zum vorderen Umkehrpunkt. Der Rückschlag des Flügels wird durch Bild 19—38 dargestellt.

Physikalische Betrachtungen.

Ogleich der Kolibri ohne Fahrtwind fliegt, wird der Flügel doch dauernd von einem Luftstrom, nämlich dem Schlagwind, getroffen. Der Schlagwind trifft den Flügel beim Vorschlag von vorn, beim Rückschlag von hinten. Wenn wir uns aber erinnern, daß beim Rückschlag gegenüber dem Vorschlag eine Supination der Handschwingen von ca. 150° stattfindet, so wird uns klar, daß der Schlagwind den Handteil des Flügels *jedesmal von der Vorderkante* trifft. Da der Vorderrand des Flügels gegenüber dem Hinterrand stark verdickt ist, so können wir vielleicht annehmen, daß sich die Flügelspitze ungefähr in Richtung des geringsten Widerstandes einstellt und daß, wie bei anderen Vögeln im freien Fluge, Sog- und Druckkräfte auftreten. Wie weit hierbei eine Verwirbelung vermieden wird, läßt sich noch nicht entscheiden.

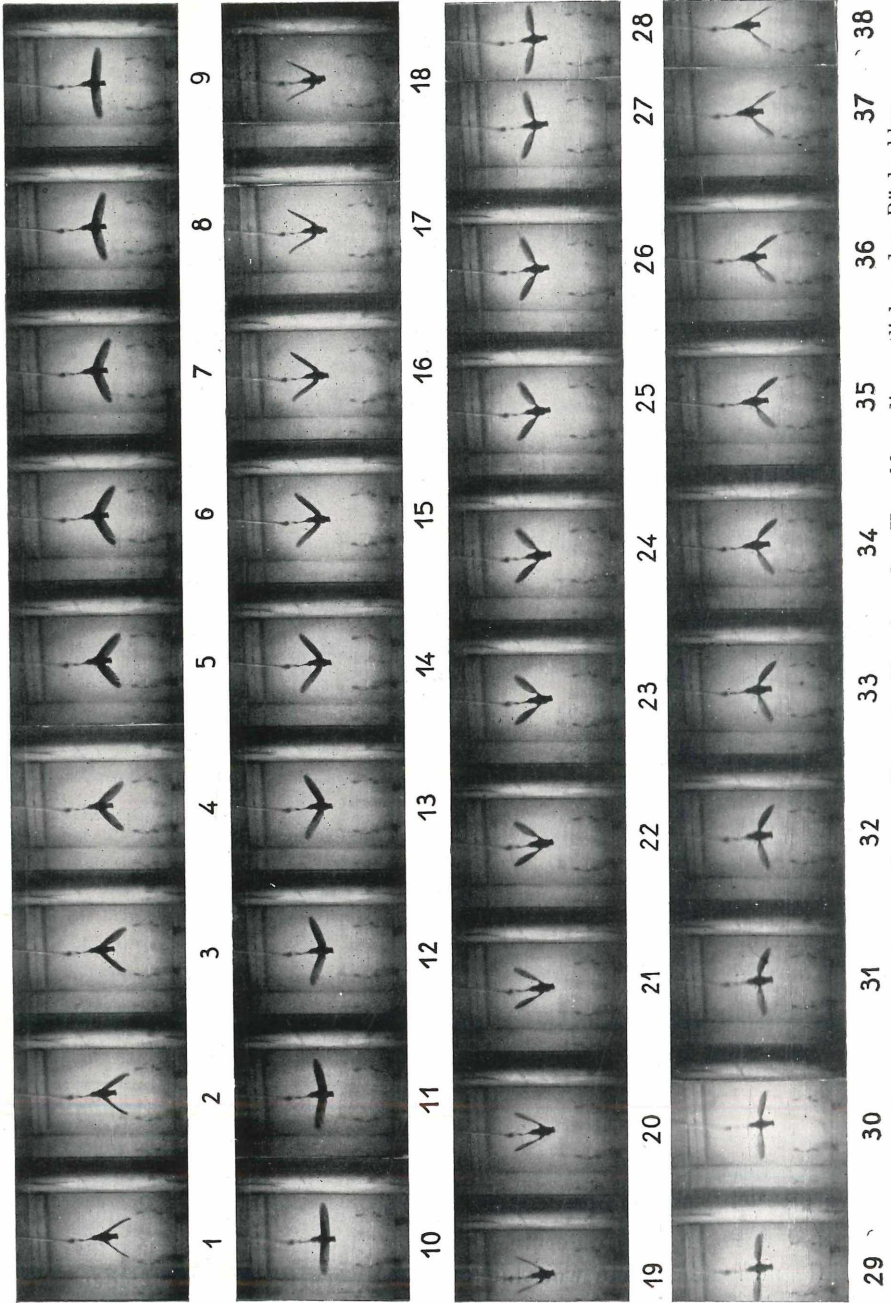


Abb. 5. Filmbild eines Flügelschlags. Phase 1—18 geben den Vorschlag, die restlichen den Rückschlag an. Der Bildstreifen zeigt *Melanotrochilus* von oben gesehen. Aufnahme Frequenz etwa 1000 pro Sekunde.

