

Über den Schwirrflug der Kolibris

Von

W. KNOLL (Alpnachstad)

(Mit 8 Abbildungen im Text)

Diese besondere Art des Fluges, die ihre Analoga einerseits im Rütteln der Falken und anderer Vögel hat und andererseits zufolge der sehr hohen Schlagfrequenz wieder stark an Insekten (Schwärmer, Hautflügler) erinnert, ist bisher doch sehr wenig untersucht worden. Die Gründe sind einmal darin zu suchen, dass lebende Kolibris nur selten zu uns kommen und dann in Gefangenschaft in der Regel nicht lange am Leben bleiben, und dass eine kinematographische Aufnahme in freier Natur bisher unübersteiglichen Hindernissen begegnete. Vielleicht wird diese Veröffentlichung helfen, einem Forscher, der sich im Lebensgebiet der Kolibris aufhält, dies zu ermöglichen. Denn heute ist die Filmtechnik doch so weit, dass die Aufgabe nicht mehr unlösbar erscheint.

Die ersten diesbezüglichen Untersuchungen sind von STRESEMANN und ZIMMER mittels Stroboscops, also mit direkter Beobachtung der Bewegungsgeschwindigkeiten gemacht worden (1932). Sie betrafen die Gattungen: *Eupetomena aureoventris*, *Agytria leukogaster*, *Agytria brevirostris*, *Agytria lactea*, *Chrysolampis elatus*, *Phaëtornis rufus*, *Melanotrochilus fuscus* und *Chlorestes coeruleus* aus dem Berliner zoologischen Garten. Das Stroboscop gestattete wohl die Beobachtung einer raschen Bewegung, gab aber doch wegen des subjektiven Fehlers des Beobachters keine ganz objektiven Ergebnisse. Doch konnten so die Frequenzen der Flügelschläge von *Eupetomena* zu 21—23 pro sec., von *Chlorestes* zu 30—33, *Chrysolampis* 32—33 und *Phaetornis* zu 50—51 bestimmt werden.

1933 bekamen wir nach Hamburg einen Transport von etwa 150 Kolibris aus Brasilien (Bahia und Umgebung), woher auch die Stücke von STRESEMANN und ZIMMER stammten. v. UEXKÜLL, der damals noch sein Institut für Umweltforschung der Tiere hatte, machte mich darauf aufmerksam, und wir

gingen gleich daran, die Bewegungen im Film festzuhalten. Es betraf zu einem erheblichen Teil dieselben Gattungen oder Arten, die schon STRESEMANN und ZIMMER gesehen hatten, nämlich: *Eupetomena macrura*, *Agytria leukogaster*, *Phaëtornis rufigaster* und *Chlorestes coeruleus*. Später kamen für anatomische Untersuchungen noch mehrere Exemplare von *Sericotes holosericeus* und *Eustephanus fernandus* dazu, die uns das Zoologische Institut Hamburg bereitwilligst zur Verfügung stellte. Da ein Teil der Vögel, darunter auch solche, die wir noch im Film festgehalten hatten, bald eingingen, standen uns auch frisch tote Tiere zur Verfügung.

Wir arbeiteten mit einer Handkamera von Siemens, die eine Zeitlupenfrequenz von 68 hatte und damit gerade für die meisten untersuchten Arten ausreichte. Bei *Phaëtornis*, bei der schon die ersten Untersucher höhere Schlagfrequenzen festgestellt hatten, kam unsere Kamera nicht mehr mit. Wir arbeiteten ferner mit Vorsatzlinsen, die es erlaubten, bis auf 100—80 cm an die Tierchen heranzugehen, die in den üblichen grossen Glaskäfigen mit Netzhinterwand gehalten wurden. Das Filmverfahren hat seinerseits den bekannten Fehler, bei Bewegungen nicht auch die dritte Dimension mit zu ergeben, so dass es nötig war, Momente zu erfassen, wo sich die Vögel in verschiedener Lage im Raume zeigten, also von vorn, von der Seite, von hinten und wenn möglich auch von oben. Dies war nicht nur während des Rüttelns an Ort vor dem Futternapf, sondern auch beim An- und Abflug von diesem sowie beim freien Schwirren im Käfig möglich. Man hatte dabei den Eindruck, dass auch die Schwirrbewegungen keineswegs immer dieselben sind, und auch durch den beschränkten Raum im Käfig beeinflusst wurden, so dass wir damals schon den Wunsch ausdrückten, es möchten einmal solche Aufnahmen mit Geräten mit viel höheren Aufnahmezahlen, damals etwa 1200 pro Sekunde, gemacht werden, wie sie für den Insektenflug gebraucht wurden, so dass auch die Schlagfrequenz der kleinen *Phaëtornis* zu erfassen wäre. Dies wurde seither an zwei Arten: *Melanotrochilus fuscus* und *Chlorostilbon aureoventris* durch STOLPE und ZIMMER nachgeholt, die sich aber vor allem auf die physikalische Seite des Problems beschränkten, während sie die physiologische, die uns besonders interessiert hatte, nur dort herangezogen, wo sie in den gesteckten Rahmen passte. Diese Arbeit erschien 1939. Leider ist den Autoren unsere Arbeit von 1934 entgangen, so dass ich es für richtig halte, unsere Ergebnisse nochmals im Auszug mitzuteilen, da sie in mancher Beziehung doch eine Vorarbeit darstellen, und die Beobachtungen von STOLPE und ZIMMER eine Bestätigung und teilweise Erweiterung unserer früheren Ergebnisse sind. So viel ich weiss, waren wir die ersten, die solche Bewegungen im Film aufgenommen haben. Ausser der Erfassung der Bewegung haben wir uns auch bemüht, durch anatomische Untersuchungen, durch Röntgenaufnahmen und durch Bestimmungen der Schwerpunktlage der Kolibris tiefer in das Geschehen einzudringen.

