Konrad Lorenz 1933

Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehungen der Flügel- und Steuerform zur Art des Fluges

Journal für Ornithologie LXXXI, Heft 1: 107-236.

[OCR by *Konrad Lorenz Haus Altenberg* – http://klha.at]

Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehungen der Flügel- und Steuerform zur Art des Fluges

(Aus der Ornithologischen Versuchsstation Altenberg a. D.)

Im Laufe einiger Untersuchungen ethologischer und allgemein biologischer Natur habe ich mehrere recht stark von einander abweichende Vogelformen freifliegend gehalten und nicht umhin gekonnt, dabei auch über den Flug, ich möchte sagen, über die Fliegetechnik der Tiere Beobachtungen anzustellen und mir gewisse Meinungen darüber zu bilden. Obwohl ich von Aerodynamik und Flugtechnik nur sehr wenig verstehe, und obwohl mir die in so sehr verschiedenen Zeitschriften zerstreute Fachliteratur nur zum Teil zugänglich gewesen ist, glaube ich dennoch annehmen zu dürfen, daß einige meiner Wahrnehmungen neu und daher einer Veröffentlichung wert seien. Wenn ich im Folgenden einige recht unsichere Annahmen vertrete, so geschieht auch dies nicht zum Mindesten in der Hoffnung, zu Widerspruch und einer vielleicht fruchtbringenden Diskussion Anlaß zu geben.

Aus verschiedenen Gründen lassen sich am freifliegenden zahmen Vogel Einzelheiten des Fluges beobachten, die einem in der Feldbeobachtung entgehen müssen.

Erstens hat man den wildlebenden Vogel kaum je eine längere Zeitspanne hindurch genügend nahe vor sich fliegen, um gewisse Feinheiten beobachten zu können. EXNER sagt in seiner Arbeit „Ueber das Schweben der Raubvögel", in der er die Ansicht vertritt, daß der ohne sichtbaren Flügelschlag schwebende Vogel mit den Flügeln sehr rasche arbeitleistende Schläge von unbemerkbar kleiner Amplitude vollführt: „Ich glaube, wir würden Oscillationen von ähnlicher Elongation (wie die Flügelschläge einer Fliege) auch an den Schwungfedern des kreisenden Raubvogels sehen, könnten wir auf 1—2 m an ihn herankommen." Wenn ich vom Dache unseres Hauses aus meinen Bussard, meine Turmfalken, meine Kolkraben mit Futter lockte, konnte ich sie dicht vor mir segel- oder ruderfliegen lassen, je nachdem ich Orte mit mehr oder weniger Aufwind wählte. Ich konnte das so einrichten, daß ich die Schwungfederspitzen des schwebenden Vogels nicht 2, sondern etwa ½ m vor meinen Augen hatte und kann versichern, daß von diesen hypothetischen Oscillationen EXNER's nichts zu bemerken war.

Zweitens ist es zum Verständnis der Flugbewegungen, der Möglichkeiten des Vogelfluges sehr oft von ausschlaggebender Bedeutung, zu wissen, was oder wohin der Vogel eigentlich will. Sehe ich im Freien einen Bussard kreisen, so erhebt sich die Frage: „Kreist er dort, weil er an jener Stelle bleiben w i l l , z. B. weil er unter sich die Bewegung eines Beutetieres wahrgenommen hat, und könnte er an einem beliebigen andern Ort ebenso kreisen? Oder aber: Kreist er dort, weil er an jener Stelle einen örtlich beschränkten Aufwind zur Verfügung hat, auf dem er kreisend ruht und der ihm sozusagen als Warte dient? Die Beobachtung freifliegender Vögel lehrt, daß wohl so gut wie immer das zweite zutrifft, das erste höchstens zufällig einmal vorkommt.

Drittens ist am Fliegen freifliegender zahmer Vögel oft sehr eindeutig zu sehen, was die Vögel n i c h t können, vor welchen Flugaufgaben sie versagen. Der wildlebende Vogel ist auch mit seinem Fliegen so genau in seinen Lebensraum eingepaßt, daß er triebhaft alle Lagen vermeidet, in denen seine Flugfähigkeit versagen würde. Einen zahmen Vogel kann man natürlich ohne Weiteres absichtlich in eine solche Lage bringen. Es war mir nie vorher aufgefallen, wie streng Rabenvögel Berghänge mit Abwind vermeiden, und ich war daher sehr erstaunt, als ich sah, wie die Flugfähigkeit meiner jungen Kolkraben geradezu versagte, wenn es mir gelang, sie an einen solchen Ort zu locken. Schon bei einem kaum fühlbaren talwärts wehenden Winde machte es ihnen sichtlich Mühe, in Kreisen so schnell aufzusteigen, wie ich zu Fuß

den Hang erstieg; bei etwas stärkerem Winde zogen sie es vor, zu Fuß hinter mir herzukommen. Jetzt, als alte Vögel, beherrschen sie die Windverhältnisse ihres Gebietes so gründlich, daß sie genau wissen, an welchen Orten die einzelnen Windrichtungen Aufwinde erzeugen. Diese Aufwinde benützen sie nun, um Höhe zu gewinnen und dann von dieser Höhe aus jeden „verlangten" Ort mühelos zu erreichen. Nachdem ich durch die Raben auf diese Aufwindstellen aufmerksam geworden war, fiel es mir auf, daß auch die freilebenden Bussarde, die durchziehenden Saatkrähen, meine freifliegenden weißen und schwarzen Störche und noch manche andere Vögel alle die gleichen, bestimmten Windrichtungen zugeordneten Aufwindstellen zum Hochkreisen benutzten. Vereinfacht wurde die Feststellung dieser Tatsache durch den Umstand, daß bei uns fast immer Westwind weht. Die Unfähigkeit, gegen einen stärkeren Abwind anzusteigen, ist schon bei den Störchen viel ausgesprochener als beim Raben, und ich wage getrost die Behauptung, daß die großen Adler und Geier einen Hang mit einigem Abwind schlechterdings nicht hinauffliegen können. Dagegen ist wahrscheinlich bei ihnen das „Auswendigkönnen" der verschiedenen Aufwindstellen noch besser ausgebildet. BENGT BERG beobachtete im Himalaya, daß dortige Geier geradezu „Geierstraßen" benützten, diese so genau innehaltend, daß er sich an einer solchen Straße ansetzen und aus nächster Nähe prächtige Flugbilder des Bartgeiers erlangen konnte. Die „Rabenstraßen" meiner engsten Heimat habe ich durch meine zahmen Pfleglinge gut kennen gelernt.

Eines vierten Umstandes, der freifliegende zahme Vögel zu besonders günstigen Objekten für das Studium des Fluges macht, habe ich schon in einem früheren Aufsatze Erwähnung getan. Der zunächst mangelhafte Flug des erst seit kurzer Zeit freifliegenden Gefangenschaftsvogels läßt oft Einzelheiten der Flugbewegungen, zum Beispiel des Steuerns und Gleichgewichthaltens viel deutlicher erkennen als der vollkommen ausgebildete Flug des Freiheitsvogels, weil bei ersterem die Ausschläge aller solcher Bewegungen ungleich größer sind. In durchaus ähnlicher Weise sieht man bei einem geübten Radfahrer nichts davon, daß es seitliche Wendungen des Vorderrades sind, die die Unterstützungslinie unter seinem Schwerpunkt erhalten, während bei dem wackelnden Anfänger diese Tatsache sofort ersichtlich ist.

Auch können in vielen Fällen die Beobachtungen wertvoll sein, die man über die Entwicklung des Fluges am selbst aufgezogenen Jungvogel machen kann, wenn man ihn frei umherfliegen läßt.

Das Um und Auf der Beobachtung des Fluges des zahmen freifliegenden Vogels ist aber, daß man an d e m s e l b e n Tier d a s s e l b e Flugmanöver immer und immer wieder, unbegrenzt oft, beobachten kann, ja beobachten m u ß . Meist fällt einem ja erst, nachdem man einen Vorgang unzählige Male zu sehen bekommen hat, überhaupt auf, daß es sich da immer um denselben, scharf umrissenen Vorgang handelt. Wenn man dann dieselben Bewegungen einige weitere hundert Male, und nun mit Bewußtsein, beobachtet hat, so lernt man jede einzelne der Bewegungsphasen kennen und richtet bei jedem weiteren Einzelfall seine Aufmerksamkeit auf eine ganz bestimmte Phase. Dadurch, daß man dann die Bewegung in jedem Abschnitte kennt, sich von jedem Abschnitt ein Bild macht, bekommt man schließlich die Möglichkeit, diese Bilder aneinanderzureihen und zu interpolieren, bekommt sozusagen „Zeitlupenaugen". Eine ganz ungeheure Hilfe leistet dabei natürlich die Kamera, und zwar sowohl die gewöhnliche als die Kinokamera. Schon durch die erstere wird man auf gewisse, schnell vorübergehende Stellungen des Vogels und seiner Flügel aufmerksam gemacht und richtet dann sein Augenmerk ganz besonders auf die betreffende Phase. Zur Analyse sehr schneller Bewegungen wäre natürlich eine Zeitlupenausrüstung sehr wünschenswert gewesen, ich mußte mich aber ohne eine solche behelfen. Außer bei ganz schnellen Bewegungen, die sich unseren Augen überhaupt entziehen, möchte ich aber auch zugunsten der besten Zeitlupenausrüstung nicht auf die gewöhnliche, direkte und vor allem w i e d e r h o l t e Beobachtung verzichten.

Den Stoff zu nachstehenden Beobachtungen lieferten mir von solchen Vögeln, die ich freifliegend längere Zeit halten konnte, folgende undomestizierte Formen: Seidenreiher, Rallenreiher, Nachtreiher, Weiß- und Schwarzstorch, Stockente, Mäuse- und Wespenbussard, Turmfalke, Goldfasan, Flußseeschwalbe, Großer Gelbhaubenkakadu, Amazonenpapagei, Mönchsittich, Kolkrabe, Nebel- und Rabenkrähe, Dohle, Elster, Eichelhäher, Alpendohle, Grauer Kardinal und Gimpel. Von domestizierten Vögeln: Türken- und Hochbrutenten, sowie Lach- und Haustauben. Natürlich habe ich auch getrachtet, nach Möglichkeit Beobachtungen an freilebenden Vögeln anzustellen und keine Gelegenheit hierzu vorbeigehen lassen.

Ich will mich in Folgendem bestreben, möglichst nicht aus der Form des Bewegungsapparates eines Vogels auf seinen Flug Schlüsse zu ziehen, sondern umgekehrt z u e r s t betrachten, wie ein Vogel fliegt, was er kann und was er nicht kann und erst dann auf Beziehungen zwischen Form und Funktion hinweisen, wenn solche wirklich zu sehen sind.

Natürlich kann ich von dem, was ich zu beobachten glaube, das Meiste nicht beweisen, hoffe aber, daß Vieles denen, die selbst viel fliegende Vögel beobachtet haben, richtig erscheinen wird. Um leidlich verständlich zu sein, muß ich als erstes die einzelnen Flugarten beschreiben, über die ein Durchschnittsvogel verfügt, sei es auch nur, um eine Terminologie für später zu beschreibende Erscheinungen zu schaffen.

I. Das Gleiten.

Als physikalisch einfachste Form des Fluges will ich an erster Stelle das Gleiten des Vogels ohne arbeitsleistende Bewegung seiner tragenden Flächen besprechen.

Der Schwerpunkt des Vogels gleitet auf einer schrägen Bahn, A—B auf Fig. 1, abwärts. Seine tragenden Flächen bilden hierbei mit der Bahn seines Schwerpunktes, in der Vertikalprojektion gesehen, einen nach vorn und oben offenen Winkel *a*, den „positiven Anstellwinkel“ (STRESEMANN). Der Fahrtwind des Vogels drückt auf die Fläche des Flügels mit einer in der Richtung S—Y gerichteten Kraft, deren Größe proportional ist der tragenden Fläche, dem Quadrat der Fahrtgeschwindigkeit und dem Sinus des Anstellwinkels. Die Kraft, die den Vogel in Fahrt erhält, die also sozusagen die Rolle der Schnur eines Drachens spielt, ist die auf A—B aufzutragende Komponente S—V der Schwerkraft S—G. Ihr entgegen wirkt die ebenfalls auf A—B aufzutragende Komponente S—Z des Flügeldruckes S—Y. Sie gesellt sich zu dem allgemeinen Widerstand des Mittels, der den Vogel bremst Mit Vergrößerung des positiven Anstellwinkels wächst also zwar die hebende Wirkung der Flächen, zugleich aber muß der Vogel dann die Gleitrichtung A—B steiler bergab stellen, um die ihn vorwärts treibende Kraft entsprechend zu vergrößern und in gleichförmiger Bewegung zu bleiben. Das bei den einzelnen Vogelformen jeweils günstigste Kompromiß zwischen der hebenden Wirkung eines größeren positiven Anstellwinkels und der dadurch erfolgenden Bremsung und damit steileren Gleitbahn scheint im Zentralnervensystem der einzelnen Arten durch Körperstellreflexe festgelegt zu sein.

Da die Kraft S—Y sowohl der Größe der Tragflächen als dem Quadrate der Geschwindigkeit proportional ist und dabei stets eine ganz bestimmte Größe, nämlich die der Schwere des Vogels beibehalten muß, so ergibt sich daraus, daß Geschwindigkeit und Flächengröße in umgekehrtem Verhältnis zueinander stehen müssen, was ja auch eine alte Erfahrungstatsache ist. Die für den Vogel noch eben mögliche, kleinste Gleitgeschwindigkeit steht also in geradem Verhältnis zur

Flächenbelastung: je höher der Vogel flächenbelastet ist, desto schneller muß er gleiten. Soll hingegen die Geschwindigkeit größer werden, so muß der Vogel, um zu verhindern, daß S—Y größer wird, entweder den positiven Anstellwinkel oder die Größe der tragenden Flächen verkleinern. Die Fähigkeit zu letzterem fehlt unseren Flugzeugen. Sehr schnelles Fliegen mit sehr stark verringertem Anstellwinkel, also ein Fliegen mit einer im Verhältnis zur Flächenbelastung sehr großen Geschwindigkeit, wird in der Fliegersprache als überzogener Flug bezeichnet und hat gewisse Nachteile, wie starke Wirbelbildung und große Beanspruchung der Flächen. Einen entsprechenden Vorgang würden wir beim gleitenden Vogel vor uns haben, wenn er durch Steilerstellung seiner Flugbahn A—B seinen Vortrieb, die auf A—B aufzutragende Schwerkraftkomponente, die wir in der Figur 1 als S—V bezeichnet

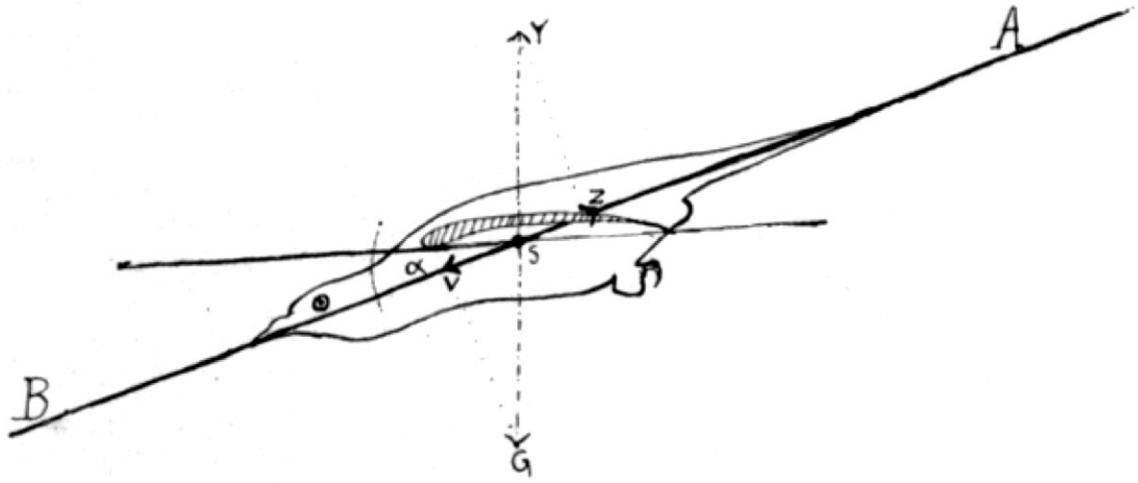

Fig. 1. — Schema des gleitenden Vogels. A—B Bahn des Schwerpunktes.
S Schwerpunkt. S—V vortreibende Komponente der Schwerkraft S—G.
S—Y Aufdruck der Flächen. S—Z Stirnwiderstand.
α Anstellwinkel des Flügels.

haben, vergrößern würde und den Anstellwinkel entprechend verkleinern würde. Wie die Steilheit der Gleitbahn A—B geregelt wird werde ich im Abschnitt über Höhen- und Tiefensteuern besprechen. Dieses überzogene Fliegen finden wir beim Vogel im Allgemeinen nicht. Es scheint für ihn günstiger zu sein, den positiven Anstellwinkel annähernd gleich zu lassen und durch Einziehen der Flügel die Flächenbelastung der jeweiligen Geschwindigkeit anzupassen. Da durch das teilweise Einziehen der Flügel auch der Stirnwiderstand S—Z ziemlich wesentlich herabgesetzt wird, so braucht der Vogel die Achse A—B kaum stärker zu neigen, um die der jetzt höheren Flächenbelastung entsprechende Geschwindigkeit zu erreichen. Der Vogel ist also, im Gegensatz zu unsern Flugzeugen, in der glücklichen Lage, immer mit der seiner Geschwindigkeit entsprechenden Flächenbelastung zu

f l i e g e n . Daß etwas im allgemeinen nicht stattfindet, kommt dem Beobachter am besten zum Bewußtsein, wenn ihm ein ausnahmsweises Vorkommen zeigt, wie die Sache aussieht, wenn es doch einmal vorkommt. So üben sich Kolkraben im Spiele im überzogenen Flug, indem sie aus großer Höhe mit ganz weit gebreiteten Flügeln in jähen Schwankungen herabsausen. Das schnelle Dahinschießen mit weitgebreiteten Flügeln wirkt dann so ungewohnt und auffallend, daß es einem sehr eindringlich zum Bewußtsein bringt, in welch festem Verhältnis zueinander der Breitungsgrad der Flügel und die Fluggeschwindigkeit sonst stehen. Das auffallend starke Brausen, das bei diesen Flugspielen entsteht, spricht auch sehr für starke Wirbelbildung und großen Stirnwiderstand bei diesem überzogenen Fliegen.

Die Größe des Stirnwiderstandes ist von größter Bedeutung für die Geschwindigkeit, mit der der gleitende Vögel an Höhe verliert. Je kleiner der Stirnwiderstand, S—Z auf Fig. 1, gemacht werden kann, desto spitzer kann der Winkel werden, den die Gleitbahn A—B mit der Wagerechten einschließen muß, damit die den Vogel vortreibende Schwerkraftkomponente S—V dem Stirnwiderstand gleich sei, der Vogel also in gleichförmiger Bewegung bleibe. Je kleiner der Stirnwiderstand ist, desto weniger steil muß also der Vogel bei gleicher Geschwindigkeit und Flächenbelastung seine Bahn bergabrichten.