An den Umkehrpunkten scheint der Schlagwind eine eigenartige Rolle zu spielen. Hat z. B. der Flügel seine vorderste Stellung erreicht und wird er zurückgeschlagen, so bewegt sich der Vorderrand des Flügels mit den Knochen zwar nach hinten, der nach hinten zeigende Hinterrand bleibt nun aber nicht etwa auf der Stelle oder bewegt sich gar nach hinten, sondern im Gegenteil zunächst noch etwas nach vorn. Dies ist so zu erklären, daß der von dem nach vorn geführten Flügel mitgerissene Luftstrom beim Anhalten des Flügels nicht etwa stehen bleibt, sondern sich noch weiter bewegt und so den Flügelhinterrand nach vorn zieht und supiniert. Ein entsprechender Vorgang dürfte sich am hinteren Umkehrpunkt abspielen. *Die Drehung an den Umkehrpunkten ist also im wesentlichen passiv.* Zum mindesten wird sie stark durch den Schlagwind unterstützt.

Anstellwinkel. — Die durch den Schlagwind erzeugten Luftkräfte hängen ab vom Anstellwinkel, unter dem der Schlagwind den Flügel trifft. Im allgemeinen sind die Verhältnisse bei einem Anstellwinkel von wenigen positiven Graden am günstigsten. Aus den Aufnahmen von oben und von hinten bzw. von vorn läßt sich der Anstellwinkel, d. h. der Winkel, den die Profilschne mit dem Schlagwind bildet, aus der größten Flügelbreite und der Projektion des Flügels auf die Horizontale, bzw. die Senkrechte berechnen. Diese Berechnung gilt aber immer nur für einen ganz bestimmten Flügelquerschnitt. Leider ist nun allem Anschein nach die Flügelbreite beim Kolibri nicht konstant, sondern infolge der am Flügel angreifenden Druckkräfte kann sich dieser etwas verbreitern und verschmälern. Es läßt sich deshalb nicht mit Sicherheit entscheiden, wie breit der Flügel in jedem Augenblick tatsächlich ist. Eine exakte Berechnung des Anstellwinkels ist deshalb nicht möglich. *Einwandfrei läßt sich nur feststellen, daß die Flügelspitze sich um ca. 155° dreht und daß der Anstellwinkel des Flügelquerschnittes 1 cm von der Flügelspitze entfernt geringer als 15° positiv ist.* Schon 3 cm von der Spitze entfernt ist eine genaue Berechnung nicht möglich, da die Breite des Flügels in der Projektion gesehen manchmal größer ist als bei senkrechter Aufsicht auf die Flügelfläche. Ganz allgemein läßt sich sagen: je dichter der Flügelquerschnitt am Körper liegt, desto größer ist der Anstellwinkel. Wir haben also innerhalb des Flügels eine sehr starke Verwindung, ähnlich wie wir sie beim Propeller eines Flugzeuges kennen.

Kraftwirkungen. — Ebenso wie durch die Drehbewegung des Propellers eine Zugkraft entsteht, so erzeugt der Schlagwind an den Handschwingen des Kolibri Sog- und Druckkräfte. Diese faßt man in

der Flugphysik zu einer sogen. Luftkraft zusammen, die ungefähr senkrecht auf der Profilsehne des Flügels steht. Der Anschaulichkeit halber kann man diese Luftkraft L in zwei Komponenten im Raume zerlegen (Abb. 6), und zwar in eine horizontale und eine nach oben gerichtete Komponente. Die nach oben gerichtete Komponente, der sogen. Auftrieb A , hält der Schwerkraft das Gleichgewicht und verhindert ein Absinken des Tieres. Die beim Vorschlag nach hinten und beim Rückschlag nach vorn gerichtete Komponente der Luftkraft bezeichnet man als Flügelwiderstand W . Diese beiden Widerstandskomponenten heben sich, über die ganze Zeit eines Flügelschlags genommen, gegenseitig auf, so daß nur noch der Auftrieb nach oben übrig bleibt.

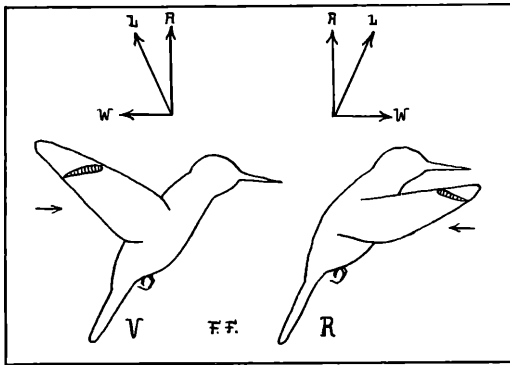


Abb. 6. Schema der Kraftwirkungen am Kolibriflügel. V = Vorschlag, R = Rückschlag; L = Luftkraft, A = Auftrieb, W Flügelwiderstand.