Zunächst die *Ergebnisse der Zeitlupenaufnahmen* (Abb. 1—5). Wir fanden bei unseren Arten ganz ähnliche Flugfrequenzen wie STRESEMANN und ZIMMER, was ja schon darum zu erwarten war, weil diese Autoren grösstenteils die-

selben Arten untersuchten. Nur konnten wir mit unserer Methode das Ergebnis objektivieren.

Der Schwirrflug hat sehr oft einen bestimmten, offenbar für die Art charakteristischen Rhythmus. Dieser beträgt in unseren Filmbildern für *Agytria* und *Chlorestes* etwa 32—36 Flügelschläge pro Sekunde. Für *Eupetomena macrura*, eine grössere Art, ist er etwas langsamer, aber immer noch nicht unter 30 Schlägen (Abb. 1). *Phaëtornis* schlägt dagegen rascher, so dass diese Frequenz mit unserer Apparatur nicht mehr sicher erfassbar war. Unsere Frequenzen stimmen also mit den früher gefundenen überein. Dabei möchten wir gleich auf eines aufmerksam machen: Einmal ist die Frequenz keineswegs immer genau dieselbe, sondern wechselt in gewissen Grenzen. Dies ist aus allgemeinen physiologischen Überlegungen heraus an und für sich verständlich, denn so bewegliche Vögel wie die Kolibris werden sicherlich nicht stets dieselbe Flugbewegung machen, sondern sowohl die Frequenz wie den Ausschlag der Vor- und Rückschläge nach den gegebenen äusseren und inneren Bedingungen einstellen. Der beobachtete Rhythmus wurde darum auch selten länger als etwa eine Sekunde beibehalten, nahm dann etwas ab, um nachher wieder anzusteigen. Vor allem konnten wir dies beim Rütteln an Ort vor dem Futternapf beobachten. Es kam dabei nur selten zu einem vollständigen Vor- und Rückschlag, sondern mehr zu einem zwischen den Extremen stehenden raschen Flattern. Meist werden dabei die Flügel in der Horizontalen vor und zurückgeführt, wobei schon eine Art Propellerwirkung zu erkennen ist. STOLPE und ZIMMER konnten diese Propellerwirkung beweisen. Dazwischen wurden je nach Bedürfnis ganze Flügelschläge eingeschaltet, die aber offenbar zeitlich nicht langsamer sind als dieses Rütteln mit geringerem Ausschlag. Es kommt so auch in dem Zeitlupenbild zu einer etwas unruhigen Bewegungsfolge. Sie macht den Eindruck, als würden sich zwei verschiedene Rhythmen über-

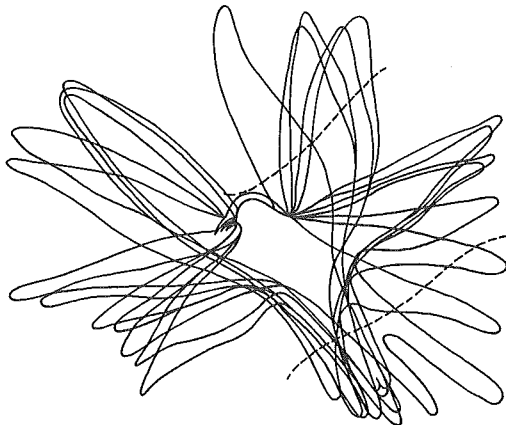


Abb. 1 Sechs Phasen des Rüttelfluges an Ort von *Eupetomena macrura*, teils im Rhythmus von 30 pro Sekunde teils etwas rascher.

lagern, was aber nicht sicher ist, da die Frequenz nicht wechselt. Während bei der ersten Form des Rüttelns der Winkel zwischen Vorschlag und Rückschlag, gemessen an der Flügelspitze, nicht ganz oder mindestens nicht mehr als 180° beträgt, kann er bei voller Aktion doch darüber hinausgehen, sei es dass der Flügel beim Vorschlag über die Horizontale hinausgeführt wird, oder beim Rückführen wiederum nach hinten über die Horizontale hinausgeht. Unsere Abbildungen zeigen dies deutlich, ebenso aber, dass dies keineswegs bei jedem Flügelschlag der Fall ist. Beim vollen Vorschlag und Rückschlag wird der Flügel als Ganzes zunächst supiniert, welche Stellung auch in den ersten Phasen des Rückschlags noch zu erkennen ist (STOLPE und ZIMMER 11). Erst wenn die Bewegung etwa die Horizontale erreicht hat, geht sie in die Pronation über, die bei hohem Rückschlag dadurch gekennzeichnet ist, dass die Oberseiten der beiden Flügel sich einander bis auf kürzeste Entfernung nähern und dann hoch erhoben sind. Bei solchen Flügelschlägen beträgt die Bewegung weit mehr als 180° , wie wir in zahlreichen Beobachtungen gesehen haben. Wir massen an unseren Zeichnungen bis 220° , mitunter sogar noch mehr, wobei der Vorschlag weit über den Kopf hinaus ging. In einigen Beobachtungen schien es uns so zu sein, dass neben dem Schwirrflug, und diesen für kurze Zeit ablösend, auch ein Schweben oder Gleiten möglich ist, bei

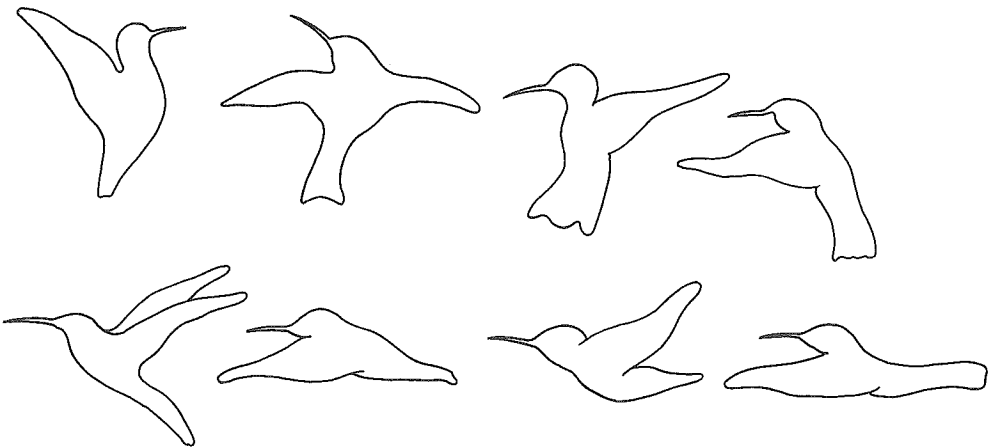
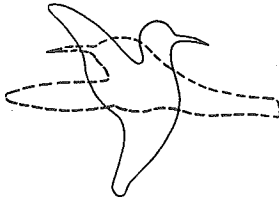