Weil aber die Reibung und mit ihr der Stirnwiderstand im geraden Verhältnis zur Oberflächengröße, der Vortrieb S—V aber im geraden Verhältnis zum Gewichte des Vogels steht, so haben kleinere Vögel im Verhältnis zu ihrem Vortrieb einen größeren Stirnwiderstand als große. Denn die Oberfläche wächst nur mit dem Quadrat, das Gewicht aber mit dem Kubus. Ganz sicher ist dieser verhältnismäßig größere Stirnwiderstand der Grund dafür, daß Vögel unter einer gewissen Größe nicht gleiten. Unter sämtlichen Vögeln, die kleiner sind als etwa ein Star, kenne ich ein richtiges Gleiten nur von Schwalben und Seglern. Diese Ausnahmen von der Regel zeigen aber mit ihrer wundervollen „Stromlinienform" und den schmalen spitzen Flügeln eine geradezu auf den Gipfel getriebene Anpassung an möglichste Verringerung der Reibung, sodaß sie die Annahme nur noch wahrscheinlicher machen, dass es die Reibung ist, die anderen Vögel gleicher Größenordnung das Gleiten unmöglich macht. Wenn Sperlinge einen größeren Höhenunterschied zum Gleiten ausnützen können, etwa, wenn sie vom Dache unsres Hauses mehrere Stock hoch auf die Donauwiesen hinunterfliegen, dann gleiten sie wohl auch ab und zu ein Stück mit stillgehaltenen und ausgebreiteten Flügeln. Dabei geht aber ihre Bahn

sehr steil bergab, nahezu 45° mit der Wagerechten einschließend, und der Anstellwinkel der Flügel ist sehr groß. Beides zusammen macht einen ganz anderen Eindruck als das Gleiten der Großvögel.

Größere Vögel brauchen ihrerseits Längsachse und Flugrichtung nur sehr wenig aus der Wagrechten zu neigen, um von der vortreibenden Komponente der Schwerkraft in einer gleichförmigen Bewegung von der nötigen Geschwindigkeit erhalten zu werden, und zwar umso weniger, je größer sie sind. Daraus erklärt sich auch die Tatsache, daß ein größerer Flieger höher flächenbelastet sein kann als ein kleinerer, ohne deshalb beim Gleiten rascher an Höhe zu verlieren als jener: er muß sich zwar, entsprechend der höheren Flächenbelastung, rascher durch die Luft bewegen, verbraucht aber, um diese Geschwindigkeit aufrecht zu erhalten, in der Zeiteinheit nicht mehr von seiner Höhe, als der kleinere Vogel mit niederer Flächenbelastung, aber verhältnismäßig größerem Stirn widerstand.

Ich hatte mir schon immer den Kopf zerbrochen, wie es wohl käme, daß die Dohle, deren niederste Gleitgeschwindigkeit, wie ich täglich sehen konnte, tief unter der des Kolkraben lag, trotzdem schlechter segelte, d. h. mehr Aufwind zum Segeln brauchte, als der große Verwandte. Ich setzte eben fälschlich kleinste Gleitgeschwindigkeit und kleinste Absinkgeschwindigkeit proportional, da ich die Rolle des Stirnwiderstandes nicht in Betracht zog; und der Unterschied, der zwischen den beiden Rabenvögeln in Bezug auf den Stirnwiderstand besteht, war nicht augenfällig genug, um mich auf die richtige Spur zu lenken. Erst als ich im Sommer 1931 jungaufgezogene Kolkraben und Hausstörche in gemeinsamem Schwärme die für beide Arten bezeichnenden spielerischen Segel- und Hochflüge ausführen sah, wurde es mir genügend eindringlich vor Augen geführt, daß der gleitende Storch zwar viel schneller dahergefahren kommt als der Rabe, aber dafür auf einer um soviel weniger geneigten Bahn, daß sein Höhenverlust in der Zeiteinheit sogar geringer ist als der des Raben. Ganz ähnlich verhält sich natürlich seinerseits der Rabe zur Dohle.

Es dürfte wohl sehr schwierig sein, die Fluggeschwindigkeiten genau zu messen, die Vögel bei solchem möglichst langsamen Absinken haben, weil die Tiere dann ja nie geradeaus, sondern fast immer in Kreisen fliegen. Für fast unmöglich aber halte ich es, genaue Werte für die Geschwindigkeit zu finden, mit der ein Vogel, der mit kleinstmöglicher Gleitgeschwindigkeit dahinschwebt, gegen die umgebende Luft an Höhe verliert. Bei ganz stiller Luft gleitet kein Vogel dauernd, wenn er nicht hinunter will, und wenn er das will, so gleitet er nicht mit kleinster

Gleit- und Sinkgeschwindigkeit. Versuche mit toten Vögeln dürften auch kaum zu einigermaßen wahrheitsgetreuen Ergebnissen führen. Wenn man aber auch die Absinkgeschwindigkeiten der einzelnen Vogelarten nicht zahlenmäßig messen kann, so kann man sie doch miteinander vergleichen, wenn man Gelegenheit hat, festzustellen, daß in einem gegebenen Aufwind der eine Vogel schon segeln kann, der andere aber noch wacker flügelschlagen muß. Unser Garten liegt an einem Nordwestabhang des Wienerwaldes, hat also bei dem sehr häufigen Nordwestwind Aufwind. Ich kenne nun durch jahrelange Beobachtung meiner zahmen „Paradeflieger" sehr genau die Stellen, über denen dann die Verhältnisse des Geländes besonders starke Aufströmungen verursachen. Da konnte ich nun auch gut feststellen, welche meiner Vögel beim „Segeln", also beim Obenbleiben ohne Flügelschlagen, mit dem geringsten Aufwinde auskamen. Am wenigsten Aufwind brauchte jedenfalls der Mäusebussard, der schon bei einem leisen Hauch ohne Schlagen obenbleiben konnte. Dann folgten die Störche und dann in einem ziemlichen Abstande die Kolkraben, bald darauf die Krähen. Dohlen brauchen schon wesentlich mehr Wind, um schlaglos gleich hoch bleiben oder gar steigen zu können. Ihr Segeln nimmt dann meist die Form des „Imwindestehens" an, wobei sie besonders häufig um die Spitze des Blitzableiters gaukeln, spielend einen Augenblick auf ihm fußen und sich gegenseitig von dort verdrängen. In einem solchen genügend starken Aufwinde segeln aber Dohlen entgegen manchen Angaben sehr gut, fliegen sogar ohne Flügelschlag vom Dach ab und viele Meter hoch auf einen Schornstein hinauf. Ja, sie segeln absichtlich nach hinten, indem sie sich, wenn sie windwärts von dem beabsichtigten Landungspunkt sind, mit rückwärts gewendeten Kopf nach dem Ziele spähend, nach hinten abtreiben lassen. Besonders überraschend wirkt es, wenn eine Dohle, die windwärts von einem hohen Schornsteine auf dem Dache sitzt, den Kopf natürlich immer windwärts gerichtet, sich plötzlich nach dem Schornsteine umblickt, die Flügel langsam in den Wind spannt und dann n a c h h i n t e n auf den gewählten Sitz hinaufschwebt. Wie sich die Alpendohle in ihrer Absinkgeschwindigkeit zu Rabe, Storch und Bussard verhält, vermag ich nicht genau anzugeben, da ich sie in zu großem zeitlichen Abstände von genannten Arten gehalten habe, um Vergleiche anstellen zu können. Sie segelt aber schon in sehr viel schwächerem Aufwind als die Dohlen und dürfte sich darin dem Raben recht nahe anreihen.

Aus dem über das Gleiten Gesagten geht, hoffe ich, schon hervor, daß ich es für müßig halte, eine scharfe Grenze zwischen Gleiten und

Segeln, zwischen segelnden und „nicht segelnden” Vögeln ziehen zu wollen. Wenn ein Vogel einen Wind findet, der so schnell und so steil bergauf bläst wie er mit kleinster Gleitgeschwindigkeit bergab fährt, so kann er eben „segeln”. Wenn man weiß, wie wenig steil und wie wenig schnell das z. B. bei einem Bussard ist, so wundert man sich nicht weiter, daß ihn jeder Windhauch, der über ein Berglein weht, oben hält. Ich kann aber auch versichern, gesehen zu haben, wie eine bei Sturm hochgejagte domestizierte Türkenente von einem örtlichen Aufwind erfaßt und ohne Flügelschlag viele Meter hochgehoben wurde, ehe sie sich entschließen konnte, in einem Sturzflug wieder herabzukommen. Die physikalische Möglichkeit zu segeln hat eben jeder Vogel, der gleiten kann, nur vermeiden es eben sehr viele Vögel überhaupt zu fliegen, wenn der Wind die Stärke hat, die zur Erzeugung eines für ihr Segeln ausreichenden Aufwindes nötig wäre.

Andererseits nützen Vögel auch solche Aufwinde aus, die für sie lange nicht zum Segeln ausreichen, ja, das tun sogar Kleinvögel, die überhaupt nicht gleiten können, also sicher nie segeln. Die bei uns durchziehenden Saatkrähen und Dohlen steigen an den mir bekannten Aufwindstellen auch dann kreisend zu bedeutenden Höhen auf, wenn der Wind so schwach ist, daß sie ununterbrochen schlagen müssen. Genau ebenso verhalten sich die ziehenden Lachmöwen, die dieselben Aufwindstellen benützen. Unter diesen Krähen- und Möwenscharen sieht man sehr oft Stare und gar nicht selten Finkenvögel, die sich, alle in Kreisen fliegend, von dem örtlichen Aufwind so hoch wie möglich hinaufhelfen lassen, um dann von dort in der Zugrichtung mühelos bergab weiter zu fliegen.

Es fehlen mir Beobachtungen darüber, wie weit sich der ohne Flügelschlag gleitende Vogel die Energiequelle zunutze machen kann, die in den Geschwindigkeitsu n t e r s c h i e d e n von wagerechten Luftströmungen geboten ist. Die theoretische Möglichkeit dieses sogenannten dynamischen Segelfluges besteht ja zweifellos. RAILEIGH hat die Verwendbarkeit der Geschwindigkeitsunterschiede verschiedener Luftschichten rechnerisch erwiesen, wogegen EXNER allerdings behauptet, daß bei Windstärken, wie man sie nach RAILEIGH 's Gedankengang für das Obenbleiben eines Vogels fordern müßte, kein Vogel mehr segelt. Theoretisch wäre es auch möglich, daß der Vogel bei böigem, stoßweisem Wind aus den zeitlich und nicht örtlich verschiedenen Windgeschwindigkeiten Arbeit gewinnt.

AIRY, dem sich STRESEMANN anschließt, erklärt jeden dynamischen Segelflug eigentlich als statischen. Nach seiner Ansicht entstehen zwischen

den schnelleren höheren und den langsameren niederen Luftschichten rollenförmige Wirbel, die sich zu den beiden Schichten etwa so verhalten wie die Rollen eines Rollenlagers zu den Lagerschalen. Diese um eine horizontale Achse sich drehenden Wirbel wandern mit dem Winde, und es herrscht natürlich an ihrer Hinterseite Aufwind, an ihrer Vorderseite Abwind. Der Vogel legt nun seine Kreise so, daß die windwärts gelegene Kreishälfte in einen solchen Aufwind zu liegen kommt. Er gerät also, gegen den Wind fliegend, in den Aufwind, wendet in ihm, bevor der wandernde Aufwind ihn überholt hat, im Aufwind steigend, eilt ihm dann im „Leebogen" seines Kreises voraus. Sobald er dann den Leebogen vollendet und sich wieder in den Wind gewandt hat, wird er von der wandernden Aufströmung wieder eingeholt, und der Vorgang wiederholt sich. AIRY ist der Ansicht, daß der Vogel beim Hinabgleiten in Windrichtung aus der Verschiedenheit der Stromgeschwindigkeiten Vorteil ziehen kann, da er aus einem schnelleren in einen langsameren Luftstrom kommt, sein Fahrtwind also plötzlich stärker wird. Mir ist aber nicht ganz erfindlich, was der Vogel von diesem verstärkten Fahrtwind haben soll, wenn er ihn nicht zum Höhensteuergeben und Steigen ausnützen darf, da er doch sonst gleich wieder in die obere schnellere Luftschicht zurückkommt. Wir wissen auch noch zu wenig über die Mechanik des Seitensteuerns, um angeben zu können, ob der relative Gegenwind, den der Vogel bekommt, wenn er mit dem Wind aus der schnelleren oberen in die langsamere tiefere Luftschicht sinkt, in irgend einer Weise vom Vogel zum Wenden ausgenützt werden kann. Vorstellbar wäre es jedenfalls. Das größere Gewicht legt der Autor selbst aber auf die Ausnützung des aufsteigenden Teiles des rollenförmigen Wirbels. Für diese Annahme spricht auch die Tatsache, daß die in solchen nicht durch Unebenheiten der Erdoberfläche bedingten Aufwinden kreisenden Vögel mit dem Winde wandern müssen. Sehr gut mit AIRY's und STRESEMANN's Auffassung zu vereinigen ist eine Beobachtung, die ich am statischen Segeln mancher Vögel gemacht habe. Vögel, die in einem örtlich so beschränkten Aufwind kreisen, daß in dieser Aufwindströmung zu einem vollen Kreise nicht Platz ist, was ja bei großen Vögeln mit hoher kleinster Gleitgeschwindigkeit leicht der Fall sein kann, legen ihren Kreis auch immer so, daß der Luvbogen in den, in diesem Fall also stationären, Aufwind zu liegen kommt. Es ist dann immer ganz deutlich zu sehen, wie der Vogel die Zeit, die er ohne Aufwind bleibt, möglichst zu verkürzen trachtet und, sowie er in den Aufwind zurückkommt, alle Flächen soweit wie möglich spreizt und ganz langsam wird. Er verhält

sich also zu dem am Ort verbleibenden Aufwind genau so, wie sich nach AIRY die dynamisch segelnden Vögel zu ihren wandernden Aufwinden verhalten. Auch die Flügelstellungen im Aufwind und im aufwindlosen Teil des Kreises entsprechen genau den Bildern, die AHLBORN von dem im Luv- und Leebogen kreisenden Geier gibt. Diese Aehnlichkeiten sprechen sehr dafür, daß die Ausnützung der durch die Turbulenz der Luft bedingten wandernden Aufwinde stark über die Ausnützung von Geschwindigkeitsunterschieden wagerechter Strömungen überwiegt, auch bei dem sogenannten dynamischen Segelflug.

Ich muß wohl betonen, daß das Steigen im Luvbogen und Sinken im Leebogen bei statisch segelnden Vögeln n u r dann zu beobachten ist, wenn, wie oben angeführt, in einer Aufströmung von kleinem Querschnitt für den vollen Kreis des Tieres nicht Platz ist. Beim Segeln in weit ausgebreiteten Aufwinden b l e i b e n d i e F l ä c h e n d e s V o g e l s d a u e r n d g a n z g l e i c h w e i t o f f e n , d e r V o g e l s t e i g t d a h e r i m L u v - u n d L e e b o g e n g l e i c h s c h n e l l . Es hat von Holst darauf hingewiesen, daß eine optische Täuschung dadurch entstehen kann, daß der Vogel gegen den Wind im Verhältnis zur Erde langsamer vorwärtsfliegt und daher steiler zu steigen s c h e i n t , während er in Wirklichkeit in jeder Zeiteinheit ein gleiches Stück höher kommt.

Bei den großen Sturmvogelartigen mögen die Dinge anders liegen, als wie wir es oben beschrieben haben. Nach einer sehr genauen und den Stempel des Selbsterlebten tragenden Beschreibung von BEEBE können Albatrosse, genau umgekehrt wie die nach AIRY segelnden Vögel, unbegrenzt lange gegen den Wind segeln, müssen aber von Zeit zu Zeit flügelschlagen oder einige Kreise einschalten, wenn sie mit dem Wind ziehen. Ob sie wirklich rein dynamisch nur aus wagrechten Strömungen Energie gewinnen, oder doch aus Aufströmungen, vielleicht aus solchen, die am Abhange großer Meereswogen entstehen, erscheint noch ganz unsicher. Zumindest halte ich es nicht für erwiesen, daß sie das Letztere nicht tun.[1])

Das Ergebnis meiner eigenen Beobachtungen über den Segelflug kann ich leider bis jetzt in den einen Satz zusammenfassen: Es gibt mehr Aufwinde als man glaubt.

---

[1] Anm. bei der Korrektur: Nach Abschluß dieser Arbeit bekam ich durch die Freundlichkeit Herrn Prof. STRESEMANN's das Buch P. IDRAC's „Experimentelle Untersuchungen über den Segelflug". München 1982. Nach IDRAC vollführt der Albatros tatsächlich oft einen rein dynamischen Segelflug.

II. Das Gleitrudern.

Um zu erläutern, was ich unter „Gleitrudern" verstehe, möchte ich mit Folgendem beginnen. Man vergegenwärtige sich noch einmal den auf Fig. 1 dargestellten, auf der Bahn A—B gleitenden Vogel. Nun stelle man sich vor, daß die Flügelfläche dieses Vogels im Verhältnis zu dem auf der Bahn A—B fortschreitenden Schwerpunkt des Vogels nicht in Ruhe bleibt, sondern sich gegen ihn auf und ab verschiebt, also, während der Schwerpunkt von A nach B wandert, die Sinuslinie A—B beschreibt, wie in Fig. 2 dargestellt. Weiters stelle man sich vor, daß die Flügelfläche immer so gedreht werde, daß sie an jedem Punkt dieser Sinuslinie mit der in diesem Punkt errichteten Tangente denselben Anstellwinkel einschließe wie auf Fig. 1 mit der Bahn A — B. Bei dieser Form des Flügelschlages wird keine hebende oder beschleunigende Arbeit geleistet, nur wird sich die größere Länge der Sinuslinie A'—B', die jetzt vom Flügel in derselben Zeit durchmessen wird, wie die gerade Bahn A—B beim Gleiten mit stillgehaltenen Flügeln, dahin auswirken, daß die tragende Fläche einen stärkeren Fahrtwind und damit Aufdruck und Stirnwiderstand bekommt, als vorher beim schlaglosen Gleiten. Verringert aber der Vogel Anstellwinkel oder Flügelfläche um soviel, daß dieser Unterschied gerade wettgemacht wird, so hat sich für die Bahn, die der Schwerpunkt des Vogels weiter beschreibt, gegenüber dem schlaglosen Gleiten nichts geändert. Es wird zwar beim Aufschlag die rücktreibende, beim Abschlag die vortreibende Komponente des auf der Flügelfläche lastenden Druckes vergrößert, aber diese Veränderungen heben sich ja gegenseitig auf. Auch ist in Wirklichkeit die Sinuslinie, die der Flügelquerschnitt durchläuft, viel weniger steil, als wir aus darstellerischen Gründen angenommen haben, sodaß also diese vor- und rücktreibenden Komponenten viel kleiner sind, als auf Fig. 2 zum Ausdrucke kommt. Die Steilheit der Sinuslinie hängt natürlich von der Eigengeschwindigkeit des Vogels ab und wird umso größer, je langsamer sich der Vogel in der Wagrechten bewegt. Je schneller er dahinfliegt, desto flacher wird ihr Verlauf. Ich muß wohl auch betonen, daß es sich nicht um eine reine Sinuslinie im mathematischen Sinne handelt, da die Flügelspitze, auf den Körper des Vogels bezogen, nicht auf einer Geraden auf und abfährt, sondern eine (ganz ungefähr) elliptische Bahn beschreibt.