Berücksichtigen wir, daß die Körperlängsachse des Kolibri schräg nach unten zeigt und nicht horizontal liegt wie bei anderen Vögeln im freien Fluge, so würde der Auftrieb beim Schwirrfly dem Vortrieb bei einem freifliegenden Vogel entsprechen. *Der Kolibri richtet also seinen Vortrieb sozusagen nach oben, um auf der Stelle stehen zu bleiben.* Ganz ähnlich ist es ja auch beim Hubschrauber von FOCKE-WULF verglichen mit einem Normalflugzeug. Auch der Hubschrauber richtet seine Zugkraft nicht nach vorn, sondern nach oben.

Die Luftkräfte greifen beim Kolibri im Druckmittelpunkt der Flügel an. Diese Druckmittelpunkte wandern aber mit dem Flügel mit. Der Angriffspunkt der Luftkraft befindet sich demgemäß einmal vor, einmal hinter dem Schwerpunkt, und nur ganz kurze Zeit liegen beide übereinander. Diese verschiedene Lage von Schwerpunkt und Druckmittelpunkt bedingt aber, daß am Kolibri Drehmomente angreifen.

Befindet sich der Flügel und damit der Druckmittelpunkt hinter dem Schwerpunkt, so wird der Kolibri hinten gehoben. Befindet sich der Flügel vor dem Schwerpunkt, so wird der hintere Teil nach vorn unten gedreht. Diese den Körper vor- und zurückdrehenden Drehmomente heben sich, über die ganze Zeit eines Flügelschlages genommen, gegenseitig auf.

Winkelgeschwindigkeit. — Die Durchschnittswinkelgeschwindigkeit ist für alle Punkte des Flügels ungefähr gleich groß. Sie beträgt bei *Melanotrochilus* ca. 258° pro $\frac{1}{28}$ stel Sekunde oder 7224° pro sec., d. h. würde der Flügel an den Umkehrpunkten nicht umdrehen, sondern seine Bewegung fortsetzen, so würde er in der Sekunde 7224° überstreichen. Teilen wir diese Zahl durch 360, so erhalten wir als Anzahl der Umdrehungen pro sec. etwa 20 oder (da in der Technik die Umdrehungen meist auf die Minute umgerechnet werden) *1200 Umdrehungen pro Minute*. In Wirklichkeit ist die tatsächliche Umdrehungszahl noch größer, wenn wir den Zeitverlust an den Umkehrpunkten abrechnen. Nehmen wir die 10 schnellsten Phasen in der Mitte des Flügelschlages heraus, so erhalten wir eine Winkelgeschwindigkeit von 10204° pro sec. oder eine Umdrehungszahl von 28 Umdrehungen pro sec. oder *1680 Umdrehungen pro Minute*. SCHÜTT gibt für Flugzeugpropeller an: „Ihre Drehzahlen liegen meistens unter 2000 Umdrehungen in der Minute.“

Lineare Geschwindigkeit. — Während die Winkelgeschwindigkeit für alle Punkte des Flügels gleich groß ist, ist die lineare Geschwindigkeit der einzelnen Flügelteile verschieden. Am größten ist sie an der Flügelspitze, am geringsten an den proximalen Teilen des Flügels. Aber nicht nur die Geschwindigkeit der einzelnen Flügelteile ist verschieden, sondern jeder Punkt des Flügels ändert dauernd seine Geschwindigkeit. So wächst z. B. bei *Melanotrochilus* die Geschwindigkeit der Flügelspitze beim Vorschlag von ca. 4 m/sec. bis zu 20 m/sec. an, um dann wieder auf 4 m/sec. herunterzugehen. Ähnlich ist es beim Rückschlag. Diese Geschwindigkeitsänderung der Flügelspitze bei *Melanotrochilus* während eines Flügelschlages sei durch Abb. 7 dargestellt. Die vertikale Linie gibt die Geschwindigkeit in m/sec. an, die horizontale Linie stellt die Zeit dar, während der sich die Geschwindigkeit ändert. Die Zeiteinheit beträgt ca. $\frac{1}{1100}$ stel sec. Die Geschwindigkeitsänderung beim Rückschlag geht von Zeitmarke 3 bis Zeitmarke 21, die des Vorschlages von 21 bis 38 bzw. 3. Der gesamte Flügelschlag dauert in diesem Fall ca. $\frac{1}{29}$ sec. In der Kurve selbst bedeutet der erste Tiefpunkt die Geschwindigkeit am vorderen

Umkehrpunkt (Bild 19 in Abb. 5), der zweite Tiefpunkt die Geschwindigkeit am hinteren Umkehrpunkt (Bild 1 in Abb. 5). Die beiden höchsten Punkte der Kurve geben die Geschwindigkeiten des Flügels in dem Augenblick an, in dem er senkrecht vom Körper absteht (Bild 9, 10 und 28, 29 in Abb. 5). Da an diesen Stellen die Geschwindigkeit am größten ist, andererseits aber die Größe der am Flügel angreifenden Luftkraft dem Quadrat der Flügelgeschwindigkeit proportional ist, wird in diesem Augenblick auch im wesentlichen der Auftrieb erzeugt. Von den einzelnen Flügelteilen hat wiederum die Flügelspitze die größte Geschwindigkeit, so daß wir folgern können, daß der Auftrieb hauptsächlich von den distalen Handschwingen geliefert wird.

m/sec.