Abb. 2 Analyse einer doppelten Drehung, erst um die Längsachse 1—3, dann um die Querachse 4—8 von *Chlorestes coeruleus*. Zeit $\frac{8}{68}$ Sekunden, Weg = 0.

dem dann die Schwirrbewegung nicht so deutlich zum Ausdruck kommt. Andererseits zeigten einige Aufnahmen, dass es dem Kolibri möglich ist, in wenigen Filmzeiten Drehungen um die Längs- und Querachse auszuführen und dabei nicht aus dem Rhythmus des Schwirrfluges herauszukommen. In Abb. 2 macht der Vogel in $\frac{8}{68}$ Sekunden sowohl eine volle Drehung um die Längsachse als auch eine solche um die Querachse, und schlägt dazu noch viermal mit den Flügeln. Das Bild ist auf einen fixen Punkt im Käfig bezogen, also einwandfrei beobachtet. Solche Bilderfolgen zeigen vor allem die ausserordentlich rasche Reaktionsfähigkeit des Kolibris, die sicherlich noch grösser ist als diejenige, die BUITENDYCK schon vor längerer Zeit für den Kampf zwischen Mungo und Brillenschlange ebenfalls im Zeitlupenfilm gefunden hat. Der Kolibri geht eben mit seiner Zeit ganz anders um als andere Tiere und darum auch als wir. Sie spielt deshalb für ihn auch eine ganz andere Rolle in der Bewegung. Ich möchte mich darum in dieser Beziehung der schon vor langem geäusserten Ansicht v. UEXKÜLL's anschliessen, der die Zeit in Beziehung zu den Lebewesen als eine im wesentlichen subjektive und nicht rein objektive Erscheinung erkannte, wobei sie zur «Wirkwelt» in Beziehung steht, die ihrerseits von der «Merkwelt» bedingt erscheint.

Das Rütteln erfolgt ferner sowohl an Ort wie in der Bewegung nach vorwärts, nach rückwärts, nach oben und unten sowie nach beiden Seiten und in Kombinationen dieser Bewegungen. Dabei braucht der Vogel beim Rückwärtsrütteln keineswegs an Höhe zu verlieren. Er kann auch aus dieser Bewegung in kürzester Zeit zum Vorwärtsfluge übergehen (Abb. 2—5). Die translatorische Bewegung ihrerseits kann ebenfalls in wenigen Filmzeiten abgestoppt werden, was als Bremsrütteln bezeichnet wird. Dies konnte



Abb. 3 Rückwärtsrütteln und Drehung zum Vorwärtsflug von *Agytria leukogaster*.

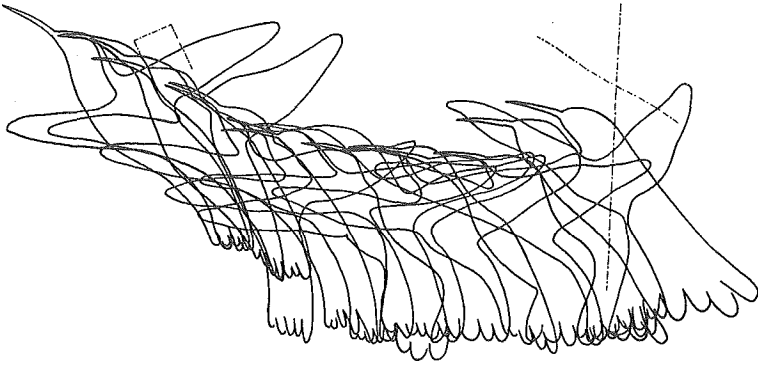


Abb. 4 Vorwärts- und Aufwärtsflug von *Agytria leukogaster*. Rütteln im Rhythmus von 34 pro Sekunde.

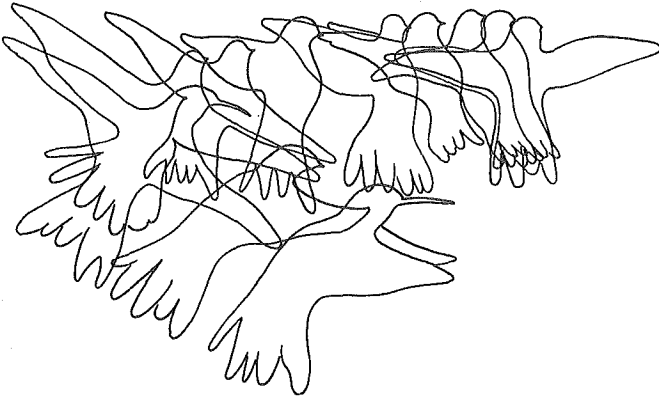


Abb. 5 Drehung und Abwärtsrütteln von *Agytria leukogaster*. Steuerung mit Schwanz und Flügeln. Rhythmus 34 pro Sekunde. Nur die wichtigsten Phasen eingezeichnet.

besonders beim Anfliegen des Futternapfes ebenso wie beim Abfliegen beobachtet werden, also ähnlich wie wir es beim Aufblocken anderer Vögel auch sehen.