Nehmen wir aber nun weiter an, daß der Vogel nur beim Aufschlag den Flügel so hält, daß ein Querschnitt mit der Tangente der Sinuslinie den positiven Anstellwinkel α beibehält, dem Flügel aber beim Abschlag eine geringere Pronation erteilt, und zwar so, daß der

Flügelquerschnitt jetzt nicht mit der Sinuslinie, s o n d e r n n u n w i e d e r m i t d e r G l e i t b a h n A — B den Anstellwinkel α einschließt. Dann ergibt sich Folgendes: Beim Aufschlag bestehen ganz dieselben Verhältnisse, wie bei dem auf Fig. 2 dargestellten arbeitslosen Leerschlagen. Auf Fig. 3 sehen wir den Flügel sich auf dem Sinuslinienabschnitt C—D, immer denselben Anstellwinkel mit ihm einschließend, aufwärts bewegen, während der Körper des Vogels auf dem Bahnabschnitt A''—B'' vorwärts gleitet, der denselben Neigungswinkel zur Wagrechten

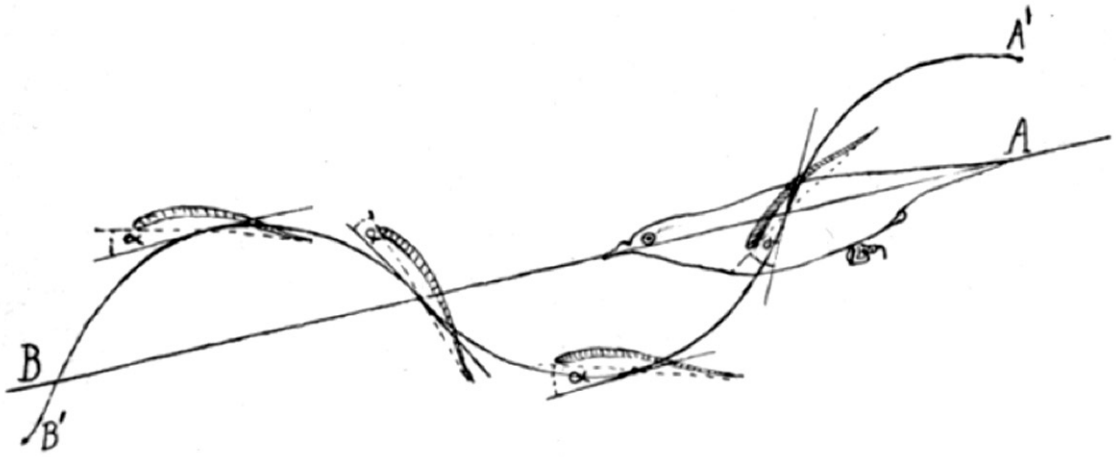

Fig. 2. — Gleitrudern. Schema des „Leerschlagens". Der Flügel bewegt sich ohne Arbeit zu leisten entlang der Sinuslinie A'—B'. Er schließt in jedem Punkte mit der Tangente der Sinuslinie den Anstellwinkel α ein. Der Schwerpunkt bewegt sich auf derselben Bahn A—B wie in Fig. 1.

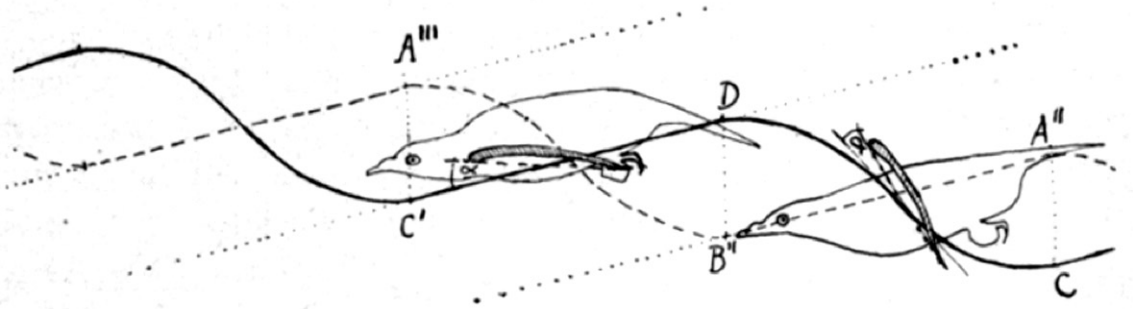

Fig. 3. — Gleitrudern. Schema des steilsten theoretisch möglichen Anstieges.
Punktiert die Bahn des Schwerpunktes, ausgezogen die Bahn des Flügelquerschnittes.

hat, wie A—B auf Fig. 1 und 2. Beim Abschlag dagegen g l e i t e t d e r F l ü g e l auf einer Bahn derselben Neigung, D—C, während der Körperschwerpunkt durch die Kraft der Niederschlagsmuskeln, die den auf D—C gleitenden Flügel als Unterstützungsfläche benutzen, von B'' nach A'' hinaufgestemmt wird. Die Muskelarbeit setzt sich also i n p o t e n t i e l l e u n d n i c h t i n k i n e t i s c h e E n e r g i e u m . D i e v o r t r e i b e n d e n F a k t o r e n s i n d d i e s e l b e n w i e b e i m G l e i t e n .

Deshalb habe ich dafür das Wort Gleitrudern gewählt. Es ist dies nicht ein Wort das sich zur rechten Zeit einstellt, wo Begriffe fehlen, sondern eines, das ich mit einer gewissen Mühe konstruiert habe, um einen vertrauten Begriff zu kennzeichnen, und vor Allem, um diese Flugart so scharf wie irgend möglich von der zweiten Form des Ruderfluges, dem später zu besprechenden R ü t t e l n , zu unterscheiden. DEMOLL bezeichnet Gleiten und das, was ich als Gleitrudern bezeichne, mit dem Worte D r a c h e n f l u g , wodurch zum Ausdruck gebracht wird, daß zu beiden Flugarten eine Bewegung des Vogels zur umgebenden Luft nötig ist.

Das Charakteristikum des Gleitruderns ist also, daß der Luftdruck a u c h b e i m A u f s c h l a g a u f d i e U n t e r s e i t e d e s F l ü g e l s w i r k t .

Dieser Druck ist genau so groß, wie derjenige, der beim Gleiten ohne Flügelschlag auf der unteren Fläche des Flügels lastet, während der Druck beim Niederschlage natürlich größer ist. Danach hängt der Vogel beim Aufschlag genau so an seiner Niederschlagsmuskulatur, wie beim schlaglosen Gleiten.

Diese Ansicht vertreten auch LILIENTHAL, AHLBORN und MILLA. Letzterer Autor vernachlässigt allerdings die Supination des Flügels beim Aufschlage und läßt den Flügel in der gleichen Stellung zur Wagrechten aufwärts wandern, die er beim Gleiten innehat; er erklärt dann den Druck unter dem Flügel daraus, daß eine gewölbte Fläche, auch dann Druck auf ihrer konkaven Seite hat, wenn ein Luftstrom sie genau von der Kante oder sogar etwas schräg von der konvexen Seite trifft. O. LILIENTHAL aber gibt für den passiven Aufschlag eine sehr ähnliche Erklärung, wie ich sie oben ausgeführt habe. Hätte ich sein Buch früher gekannt[2]), so hätte ich mir vielleicht das ganze Kapitel erspart, zumindestens hätte ich meine Beobachtung nicht mehr ganz unvoreingenommen gemacht, und das, was ich für die Ansicht vom passiven Aufschlag auszuführen habe, hätte wesentlich weniger Beweiskraft.

Bis jetzt haben wir bei der Besprechung des Auf- und Abgehens des Flügels der Einfachheit halber immer so getan, als ob er ein starres Ganzes wäre und als ob er sich beim Auf- und Niederschlagen in allen seinen Punkten mit der gleichen Schnelligkeit gegen den Schwerpunkt des Vogels verschieben würde.

---

[2] Ich erhielt es erst nach Abschluß meiner Arbeit durch Freundlichkeit Prof. STRESEMANNS.

Tatsächlich wächst nun aber diese Schnelligkeit der Auf- und Abbewegung jedes Flügelquerschnittes mit seinem Abstand von der Achse. Daher ist die Sinuslinie, die ein Flügelquerschnitt beschreibt, umso steiler, je weiter er von der Schlagachse entfernt ist, umso flacher, je näher er ihr liegt. Da sich nun alle Querschnitte mit derselben Geschwindigkeit vorwärts bewegen, also den gleichen Fahrtwind haben, ist der Aufdruck der einzelnen Querschnitte, so verschieden, wie der Sinus des Winkels, den sie jeder mit der jeweiligen Tangente der von ihnen beschriebenen Sinuslinie einschließen. Mit anderen Worten, damit jeder Flügelquerschnitt des schlagenden Flügels denselben Druck unter sich hat, müssen die einzelnen Querschnitte entsprechend der verschiedenen Steilheit der von ihnen beschriebenen Wellenlinie, verschieden stark beim Aufschlag supiniert und beim Abschlag proniert werden. Diese Drehungen müssen in den distalen Flügelteilen am stärksten, in den körpernächsten am schwächsten sein. Die stärkere Verwindung der Spitzenteile der Flügel ist auch wiederholt beschrieben worden (LILIENTHAL, DEMOLL), dabei wurde aber immer nur die vortreibende Wirkung der stark pronierten Flügelspitzen beim Abschlag betont, nicht aber ihre rücktreibende Wirkung, wenn sie beim Aufschlage ebenso stark, ja sogar noch s t ä r k e r s u p i n i e r t werden.

Auf die von den erwähnten Autoren ausgesprochene Ansicht, daß auf die Flügelspitzen ein Druck von oben wirke, der auch beim Aufschlag eine vortreibende Komponente habe, werde ich an anderer Stelle zurückkommen.

Es ist hier wohl nochmals zu betonen, daß nur bei dem in Fig. 2 dargestellten Leerschlagen die Stärke der Pronation beim Abschlag an die der Supination beim Aufschlag heranreicht und in dem Augenblick hinter ihr zurückstehen muß, wo Hebearbeit geleistet werden soll. Für die Kompensation des Rücktriebes beim Aufschlag scheint es zu genügen, daß beim Abschlag der Flügeldruck überhaupt und damit auch die vortreibende Komponente (S—V auf Fig. 1) vergrößert ist

Sieht man nun tatsächlich diese starken Verwindungen des Flügels, vor allem die supinatorischen beim Aufschlag? Bei schnell dahinfliegenden Vögeln sind die von den Flügeln beschriebenen Wellenlinien so flach, daß die ihrer Steilheit entsprechenden Verwindungen des Flügels kaum zu sehen sind, was erklärt, daß ein so feiner Beobachter wie MILLA sie vernachlässigt Wenn ein Vogel aber l a n g s a m fliegt, so werden die Sinuslinien, auf denen seine Flügel wandern, steil und damit die Veränderungen des Anstellwinkels und die Unterschiede dieser Veränderungen in den körpernahen und körperfernen Flügelabschnitten

deutlich. Ich bringe zwei Strichzeichnungen nach Kranichaufnahmen BENGT BERG's, die diese Dinge gut zeigen. (Fig. 4). Zur Erklärung genügt die Bildunterschrift.

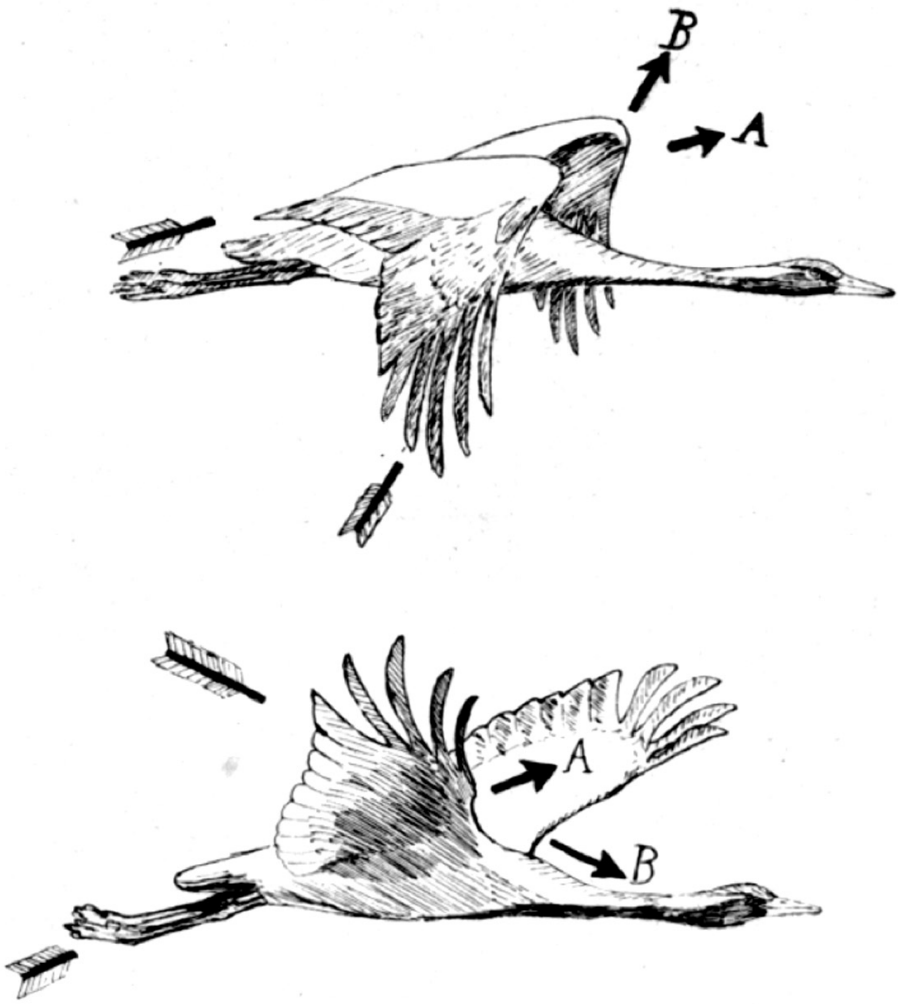

Fig. 4. — *Anthropoides virgo,* langsamstes Gleitrudern kurz nach dem Abfliegen vom Boden. Oben Aufschlag, unten Abschlag. Der Pfeil A bezeichnet die ungefähre Neigung der proximalen, der Pfeil B die der distalen Flächenteile. Nach Aufnahmen von BENGT BERG unter Benutzung eines frischen toten Vogels.

Es gibt ein physikalisches Spielzeug, das die Verhältnisse beim Aufschlag vielleicht am allerbesten veranschaulicht. Es ist das ein gedrechseltes Holzstück, in Form zweier mit den Grundflächen vereinigter Kegel, das auf zwei leicht ansteigenden und nach oben zu divergierenden Schienen scheinbar bergauf läuft. In Wirklichkeit aber wandelt der Schwerpunkt des Doppelkegels natürlich bergab, weil nämlich die beiden Punkte, mit denen er auf den Schienen aufliegt, immer weiter nach den Spitzen der Kegel zu wandern. Der Doppelkegel sinkt daher zwischen die beiden Schienen, auf denen er rollt, weiter ein, als die Höhendifferenz zwischen den unteren und den oberen Enden der divergierenden Schienen beträgt (Fig. 5).

Auch dafür, wie die Muskelarbeit in Höhengewinn umgesetzt wird, während die Aufgabe der Vorwärtsbewegung wie beim arbeitslosen Gleiten einer Komponente der Schwerkraft überlassen bleibt, möchte ich ein Gleichnis anführen. Man stelle sich vor, daß ein Skifahrer von A nach B in der Diagonale schief über die in Fig. 6 dargestellte schiefe Ebene gleitet Zum andern Mal denke man sich, daß dieser Skifahrer jedesmal, wenn er ein Stück gefahren ist, ohne seine Fahrt zu verlangsamen, ein Stück hangwärts tritt, und so durch die Muskelarbeit des seitlichen Höhertretens, durch Parallelverschiebung nach oben, den Höhenverlust wieder ausgleicht, den er auf der zwischen zwei Seitwärtsschritten liegenden Gleitstrecke gehabt hat.

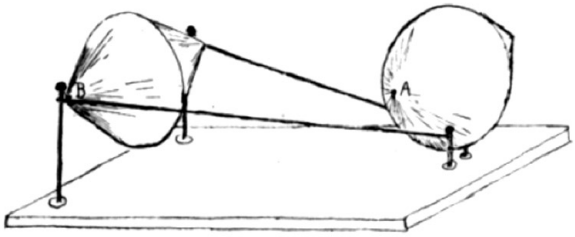

Fig. 5. — Doppelkegel, der auf divergierenden und ansteigenden Schienen nach oben zu laufen scheint. In Wirklichkeit liegt die Achse des Kegels in A etwas höher, als in B. Gleichnis des tragenden Flügelaufschlages beim Gleitrudern.

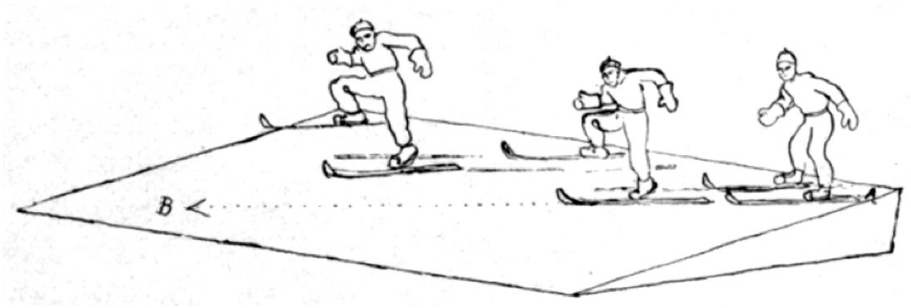

Fig. 6. — Skiläufer, der während des Vorwsärts- und Abwärtsgleiten, seitlich bergwärts tritt. Gleichnis der Art und Weise, wie beim Gleitrudern die Muskelarbeit in potentielle und nicht in kinetische Energie umgesetzt wird.