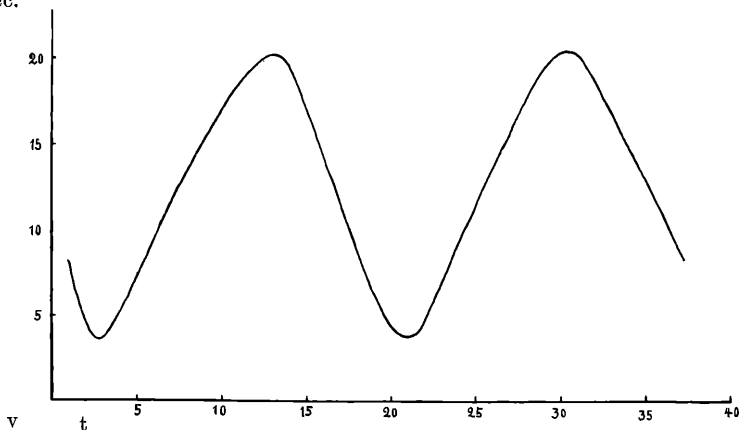


Abb. 7: Graphische Darstellung der Flügelspitzen­geschwindigkeit im Verhältnis zur Zeit. Die Vertikale gibt die Geschwindigkeit in m/sec. an, die Horizontale die Zeit. Zeiteinheit: 1/1100 sec.

Anatomie.

Die eben beschriebenen eigenartigen Flügelbewegungen und Kraftwirkungen beim Kolibrifluge haben auch einen anatomischen Bau zur Voraussetzung, der erheblich von dem anderer Vögel abweicht. Wie schon angedeutet, ist der Schwirrflyug ein Rüttelflyug in der extremsten Form, d. h. ein Rüttelflyug mit hoher Flügelschlagfrequenz. Eine andere extreme Flugart ist der Segelflyug, d. h. das Dahingleiten eines Vogels im Aufwind ohne Flügelschlag, also mit der Flügelschlagfrequenz 0. In dieser Flugart soll der Albatros tagelang, ohne einen Flügelschlag einzuschalten, hinter Schiffen herfliegen können. Der Hauptunterschied insbezug auf den Flügelbau bei diesen ganz

verschieden fliegenden Vögeln ist die lange Hand und der kurze massive Arm des Kolibri gegenüber der kurzen Hand und dem langen Arm beim Segelflieger. Dies prägt sich am besten darin aus, daß der Kolibri nur 6 Armschwingen, der Albatros aber 37 hat. Als Vergleichsobjekt wollen wir aber nicht den Albatros nehmen, sondern einen Pelikan, der sowohl ein guter Segelflieger als auch ein guter Schwingenflieger ist. Abb. 8 zeigt das Armskelett eines Kolibri und eines Pelikan, die ungefähr auf dieselbe absolute Größe vergrößert bzw. verkleinert sind. Die Armknochen sind bei beiden Tieren in Gebrauchsstellung gezeichnet, d. h. die Knochen haben dieselbe Lage zueinander, in der sie sich beim Fluge befinden. Auf den ersten Blick fällt die riesengroße Scapula

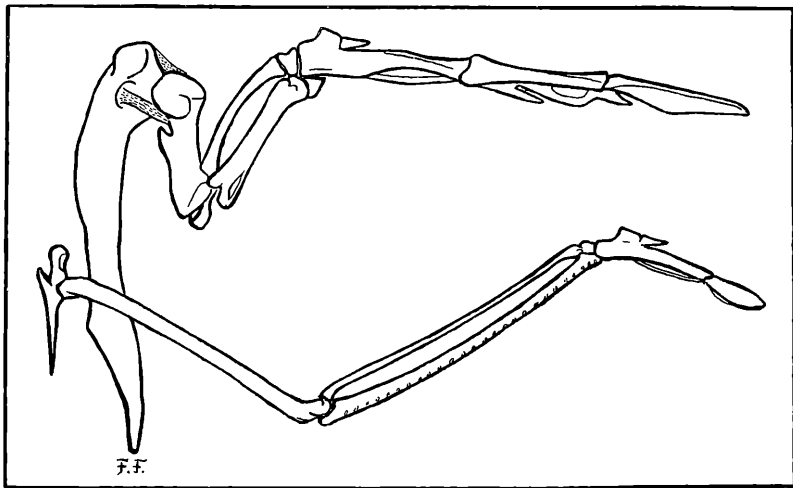


Abb. 8. Vergleichende Darstellung der Flügelskelette von Kolibri und Pelikan.

des Kolibri und die kleine Scapula des Pelikan auf. Weiterhin ist der Arm beim Kolibri kurz und gedungen, beim Pelikan dagegen lang und verhältnismäßig dünn. Die Hand wiederum zeichnet sich beim Kolibri durch große Länge aus.