Um unsere Filmaufnahmen noch durch eine andere Methode nachzuprüfen und so zu sichern, baten wir Herrn PROF. HEINITZ vom phonetischen Laboratorium der Universität darum, uns die Schwirrtöne abzuhören. Auch er kam auf die Frequenz 32—36, also die Töne C 1 und D 1, wobei er ganz leise auch Obertöne der nächsthöheren Oktave mitschwingen hörte, also C 64 und D 72. Ich könnte mir denken, dass der noch höhere Rhythmus mit dem unvollständigen Flügelschlag zusammenhängt, wenn nicht die Hand unter Umständen noch rascher schwingt als der Flügel als Ganzes. Dies konnten wir mit unserer Apparatur aber nicht beweisen. Beim Rüttelflug nach abwärts lässt sich der Vogel mitunter zunächst kurz fallen, und fängt den Fall dann mit dem Weiterrütteln auf, wie wir aus einigen unserer Aufnahmen schliessen können.

Bei STOLPE und ZIMMER finden sich keine solchen Beobachtungen, dagegen fanden sie, dass die ganze Schwirrflugbewegung kontinuierlich ist und sich stets aus sich selbst wiederholt, dass also in der Bewegung kein «toter Punkt» vorhanden ist. Die grössten Geschwindigkeiten waren dabei sehr nahe beisammen und betragen um 20 m/s. Sie traten dann auf, wenn die Flügel horizontal lagen. Dabei wechselt die Geschwindigkeit von Anfang an etwa 4 m/s auf die höchste Geschwindigkeit von 20 m/s und nimmt dann wieder ab. Aber zu einem völligen Stillstand kommt es nie. Es ist hier so wie bei vielen Bewegungen, die bisher untersucht wurden, wenn es sich um solche handelte, die sich in ähnlicher Art regelmässig folgen. Die Spieler und Gegenspieler halten sich das Gleichgewicht und eine Dehnung bis zu einem gewissen Grade ruft einer Kontraktion und umgekehrt. So ist wohl diese sich in kurzer Folge wiederholende Bewegung des Schwirrfluges zu verstehen. Aus dieser Form des Bewegungsablaufes ist darum auch der Rhythmus verständlich, der sich objektiv nachweisen lässt. Ich möchte annehmen, dass hier, wie es vom Menschen wohlbekannt ist, eine wenigstens teilweise Automatisierung dieser Bewegung erreicht wird, die dann auch auf einem besonderen Wege gesteuert wird. Die Hauptträger dieser Bewegung sind der *M. pectoralis major* für den Vorschlag, der *M. pectoralis minor* für den Rückschlag, wozu noch aerodynamische Kräfte kommen. Beide Muskeln greifen an einem sehr kurzen Hebelarm, dem *Humerus*, an.

Da wir nicht nur den Rüttelflug an Ort, sondern auch den Schwirrflug als translatorische Bewegung festhalten konnten, interessierten uns die Beziehungen der Flügel zum Rumpf und Schwanz besonders. Wir fanden dabei, dass der Vorschlag, wie bereits erwähnt, entweder direkt horizontal nach vorn erfolgt oder bei extremer Bewegung sogar über die Horizontale hinaus nach oben vorn hinausgeht. Dabei wird der Körper oftmals mit seinem unteren Ende nach vorn durchgebogen, so dass er von der Seite gesehen halbmondförmig erscheint. Der Schwanz wird abwechslungsweise geöffnet und wieder geschlossen und hilft besonders bei den translatorischen Bewegungen als Steuer und offenbar auch zur Erhaltung des Gleichgewichtes mit. Auch kann dann der ganze Hinterleib seitlich herausgebogen werden (Abb. 3, 5). Bremst das Tier während des Vorwärtsfluges, so dient auch der Schwanz zum Bremsen, indem er ausgebreitet und vorgestellt wird. Beim Drehen um die Längsachse helfen auch die Flügel mit. Dies gilt besonders bei raschen Drehungen, wie es von anderen Vögeln auch bekannt ist.

Beim Schwirrflug an Ort kamen mitunter die Flügelspitzen beim Vorschlag weit über den Kopf zu liegen, während sie beim folgenden Rückschlag die Horizontale kaum oder gar nicht überschritten (Abb. 1). Offenbar muss sich der Vogel genau an die augenblickliche Stellung im Raume und die zu deren Erhaltung nötige Bewegungsform halten, um überhaupt an Ort bleiben zu können. Es ist auch nicht so, dass das Tierchen dabei steigt und fällt, sondern der Körper und damit der Schwerpunkt bleiben am selben Ort.

Wir haben an toten Tieren den Schwerpunkt des Körpers (Abb. 6) mit der Methode des Aufhängens in zwei zueinander senkrechten

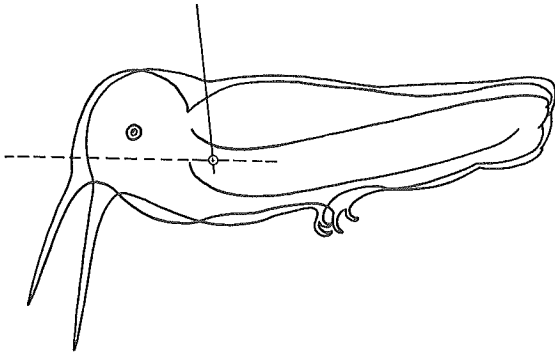


Abb. 6 Schwerpunktsbestimmungen bei *Sericotes holosericeus*.