Daß der Vogel auch beim Aufschlage den Druck unter den Flügeln hat, erklärt vor allem die sonst sehr merkwürdige Tatsache, daß man auch bei sehr langsam schlagenden Vögeln kein Fallen des Vogelkörpers während des Aufschlages sehen kann. Die geringe Neigung der Gleitbahn ist auf dem kurzen Stückchen nicht wahrnehmbar. Ein Abfallen müßte man bei einem Bussard, einem Reiher unbedingt sehen wenn die Vorstellung mancher Autoren richtig wäre, daß der Auftrieb, der den Vogel oben hält, durch den ganz unwahrscheinlich geringen

Unterschied bedingt sei, den der Flügel findet, je nachdem, ob er mit der volaren oder dorsalen Fläche voran durch die Luft bewegt wird. EXNER hat mit einem Bussardflügel diesbezügliche Versuche angestellt und gefunden, daß der Flügel, wenn er abwechselnd mit der Dorsalseite und mit der Volarseite vorausbewegt wurde, bei der gleichen bewegenden Kraft verschiedene Geschwindigkeiten erreichte. Bei der günstigsten Stärke der Kraft, d. h., bei derjenigen, die den größten Unterschied der Geschwindigkeiten ergab, verhielten sich diese wie 11,2 zu 19,6. Da der Luftwiderstand beim Abschlag den beim Aufschlag also nur um ein Geringes übertreffen würde, so würde das eine ganz unverhältnismäßige Vergeudung von Muskelkraft bedeuten. Man vergegenwärtige sich, daß nur die Differenz der Luftwiderstände den Auftrieb darstellt. Merkwürdig genug, daß dem sonst so scharf physikalisch denkenden Forscher dieses Mißverhältnis zwischen der geleisteten Muskelarbeit und dem durch sie entstehenden Auftrieb so gar nicht aufgefallen ist. EXNER stellt aber die Mechanik des Vogelfluges so dar, wie die des Hüpfens einer Daphnie oder sonst eines Cladoceren tatsächlich zu erklären ist. Diese kleinen Krebschen sind beträchtlich schwerer als Wasser und halten sich durch ununterbrochenes Schlagen der zu Ruderorganen umgebildeten zweiten Antennen schwebend. Der Schlag der Antennen geht ziemlich genau von oben nach unten und der Auftrieb resultiert aus dem Unterschiede des Widerstandes, den die Antenne bei Auf- und Abschlagen im Wasser findet. Die prächtigen Mikro-Zeitlupenaufnahmen STORCH's zeigen, daß sich beim Aufschlag die Endglieder der zweiästigen Antennen, sowie die die Ruderfläche vergrößernden Borsten so weitgehend zusammenfalten, daß die Gesamtfläche der Antenne nur einen Bruchteil derjenigen ausmacht, die sie beim Abschlage dem Wasser bietet. Obwohl nun die Beschleunigung nach unten, die die Schwere im Wasser dem Daphnienkörper erteilt, ein Bruchteil derjenigen ist, die der Vogelkörper in der Luft erfährt, obwohl der Antrieb, den der Körper des Krebschens durch das nach oben schlagende Ruderorgan bekommt, verhältnismäßig viel geringer ist, als der entsprechende Höhenverlust des Vogels wäre, und obwohl der Antennenschlag der Daphnie wegen seiner Schnelligkeit und der Kleinheit des Tieres viel undeutlicher zu beobachten ist, als der Flügelschlag eines größeren Vogels, s i e h t m a n o h n e W e i t e r e s m i t f r e i e m A u g e d a s A b s i n k e n d e s D a p h n i e n k ö r p e r s b e i j e d e m A u f s c h l a g e d e r A n t e n n e n . Man sieht aber auch bei den allergünstigsten Beobachtungsbedingungen, etwa wenn man einen zahmen Bussard wenige Meter vor seinen Augen hat, der langsam gegen den

Wind gleitrudernd auf einen zu kommt, a u c h n i c h t d a s g e r i n g s t e A b s i n k e n s e i n e s K ö r p e r s b e i m A u f w ä r t s s c h l a g e n s e i n e r F l ü g e l.

Um auf Fig. 3. eine möglichst klare bildliche Darstellung der Verhältnisse des Gleitruderns geben zu können, vor allem also, um die Bahn des Flügeldruckmittelpunktes und die des Körperschwerpunktes möglichst weit auseinander und möglichst stumpfwinkelig sich schneidend darstellen zu können, wurden für diese Figur und die sie betreffende Erklärung die Verhältnisse gewählt, die dem steilsten, beim Gleitrudern möglichen Anstieg entsprechen. Die Steilheit des Anstieges hängt hauptsächlich von dem Anstellwinkel des Flügels beim Abschlage ab. Weil die vortreibenden Kräfte beim Gleitrudern dieselben sind wie beim Gleiten, kann der Winkel zwischen der Fläche des Flügels und der „virtuellen" Gleitbahn nicht größer werden, als er es beim Gleiten ist, ohne dieselben Folgen zu zeitigen, d. h. eine Verlangsamung zu bewirken. Wohl aber kann dieser Winkel kleiner sein, oder mit anderen Worten, die Pronation des Flügels beim Abschlage kann stärker sein, wenn es sich nicht um steilstes Ansteigen handelt. Für das Dahinfliegen auf einer wagrechten Bahn wird die Pronation beim Abschlag so stark, daß die Stellung der Flügelfläche sich dem auf Fig. 2 dargestellten Fall nähert, wo sie nicht mit der virtuellen Gleitbahn, sondern mit der Bahn des Flügeldruckmittelpunktes den positiven Anstellwinkel einschließt. Beim wagrechten Fliegen bleibt dieser Winkel nur um soviel größer als bei dem Fig. 2 dargestellten arbeitslosen Schlagen, daß die Hebung des Körperschwerpunktes bei einem Abschlage nur um ebensoviel erfolgt, wie die virtuelle Gleitbahn während eines Aufschlages an Höhe verliert. Der Vogel verringert also die zuerst beschriebene und auf Fig. 3 dargestellte größtmögliche Hebearbeit nicht etwa durch Verkleinerung des Flügelausschlages oder der Flügelfläche soweit, daß ein wagrechter Flug zustande kommt, sondern er verringert den Anstellwinkel beim Abschlag gegenüber dem beim Gleiten um soviel, daß die hebende Wirkung auf das Maß des Höhenverlustes während des Aufschlages eingeschränkt wird. Die Ausschläge des Flügels bleiben beim steilen Steigen und beim Wagrechtfliegen annähernd gleich groß, die geleistete Arbeit ist aber bei letzterem viel kleiner, etwa so, wie man während der Abwärtsbewegung eines stampfenden Schiffes merkwürdig leicht treppauf geht, weil trotz vollen Ausmaßes der Beinbewegungen der Schiffskörper fast um soviel tiefer steigt, wie wir in ihm höher, der von uns erreichte Höhengewinn und damit die geleistete Arbeit gering bleibt.

Genau so wenig, wie man den Höhenverlust des Vogels auf dem kurzen Stückchen virtueller Gleitbahn, das sein Schwerpunkt während eines einzelnen Aufschlages durchläuft, direkt sehen kann, bemerkt man auch die kleine Parallelverschiebung nach oben während des Abschlages, solange der Vogel wagrecht dahinfliegt. Es gibt zwar einige Vögel, bei denen der Körper beim Flügelschlagen auch beim wagrechten Fliegen auf und ab schwankt, das sind aber durchweg Formen mit besonders langem Flügelskelett und verhältnismäßig kurzen Flugfedern und die Ausschläge des Körpers erklären sich als Gegenausschläge zu den großen Ausschlägen der weit distal liegenden Schwerpunkte der wuchtigen Flügel. Auf diese Erscheinung komme ich später bei Besprechung der einzelnen Flügelformen noch ausführlicher zurück.

Während man also bei wagrechtem Flug nicht sehn kann, daß sich der Vogel beim Abschlag parallel zu sich selbst nach oben verschiebt, ist bei steilem Ansteigen diese Parallelverschiebung sehr wohl der direkten Beobachtung zugänglich. Besonders gut sieht man sie bei Dohlen und Krähen, wenn sie gezwungen werden, kurz nach dem Auffliegen über Dinge hinzufliegen, vor denen sie Angst haben; sie trachten dann so schnell wie möglich hochzukommen und da sie nicht wie eine Taube oder ein Fasan zu einem längeren Aufstieg durch Rütteln befähigt sind, so müssen sie diesen Anstieg eben gleitrudernd vollziehn. So müssen beispielsweise die Saatkrähen, die in Wien im Winter auch die kleinsten Parkanlagen bevölkern, nach dem Verlassen ihrer Sitzplätze sogleich über verkehrsreiche Großstadtstraßen hinfliegen, deren Getriebe die Vögel natürlich ängstigt und nach oben scheucht. Zumal wenn man vorher durch den Film auf diese Erscheinung aufmerksam gemacht wurde, sieht man dann ganz deutlich, daß sich die Krähe bei jedem Abschlage ihrer Flügel parallel zu sich selbst nach oben hebt und keineswegs wie ein Flugzeug ihre Längsachse aufrichtet und auf einer ungebrochenen, ansteigenden Bahn nach oben steigt. Der gleitrudernde Vogel hat eben keinen Propeller, der ihn auf einer solchen Bahn vorwärts bewegen würde. W a s i h n v o r w ä r t s b e w e g t i s t e b e n a u c h b e i m A n s t e i g e n e i n e K o m p o n e n t e d e r S c h w e r k r a f t u n d d i e L ä n g s a c h s e d e s g l e i t r u d e r n d e n V o g e l s m u ß d a h e r i m m e r e t w a s n a c h a b w ä r t s z e i g e n , a u c h w e n n e r s t e i g t . Jede Aufrichtung dieser Achse, jedes Geben von Höhensteuer im Sinne des menschlichen Flugzeugs, kann beim Vogel nur im Falle eines Ueberschusses von Bewegungsenergie auf Kosten dieses Ueberschusses stattfinden und kann nur so lange beibehalten werden, bis dieser Ueberschuß verbraucht ist, worauf ich im Abschnitte über Höhensteuer noch genauer zurückkommen werde.

Fig. 7. — Flügelumrisse von Vögeln, deren Handfittich bis zu einer Linie in Vortriebfedern zerlegt ist, die annähernd parallel zur Achse des Flügelschlages liegt. Von oben nach unten: *Anthropoides virgo, Anser albifrons, Corvus corax, Tetrao urogallus.* Links unten *Pelecanus crispus.* (Nach einer Photographie von BERNATZIK in „Riesenpelikane", Verlag L. W. Seidel u. Sohn, Wien). Etwa $^1/_5$ nat. Gr.

Gerade bei diesem treppenförmigen Ansteigen des Vogelkörpers ist es bei der direkten Beobachtung auffällig, daß der Vogel beim Aufschlage nicht merklich von der beim vorhergehenden Abschlage gewonnenen Höhe verliert.

Davon, daß die meisten Vögel beim Flügelschlagen keine Beschleunigung nach vorne gegenüber dem Gleiten erfahren, kann man sich sehr gut überzeugen, wenn man nebeneinander herfliegende Vögel von solchen Arten beobachtet, die zwischen längeres Gleiten immer wieder eine Reihe von Flügelschlägen einschalten. Da die Tiere dann natürlich nie im gleichen Takt zwischen Flügelschlagen und Gleiten abwechseln, sieht man dann schön, daß die jeweils gleitenden Tiere keineswegs hinter den gerade rudernden Artgenossen zurückbleiben. Besonders gut zeigt das ein gemächlich dahinziehendes Bussardpaar, aber auch bei Kolkraben oder Fischreihern ist es deutlich.

Nur bei Vögeln mit einer ganz bestimmten Flügelform hat auch beim Gleitrudern der Flügelschlag eine wenn auch geringe direkt vortreibende Wirkung. Bei manchen Vögeln sind die Handschwingen in ihren distalen Teilen als Vortriebfedern ausgebildet, und diese Zerlegung des Handfittichs in Vortriebfedern macht proximal an einer Linie halt, die parallel zur Achse des Flügelschlages liegt. In Fig. 7 sind die Flügelumrisse einiger solcher Vogel gegeben. Meiner Ansicht haben diese Vortriebfedern beim Aufschlag den Druck auf der Oberseite und entfalten daher bei ihrer stark supinierten Stellung auch beim Aufschlage eine nach vorn treibende Wirkung. Da die Mechanik dieser Wirkung nicht in das Kapitel vom reinen Gleitrudern gehört, will ich mir ihre genauere Besprechung für später sparen.

Manche Autoren haben den Vorgang beim Fliegen solcher Vögel, die zwischen sehr langes Gleiten nur ab und zu einige Flügelschläge einschalten, so dargestellt, als ob der gleitende Vogel sich durch die Flügelschläge neuen Schwung, also eine Beschleunigung geben müßte, etwa wie ein Mensch auf einem auf glatter Bahn dahinrollenden Freilaufrad mit ein paar Pedaldrehuugen kinetische Energie zum Durchrollen einer längeren Strecke erzeugt. Außer den bereits besprochenen Argumenten ist dem entgegenzuhalten, daß gerade bei solchen langen Gleitstrecken der Unterschied der Geschwindigkeiten, die der Vogel an ihrem Anfang und an ihrem Ende hat, besonders groß sein müßte, daß aber gerade bei solchen Vögeln der Eindruck einer absolut gleichförmigen Bewegung entsteht. Viel zwingender aber sprechen die Erfahrungen mit Flugzeugen gegen die Annahme, daß die kinetische Energie, die ein solcher Vogel durch ein paar Flügelschläge bekommt,

zu einem so langen Gleiten auf annähernd wagrechter Bahn ausreichen sollte. Wegen ihrer absoluten Größe haben die menschlichen Flugzeuge einen Reibungswiderstand, der im Verhältnis zu ihrer Wucht kleiner ist, als der nur irgend eines Vogels. Trotzdem zehren sie, wenn ihr Motor abstirbt, ihre kinetische Energie so schnell auf, daß sie fast sofort nach unten müssen, um nicht die durch Flächenbelastung vorgeschriebene kleinste Gleitgeschwindigkeit zu unterschreiten.

Vor allem aber ist es folgende Tatsache, die es wahrscheinlich macht, daß beim Gleitrudern der Vortrieb durch die gleichen Faktoren bewerkstelligt wird, wie beim Gleiten: Kein gleitrudernder Vogel kann seine Geschwindigkeit durch bloßes Schnellerschlagen wesentlich vergrößern, vielmehr tut er das, auf ganz dieselbe Weise wie beim flügelschlaglosen Gleiten, hauptsächlich durch Verkleinerung der tragenden Flächen, also durch Erhöhung der Flächenbelastung. Da der Flügel dabei in allen Gelenken, vor allem im Handgelenk, stark gebeugt wird, wird natürlich der Weg, den sein Druckmittelpunkt beim Flügelschlage macht, bei gleichem Ausschlag des Flügels kleiner. Dieses Kleinerwerden setzt dem Vogel die obere Grenze der Geschwindigkeit, die er ohne Höhe zu verlieren noch erreichen kann. Näheres folgt im Abschnitte über die Regelung der Fluggeschwindigkeit.

Die große Aehnlichkeit der physikalischen Vorgänge beim Gleitrudern mit denen des Gleitens bringt es mit sich, daß sämtliche Vögel, die nicht gleiten können, in ihrem Fluge niemals die Verhältnisse des Gleitruderns zeigen. Die Mechanik des Fluges fast sämtlicher Kleinvögel ist wohl immer die, die wir im nächsten Kapitel als Rütteln zu beschreiben haben werden. Diese Nur-Rüttler umfassen sämtliche Vögel, die beim Durchmessen größerer Strecken einen „hüpfenden Flug" zeigen, d. h. nach einer Zeit kräftigen Flügelschlages die Flügel ganz schließen und eine Strecke wie ein Bolzen durch die Luft fliegen. Die physikalischen Vorgänge während der Periode des Flügelschlages sind nach meiner Ansicht grundsätzlich verschieden von denen beim Gleitrudern eines Großvogels und nur seinem Rütteln vergleichbar.

III. Das Rütteln.

Wenn ich eine Taube mit einer Hand bei den Füßen fasse, oder einen an ihren Füßen befestigten Faden in der Hand halte, und ihr die Flügel freigebe, so wird sie, woferne es sich um ein gesundes und genügend scheues Tier handelt, abzufliegen versuchen und dabei auch bei absolut stiller umgebender Luft meinem Griffe einen ganz beträchtlichen Zug nach oben fühlbar machen. Bei diesem Nach-oben-ziehn

unabhängig von Luftbewegung und Eigenbewegung findet nun ganz zweifellos ein aktiver Aufschlag statt, und hier gilt uneingeschränkt, was GROEBBELS in seiner Arbeit „Der Vogel als automatisch sich steuerndes Flugzeug" vom Aufschlag sagt: „Diese Schlagwirkung ist für den Vogelflug von größter Bedeutung. Erklärt sie an sich doch allein, daß, wie LILIENTHAL ausführt, eine Taube sich ohne Schwierigkeiten vom Boden erheben kann und dabei einen Auftrieb erzeugt, der 15 mal so groß ist, wie der nach den üblichen Methoden errechnete. Für die Ausgangsstellung des Flügels ist sie von ausschlaggebender Bedeutung, hängt doch von ihr die Größe des Schlagwinkels beim Niederschlag ab. Schon aus der Ueberlegung heraus, daß diese Ausgangsstellung schnell erreicht werden und maximal sein muß, ist der Aufschlag als ein im Wesentlichen aktiver Vorgang aufzufassen." Während ich nun den aktiven Aufschlag beim Dahinfliegen in freier Luft, also beim Gleitrudern, sehr entschieden leugne, halte ich ihn beim Rütteln sogar für „noch aktiver" als GROEBBELS anzunehmen geneigt ist. Ich glaube nämlich, daß beim Rütteln nicht nur der Niederschlag, sondern auch der Aufschlag eine vom Vogel verwertete vor- oder auftreibende Wirkung hat. Die „üblichen Methoden" der Berechnung, die einen 15 mal kleineren Auftrieb ergeben, sind wohl die, die den Unterschied des auf dem Flügel lastenden Druckes, je nachdem, ob er mit der Rücken- oder der Bauchfläche voraus bewegt wird, dem beim Flügelschlag entstehenden Auftriebe gleichsetzen. Nun bewegt aber der Vogel, wenn er durch Rütteln eine vertikal nach oben wirkende Kraft erzeugen will, seine Flügel durchaus nicht vertikal von oben nach unten, wie die Daphnie ihre Antennen, sondern weit mehr von hinten nach vorn, um eine fast vertikal stehende Achse.

Bei diesem Nach-oben-rütteln steht ja auch meist die Längsachse des Vogelkörpers annähernd gleichgerichtet mit dieser Achse des Flügelschlages. Bei einem am Platze rüttelnden Vogel, dessen Rüttel-Vortrieb also genau lotrecht nach oben geht, schließt die Schlagachse mit dieser Richtung einen recht spitzen Winkel ein. Wenn ich also auch beim Rütteln von Auf- und Abschlag der Flügel rede, so geschieht dies nur der Einfachheit halber, obwohl es in sehr vielen Fällen besser angebracht wäre, von Rück- und Vorschlag zu sprechen, wie MILLA es tut. Ich will aber hier die Flügelbewegungen auf den Vogel beziehen, und Aufschlag sagen, wenn ich Dorsalschlag meine, Abschlag, wenn ich den Ventralschlag bezeichnen will, und von Rüttelvortrieb sprechen, wenn der Vogel kranialwärts getrieben wird, gleichgültig, welche Stellung im Raum der Vogel

einnimmt. Ich muß dies deshalb betonen, weil der Vogel ja seinem Rüttelvortrieb alle nur denkbaren Richtungen geben kann und die Achse seines Flügelschlages ebensoviele Stellungen einnimmt

Beim Abschlag wird der ganze Flügel viel stärker proniert als jemals beim Gleitrudern, so stark, daß die senkrecht auf seine Fläche wirkende Kraft des Luftdruckes mit einer größeren Komponente in der Richtung der Achse, um die der Flügelschlag erfolgt, drückt, als rechtwinklig dazu. Das ist also genau umgekehrt wie beim Gleitrudern. Der Flügel wirkt also jetzt wirklich wie der Flügel einer Luftschraube auf einem entsprechenden Abschnitt ihrer Bahn. Wie bei dieser wirkt die erzeugte Kraft in der Richtung der Achse, um die sich die durch die Luft bewegte Fläche dreht. Die starke Pronation des ganzen Flügels kann man sehr gut erkennen, wenn man einen mit aufgerichtetem Körper rüttelnden Vogel zu sehen bekommt, etwa wenn ein zahmer größerer Vogel rüttelnd bremst um auf oder bei einem zu landen. Dann sieht man beim Abschlag den Flügel ganz schmal, weil man ihn fast von der Kante sieht, obwohl der Vogel so steil zwischen seinen Flügeln herabhängt, daß man seinen Körper und sein Steuer ziemlich rechtwinklig von der Bauchseite sieht. Außerdem sieht man sehr bezeichnender Weise zwischen dem Seitenkontur des Körpers und dem Innenrand der innersten Armschwinge Licht, und das kommt daher, daß wegen der starken Pronation die innerste Armschwinge den Schulterfittich verläßt, während beim Gleitrudern der Zusammenhalt von Armschwingen und Schulterfittich dauernd gewahrt bleibt.