Als erster hat wohl LORENZ darauf hingewiesen, daß beim Rüttelflug, vor allem aber beim Schwirrflug des Kolibri, die Gebrauchshaltung der Flügelknochen ein gebeugter Arm ist. LORENZ stellt fest, daß der Arm des Kolibri sozusagen in dieser Beugstellung erstarrt sei. Aus den Filmbildern läßt sich entnehmen, daß der Arm des Kolibri beim Fluge wohl noch stärker gebeugt ist als selbst LORENZ es angenommen hat. Abb. 9 zeigt die Lage der Knochen im Verhältnis zum Körper

und zu den Schwungfedern. Es sei hier schon auf die eigenartige Ausbildung eines Sesambeines (Sb) hingewiesen, auf die wir noch später zurückkommen. Von den 6 Armschwingen (A) sind nur drei sichtbar, die anderen sind verdeckt. Die Hauptfläche des Flügels wird von den 10 Handschwingen gebildet.

Die oben beschriebenen eigenartigen Flügelbewegungen und die eben erwähnte Gebrauchsstellung des Kolibriflügels bedingen einige Abweichungen im Bau der Knochen und Gelenke und in der Ausbildung der Muskulatur. Das Brustbein zeichnet sich durch einen besonders großen Kamm aus. Der Umriß des Brustbeinkammes er-

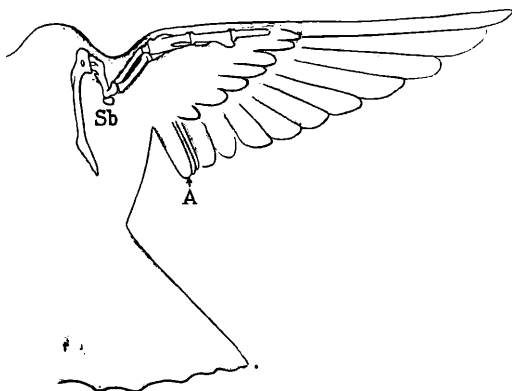


Abb. 9. Flügelskelett von *Chlorostilbon* in den Flügelumriß eingezeichnet. A = 6 Armschwingen, die z. T. übereinanderliegen, Sb = Sesambein in der Strecksehne des Ellbogengelenks.

scheint nach Entfernung von Federn und Muskeln von der Seite gesehen fast so groß wie der ganze Kolibrkörper. Ebenso mächtig entwickelt ist die Scapula, die bis zum Becken hinunterreicht. Sie ist, wie Abb. 10 zeigt, am unteren Ende nach außen gebogen und läßt in ihrem oberen Teil Raum für die Bewegungen des Oberarmes. An dieser Stelle sind auch die Rippen nur schwach entwickelt und der Brustkorb wirkt hier so, als ob er eingedrückt wäre. Der Oberarm hat somit genügend Spielraum.

Im *Schultergelenk* zeigt die zonale Gelenkfläche keine in die Augen springenden Besonderheiten, verglichen mit anderen Vögeln. Deutlich

verschieden aber ist die Gelenkfläche des Oberarmes. Während bei anderen Vögeln das proximale Ende des Humerus beim Fluge mit der Gelenkfläche der Schulter artikuliert, berührt beim Kolibri, wie aus Abb. 10 ersichtlich, nur die Innenseite des Humeruskopfes die zonale Gelenkfläche. Diese Artikulationsfläche ist in Abb. 11 dargestellt, welche den Oberarm von innen gesehen zeigt. Der Höcker bei A, der

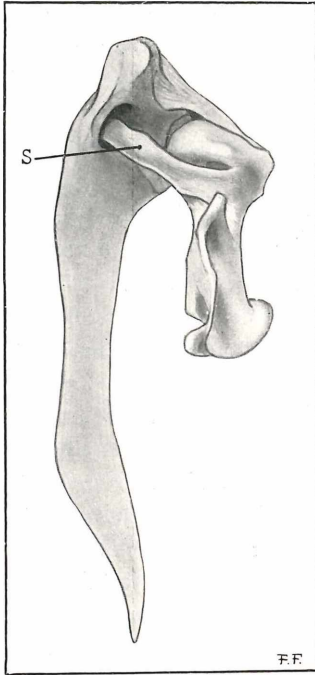


Abb. 10.

Abb. 10: Scapula und Oberarm von *Trochilus*, von hinten gesehen. S = Sehne M. supracoracoideus.

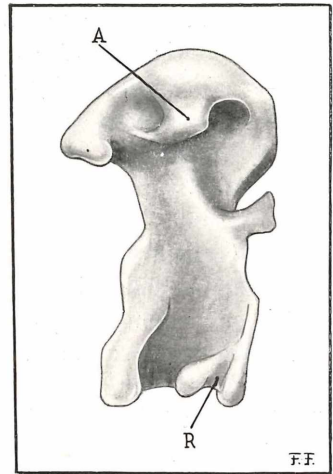


Abb. 11.