Richtungen bestimmt, wobei der Schwerpunkt auf den Kreuzungspunkt der beiden Schwerlinien zu liegen kommt. Er lag bei zwei Stücken der Art *Sericotes holosericeus* übereinstimmend auf der Höhe des Schultergelenks in der Mittellinie des Körpers, etwa in der Mitte zwischen vorderem und mittlerem Drittel. Während des Rüttelns an Ort wird der Körperschwerpunkt praktisch am selben Orte im Körper bleiben. Bei der translatorischen Bewegung dagegen kann er, bezogen auf den Körper, doch in verhältnismässig engen Grenzen schwanken. Dabei spricht sicherlich die jeweilige Haltung des an sich doch schweren Kopfes mit, der ausserdem an einem sehr langen und beweglichen Halse sitzt, wie uns vornehmlich die Röntgenbilder zeigten (Abb. 7). Wir haben solche Bilder von *Agytria leukogaster*, *Chlorestes coeruleus* und *Sericotes holosericeus* aufgenommen, und zwar sowohl in seitlicher wie in Bauch- und Rückenlage. Das enorme Sternum kam bei den seitlichen Aufnahmen sehr schön zur Darstellung, während die Aufnahmen von oben nach unten die Stellung der Gelenke der Gliederkette an den oberen Gliedmassen deutlich machten. Unsere Abb. 8a und b dieser für die Flugbewegung wichtigen Teile stammen von solchen Röntgenbildern. Die Aufnahmetechnik ist einfach und ergibt sowohl bei frischtoten wie bei in Alkohol konservierten Tieren dieselben Ergebnisse. Es muss mit einer Spannung von 110 Volt, nicht mit 220 Volt, gearbeitet werden, ebenso mit sehr geringen Stromstärken. Wir hatten die besten Ergebnisse bei Aufnahmen von mehreren Sekunden Dauer. Bei Kurzaufnahmen (Momentaufnahmen) gehen die feinen Einzelheiten der Knochenstruktur unter.

Bei jeder Flugleistung besteht eine enge Beziehung zwischen dem Körpergewicht und der Fläche der Flügel. Leider ist letztere beim fliegenden Kolibri sehr schwer zu erfassen, wie auch STOLPE und ZIMMER trotz sehr rasch arbeitender Apparatur feststellen mussten. Es wird darum zweckmässig die Flügellänge bzw. die Spannweite dafür gesetzt. Die Tabellen geben diese Verhältnisse wieder. Die Spannweite übersteigt bei allen von uns untersuchten Tieren die Körperlänge, wenn auch mitunter nur in geringem Grade, so z. B. bei *Phaëtornis*. Letztere Art hatte

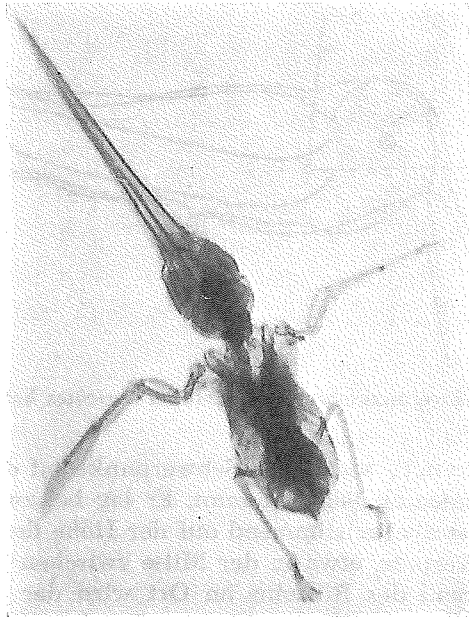


Abb. 7. Röntgenbild von *Agytria leukogaster*. Frischtoter Vogel, dorso-ventrale Aufnahme.

auch das geringste Körpergewicht von 2,3 g, während die grössten *Eustephanus* bis zu 9 g gingen. Eine für den Flug wichtige Beziehung besteht auch zwischen dem Körpergewicht und dem Herzgewicht. Absolut ist das Herz des Kolibris wohl leicht. Nach unseren Beobachtungen, die sich mit denjenigen RÜPPEL's 1931 weitgehend decken, bewegten sich die Herzgewichte zwischen 0,05 g und 0,14 g (RÜPPEL 0,1—0,115 g), wobei die Gewichte von RÜPPEL etwas höher sein müssen, weil er die Vorhöfe bei seinen Herzen stehen liess, während wir sie, entsprechend den für physiologische Versuche geltenden Regeln, wegpräparierten, also nur den für die Herzarbeit wesentlichen Anteil, die Kammern, wogen. RÜPPEL kommt denn auch bei denjenigen Arten, die auch wir untersuchten, auf etwas höhere relative Herzgewichte, die um 25,2‰ schwanken, mit einer Streuung von 22,65—28,5‰ bei drei Beobachtungen. Unser höchstes, das überhaupt bisher höchste beobachtete relative Herzgewicht (Tab. 2), fanden wir bei *Phaëtornis rufigaster* zu 42‰.

Die weiteren Arten, *Agytria*, *Chlorestes* und *Sericotes*, deren Gewichte von 3,4—5,4 g schwankten, hatten relative Herzgewichte von 20—24‰, im Mittel 22‰, die grössten dagegen (*Eustephanus*) von 6—9 g Körpergewicht, nur solche von 15,3—17,2‰, im Mittel 16,7‰. Es scheint also so zu sein, dass das Kolibriherz bei kleineren Formen ein unverhältnismässig viel höheres relatives Gewicht aufweist als bei den schwereren, grösseren. Immerhin kommen auch unsere niedrigsten Werte an die bisher bei Vögeln bestimmten Höchstwerte heran. Es sind dies 18,29 für *Phylloscopus sibilatrix* (RÜPPEL, cit. nach

HESSE). WOLFHÜGEL (bei RÜPPEL) fand für einen chilenischen Kolibri von 4,9 g Körpergewicht und 0,1 g Herzgewicht ein Verhältnis von 20,4 ‰, also ebenfalls ein ähnliches, wie wir es feststellen konnten. Da die Herzgewichte nicht stets nach derselben Methode bestimmt sind und auch bei genauester Technik doch kleine Unterschiede herauskommen werden, kann man das relative Herzgewicht der Kolibris im Mittel auf 20 ‰ mit einer Streuung von 15 ‰ auf 42 ‰ ansetzen.