Auch beim Rüttelaufschlag läßt sich die Wirkung des Vogelflügels derjenigen des Flügels einer Luftschraube vergleichen. Beim Aufschlag wird nämlich der Flügel, vor allem der Handfittich, der wegen seiner großen Ausschläge und Lineargeschwindigkeit allein eine wesentliche Wirkung entfaltet, solange der Flügel keinen Fahrtwind hat, so stark supiniert, daß die gesamte dorsale Fläche stark nach unten sieht. Diese Supination ist wohl zum größten Teil passiv. Sie erreicht am Handfittich so hohe Grade, daß die innerste Handschwinge weit bauchwärts von der äußersten Armschwinge abweicht, der Hinterrand des Flügels also eine Unterbrechung erfährt. Dieses Auseinanderweichen sieht man wundervoll deutlich auf einer Aufnahme BERNATZIK's von einem rüttelnd abfliegenden Seidenreiher. (Fig. 8 a.) Ganz dasselbe sieht man an einer Pelikanaufnahme desselben Autors fast noch besser, die er mir in dankenswerter Weise ebenfalls zur Verfügung gestellt hat, und die in 8 b dargestellt ist. Ebenso auf der prächtigen Fischadleraufnahme, die ich Freund SIEWERT verdanke, und auf zwei weiteren BERNATZIK'schen

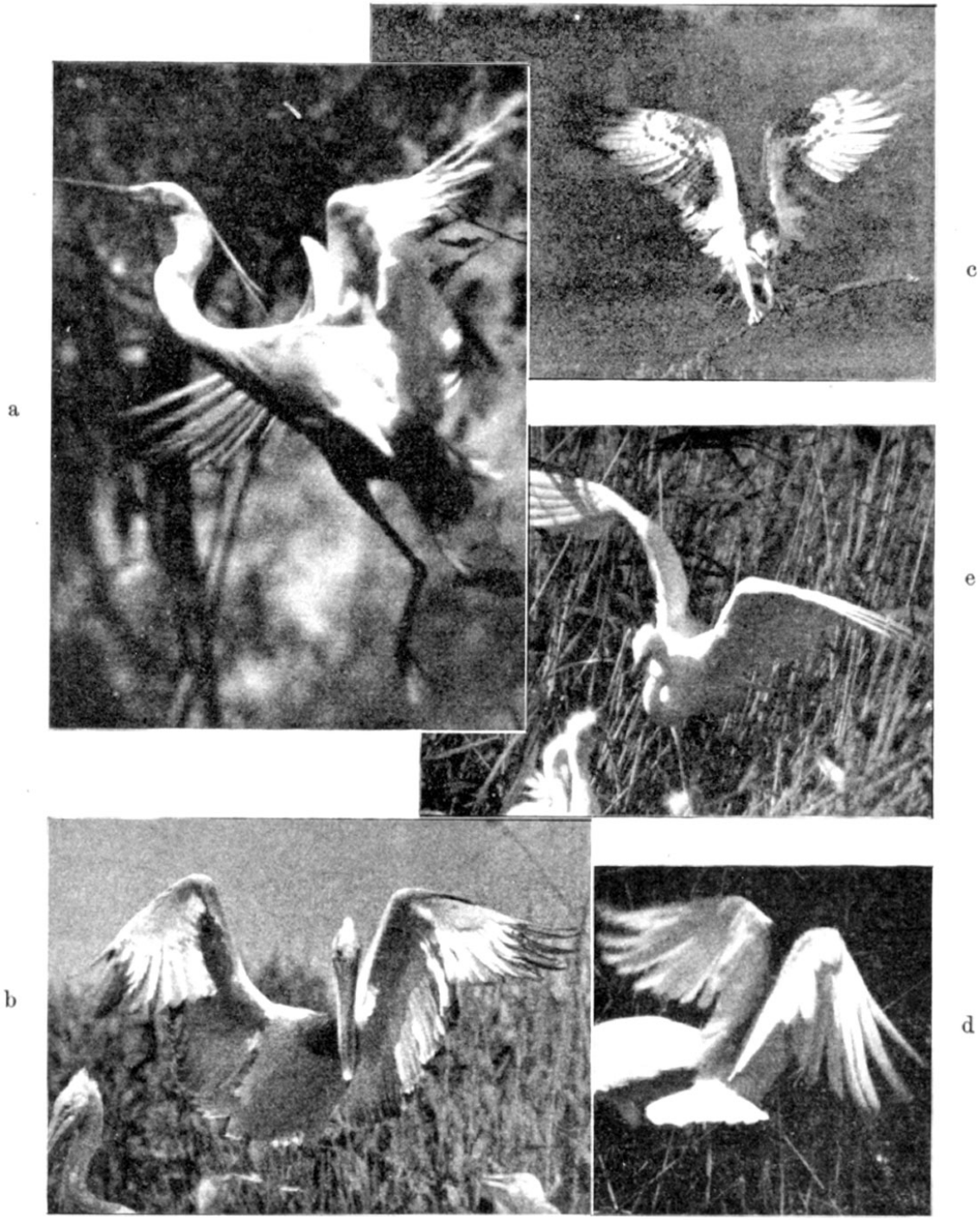

Fig. 8. — Bilder vom Rüttelaufschlag, a) nach vorne und oben davonrüttelnder Seidenreiher, b) rüttelnd sich niederlassender Pelikan (Aus BERNATZIK „Riesenpelikane", L. W. Seidel, Wien), c) ebensolcher Fischadler, d) ebensolcher Löffler, e) ebensolcher Edelreiher.

Bildern. Ich bringe so viele Beispiele, um zu zeigen, daß es sich nicht um eine Zufallsstellung handelt Außer dieser vielleicht auch zum kleinen Teil aktiv erzeugten Supination des ganzen Handfittichs findet auch eine passive Drehung jeder einzelnen Schwungfeder im Sinne der Supination statt. Wodurch diese Drehung zustande kommt, haben schon viele Autoren auseinander gesetzt: wegen der größeren Breite der Innenfahne liegt der Druckmittelpunkt der einzelnen Feder in einem gewissen Abstände von der Unterstützungslinie, dem Kiel, was natürlich ein Drehmoment erzeugt. Durch diese Drehung zerfällt der Handfittich in eine ganze Reihe von schiefen Ebenen und ich glaube, daß der Vorteil dieser Auflösung der Gesamtfläche in viele kleine nicht nur darin besteht, daß der Flügel so weniger Widerstand findet und der Ausgangspunkt zum nächsten Niederschlage dadurch leichter erreicht wird. Vielmehr bin ich der Meinung, daß dadurch, daß jede einzelne Feder beim Aufschlage stärker supiniert wird, als der Handfittich als ganzes es werden kann, der auf jede einzelne Feder wirkende Luftdruck eine Richtung bekommt, die sich sehr stark der Richtung der Achse des Flügelschlages nähert und daß so der Flügel auch beim Aufschlage eine propellerähnliche, ungefähr in der Richtung der Schlagachse wirkende, vortreibende Wirkung erzielt, wie auf Fig. 9 schematisch dargestellt ist.

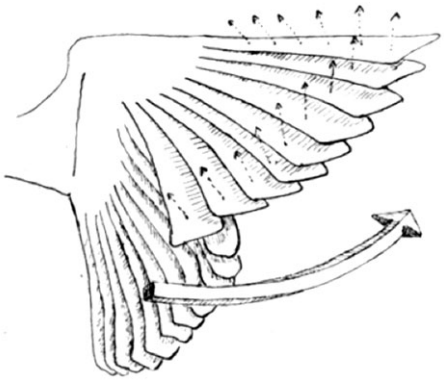

Fig. 9. — Schema zu Fig. 8., insbesondere zu 8 a. Man beachte das Hervortreten der innersten Handschwinge. Die kleinen Pfeile bezeichnen ungefähr die Richtung des auf jeder Handschwinge lastenden Druckes.

Es wurde gesagt, daß die Supination des Handfittichs beim Rüttelaufschlag passiv zustande komme. Der Vogel hat aber auch ein Mittel, den Grad dieser Supination zu bestimmen: die Beweglichkeit des Handgelenkes im Sinne der Supination ist nämlich in den verschieden

starken Beugestellungen verschieden. Wie das menschliche Kniegelenk in größter Streckstellung keine Rotationsbewegungen zuläßt, wohl aber in Mittelstellung und Beugestellung, so ist auch am Vogelflügel eine supinatorische Rotation der Hand in voller Streckstellung nicht möglich, bei leichter Bewegung des Handgelenkes aber ausführbar. Am Vogelflügel erklärt sich diese Erscheinung wohl nicht nur daraus, daß in Streckstellung die Bänder des Gelenkes so stark gespannt sind, daß sie die rotatorische Bewegung unmöglich machen, sondern auch aus der Wirkung des elastischen Bandes, das die Federschäfte am Grunde miteinander verbindet und sich bei Streckung des Handgelenkes spannt. Bei ganz durchgestrecktem Flügel bringt es alle Schwingen in eine Ebene, bei leichter Beugung erschlafft es und läßt die Handschwingen etwas aus der Ebene der Armschwingen bauchwärts heraustreten. Wer keinen frischen toten Vogel zur Hand hat und sich dieses Verhältnis einmal ansehen will, der beobachte einen flügeltrocknenden Kormoran. Da sieht man sehr gut, wie die Hand umso lockerer am Flügel hängt, je mehr das Handgelenk gebeugt ist, sich umso fester mit dem Armfittich verbindet, je mehr die Gelenke des Flügels durchgestreckt werden. Ich glaube, daß die starke Beugung des Handgelenkes beim Rüttelaufschlag hauptsächlich stattfindet, um dem Handfittich die Möglichkeit zu geben, eine genügende Supination auszuführen. Wir sehen nämlich auch, daß diese Beugung, genau wie es von der Supination zu fordern wäre, am stärksten ist, wenn der Vogel still steht, und mit dem In-Fahrt-Kommen des Vogels abnimmt.

Was mich zuerst über die Wirkung des Rüttelaufschlages nachdenken ließ, war, ganz ähnlich wie beim Gleitruderaufschlage, die an jedem langsam schlagenden Vogel leicht zu beobachtende Tatsache, daß das Tier sich keineswegs beeilt, nach dem Abschlage in die Ausgangsstellung dazu rasch wieder zurückzukehren. Bei einem rüttelnden Fischreiher hat man beim Aufschlag ganz und gar nicht den Eindruck des arbeitslosen Ausholens zu einer weiteren arbeitsleistenden Bewegung. Vor allem nicht, wenn der Vogel am Platz rüttelt. Obwohl der Vogel zum Aufschlage nahezu ebenso lang braucht, wie zum Abschlage, sieht man kein Absinken während des ersteren und kein Ansteigen während des letzteren. Wenn der Aufschlag den Vogel gar nicht unterstützen würde, ja, wenn er ihn auch nur wesentlich schwächer unterstützen würde als der Niederschlag, müßte man doch ein Bestreben sehen, die Dauer des Aufschlages zu beschränken, etwa wie ein Mensch, der ein weniger tragfähiges Bein hat, beim Gehen die Zeiten, die er auf diesem Bein ruht, durch verschnellertes Vorsetzen des gesunden Beines verkürzt.

Während man ein Auf- und Abschwingen des Vogelkörpers beim Rütteln an der Stelle nicht sehen kann, sieht man bei langsam schlagenden Formen, vor allem also bei Bussard, Graureiher und Seidenreiher, die alle zum Beobachten der Flugbewegungen günstige „Zeitlupenvögel" sind, ziemlich deutlich ein Nachvornerücken des Vogelkörpers beim Auf- oder besser Rückschlage, und umgekehrt ein Nachhintengehen des Körpers beim Niederschlag. Diese Bewegungen lassen sich gut dadurch erklären, daß der Flügel beim Auf- und Abschlag, trotz der starken Supination und Pronation, selbstverständlich außer der nach oben gerichteten auch noch eine kleinere Druckkomponente nach vorn und hinten erzeugt. Diese Beschleunigungen des Körpers in der Horizontalen sind recht gering und da sie sich gegenseitig aufheben, fallen sie bei schnellschlagenden Vögeln kaum auf. Wenn man die Sache aber von „Zeitlupenvögeln" her kennt, so kann man doch eine eigentümlich rüttelnde Vor-Rückwärtsbewegung des Vogelkörpers wahrnehmen. Ob der Jägerausdruck rütteln daher stammt?

Bezeichnend für den Rüttelflug ist also Folgendes: Der Luftdruck wirkt beim Niederschlag auf die Bauchseite, beim Aufschlage auf die Rückenseite des Flügels. Der Aufschlag ist daher aktiv. Die Flügelfläche wird beim Aufschlag so stark supiniert, beim Abschlag so stark proniert, daß die in die Richtung der Flügelschlagachse fallende, bei Auf- und Abschlag gleichgerichtete Komponente des auf den Flügel wirkenden Druckes viel größer ist, als die rechtwinkelig zu dieser Achse wirkenden Komponenten, die bei Auf- und Abschlag entgegengesetzt gerichtet sind und sich daher annähernd aufheben. Die durch den Flügelschlag erzeugte Kraft wirkt in einer Richtung, die mit der Achse, um die der Flügel schlägt, einen für die einzelne Vogelart stets gleichen, ziemlich spitzen Winkel einschließt. Fig. 10 zeigt schematisch an einem am Platz rüttelnden Hausrotschwanz diesen Winkel und zum Vergleich an einem Kolibri. Der Grund dafür, daß die erzeugte Kraft nicht genau gleichlaufend zur Schlagachse wirkt, dürfte darin zu suchen sein, daß die rückenwärts treibende Komponente des Abschlages größer ist, als die bauchwärts treibende des Aufschlages. Je besser ein Vogel zum Rütteln befähigt ist, desto mehr müßte sich nach unserer Erwartung die Wirkung des Aufschlages der des Abschlages nähern, desto größer die dorso-volare Symmetrie des Flügels werden, desto kleiner müßten die Unterschiede der Stärke der Ab- und Aufschlagmuskulatur werden, desto mehr müßte sich die Richtung des Rüttelvortriebes der Schlagachse nähern. A l l e d i e s e F o r d e r u n g e n w e r d e n n u n v o n d e n b e s t e n a l l e r R ü t t l e r, v o n d e n K o l i b r i s i n g e r a d e z u i d e a l e r W e i s e e r f ü l l t.

Da also der Winkel zwischen Schlagachse und Rüttelvortrieb mit dem Unterschiede zwischen der vortreibenden Wirkung des Aufschlages und des Abschlages kleiner oder größer wird, gibt er uns eine Möglichkeit, uns ein Bild von der verhältnismäßigen Kraft der Wirkung des Aufschlages zu machen. Besonders groß ist dieser Winkel, besonders schwach also der Vortrieb des Aufschlages, bei den Störchen, die ja denn auch recht schlecht rütteln. Der große Unterschied der Wirkung des Auf- und des Abschlages bringt es bei diesen Vögeln mit sich, daß bei schwachem Rütteln, wie die Jungstörche es als erste Flugübung betreiben, ohne wirklich die Absicht zu haben sich von der Unterlage zu lösen, der Fall eintreten kann, daß der Vogel sich beim Abschlag etwas hebt und beim nächsten Aufschlag wieder auf die Füße zu stehen kommt. Es ist ein unglücklicher Zufall, daß LILIENTHAL gerade dieses ganz untypische Rütteln der Jungstörche zu sehen bekommen hat. Wer weiß, wo die Flugtechnik heute halten würde, wenn dieser wahrhaft

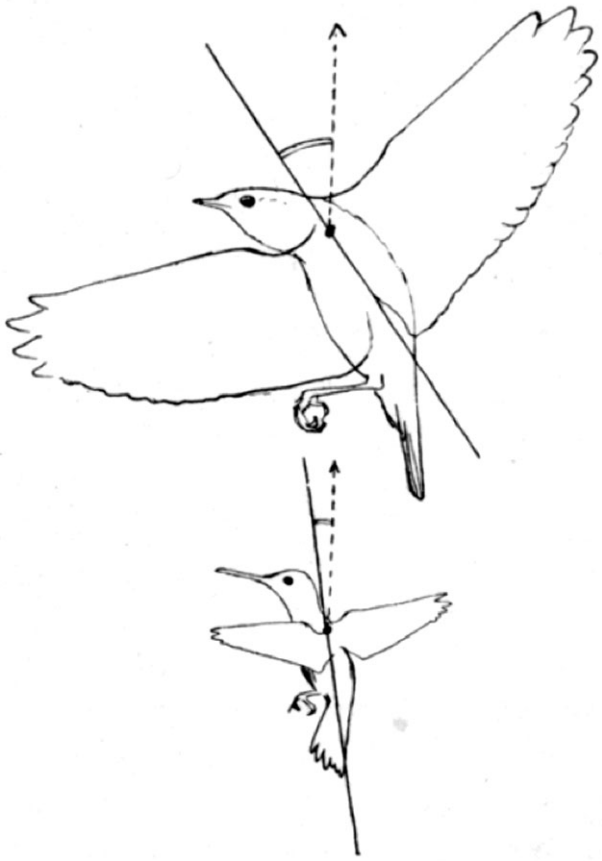

Fig. 10. — Am Platze rüttelnder Sperlingsvogel (oben), und ebensolcher Kolibri (unten). Der Winkel zwischen Flügelschlagachse und Richtung des Rüttelvortriebes wird umso geringer, je besser der Vogel rüttelt, je mehr die Wirkung des Aufschlages der des Abschlages sich nähert. Beim Kolibri fällt Schlagachse und Richtung des Rüttelvortriebes fast zusammen. Die Masse der Aufschlagmuskulatur ist in diesem Falle gleich der der Niederschlagmuskulatur. Der Kolibri nach Photographien von ZEDTWITZ.

große Mann statt der Störche eine besser rüttelnde Art, ich will einmal sagen Seidenreiher, gehalten hätte!