Abb. 11: Oberarmknochen von innen gesehen. A = Artikulationsfläche des Humerus für das Schultergelenk, R = Rolle für das Sesambein in der Sehne des Ellbogenstreckers.

sozusagen eine Neuerwerbung ist, und die darüberliegende Vertiefung sind im wesentlichen die artikulierenden Flächen. Die Gelenkfläche ist sozusagen vom oberen Ende auf die Innenseite des Oberarmkopfes gerutscht. Die eben erwähnte Vertiefung über dem Gelenkhöcker A in Abb. 11 hat auch noch eine eigenartige Funktion in bezug auf die Sehne des Musculus supracoracoideus (s. Abb. 10). Wirkt sie doch bei nach

vorn rotiertem (proniertem) Oberarm als Gleitbahn und Unterlage für die Sehne, die im übrigen bei S ein ziemlich starkes Sesambein enthält, welches in der Zeichnung leider nicht deutlich zu erkennen ist. Der Verlauf der Sehne des Musculus supracoracoideus ist aus Abb. 10 ersichtlich. Sie verläuft vom Foramen triosseum etwas schräg nach unten zum Hinterrand des Oberarmes. Ihre Zugrichtung geht gerade am Unterrand der Artikulationsfläche vorbei. Diese Sehne kann also niemals den Oberarm abduzieren. Sie wird ihn im Gegenteil bei Kontraktion adduzieren. Darüber hinaus muß sie vor allem eine Rotation des Oberarmes nach der Dorsalseite des Tieres bewirken. Da der Körper des Kolibri beim Schwirrflug nach unten hängt, bedeutet dies also eine Drehung des Oberarmes nach hinten um seine Längsachse (Supination). Wenn wir uns obendrein noch klar machen, daß die Hand fast im rechten Winkel vom Körper absteht (vgl. Abb. 9), dann erkennen wir, daß *eine Supination des am Körper liegenden Oberarmknochens einen Rückschlag der Hand bewirkt. Beim Vorschlag ist es umgekehrt.* Hier dreht der große Brustmuskel den anliegenden Humerus nach vorn (Pronation), und die senkrecht abstehende Hand wird nach vorn geschlagen.

Da Vor- und Rückschlag — wie wir sahen — vollkommen aktiv durch den Großen und Kleinen Brustmuskel hervorgerufen werden, folgerte LORENZ, daß beide Muskel gleich groß sind. Er stützt sich hier auf Angaben von BURI, der das Verhältnis von Musculus pectoralis major zu Musculus supracoracoideus wie 1 : 1 angegeben haben soll. Es muß LORENZ hier ein Irrtum unterlaufen sein. Die Angabe des Verhältnisses 1 : 1 bezieht sich bei BURI, wie wir feststellen konnten, nicht auf den Großen und Kleinen Brustmuskel, sondern auf verschiedene Portionen des Musculus pectoralis. Wir selbst konnten durch Wägung an frischtoten Tieren und an Spiritusmaterial ermitteln, daß sich der Große zu dem Kleinen Brustmuskel im Durchschnitt wie 1,7 : 1 verhält. Auch dieses Verhältnis ist noch überaus bezeichnend dafür, daß auch der Rückschlag aktiv erfolgt, wenn wir bedenken, daß z. B. bei der Sturmmöwe dieselben Muskeln sich ungefähr wie 15 : 1 verhalten. Warum beim Kolibri, obwohl Vor- und Rückschlag fast gleich schnell erfolgen, beide Muskeln nicht gleich groß sind, läßt sich nur schwer entscheiden. Vielleicht ist der Formwiderstand des Flügels beim Vorschlag größer als beim Rückschlag, da ja einmal die hohle Unterseite, das andere Mal die gewölbte Oberseite vom Schlagwind getroffen wird. Es ist aber auch möglich, daß die Kolibris beim Fluge über größere Strecken eine andere Flugtechnik anwenden und

daß dann der Niederschlag vollkommen aktiv geschieht, während beim Aufschlag der Fahrtwind das Heben des Flügels unterstützt. Eine endgültige Entscheidung ist noch nicht möglich.

Der *Oberarm* selbst sieht, wenn man ihn unter dem Binokular betrachtet, aus wie der Knochen eines vorweltlichen Ungeheuers. Verschiedene Vorsprünge, Zacken und Knochenleisten geben ihm ein bizarres Aussehen. Im Ganzen ist er plump und gedrungen gebaut. Die Muskeln von Ober- und Unterarm sind sehr gut entwickelt. Absolut genommen und im Verhältnis zu den beiden Brustmuskeln sind sie zwar nur klein. Aber bezogen auf den kurzen, kleinen Oberarm sind sie ziemlich mächtig und dick. Diese Muskeln inserieren z. T. am Unterarm, z. T. an der Hand. Sie können die Länge des Flügels, die Stellung der Knochen zueinander und die Bewegungen der Hand regulieren. Gleichzeitig ersetzen sie den Bandapparat, der z. B. am Ellbogen nur sehr schwach ist. Die Muskeln umschließen das Gelenk wie eine Kappe und wirken sozusagen wie elastische Bänder, die den Arm immer in Beugstellung halten. In diesem Zusammenhang ist die Tatsache interessant, daß die Nerven und die Blutgefäße nicht an den Armknochen entlangziehen, sondern von der Schulter direkt zur Hand verlaufen, quer durch den Winkel, den Ober- und Unterarm miteinander bilden. Es ist den Kolibris also unmöglich, den Ellbogen extensiv zu strecken. Der Streckmuskel ist demgemäß auch eigentümlich ausgebildet. Wie schon erwähnt und in Abb. 9 gezeigt, sitzt am unteren Ende des Humerus ein *Sesambein* (Sb). Dieses ist in die Sehne des Streckmuskels eingelagert. Als Gleitbahn dient ihm eine als Neuerwerbung zu betrachtende sehr gut entwickelte Rolle (R in Abb. 11) auf der Innenseite des Oberarmes. Wir haben in diesem Sesambein einen ähnlichen Knochen wie in der Kniescheibe des Kniegelenks vor uns. Interessant ist vielleicht ein Hinweis auf die Ausbildung der Kniescheibe im Kniegelenk der Vögel. STOLPE konnte zeigen, daß bei Vögeln, bei denen das Knie in der Gebrauchsstellung sehr stark gebeugt ist, die Kniescheibe eine sehr mächtige Entwicklung erfahren hat. Ist die Gebrauchsstellung des Knies dagegen die Strecklage, so ist die Kniescheibe klein.¹⁾ Wir haben dazu im Ellbogengelenk des Kolibri eine sehr schöne Parallele gefunden, denn auch hier ist ja die Gebrauchsstellung ein gebeugter Ellbogen. Das Sesambein soll die starke Wölbung überbrücken helfen. Da andererseits das Sesam-