Tabelle 1 Längenmasse und Körpergewicht der untersuchten Tiere

Art	Körpergewicht	Körperlänge	Kopf u. Hals	Spannweite
	g	cm	cm	cm
<i>Agytria leukogaster</i>	4,3	10,4	4,5	13,0
<i>Chlorestes coeruleus</i>	3,4	9,3	4,2	13,5
<i>Phaëtornis rufigaster</i>	2,3	8,5	3,5	9,0
<i>Sericotes holosericeus I</i>	5,4	11,2	4,5	12,7
<i>Sericotes holosericeus II</i>	4,2	10,0	4,2	12,5
<i>Amacilia sp?</i>	3,7	9,4	3,7	12,3

Tabelle 2 Beziehungen zwischen Körpergewicht und Herzgewicht «relatives Herzgewicht»

Art	Körpergewicht	Herzgewicht	Verhältnis K:H
	g	g	‰
<i>Agytria leukogaster</i>	4,3	0,1	23
<i>Chlorestes coeruleus</i>	3,4	0,07	21
<i>Phaëtornis rufigaster</i>	2,3	0,09	42
<i>Sericotes holosericeus I</i>	5,4	0,05	24
<i>Eustephanus fernandeus I</i>	6	0,09	15,3
<i>Eustephanus fernandeus II</i>	7	0,12	17,2
<i>Eustephanus fernandeus III</i>	9	0,14	15,6

Das Gewicht der Brustmuskulatur *M. pect. major* und *minor*, die, wie oben bereits bemerkt, den Flügelschlag bewirkt, steht mit 11,3 % bis 31,3 % an erster Stelle des Körpergewichts, während die Rückenmuskulatur nur zu etwas mehr als 1 % beteiligt ist.

Das Röntgenbild gibt als Ansatzfläche dieser Muskeln das enorme Sternum, das weitaus der umfangreichste Knochen des ganzen Skeletts ist. Die Hauptmasse des Körpergewichtes konzentriert sich also an der Vorderseite des Rumpfes gegen den Kopf zu, woraus sich der durch das Experiment errechnete Körperschwerpunkt verstehen lässt. Darum wird auch der Körperschwerpunkt des Kolibris wohl niemals aus dem Körper herausprojiziert werden können, wie dies bei Säugetieren und auch beim Menschen durch Filmbild und Experiment nachgewiesen ist. Er ist hier besonders gegenüber der Längsachse als Hauptbewegungsachse offenbar sehr stabil. Die für den Schwirrflug benötigten Kräfte greifen also sehr nahe am Körperschwerpunkt an und können darum auch besonders wirksam sein. Da nach den Untersuchungen von STOLPE und ZIMMER das Verhältnis zwischen dem Gewicht des *M. pectoralis major* und *M. pectoralis minor* 1,71 : 1 beträgt, muss man auch für den Rückschlag zum mindesten mit aerodynamischen zusätzlichen Kräften rechnen. Der Vorschlag erfolgt mit der Schwere gegen die von unten andrän-

gende Luftmasse, die bei 20 m/sek, die hier beobachtet sind (STOLPE und ZIMMER), auch tatsächlich wirksam werden kann. Der Rückschlag dagegen erfolgt gegen die Schwere, aber mit der aerodynamischen Wirkung der unter den Flügeln liegenden Luft. Es wird also wie immer in solchen Lagen eine Kombination verschiedener Kräfte sein, die hier zusammenwirken.

Das Kräfteverhältnis zwischen den beiden genannten Brustmuskeln ist auch daraus verständlich, dass der *M. pect. major* direkt am Oberarm inseriert und von dort zum Rande des Sternums zieht, während der *M. pect. minor* auf einem Umweg mit seiner Sehne über eine Rolle geht, die vom Rabenbein und Schlüsselbein gebildet wird und sich von oben her am *Humerus* ansetzt (HESSE). Der *M. pect. major* übernimmt damit etwa $\frac{2}{3}$, der *pect. minor* $\frac{1}{3}$ der Arbeit.

So hohe Anteile der Flugmuskulatur, bis $\frac{1}{3}$, wie wir sie bei unseren Kolibris gefunden haben, werden bei andern Vögeln selten erreicht. HESSE gibt dafür an: Rebhuhn $\frac{1}{3}$, Regenpfeifer, Storch und Star $\frac{1}{4}$, Bussard $\frac{1}{5}$, Lerche $\frac{1}{6}$.

Bei Seglern ist das Massenverhältnis zwischen *M. pect. major* und *minor* ein viel geringeres. Es ist also so, dass der Schwirrflug gegenüber dem Segeln auch für den Rückschlag eine grössere Muskelkraft benötigt.

Während beim Rütteln an Ort Kopf und Hals zurückgezogen sind und nur zur Nahrungsaufnahme jeweils etwas vorstossen, wird der Kopf beim Vorwärtsfliegen wie bei andern Vögeln vorgestreckt, wodurch eine Verminderung des Luftwiderstandes erreicht wird. Vor Richtungsänderungen kommt es in der Regel zu einem kurzen Bremsrütteln, dem dann die Abweichung nach der neuen Richtung folgt.

Makroskopisch und mikroskopisch erscheint die Pectoralmuskulatur dunkelrot, mit zahlreichen, meist offenen Kapillaren. Ob ausserhalb des Kapillargebietes noch arteriovenöse Anastomosen vorkommen, konnten wir mit unseren Hilfsmitteln nicht feststellen. Dagegen fielen uns sowohl an der Skelettmuskulatur wie am Herzen die äusserst feinen Muskelfasern auf, die auch HESSE 1935 sah. Ausserdem handelt es sich um eine gemischte Muskulatur, indem darin Fasern mit enger und weiter Querstreifung in unabschätzbarer Mischung vorkommen. Vielleicht sind diese Verschiedenheiten auch hier funktionell bedingt, wie wir es für frische menschliche Muskulatur einmal wahrscheinlich machen konnten (KNOLL und BARKLEY).

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich auch am Herzmuskel, dessen an sich sehr feine Fasern teils eng, teils dagegen weit gestreift erscheinen. Das ganze Herz hat eine zylindrische Form mit einer sehr starken linken und einer unverhältnismässig schwachen rechten Kammer. Dass ein solches Herz beim Schwirrflug sehr stark beansprucht wird, dürfte klar sein. Das hohe Herz-Körpergewichtsverhältnis spricht auch für seine grosse Leistungsfähigkeit. Trotzdem muss man annehmen, falls nicht gegenteilige Beobachtungen in seiner Heimat gemacht werden, dass der Kolibri den Schwirrflug nicht lange Zeit durchhält, sondern viele Pausen dabei macht. Diese Frage wäre an Ort und Stelle zu klären.