Von der Richtung, die der Rüttelvortrieb im Verhältnis zur Schlagachse hat, kann man sich bei manchen Wasservögeln ein sehr gutes Bild machen, die im Sitzen oder Schwimmen mit den Flügeln schlagen, um das Wasser von ihnen abzuschütteln oder den Flugfedern die richtige Lage zu geben, was HEINROTH als „sich flügeln" bezeichnet. Beim Sich-flügeln haben wir, da der Vogel dabei ja in Ruhe ist, die Bewegungen des Rüttelns vor uns und können oft sehr genau sehen, in welcher Richtung dieses oft sehr kräftige Flügelschlagen den Vogelkörper zu ziehen bestrebt ist. Im allgemeinen richtet der sich flügelnde Vogel den Rüttelvortrieb lotrecht nach oben, wie wir es auf Fig. 11b sehen, wo ein Stockerpel bei dieser Tätigkeit dargestellt ist. Stockenten heben sich dabei oft auf die Zehenspitzen, ja, manchmal schweben sie

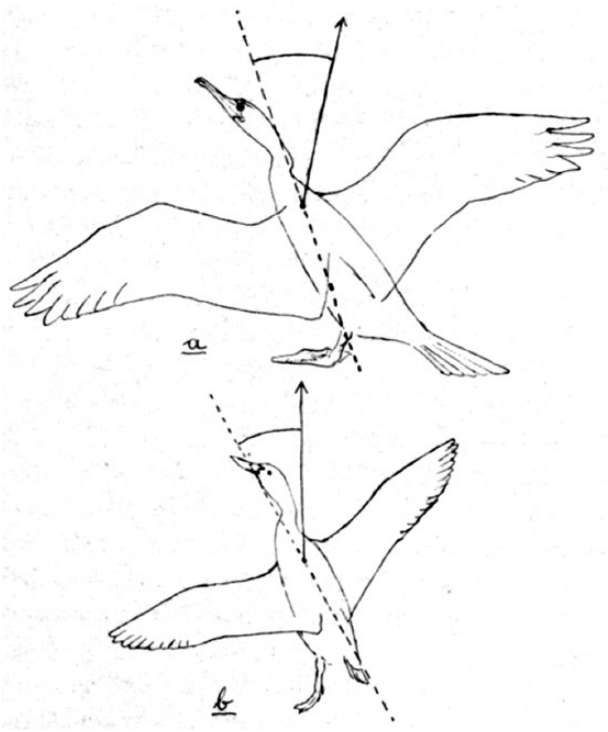

Fig. 11. — Sich flügelnder Kormoran (oben), ebensolche Stockente (unten). Der Pfeil bezeichnet die Richtung des Rüttelvortriebes, die gestrichelte Linie die Achse des Flügelschlages. Der kurzbeinige und langflügelige Kormoran kann die Achse des Flügelschlages im Sitzen nicht so weit nach vorne neigen, daß der Rüttelvortrieb lotrecht wird, weil er sonst mit den Spitzen am Boden anschlagen würde.

sekundenlang einige Zentimeter mit den Zehen vom Boden entfernt auf der Stelle. Der Kormoran kann auf der Erde stehend seinen Rüttelvortrieb nicht lotrecht nach oben richten, weil sonst beim Abschlag seine Flügelspitzen vorne mit dem Boden in unliebsame Berührung kämen. Er muß daher beim Sich-flügeln seinen Rüttelvortrieb etwas über die Lotrechte nach hinten neigen (Fig. 11b) und bewegt sich, wenn er sich im Wasser flügelt, merklich nach hinten. Noch schöner aber ist die rücktreibende Wirkung zu sehen, wenn der Vogel auf einer sehr glatten Unterlage, etwa auf nassen Steinfließen stehend, diese Flügelbewegung ausführt: dann rutscht er ein ganz beträchtliches Stück nach rückwärts.

Der Achse des Flügelschlages und damit dem Rüttelantrieb können vom Vogel die verschiedensten Richtungen erteilt werden, die geleistete Muskelarbeit kann sowohl in Höhengewinn, als auch in Beschleunigung, oder in beliebige Mischungen beider umgesetzt, oder aber auch zur Vernichtung von Energie, zum Bremsen herangezogen werden.

Der landläufige Ausdruck „Rütteln" bezeichnet ja eigentlich nur den Sonderfall, wo der Vogel seinem Rüttelantrieb die Größe und die umgekehrte Richtung seiner Schwerkraft gibt. Wenn ich nun diesen Begriff erweitere und jeden Flug mit der gleichen Mechanik, grob gesprochen jeden Flug mit aktivem Aufschlag so bezeichne, so geschieht dies nur mangels eines wirklich den Vorgang bezeichnenden Zeitwortes. Wenn es keine so arge Vergewaltigung der Muttersprache wäre, würde man den Nagel am besten auf den Kopf treffen, wenn man sagt, der Vogel „propellert". Da wird es verständlich erscheinen, wenn ich meine Vögel lieber „davonrütteln", „In-die-Höhe-rütteln" oder „bremsrütteln" lasse.

DEMOLL bezeichnet ziemlich genau das, was ich unter Rütteln verstehe, als Hubflug. Es ist dies gewiß eine sehr gute Bezeichnung und ich würde mich der Nomenklatur DEMOLL's ohne weiteres anschließen, wenn nicht BÖKER diesen Ausdruck in gänzlich anderem Sinne gebraucht hätte. Ein Vorteil des Ausdruckes Rütteln ist für mich auch der Umstand, daß es ein kurzes Zeitwort ist.

Die meisten Vögel sind zum Rütteln befähigt. Die weit überwiegende Mehrzahl kann dem Rüttelantrieb eine Stärke geben, die die der Schwerkraft so wesentlich übertrifft, daß die Vögel bei schräg nach vorne und oben gerichtetem Rüttelantrieb sich sowohl durch dessen lotrechte Komponente vom Boden heben, als auch durch seine wagerechte Komponente ihre Masse bis auf die kleinste Gleitrudergeschwindigkeit beschleunigen können. Es gibt Vögel mit niedriger Flächenbelastung

und daher niedriger kleinster Gleitgeschwindigkeit, die man auch beim Abflug kaum rütteln sieht Bei einem Bussard genügt fast der Absprung und der erste Niederschlag, um dem Vogel die zum Gleitrudern nötige Geschwindigkeit zu erteilen, worauf ich noch bei der Besprechung des Abfliegens näher zurückkommen werde. Umgekehrt gibt es Vögel, deren Rüttelkraft zu gering ist, um sie gleichzeitig vom Boden zu heben und auf Gleitrudergeschwindigkeit zu bringen. Bei ihnen müssen dann beim Abfliegen die Füße stark mithelfen. Solche Vögel gibt es nur sehr wenige. Wirklich notwendig scheint das Anlaufnehmen mit den Füßen nur bei Albatrossen, gewissen Schwänen und manchen Tauchvögeln mit sehr kleinen Flügeln zu sein. Sehr viele Großvögel, die beim Abflug vom flachen Boden bei stiller Luft erst einige Schritte oder Sprünge machen, tun das nur der Arbeitersparnis halber und können sehr wohl auch vom Platz weg emporrütteln, wenn starker Schreckreiz oder die durch räumliche Verhältnisse des Abflugortes gegebene Notwendigkeit ihnen die psychische Möglichkeit gibt sich zu einer so großen Kraftleistung zu entschließen.

Wenn auch fast alle Vögel ihren Körper durch Rütteln in die Luft zu erheben und eine Zeit lang in ihr zu erhalten vermögen, so bestehen zwischen den einzelnen Formen in Bezug auf diese Fähigkeit alle nur denkbaren Unterschiede. Da ist erstens die Dauer verschieden, während der ein Vogel zu rütteln imstande ist, und zweitens die Kraft des Rüttelvortriebes während dieser Zeit, und schließlich bestehen große Verschiedenheiten in der Abstufbarkeit dieser Kraft. Man kann sagen, daß es zwei Anpassungsgipfel des Rüttelfliegens gibt, einerseits den Gipfel der Anpassung an andauerndes und feinst abstufbares In-der-Luft-Stehen, andererseits den der Anpassung an eine möglichst große, wenn auch zeitlich sehr beschränkte Kraft des Rüttelvortriebes.

Jeder kennt den gewaltigen, aber explosionsartig rasch verpuffenden Rüttelvorstoß des auffliegenden Fasans, der zu dem überaus treffenden englischen Jägerausdruck „roqueting pheasant“ geführt hat. Richtig zu schätzen weiß ihn aber nur der, der, wie ich einmal, einen Fasan an den Füßen trug und dem der Vogel, ohne die Füße zum Abstoßen benutzen zu können, nur durch einen plötzlichen Rüttelstoß seine Läufe aus der Hand riß und ihm dabei die nadelscharfen Sporen über den Handteller zog! Dieses nur raschester Beschleunigung dienende Rütteln vieler Hühner und mancher anderer Vögel hat sicher einen ähnlichen biologischen Wert, wie der Sprung der Heuschrecke, d. h. es ist das bezeichnende plötzliche Losfahren des schutzfärbigen Tieres das sich solange drückt und auf Nichtgesehenwerden „rechnet”, bis der

Feind in allernächste Nähe gekommen ist. In diesem Losfahren übertreffen nun manche Hühner, Zwergtrappen und manche andere, alle übrigen Vögel ihrer Größenordnung, alle „guten" und „besten" Flieger. Keinem, der je einen solchen „König der Lüfte" vom flachen Boden aufsteigen sah, ist je der Vergleich mit einer Rakete in den Sinn gekommen! Wie überall in biologischen Dingen, so sollte man sich ganz besonders bei der Beurteilung des Vogelfluges v o r W e r t u r t e i l e n h ü t e n . Der Bau der Flugwerkzeuge vieler Hühnervögel hat gewisse Nachteile in Kauf nehmen müssen, um diese Gipfelleistung im Davonrütteln zu erzielen, das eben für diese Vögel biologisch am wichtigsten war, und diese Nachteile bedingen den im übrigen „schlechten" Flug der Tiere. Meiner Meinung nach ist der Flug der Hühner alles andere als „primitiv".

Im Gegensatz zu diesen nur zwecks raschester Beschleunigung rüttelnden Formen können die meisten Vögel, die über einen genügend starken Rüttelvortrieb verfügen, diesen so fein abstufen, daß sie am Platze in der Luft stehnbleiben können, wenn sie ihn lotrecht nach oben richten. Das können nun sehr viele Vögel, eine viel größere Zahl von ihnen, als meist angenommen wird, nur kommt es selten zur Beobachtung vor allem im Freien, im natürlichen Lebensraum der Tiere. Manchmal ist geradezu verwunderlich, daß ein Tier eine so ausgesprochene Fähigkeit überhaupt hat, wenn es so überhaus selten von ihr Gebrauch macht. So war ich erstaunt, als ein zahmer Gimpel, der einen kleinen schwarzen Fleck von einer weißen Wand wegpicken wollte, zu diesem Zweck so präzise wie ein Kolibri vor dem Fleck in der Luft stehen blieb. Genausogut können das gegebenen Falles die meisten Kleinvögel. Bei Großvögeln ist meist die Zeitpause, während der sie sich rüttelnd am Platze halten können, sehr beschränkt und zwar ganz sicher durch die eintretende Ermüdung der Muskulatur, Worauf das beruht, ist schwer zu sagen, vielleicht darauf, daß die Kraft eines Muskels wie sein Querschnitt sich verhält, also mit zunehmender Größe des Tieres wie die Fläche wächst, während das Gewicht wie der Würfel zunimmt. Deshalb erscheinen ja überhaupt größere Tiere weniger muskelkräftig als kleine.

Beim Rütteln mag aber noch der Umstand mitsprechen, daß der Energieverlust beim Schwingen der Masse des Flügels wiederum wie der Würfel wächst, während die Wirkung des Flügelschlages von seiner Fläche abhängt und nur mit dem Quadrat der Längenmaße zunimmt.

Es gilt ziemlich allgemein die Anschauung, daß der Vogel beim Rüttelaufschlag fällt und daß darum der Rüttelflug umso weniger

Energieverluste zu verzeichnen habe, je schneller die Flügelschläge aufeinanderfolgen, weil da die Fallhöhe zwischen zwei arbeitsleistenden Abschlägen am geringsten sei. Daß ich an ein Fallen während des Rüttelaufschlages beim Am-Platz-Rütteln überhaupt nicht glaube, muß aus dem oben Gesagten hervorgehen. Die oben erwähnten Gründe, warum ein kleinerer Vogel verhältnismäßig muskelkräftiger ist, bringen es mit sich, daß ein gewisses Parallelgehen von Rüttelfähigkeit und Schlagfrequenz zu verzeichnen ist. Es schlagen ja aber kleinere Vögel immer schneller als große, auch dann, wenn sie kaum oder gar nicht rütteln können. Wenn man Vögel gleicher Größe miteinander vergleicht, so kann m e i s t e n s d e r j e n i g e m i t d e r h ö h e r e n S c h l a g f r e q u e n z s c h l e c h t e r r ü t t e l n. Der langsamer schlagende zweier gleich schwerer Vögel hat die niedrigere Flächenbelastung, wenn er nicht gerade sehr viel längere und schmälere Flügel als der andere hat. Wenn wir aber zwei möglichst ähnliche Vogel verschiedener Schlagzahl miteinander vergleichen, so kann der mit der geringeren Flächenbelastung besser rütteln und das ist fast stets der langsamer schlagende; so rüttelt der niedriger flächenbelastete Fischreiher weit besser, als der Nachtreiher, obwohl dieser doch um die Hälfte kleiner ist. Der ebenfalls sehr langsam schlagende Seidenreiher ist geradezu ein Rüttelkünstler der rüttelnd zugeworfene Brocken in der Luft zu fangen imstande ist und sie auch im Rütteln verzehrt.

Daß aber im Gegensatz zur Schlagfrequenz die absolute Körpergröße wirklich ein unabhängiger Faktor ist, der die Rüttelfähigkeit sehr wesentlich herabsetzt, steht außer jedem Zweifel. Wir haben auch gesehen, daß mit steigender Größe die Bedingungen des Gleitens und Gleitruderns für den Vogel günstiger werden, was seinerseits dazu beiträgt, die biologische Wichtigkeit, die der Rüttelflug für den Vogel hat, herabzusetzen. Daß die Unfähigkeit zum Gleiten und zum Gleitrudern bei den kleinsten Vögeln und die Unfähigkeit zu längerem Rütteln bei den größten Vögeln im Uebrigen von einander unabhängige Gründe haben, wird dadurch wahrscheinlich, daß wir bei den dazwischenliegenden Größenordnungen alle nur möglichen Uebergänge finden. Die Tatsache, daß ein Zunehmen der Körpergröße den Rüttelflug erschwert, sieht man am besten, wenn man das Rütteln von Vögeln nahverwandter Formen vergleicht, die sich außer durch verschiedene Größe möglichst wenig unterscheiden, wie zum Beispiel Dohle, Krähe und Kolkrabe. Wenn wir als Maß der Rüttelkraft und Ausdauer die Höhe gelten lassen, die jeder dieser drei Vögel in stiller Luft in einem einzigen Rütteln zu erschwingen vermag, und wenn wir diese Höhe in Körperlängen der

entsprechenden Vogelart ausdrücken, so werden sich die Werte ziemlich genau umgekehrt wie ihre Gewichte verhalten.

Nun wollen wir betrachten, ob es möglich ist, an der Form der Flugwerkzeuge von verschiedenen Vogelformen, die alle sicherer Beobachtung nach gute Rüttler sind, übereinstimmende Eigenschaften zu erkennen, und ob diese Eigenschaften mit denen übereinstimmen, die wir nach meiner oben auseinandergesetzten Ansicht über die Mechanik des Rüttelns von den Flügeln solcher Vögel voraussetzen müssen. Da zeigt sich nun, daß diejenigen Formen, die das Rütteln am Platze besonders ausgebildet haben, untereinander recht ähnliche Flügelformen haben, bei denen wir dieselben Eigenschaften, die eben die Voraussetzung guten Rüttelns sind, verschieden stark betont finden, daß aber die Flügel der Beschleunigungsrüttler mit denen der Platzrüttler so gut wie keine Aehnlichkeit haben. Als einziges gemeinsames Merkmal könnte man den Umstand herausheben, daß bei beiden Anpassungsrichtungen am Handfittich besondere, den Rüttelvortrieb verstärkende Einrichtungen gefunden werden. Diese Einrichtungen sind aber bei jeder der beiden Richtungen andere, wie ich nun ausführen will.

Wir haben eben gehört, warum der Energieverlust beim Schlagen großer Flügel im Verhältnis zum erreichten Auftrieb größer ist als bei dem von kleineren. Von Flügeln ungefähr gleicher Größe und Flächenform und gleichen Gewichtes vergeudet naturgemäß derjenige am wenigsten Arbeit, dessen Schwerpunkt der Achse des Flügelschlages am nächsten liegt.

Die Annäherung des Flügelschwerpunktes an die Achse, um die der Flügel schlägt, wird nun, wie ganz allgemein bei schnellbewegten Gliedmaßen von Wirbeltieren, dadurch erreicht, daß die Muskelmassen soweit wie möglich körperwärts zusammengeschoben werden und entweder nur mit langen Sehnen weiter nach distal reichen, oder aber einen langen Knochen bewegen, an dem sie sehr weit proximal ansetzen, sodaß der Knochen als Geschwindigkeitshebel wirkt. Im gleichen Sinne wirkt jede Vergrößerung der Handschwingen auf Kosten der Länge aller Skelettabschnitte für die Rüttelfähigkeit günstig. Beim Rütteln ist die Zahl der Flügelschläge, die ein Vogel in der Zeiteinheit macht, stets ganz wesentlich größer als diejenige, die bei dem gleichen Tiere beim Gleitrudern zu beobachten ist, und daher drückt sich die durch Proximal-Verschiebung des Flügelschwerpunktes erreichte Energieersparnis in der Rüttelfähigkeit besonders deutlich aus. Sie ist aber selbstverständlich für Ruderfliegen mit sehr rasch aufeinanderfolgenden Schlägen ebenso ein Erfordernis, wie für gute Rüttelfähigkeit, und so finden wir oft bei

schnellschlagenden Ruderfliegern, die so gut wie nicht rütteln können, durchaus ähnliche Verhältniszahlen der Längen der einzelnen Flügelabschnitte wie bei Rüttelvögeln. Wenn wir also bei einer Vogelart einen solchen „Schnellflügel", wie PRECHTL und ihm folgend STRESEMANN diesen Flügeltypus äußerst bezeichnend nennen, vorfinden, so wissen wir zunächst nur, daß diese Form ausdauernd und oft in der Zeiteinheit mit den Flügeln schlägt, ohne aber sagen zu können, ob das Tier dabei gut rütteln kann oder nicht. Der Schnellflügel ist eben nur eine Voraussetzung und nicht der alleinige Grund guter Rüttelfähigkeit. Ausgesprochene Schnellflügel finden wir bei Falken, manchen Sittichen, Seglern, Kolibris und Schwalben. Unter den „Makrochires" allein, bei denen schon der Name die sehr ähnlichen Flügelproportionen ausdrückt, finden wir einerseits die besten Rüttler, die wir überhaupt kennen, und anderseits Vögel, die wenig, in Anbetracht ihrer geringen Größe sogar auffallend wenig rütteln können. An den Flügelproportionen des Kolibris und des Seglers hat man nicht den geringsten Anhaltspunkt, der auf diese große Verschiedenheit im Fluge schließen ließe. Bei Untersuchung der Verhältnisse der Muskeln zeigt sich, daß beim Kolibri sich die Auf- und die Niederschlagsmuskulatur annähernd die Wage halten, was vollkommen zu meiner weiter oben ausgesprochenen Ansicht über die Wirkung des Aufschlages beim Am-Platze-Rütteln stimmt: Wenn der Aufschlag nahezu dieselbe Arbeitsleistung vollbringt, wie der Niederschlag, so ist ja zu erwarten, daß die Muskeln, die zu beiden Arbeitstakten gehören, annähernd gleich stark sind, was BURI 1900 untersucht hat. Zum Vergleiche habe ich den Mauersegler untersucht und gefunden, daß bei ihm der wichtigste Aufschlagmuskel, der *Musculus supracoracoideus,* zwar ähnliche Ursprungsverhältnisse zeigt, wie nach BURI bei Kolibris, d. h. von der ganzen Länge der *Crista sterni* entspringt, an Masse aber nicht entfernt dem *M. pectoralis* gleichkommt. Wenn wir bei den Seglervögeln die großen Verschiedenheiten ihres Fluges nicht aus den Proportionen der einzelnen Flügelabschnitte zu erschließen vermögen, so geben uns doch diese Unterschiede in der Muskelausbildung Anhaltspunkte, die uns diese Verschiedenheiten verstehen lassen. Bei den Falken aber finden wir Formen mit sehr guter und solche mit sehr geringer Rüttelfähigkeit, ohne daß zwischen ihnen ein in die Augen springender Unterschied in Bezug auf die Ausbildung der Aufschlagmuskulatur vorhanden ist. Es wäre eine dankenswerte Aufgabe, an möglichst vielen Formen den *Musculus pectoralis* und *supraeoracoideus* zu wägen und die Verhältniszahl mit der Rüttelfähigkeit der Vögel zu vergleichen.