1) Vgl. STOLPE 1932 Abb. 45—47. Die Unterschriften zu Abb. 45 und 46 sind dort versehentlich vertauscht worden, was hiermit berichtigt sei.

bein nur auf einer Seite vorhanden ist und nicht mitten über das Gelenk läuft, wirkt der Streckmuskel auch rotierend. Es ist im Ellbogengelenk eine Feineinstellung für Vor- und Rückschlag und für Pro- und Supination möglich. *Der Ellbogen ist also weniger für Beugen und Strecken, als vielmehr für seitliche und für Drehbewegungen eingerichtet.*

Auch die *Gelenkflächen* weisen auf diese Aufgabe des Ellbogens hin. Wie aus Abb. 12 ersichtlich, bildet der Radius mit der Ulna zusammen eine Gelenkfläche (Ra + Ur), die ziemlich weit außen am unteren Ende des Humerus in Punkt B artikuliert. Die Gelenkfläche der Elle (U) dagegen sitzt auf dem Gelenkhöcker A. Die Rollhügel am Humerus sind lang und spiralig gedreht, die Gelenkpfannen eiförmig und ziemlich flach. Es können auf diesen Gelenkflächen

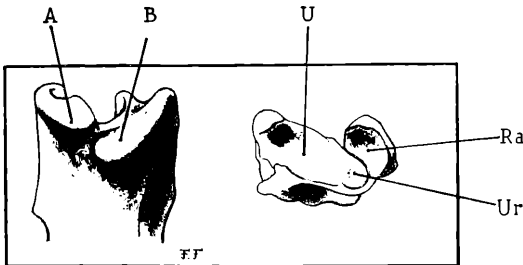


Abb. 12: Gelenkfläche von Oberarm, Elle und Speiche von *Trochilus*. Oberarm: A = Gelenkfläche für die Ulna, B = Gelenkfläche für Radius + Ulna. Unterarm: U = Gelenkfläche der Ulna, Ra = Gelenkfläche des Radius, Ur = radiale Gelenkfläche der Ulna. A artikuliert mit U, B mit Ra und Ur.

Rotationen und seitliche Bewegungen ausgeführt werden, die sich an der Hand als Pro- und Supination auswirken.

Noch größer ist die Rotationsfähigkeit in der Hand und den einzelnen Fingergelenken. Dies prägt sich in den flachen Gelenkflächen aus. Eine Besonderheit zeigt der Daumen, der in der Haut der Hand sozusagen eingewachsen ist und nicht mehr abgepreizt werden kann. Ein Daumenfittich scheint zu fehlen. Die distalen Handschwingen, die ja die größte Belastung auszuhalten haben, sind in tiefen Knochenrinnen eingebettet und werden z. T. durch Knorpel und Bindegewebe gestützt.

Nachdem wir nun alle Einzelheiten dargelegt haben, wollen wir uns das Zusammenwirken von Muskulatur, Skeletteilen, Gelenken und Schwungfedern an Hand zweier Abbildungen noch einmal vor Augen

führen. Abb. 13 zeigt einen Kolibri von oben gesehen beim Vorschlag des Flügels. Der Große Brustmuskel (P), der vom Oberarm zum Brustbeinkamm verläuft, rotiert den schräg nach hinten unten zeigenden Oberarmknochen nach vorn (Pronation). Der Oberarm ist hinten etwas angehoben, so daß auch die Armschwingen nach oben genommen sind. Infolge der Drehung des Oberarmes um eine von oben nach unten verlaufende Achse bewegen sich der Unterarm, die Hand, und mit ihnen die Schwungfedern in der Schlagrichtung (Sr) nach vorn bis zum vorderen Umkehrpunkt. Abb. 14 veranschaulicht den Rück-