Auch im feineren Bau von Skelett und Herzmuskulatur finden wir bei unseren Kolibris Unterschiede gegenüber andern Wirbeltieren. Die Entfernung der

anisotropen Streifen voneinander beträgt nämlich bei den enggestreiften Fasern nur $0,9 \mu$, bei den weitgestreiften $1,6 \mu$ gegenüber 3μ bei den übrigen daraufhin untersuchten Wirbeltieren (HÜRTHLE und WACHHOLDER).

Endlich untersuchten wir bei frischtoten Tieren auch das Gehirn. Wir fanden allgemein sehr viele Zellen und ein sehr dichtes Stehen der Purkinjeschen Zellen in der Rinde des Kleinhirns, wie dies STIEDA für Vögel schon 1869 sah. Es soll dies einem primitiven Zustand dieses Organes entsprechen (GROEBBELS). Die Fasersysteme konnten wir nicht untersuchen (Abbildung in der Arbeit von 1934).

Die Arbeit von STOLPE und ZIMMER 1939 gibt im übrigen noch einige unsere eigenen Beobachtungen ergänzende Daten. Beim Schwirrflug wird der Arm im Schultergelenk sehr stark gebeugt, stärker als dies LORENZ noch vermutete. Dadurch bekommen die beiden Brustmuskeln eine besonders starke Einwirkung (Röntgenbilder Abb. 8a und 8b). Dafür, dass wenigstens für den Rückschlag auch aktive aerodynamische Kräfte mitwirken, scheint uns unsere Beobachtung zu sprechen, dass beim maximalen Rückschlag die Flügel sich fast berühren können (Abb. 1). Die gegenüber der Brustmuskulatur nur sehr gering entwickelten Muskeln des Rückens und auch der Ständer sind ebenfalls dunkelrot.

Bei der translatorischen Bewegung wird auch der Fahrtwind mitwirken, beim Schwirrflug an Ort dagegen fehlt dieser.

Bezogen auf den bewegten Körper wird sich die Lage des Schwerpunktes nur wenig ändern können. Sie wird beim Vorschlag nach vorn unten rücken können, beim Rückschlag nach hinten oben. STOLPE und ZIMMER haben nachgewiesen, dass unter der Einwirkung der Luftkräfte, die am Flügel angreifen und deren Druckmittelpunkt während der Bewegung mit dem Flügel wandert, diese Kräfte entweder vor oder hinter dem Schwerpunkt, selten genau an diesem oder über ihm angreifen können. Es kommen so Drehmomente zustande, die beim Angriff hinter dem Schwerpunkt den Körper hinten heben, beim Angriff vor dem Schwerpunkt den Körper nach unten und vorn drücken, wie wir dies in unseren Filmbildern stets sahen. Beides kann sowohl beim Vorschlag wie beim Rückschlag eintreten. Nimmt man den Flügelschlag als Ganzes, so heben sich diese Drehmomente wieder gegenseitig auf (STOLPE und ZIMMER).

Die Frequenzen der einzelnen Schläge sind abhängig vom Körpergewicht und von der Fläche, die der Flieger der Luft entgegenstellen kann. Leider ist dieser Faktor im Film nicht mit Sicherheit erfassbar. Bei den Aufnahmen mit Überzeitlupe kommt ausserdem die mangelnde Tiefenschärfe hinzu, die die Beurteilung der Verhältnisse erschwert. Immerhin kommen STOLPE und ZIMMER zu der Auffassung, dass die beobachteten Frequenzen beim Schwirrflug vom physikalischen Standpunkte aus nicht übersetzt seien. Kleinere Vögel mit kürzeren Flügeln können rascher schlagen als grössere mit längeren Flügeln. Dies ist ja schon von STRESEMANN und ZIMMER sowie von uns in der Praxis bewiesen worden (*Phaëtornis* gegen *Eupetomena* u. a.). Beim Kolibri sind die Hebelverhältnisse zwischen Oberarm, Vorderarm und Hand für den Rüt-

telflug sehr günstig, dagegen weniger für ein längeres, ruhiges Schweben. Der Kolibri ist also an den Schwirrflyug einseitig angepasst. Unsere eigenen Röntgenbilder decken sich somit mit den späteren Befunden von STOLPE und ZIMMER, die als Gegenstück die Hebelverhältnisse beim Pelikan, einem der ausdauerndsten Segler, geben.

Dass unsere Frequenzen durchaus im Rahmen des Möglichen liegen, beweisen auch die Befunde bei den bisher untersuchten Netzflüglern und andern Schwirrfliegern. So hat *Macroglossa* eine Frequenz von 67, *Vespa vulgaris* von 110, *Honigbiene* und *Stubenfliege* haben etwa 190 Flügelschläge pro Sekunde. Die Literatur darüber findet sich bei STRESEMANN und ZIMMER (PÜTTER, PROCHNOW und BISCHOFF). BODINE (Nat. geograph. Magazin 1928) nahm auf Grund von übernommenen Vergleichen mit einer gestrichenen Saite für Kolibris in der freien Natur eine Frequenz von etwa 200 an, was aber auch dann nicht wahrscheinlich ist, wenn man eine höhere Schlagfrequenz bei Vögeln im Freien gegenüber den in Käfigen gehaltenen, mit beschränktem Bewegungsraum, mit in Betracht zieht. Hierüber müsste eine Zeitlupenaufnahme in freier Natur entscheiden.

Da der Oberarm beim Schwirrflyug eng am Körper anliegt und das Ellenbogengelenk, das nach STOLPE und ZIMMER ein besonderes Sesambein in der Sehne des Streckers besitzt, nicht völlig durchgestreckt werden kann, ergibt sich stets eine Winkelstellung zwischen dem Oberarm und den distalen Teilen der Gliederkette. Die Ulna ist sehr kräftig, der Radius dagegen ganz schwach.