Außer den besprochenen Eigenschaften des Skelettes und der Muskulatur sind aber auch solche der Flugfedern für das Rütteln wichtig und für die Flügel gut rüttelnder Vögel bezeichnend. Aus Fig. 12 ist zu ersehen, daß die Richtungen, in denen beim Aufschlag der Luftdruck auf die einzelnen Federn wirkt, untereinander verschieden wären, wenn die Federn in der gleichen Ebene stehen würden. Auf die weiter körperwärts stehenden Federn würde ein Druck wirken, der mehr nach außen als in der Richtung der Schlagachse nach vorn gehen würde. Daher würde sich die Wirkung der körpernahen Federn der beiden Seiten größtenteils aufheben. Es wird aber dadurch, daß die körperwärts gelegenen Handschwingen aus der Ebene des Handfittichs, wie Fig. 8 zeigt, bauchwärts herausgedrückt werden, bewirkt,

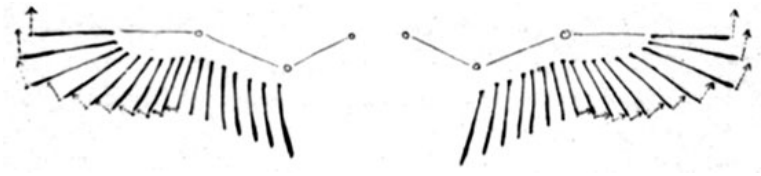

Fig. 12. — Schema der Richtungen, in denen beim Rüttelaufschlag der Druck auf die einzelnen Handschwingen wirken würde, wenn die inneren Handschwingen nicht aus der Ebene des Flügels heraustreten würden.

daß die Fläche (nicht der Kiel!) dieser Federn mit der Achse des Flügelschlages denselben Winkel einschließt, wie die der äußersten Handschwingen, deren Kiel fast rechtwinkelig auf dieser Achse steht. Während die äußere, rechtwinkelig zur Schlagachse stehende Feder um ihren Kiel supiniert wird, der seinerseits in seiner Lage zum Flügelskelett verharrt, muß die innerste, um in eine parallele Ebene zu kommen, als Ganzes nach ventral ausschlagen, ohne stark um ihren Kiel gedreht zu werden. Mit anderen Worten, die Supination bedeutet für die in der Ebene des Flügelschlages liegende Feder eine Drehung um ihre Längsachse, für eine rechtwinkelig dazu stehende Feder eine Drehung um eine Achse, die rechtwinkelig zum Federkiel steht. Je stumpfer der Winkel, den eine Schwinge mit der Ebene des Flügelschlages einschließt, desto mehr tritt beim Rüttelaufschlag die Supination um den Kiel gegen das ventrale Heraustreten samt dem Kiel zurück. Das führt dazu, daß die Kiele sämtlicher Handschwingen auf einer Schraubenlinie liegen, die Flächen der Federn eine Art Wendeltreppe bilden, was auf dem Seidenreiherbild prächtig zu sehen ist.

Eine beim Rütteln wirksame Schwungfeder muß also entweder zur Schlagebene annähernd parallel sein, oder aber als Ganzes ventralwärts

aus der Ebene der Hand heraustreten können. Da die Armschwingen der meisten Vögel nun keine dieser beiden Bedingungen erfüllen, ist zu erwarten, daß sie bei reinem Rüttelflug so gut wie vollkommen unwirksam sind, was denn auch tatsächlich der Fall ist. Tauben ohne Armschwingen zeigen im geschlossenen Raum, wo sie nur rütteln, kaum eine Beeinträchtigung des Fliegens; da sie aber in freier Luft auch gleitrudern können, sind sie kein so schönes Beispiel für das eben Gesagte wie ein Schwarzstorch, den ich im Sommer 1932 zu beobachten Gelegenheit hatte. Diesem Vogel waren infolge einer unnormalen Mauser fast sämtliche Armschwingen zugleich ausgefallen, während sämtliche Handschwingen noch standen. Der Storch konnte nun nicht „fliegen", das heißt er konnte nicht vom Rütteln zum Gleitrudern übergehen, wohl aber konnte er ebensogut wie sein normal mauserndes Geschwister auf das Dach des Flugkäfigs, auf dem die beiden zu nächtigen pflegten, hinaufrütteln. Die Fähigkeit zum steilen Emporrütteln im Gegensatz zu der Unfähigkeit wagrecht weiterzufliegen wirkte geradezu erstaunlich.

Manche Vögel, und zwar meist solche mit langen Unterarmen, also vielen Armschwingen, zeigen beim Rütteln eine ganz eigentümliche Flügelhaltung, die vielleicht darauf abzielt, die Armschwingen beim Aufschlag doch etwas nutzbar zu machen. Sie heben nämlich die Unterarme beim Aufschlag fast lotrecht nach oben, halten daher das Ellenbogengelenk fast rechtwinkelig gebeugt. Man könnte sich denken, daß so die Armschwingen der Ebene des Flügelschlages genähert und dadurch wirksam würden. Diese Stellung zeigt auch der Pelikan auf Fig. 8, noch ausgesprochener sieht man sie beim Rütteln der Seeschwalben. Bei ihnen bleibt die rechtwinkelige Beugung des Ellenbogens auch beim Abschlag erhalten, wodurch die beim Rüttelabschlag stattfindende Pronierung im Schultergelenk in ganz eigentümlicher Weise betont zum Ausdruck kommt. Die Kolibris haben nur ganz wenige Armschwingen, trotzdem hat aber anscheinend ihre Rüttelanpassung nicht auf die Benützung dieser Federn verzichtet. Bei ihnen ist nämlich der Flügel in der eben beschriebenen Rüttelstellung sozusagen erstarrt: selbst bei größtmöglicher Breitung des Flügels streckt sich das Ellenbogengelenk und das Handgelenk nicht über den rechten Winkel hinaus. Daher stehen auch die innersten Armschwingen ziemlich genau in der Verlängerung des Oberarmknochens und schließen mit der ersten Handschwinge einen sehr spitzen Winkel ein, während der entsprechende Winkel beim Segler über 90 Grad beträgt. Die Kolibris haben also Armschwingen, die wie die äußeren Handschwingen anderer Vögel

wirken, was zu ihren Gipfelleistungen im Rütteln sehr im Einklang steht Am Seglerflügel seinerseits können wir nun auch eine Eigenheit der Schwungfedern wahrnehmen, die wohl auch mit ein Grund ist, warum der Segler nicht wenigstens so gut wie eine Schwalbe oder ein Wellensittich rüttelt: es haftet nämlich die Innenfahne jeder Feder zähe an der Außenfahne der nächst inneren. Dieser Zusammenhalt ist so fest, daß bei weitem Ausbreiten des Flügels durch ihn die äußeren Handschwingen nach innen und die inneren nach außen verbogen werden. In Fig. 13 ist ein weit ausgebreiteter Flügel dargestellt,

Fig. 13. — Weit ausgebreiteter Flügel von *Micropus apus.* Man beachte die Biegung der äußeren Handschwingen nach innen und die der inneren nach außen, die durch das Aneinanderhaften der Federn bewirkt wird. Punktiert die Stellung, die die Handschwingenspitzen einnehmen, wenn man ihren Zusammenhalt löst.

und mit punktierten Linien die Spitzen der Handschwingen an den Orten eingezeichnet, an denen sie bei gleicher Flügelbreitung stehen, wenn man ihren Zusammenhang mechanisch gelöst hat. Man kann kaum annehmen, daß ein Aneinanderhaften der Federn, das fest genug ist, um die steifen Seglerschwingen so stark zu biegen, bei jedem Aufschlag der Flügel gelöst werde, und als Ganzes läßt sich wohl der Flügel nicht so weit supinieren, wie es beim Aufschlage zu einer guten Rüttelfähigkeit notwendig wäre. Der Mauersegler hat denn auch beim Abflug vom Boden eine ganz merkwürdige Aehnlichkeit mit der „gemeinen" Fledermaus, *Myotis murinus,* deren Handfittich eben auch eine geschlossene Fläche darstellt. Diese Aehnlichkeit war mir zu einer Zeit aufgefallen, als ich keine Ahnung von der oben beschriebenen

Besonderheit der Handschwingen des Seglers hatte, also sicher nicht voreingenommen war.

Wenn man bei den Seglervögeln den Flug des Vogels „an den Federn" — und an der Muskulatur — so einigermaßen erkennen oder doch wenigstens erklären kann, weiß man bei vielen Formen überhaupt nicht warum die eine gut und die andere gar nicht rütteln kann. So gibt es unter den Regenpfeifervögeln einige, wie die Regenpfeifer im engsten Sinne, die fast unfähig zum Rütteln sind, und andere, wie die Uferläufer, die so gut wie irgend ein kleiner Sperlingsvogel rütteln können. Die beiden Gruppen haben untereinander sehr ähnliche Schnellflügel, die keinerlei Grund für diese große Verschiedenheit erkennen lassen.

Es sind eben die Bewegungskoordinationen im zentralen Nervensystem ebenso bezeichnend für die einzelnen Vogelarten, wie die Längenverhältnisse der Flügelknochen, für die Art des Fluges aber wohl noch ausschlaggebender als diese.

Wenn wir nun die wichtigsten Anpassungsvorgänge herausschälen wollen, die zu einer sehr ausgeprägten Fähigkeit zum Am-Platze-Rütteln führen, Vorgänge, deren Vollendungsgrad tatsächlich zur Rüttelfähigkeit des einzelnen Vogels in geradem Verhältnisse steht, so müssen wir vor allem deren drei anführen.

Erstens als Anpassung an möglichst geringe Energievergeudung die Ausbildung eines Schnellflügels, d. h. die Verlagerung aller schweren Bestandteile so weit wie möglich nach der Schlagachse zu.

Zweitens eine sehr kräftige Muskulatur, bei der die Aufschlagmuskel den Niederschlagmuskeln an Kraft nahe- oder gleichkommen. Da die Kraft aller Muskeln im Verhältnis zum Gewicht beim Kleinerwerden des Vogels ceteris paribus größer wird, wirkt jedes Abnehmen der absoluten Größe im Sinne einer Vermehrung der Rüttelfähigkeit.

Drittens scheint es für das Rütteln am Platze besonders günstig zu sein, wenn möglichst viele Schwungfedern parallel zur Längsachse der Hand und der Ebene des Flügelschlages, also rechtwinklig zu der Achse, um die der Flügel schlägt, stehen, wenn der Vogel also sozusagen „lauter erste Handschwingen" hat.

Diese parallel zur Hand stehenden Schwungfedern scheinen für die Abstufbarkeit, für die feine Dosierung des Rüttelvortriebes wichtig zu sein. Warum eine Feder, deren Fläche im Verhältnis zur Hand supiniert wird, wenn sie um ihren Kiel verwunden wird, dafür günstiger sein soll, als eine solche, deren Supination durch Ventralverbiegung zustandekommt, ist nicht klar. Wir müssen es als eine Tatsache hinnehmen, daß die Vögel, die keine derartige Ausbildung des Handfittichs besitzen,

auch bei ganz gewaltiger Kraft des Rüttelvortriebes meist nicht am Platze zu stehen vermögen, auch wenn man sie in Lagen bringt, wo sie es „gern möchten". Sie behelfen sich dann mit einem sonderbar stoßweisen Rütteln, bei dem sie am Platze hüpfend steigen und sinken. Ihr Rüttelvortrieb kann also nicht auf eine Größe gedrosselt werden, die der der Erdschwere entspricht.

Wie verhält sich nun der Flügel dieser „Beschleunigungsrüttler" zu den eben beschriebenen Anpassungsvorgängen an Flugwerkzeugen der Platzrüttler? An den Verhältniszahlen der Längen der einzelnen Flügelabschnitte ist nicht die Spur einer Annäherung an die Proportionen eines Schnellflügels zu erkennen. Im Gegenteil, gerade bei den Beschleunigungsrüttlern, die über den allerstärksten Vortrieb verfügen, finden wir das genaue Gegenteil dieser Proportionen, da der Humerus länger als der Unterarm, dieser länger als die Hand ist. („Flatterflieger" BÖKER's). Was aber den Flug der Beschleunigungsrüttler so ganz anders macht als den anderer Vögel mit gleichen Längenverhältnissen, ist die Ausbildung der Muskulatur und der Flugfedern. Die Besonderheit der Muskulatur liegt in ihrer verhältnismäßig ungeheuren Kraft. Ohne Messungen angestellt zu haben, wage ich die Behauptung, daß manche Hühner, vor allem manche Phasianiden, vielleicht auch Zwergtrappe und ähnliche Formen, im Verhältnis zur Flügelfläche den größten Querschnitt der sie bewegenden Muskeln haben. Die Aufschlagmuskel sind zwar kräftig, aber keineswegs denen des Abschlages an Masse gleich. Daß sie das nicht sind, ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Beschleunigungsrüttler bei dem raschen Davonfliegen, das für sie das biologisch Wichtigste ist, nicht lotrecht nach oben rütteln, worauf wir noch bei Besprechung des Abfluges zurückkommen werden. Sie richten vielmehr ihren Rüttelvortrieb ziemlich stark schräg nach vorne, und dabei erfordert natürlich der Aufschlag weniger Kraft, als der Niederschlag.

In Fig. 14 zeige ich einige Flügelumrisse von Beschleunigungsrüttlern. Die Uebereinstimmung in der Flügelform bei diesen so ganz verschiedenen Gruppen entstammenden Vögeln ist wohl recht augenfällig.

Was aber dem Flügel der Beschleunigungsrüttler, auch der weniger hoch spezialisierten unter ihnen, schon auf den ersten Anblick ein bezeichnendes Gepräge aufdrückt, ist die Ausbildung der Handschwingen. Es ist der ganze Handfittich, oft bis an die Flügeldeckfedern heran, in Vortriebfedern zerlegt, und diese Vortriebfedern haben ganz eigenartige Krümmungen: sie sind sowohl nach der Fläche nach unten gekrümmt, als auch nach dem Rande nach hinten. Die Krümmung nach unten,

die eine muldenförmige Wölbung des ganzen Handfittichs bedingt, finden wir auch bei anderen höher flächenbelasteten Vögeln öfters. Es ist in ihr wohl hauptsächlich eine Vorkehrung gegen das Durchgebogenwerden nach oben zu sehen, denn sie verschwindet ja fast völlig, wenn die Flügel belastet sind. Bei Aufnahmen von aufschlagenden Vögeln kann man aus dem Vorhandensein oder Fehlen dieser Krümmung oft entnehmen, ob der Vogel zur Zeit der Aufnahme noch rüttelte oder schon im Gleitrudern war. (Von 10 Photographien fliegender Vögel stellen 9 a u f f l i e g e n d e Vögel dar.)

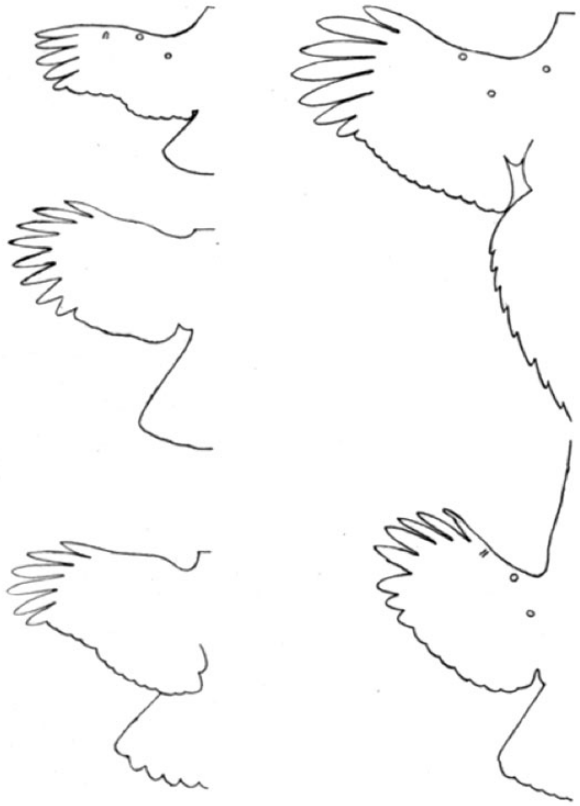

Fig. 14. — Flügelumrisse von „Beschleunigungsrüttlern"- Linke Reihe von oben nach unten: *Perdix, Garrulus, Accipiter*. Rechte Reihe: *Phasianus, Rhamphastus.* Etwa $^{1}/_{5}$ nat. Gr.

Die eigentümliche Randkrümmung der Handschwingen der Beschleunigungsrüttler und die gleichzeitige starke Zerteilung des Fittichs in Vortriebfedern möchte ich anders erklären, und zwar im Sinne der passiven Supination beim Aufschlag und e i n e r n u r d i e s e n r a n d g e k r ü m m t e n V o r t r i e b f e d e r n z u k o m m e n d e n , ü b e r d i e E b e n e d e s a l s G a n z e s p r o n i e r t e n H a n d f i t t i c h s

h i n a u s g e h e n d e n p a s s i v e n P r o n a t i o n b e i m R ü t t e l a b s c h l a g e . Die Randkrümmung dieser Federn bringt es nämlich mit sich, daß ihr Druckmittelpunkt um ein Vielfaches weiter von der Achse der am Skelett befestigten Spule entfernt liegt, als bei einer geradrandigen Feder. (Fig. 15.) Daher ist das die Feder torquierende Drehmoment ebenfalls um ein Vielfaches größer, mit dem der Luftdruck an dem Druckmittelpunkt der Feder angreift und sie beim Aufschlag im Sinne der Supination, beim Abschlag im Sinne der Pronation verwindet. Eine solche pronatorische Verwindung kann natürlich nur am schmalen Teilstück von Vortriebfedern stattfinden, da bei allen anderen Schwungfedern die Innenfahne der einen an der Außenfahne der nächsten anschlägt, was

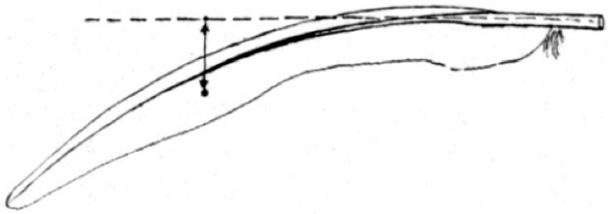

Fig. 15. —Handschwinge von *Phasianus,* schematisch. Der Doppelpfeil bezeichnet den Abstand des Druckmittelpunktes der Feder von der Achse ihrer Spule. Die Größe dieses Abstandes ist für den Grad der Torsion der Feder bestimmend.

eine weitere Pronation verhindert, sodaß dann der Flügel nur als ganzes proniert werden kann. Die starke Verwindung bringt es mit sich, daß auch bei solchen Handschwingen, die mit ihrer größten Länge in ziemlich stumpfem Winkel zum Handskelett stehen, der Luftdruck mit seiner größten Komponente in die Richtung des Rüttelvortriebes fällt, ohne daß die Federn, wie proximale Handschwingen es beim Rüttelaufschlage sonst tun, mit dem Kiel vom Handskelett abgebogen werden. Wegen der starken Torsion wirken diese krummen Vortriebfedern trotz des stumpferen Winkels, den ihre größte Länge mit der Hand einschließt, in derselben Richtung, in der gerade Handschwingen drücken würden, deren Kiel in demselben Winkel wie der ihre dem Handskelett aufsitzt. Der Druckmittelpunkt solcher gerader Federn würde aber weiter draußen, von der Achse des Flügelschlages entfernter, liegen. Ich glaube nun, daß gerade die geringe Entfernung von der Achse, in der diese stark pronier- und supinierbaren Flächen angebracht sind, für die Stärke des Rüttelvortriebes wichtig ist.