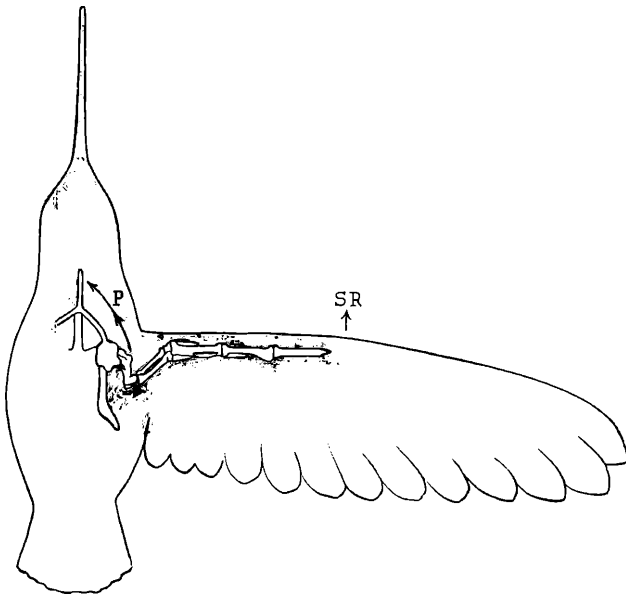


Abb. 13: Anatomie des Flügels; Schema des Vorschlages von oben gesehen.
P = M. pectoralis, SR = Schlagrichtung.

schlag des Flügels. Der Oberarm ist jetzt senkrecht nach unten gerichtet. Wir sehen genau auf das obere Ende des Humeruskopfes. Die nach unten stehenden Armschwingen werden durch den Unterarm verdeckt. Die Rotation des Oberarms erfolgt jetzt durch den Kleinen Brustmuskel, dessen Sehne (S) vom Humerus über die Scapula zum Foramen triosseum verläuft. Den genauen Verlauf dieser Sehne sahen wir schon in Abb. 10. Die Drehung des Oberarmes bewirkt in diesem Falle den Rückschlag von Unterarm, Hand und Schwungfedern.

Abschließend stellen wir fest: der Schwirrflug der Kolibris auf der Stelle ist im Grunde genommen ein Platzrütteln in extremster Form. Der ganze Flügel wirkt hierbei ähnlich wie es bei anderen Vögeln die Handschwingen tun, ja, man kann sagen, der Flügel als Ganzes hat in Form und Wirkung eine große Ähnlichkeit mit einer distalen Schwungfeder gut rüttelnder größerer Vögel. Die Handknochen und der sehr starke Kiel der 1. Handschwinge sind dem Kiel, die übrigen Federn sind der breiten Innenfahne einer solchen Schwungfeder zu vergleichen.

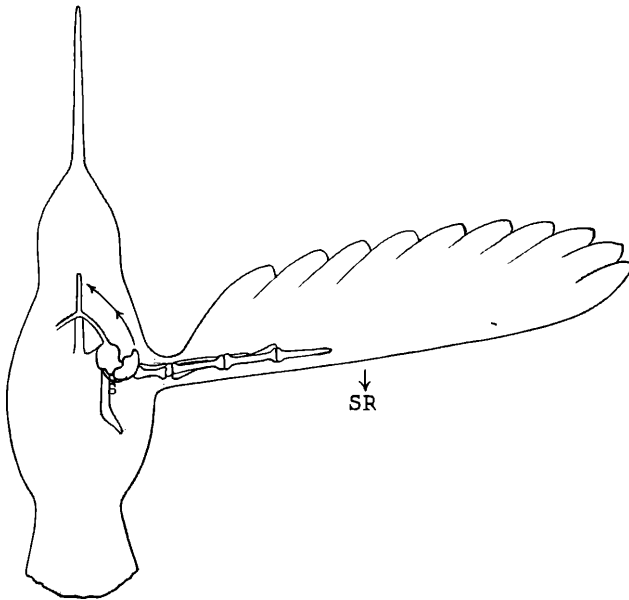


Abb. 14: Anatomie des Flügels; Rückschlag von oben gesehen. S = Sehne des *M. supracoracoideus*, SR = Schlagrichtung.

Die Durcharbeitung des Schwirrfluges in der hier vorliegenden exakten Form war nur möglich durch Anfertigung hochfrequenter Zeitlupenaufnahmen, durch Kenntnis des anatomischen Baues und durch physikalisch-aërodynamische Untersuchungen. Es ist unseres Wissens das erste Mal, daß eine Flugart in so genauer Weise analysiert wurde. Wir hoffen, bald Untersuchungen mit ähnlichen Unterlagen über andere Flugarten anstellen zu können.

Literatur.

- BURI, R. O.: Zur Anatomie des Flügels von *Micropus melba* und einigen anderen Coracornithes; Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 33, 1900.
- LORENZ, K.: Beobachtetes über das Fliegen der Vögel usw.; Journ. f. Orn. 1933, 1, pg. 107—236.
- STOLPE, M.: Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel; Journ. f. Orn. 1932, p. 161—247.
- Zeitlupenfilm über den Schwirrflug der Kolibris; Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 1938, p. 71—73.
- M. & K. ZIMMER: Physikalische Grundlagen des Vogelfluges; Journ. f. Orn. 1937, 1, p. 147—164.
- STRESEMANN, E. & K. ZIMMER: Ueber die Frequenz des Flügelschlages beim Kolibri; Orn. Mber. 40, 1932, p. 129—133.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1939

Band/Volume: [87_1939](#)

Autor(en)/Author(s): Stolpe Max, Stolpe Max

Artikel/Article: [Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupenfilm 136-155](#)