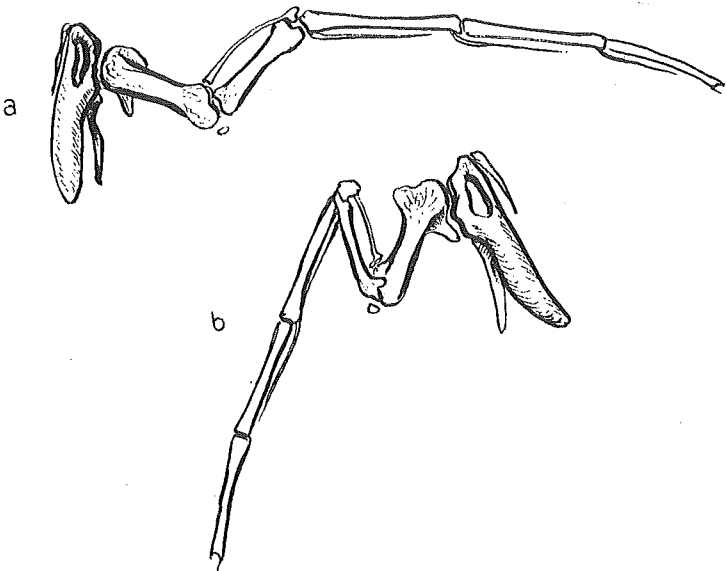


Abb. 8a Rechter Flügel von *Chlorestes coeruleus*. Röntgenbild, abduziert, dorsoventrale Aufnahme, dreimal linear vergrössert.

Abb. 8b Linker Flügel von *Sericotes holosericeus*. Röntgenbild, adduziert, dorsoventrale Aufnahme, dreimal linear vergrössert.

Mittelhand und Phalangen übertreffen die proximalen Skeletteile an Länge (Abb. 7, 8). Auf diese Weise ist es dem Kolibri möglich, den Vortrieb in einen Auftrieb zu verwandeln und auf der Stelle zu rütteln (STOLPE und ZIMMER). Die translatorische Rüttelbewegung unterscheidet sich vom Rütteln an Ort dadurch, dass noch ein seitlicher oder nach vorn oder rückwärts gerichteter Vortrieb dazukommt. Da alle bisher vorliegenden kinematographischen Untersuchungen an gefangenen Tieren gemacht sind, kann nichts darüber ausgesagt werden, wie sie sich ohne Raumbeschränkung bewegen würden, vor allem nicht, ob zum Rütteln noch irgendeine Form des Schwebens und Streichens ohne Schwirren kommen kann. Die Wahrscheinlichkeit hierfür, die sich vor allem auf die anatomischen und bewegungstechnischen Beobachtungen stützt, ist allerdings gering einzuschätzen. Immerhin hat WILSON (zit. nach BODINE) Kolibris in Kanada schon 1860 beobachtet, die also sehr weit von ihrer Heimat erschienen, so dass doch an eine Überwindung grosser Flugstrecken zu denken ist, wozu sich der Schwirrflug allein wohl nicht eignen dürfte. Andererseits muss auch an ein Mitreissen durch starke Luftströmungen bei so leichten Vögeln gedacht werden. Darüber sind also die Akten noch nicht geschlossen. Es käme als Aufnahmeapparat dafür eine Handkamera in Frage, die mit etwa 100 bis 200 Aufnahmen pro Sekunde arbeitet. Eine feststehende Apparatur eignet sich auch nach Ansicht von STOLPE und ZIMMER nicht für solche «jagdmassigen» Aufnahmen, die eine viel grössere Beweglichkeit des Aufnehmenden verlangen. Im Käfig haben wir den Kolibri in unserem Bereich. In der freien Natur befiehlt er uns.

Ich hoffe sehr, dass durch diese Darstellung, an deren Auswertung 1933/34 auch Fri. TONI HOHE mitbeteiligt war, weitere Erkenntnisse dieser hochinteressanten Frage gewonnen sind, die vielleicht später auch dem Menschenflug dienen können, welche Überlegungen auch STOLPE und ZIMMER für ihre Untersuchungen vorschwebten.

Literatur:

- 1 BODINE, M. L.: Holydays with humming birds. Nat. geogr. Magazine 1928, Bd. 53, S. 31.
- 2 BUITENDYCK, J. J.: Reaktionsfähigkeit und Schlagfertigkeit. R. Meister, Kassel, 1932.
- 3 FISCHER, H. M.: Der Flug der Wirbeltiere. Bethe Bergmann Handb. der Physiologie, Bd. 15, 1930.
- 4 GROEBBELS, F.: Der Vogel. Berlin, 1932.
- 5 HESSE, R.: in Hesse-Doflein Tierbau und Tierleben, Bd. 1, 1937.
- 6 HÜRTHLE und WACHHOLDER: Bethe Bergmann Handb. der Physiologie. Bd. VIII/I, S. 110 ff.
- 7 KNOLL, W.: Unters. über den Kolibriflug. Zool. Anz., Bd. 107, 1934.
- 8 LORENZ, K.: Über den Flug der Vögel. Journ. f. Ornithologie, Bd. 81, 1933.
- 9 RÜPPEL, W.: Herzgewichte bei Trochiliden. Ornith. Monatsber., Bd. 39, 1931.
- 10 STOLPE, M. und ZIMMER, K.: Der Schwirrflug des Kolibris im Zeitlupenfilm. Journ. f. Ornithologie, Bd. 87, 1939.
- 11 STOLPE, M. und ZIMMER, K.: Der Vogelflug. Leipzig Akadem. Verl., 1939; der Rüttelflug S. 92 ff.
- 12 STRESEMANN, E. und ZIMMER, K.: Über die Frequenz des Flügelschlages beim Schwirrflug des Kolibris. Ornith. Monatshefte, Bd. 40, 1932.
- 13 ZIMMER, K.: Experimentelle Bestimmung des Schwerpunktes der Vögel. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde, 1935 (nicht zugänglich gewesen).