Diese Annäherung der Handschwingen an die Schlagachse, sowie überhaupt die geringe Flügellänge der Beschleunigungsrüttler, möchte ich vom Gesichtspunkte des Uebersetzungsverhältnisses der

Triebkraft erklären: Aus denselben Gründen, aus denen man einen Motor niedriger übersetzen muß, wenn er rasche Beschleunigung eines Fahrzeuges bewirken soll, als wenn Höchstgeschwindigkeiten erreicht werden sollen, kann ein Muskel unter Umständen eine raschere Beschleunigung bewirken, wenn er einen kürzeren Lastarm zu bewegen hat. Genau wie bei dem zwecks starken „Anzugmomentes" niedrig übersetzten Motor ist auch bei einem solchen Muskel die Beschleunigung, die er der von ihm bewegten Masse zu erteilen vermag, durch seinen „inneren Widerstand" beschränkt. Das heißt, die Beschleunigung kann nicht über die Geschwindigkeit hinausgehen, mit der die Kraftquelle, sei es Motor oder Muskel, die arbeitleistende Bewegung leer, ohne den Widerstand eines Lastarmes auszuführen vermag. Die Fähigkeit zu rascher Beschleunigung vom Platz weg wird also durch eine geringe Höchstgeschwindigkeit erkauft. Manchen Beschleunigungsrüttlern sieht man die „zu kleine Uebersetzung" geradezu an, wenn sie frei dahinfliegen. Wenn ein richtig in Fahrt befindlicher Fasan zwischen zwei Perioden des Gleitens einige Flügelschläge einschiebt, drängt sich mir immer der Vergleich mit einem Badfahrer auf, der auf Freilauf rasch bergab rollt und dabei versucht sein Tempo durch einige Pedaltritte noch zu erhöhen, es aber nicht kann, weil er seine Beine auch widerstandslos nicht so schnell bewegen kann, wie es der ohnehin bestehenden Geschwindigkeit entspräche. Die „niedere Uebersetzung" ist es ja auch, die den Flug des Eichelhähers, der Elster im freien Luftraum so ungeschickt erscheinen läßt. Diese Vögel haben eben nichts von ihrer großartigen Beschleunigungsfähigkeit, wenn sie ihre Höchstgeschwindigkeit einmal erreicht haben, und man kann sie ihnen dann auch nicht ansehen. Bei all diesen Beschleunigungsrüttlern liegt die Höchstgeschwindigkeit des Gleitruderns nicht viel über derjenigen, die sie durch Vorwärtsrütteln erreichen können. Wir werden noch bei der Besprechung des Schnell- und Langsamfliegens auf diese Dinge zurückkommen. Sehr lehrreich für das Studium der Vor- und Nachteile des Beschleunigungsrüttelns ist es, wenn man zwei Vogelarten nebeneinander beobachten kann, die sich möglichst ceteris paribus in der Ausbildung des Flügels unterscheiden, wie z. B. Elster und Dohle. Wenn man zwei Vögel dieser beiden Arten einmal in beschränktem Räume und ein anderes Mal in freier Luft miteinander kämpfen sieht, so kommt einem so recht zum Bewußtsein, wie gänzlich sinnlos das Werturteil ist, das in dem Ausdrucke „gut" oder „schlecht" fliegen gelegen ist: Im beschränkten Raum, und auch ein großer Flugkäfig ist ein solcher, ist eine Dohle der beschleunigungs- und steigfähigen Elster geradezu

ausgeliefert, im freien Luftmeer hingegen kommt die viel höhere Gleitrudergeschwindigkeit der Dohle zur Geltung, und diese spielt nun ihrerseits mit der Elster wie die Katze mit der Maus und zwingt sie bald, sich in das Gezweige der Bäume zurückzuziehen.

Merkwürdig genug ist die Tatsache, daß die Beschleunigungsrüttler ihren Rüttelvortrieb nicht so abstufen können, daß sie in der Luft am Platze stehen bleiben. Möglicherweise kommt die angenommene Torsion der Vordertriebfedern erst von einer gewissen Schlagstärke aufwärts zustande, sodaß ein Rüttelvortrieb entweder gar nicht oder gleich in einer Stärke auftritt, die zum Stehenbleiben in der Luft zu groß ist. Jedenfalls habe ich nie einen Vogel mit der für Beschleunigungsrütteln bezeichnenden Flügelform am Platz rütteln sehen, weder Elstern noch Eichelhäher und schon gar nicht Fasane. Ob es der mit einem typischen Beschleunigungsflügel ausgestattete Sperber kann, weiß ich nicht. Die Beobachtung hat Schwierigkeiten. Vor allem bei den Wildhühnern ist es nicht leicht, sie in eine Lage zu bringen, in der sie sich ohne große Ortsveränderung rüttelnd in der Luft zu halten versuchen. Läßt man solche Vögel in einem ihnen unbekannten Käfig oder Zimmer fliegen, so gehen sie meist sofort gegen das Fenster oder das Gitter und man sieht gar nichts. Kennen sie aber die Begrenzung des Raumes, in dem man sie zum Fliegen zwingt, so fliegen sie zielbewußt von einem Sitzplatz zum anderen und bleiben dabei nur sekundenlang in der Luft. Am meisten sieht man von den Möglichkeiten ihres Fluges, wenn man sie in einem ihnen unbekannten Zimmer, das künstlich erleuchtet ist, fliegen läßt, sodaß das Fenster nicht als auswegverheißender Punkt den Vogel anzieht Alle diese Bedingungen zu einem unbeabsichtigten Versuch waren gegeben, als mir damals mein Chrysolophushahn die Kraft seines Rüttelvortriebes bewies (S. 140) und mir seine Füße aus der Hand riß. Er wagte dann nicht gleich, sich niederzulassen, und behalf sich äußerst geschickt mit Rüttelstößen und Sich-sinken-lassen. Für den Kenner ist es in einem solchen Falle höchst überraschend, daß der hoch flächenbelastete Vogel mit dem ungestümen Rüttelvortrieb nicht sofort an die Wand gerät und an ihr herabrutscht Ganz ähnlich verhalten sich in einer entsprechenden Lage Elstern, Eichelhäher, Tukane und auch Turakos, nur daß bei ihnen das Auf- und Abhüpfen nicht so ausgesprochen ist, wie bei den in dieser Anpassungsrichtung weiter spezialisierten Hühnern. Immerhin zeigen sie ein ganz anderes Verhältnis als ein richtiger Platzrüttler, etwa eine Taube, ein Turmfalke oder eine Schwalbe, die alle in einer wagrechten Ebene umherrütteln, wenn man sie zwingt, sich in einem geschlossenen und zum Gleitrudern zu kleinen

Raum in der Luft zu halten. Manchmal behelfen sich aber Schnellflügler, die sehr wohl am Platze stehend rütteln können, mit dem beschriebenen stoßweisen Emporrütteln und Sichsinkenlassen, was ich an Wellen- und Mönchssittichen zu sehen bekommen habe.

Da ich die Hühnervögel so sehr als Prototyp der Beschleunigungsrüttler hingestellt habe, muß ich wohl betonen, daß es unter ihnen auch solche gibt, die andere Typen darstellen. So hat der Auerhahn ziemlich gerade Vortriebfedern (siehe Figur 7), und eine Ausnahme bildet das Haselhuhn. Durch einen Vortrag, den HEINROTH auf der heurigen Tagung der Deutschen Ornithologischen Gesellschaft hielt, erfuhr ich zu meinem Erstaunen, daß das Haselhuhn „wie ein Kolibri" am Platze rütteln kann.

Wenn wir uns nun nach der biologischen Bedeutung fragen, die der Rüttelflug für die einzelnen Vogelformen hat, so müssen wir uns sagen, daß diese von Form zu Form so verschieden ist, wie der Rüttelflug selbst. Die ursprünglichste und größte Bedeutung hat das Rütteln zweifellos für den Abflug der meisten Vögel. Die Notwendigkeit, sich einem herankommenden Feind rasch entziehen zu können, beherrscht bei den Beschleunigungsrüttlern die ganze Art des Fluges. Aber auch bei Vögeln, die nicht so weitgehend an den „Fluchtflug" angepaßt sind, liegt das Schwergewicht der biologischen Bedeutung der ganzen Flugfähigkeit im fliehenden Davonrütteln. MARINELLI erklärt das hüpfende Fliegen der Kleinvögel aus der hohen Ausbildung des Vorganges, den ich als Davonrütteln bezeichne. Nach seiner Meinung sind diese Tiere so sehr auf eine kräftig beschleunigende Folge von Flügelschlägen eingestellt, daß sie diese auch beim Dauerfluge in Anwendung bringen, also sozusagen immer wieder losfliegen und zwischen diesen Serien von Flügelschlägen Pausen einschalten, anstatt mit schwächerem und ununterbrochenem Flügelschlagen dahinzueilen.

Bei den gut rüttelnden Formen unter den Schnellflüglern hat das Rütteln noch eine andere Bedeutung. Diese schmalflügeligen und meist ziemlich hoch flächenbelasteten Tiere sind aus später zu erörternden Gründen im Gleiten und Gleitrudern sehr wenig wendig. Diejenigen von ihnen, die nur im freien Luftmeere „zu tun haben", kommen trotzdem mit einer geringen Rüttelfähigkeit aus, die eben genügt, sie auch bei Windstille vom Boden zu heben und bei der Landung abzubremsen. Solche Formen, wie die „edlen" Falken, Bienenfresser, Segler und andere, sind aber in beengtem Raume sehr unbeholfen, denn wenn für den kleinsten Kreisbogen, den sie eben noch gleitrudernd fliegen können, nicht mehr Platz ist, so prallen sie unfehlbar gegen das raumbeschränkende

Hindernis. Man beobachte aber einmal, wie sehr sich auch der hungrigste Wanderfalke hütet, bei der Verfolgung einer Beute in eine Lage zu kommen, in der man rütteln können müßte! Sowie der gejagte Vogel einen nur einigermaßen durch Hindernisse unterteilten Luftraum erreicht, schwenkt der Verfolger ab. Wenn ein Vogel mit ähnlichen Flugwerkzeugen sich in einem reichgegliederten Raum behelfen muß, sei es, daß er ein Bewohner enger Felsenhöhlen ist oder viel durchs Gezweige von Bäumen zu fliegen hat, so ist für ihn eine gute Ausbildung des Rüttelns eine Lebensnotwendigkeit. Rüttelnd kann er in jeder Ecke, in die er sich verflogen hat, stehen bleiben und umdrehen, aus jeder Sackgasse wieder herausfinden. Wie wir bereits gesehen haben, verträgt sich nun gutes Platzrütteln sehr wohl mit der Ausbildung eines Schnellflügels, wie wir es bei Schwalben, vielen Sittichen und beim Turmfalken sehen. Wenn man bedenkt, wie gut die Rüttelfähigkeit all diesen Vögeln zu statten kommt, und wie wenig anatomische Unterschiede sie von den schlechtrüttelnden Schnellflüglern trennen, so drängt sich einem die Frage auf, warum wohl der Baumfalke oder der Segler sie so gar nicht ausgebildet haben.

Eine ganz sonderliche Bedeutung hat das Rütteln schließlich noch bei solchen Vögeln, die das Am-Platze-Rütteln zum Nahrungserwerb brauchen, wie Turmfalken und Kolibris.

IV. Unterschiede und Uebergänge zwischen Rütteln und Gleitrudern..

Die gänzliche Verschiedenheit der Flugmechanik des Rütteins und der des Gleitruderns hat zu sehr großen Gegensätzen zwischen den Darstellungen über „den Flug” der Vögel geführt, je nachdem, ob das eine oder das andere untersucht wurde.

Alle im Laboratorium erzielten Ergebnisse können nur auf das Rütteln Anwendung finden, obwohl in fast allen derartigen Arbeiten immer vom Flug gesprochen wird. Es wäre wichtig, zu wissen, wie viele von den Forschern, die im Laboratorium mit Tauben experimentiert haben, ihre Ergebnisse dadurch nachgeprüft haben, daß sie ihre Versuchstiere dann auch ins Freie brachten und dort fliegen ließen. Wenn eine Taube mit durchschnittenen Sehnen oder gestutzten Schwungfedern nicht mehr im Zimmer umherzurütteln vermag, ist damit noch lange nicht gesagt, daß sie in freier Luft und mit dem nötigen Anlauf nicht doch noch ganz gut oben bleiben kann. Unter den Bedingungen, unter denen die Tauben da meist untersucht wurden, würde sich ein tadellos gesunder Albatros, Sturmvogel oder Tölpel als absolut flugunfähig erweisen.

Von den Autoren, die die Zweiheit der Flugarten erkannt und richtig betont haben, seien vor allem DEMOLL und OTTO LILIENTHAL genannt. LILIENTHAL's Beschreibung des „freien Fluges" deckt sich, wie schon erwähnt, in den wichtigsten Punkten mit dem, was ich oben als Gleitrudern definiert habe. Seine Vorstellung vom Rütteln entspricht der früher beschriebenen falschen Erklärung, daß der Flügel in der Luft vertikal auf und ab geführt werde und nur durch den Unterschied des Luftwiderstandes des Auf- und Abschlages ein Auftrieb zustande komme. MILLA hat schon 1895 mit Recht betont, daß der Flügel nie vertikal nach oben geführt werde, und DEMOLL will, um dieser falschen Vorstellung entgegen zu wirken, das Wort Ruderflug überhaupt ausgemerzt wissen.

Mit Ausnahme der genannten Autoren wird immer das Rütteln oder das Gleitrudern untersucht und, auch wenn es noch so richtig dargestellt wird, irrtümlicherweise als ,.der Flug" bezeichnet, was nur für das Rütteln der nicht gleitfähigen Kleinvögel seine Berechtigung hat. Manchmal führt aber auch der Versuch, an sich richtige, aber einmal beim Gleitrudern, das andere Mal beim Rütteln gemachte Beobachtungen unter einen Hut zu bringen und im Sinne eines einzigen mechanischen Vorganges zu erklären, zu Irrtümern. GROEBBELS ist ein Anhänger der Lehre vom aktiven Aufschlage. Er sagt in seiner Arbeit „Vogel und Flugzeug": „Ich halte diese Lehre vom rein passiven Aufschlag aus verschiedenen Gründen für unrichtig. An und für sich wäre es schwer verständlich, warum überhaupt Aufschlagmuskeln vorhanden sind, zu denen wir den *Pectoralis minor, Coracobrachialis, Deltoideus* rechnen, und warum denn diese Muskeln bei verschiedenen Arten erhebliche Unterschiede zeigen".

„Die Kraft des Luftwiderstandes trägt und hält den Vogel als Ganzes. "Würde sie noch die besondere Aufgabe erfüllen, den Flügel in Aufschlagstellung zu bringen, so müßte sie imstande sein, den Widerstand im Flügelgrundgelenk zu überwinden und den Niederschlagsmuskel zu dehnen." Demgegenüber möchte ich die Frage aussprechen, wo die Kraft des Luftwiderstandes angreift, wenn sie den Vogel während des aktiven Aufschlages als Ganzes hebt und trägt? Daß die tragende Wirkung der Bauchfläche wesentlich sei, wie GROEBBELS hier zu glauben scheint, möchte ich doch nur bei sehr kleinflügeligen und dabei sehr schnell fliegenden Vögeln annehmen, etwa bei Alkvögeln oder bei dem besonders kleinflügeligen Zwergsteißfuß.

An anderer Stelle betont derselbe Autor, daß die „Fahnenventile" während des Aufschlages geschlossen seien, was ja für das Gleitrudern

richtig, mit der Annahme eines aktiven Aufschlages aber nicht zu vereinen ist.

In seiner Arbeit „Der Vogel als automatisch sich steuerndes Flugzeug" sagt GROEBBELS über den aktiven Aufschlag: „Aber wir haben noch andere Beweise. COUVREUR und CHAPEAUX durchtrennten bei der Taube die Sehne des *Pectoralis minor (supracoracoideus)* ein- und doppelseitig. Schon bei dem einseitigen Eingriff fanden sie das Flugvermögen schwer gestört. Bei doppelseitiger Ausschaltung vermochten die Tiere überhaupt nicht zu fliegen." Ich vermag darin keinen absoluten Beweis zu sehen, da bei fast jeder Bewegung und insbesondere bei so genauen Präzisionsbewegungen, wie die Flügelbewegungen eines Vogels es sind, zur Steuerung der Bewegung zugleich mit dem sie ausführenden Muskel sein Antagonist mitinnerviert wird. Auch müßte man versuchen, eine solche operierte Taube von einem sehr hoch gelegenen Punkte abfliegen zu lassen. Nur dann hat sie die psychische Möglichkeit, durch Sichfallenlassen die zum Gleitrudern nötige Geschwindigkeit ohne Rütteln zu erreichen, also ohne vorhergehendes Rütteln gleitrudernd abzufliegen.

Daß es bei solchen Versuchen auf psychische Hemmungen ankommen kann, zeigen Beobachtungen, die ich am Verhalten gestutzter Tauben machen konnte. CHAPEAUX gibt an, daß man sehr große Teile des Armfittichs und des proximalen Teiles des Handfittichs wegschneiden könne, ohne dem Vogel die Flugfähigkeit zu benehmen, während das Wegschneiden eines ganz kleinen Teiles der Flügelspitze der Taube den Flug unmöglich mache. Während die erste Angabe richtig ist, kam mir die zweite an der Hand von vielen trüben Erfahrungen mit viel ausgiebiger gestutzten und dann doch davongeflogenen Vögeln so außerordentlich unwahrscheinlich vor, daß ich mir die leichte Mühe machte, sie nachzuprüfen. Ich fing also aus meinem Taubenschlag eine eben selbstständige, gesunde Jungtaube heraus, und in richtiger Erwartung schnitt ich ihr gleich zuerst gut 1 cm mehr von den Flügelspitzen ab, als der Skizze CHAPEAUX's entsprach. Im Zimmer freigelassen, zeigte sie ganz zuerst eine wahrnehmbare Beeinträchtigung des Rüttelns: von meiner Hand aus wollte sie auf einen Kasten fliegen, erreichte aber nicht ganz die obere Kante, auf die sie gezielt hatte, und rutschte an der glatten Kastenwand zu Boden. Schon nach wenigen Stunden aber hatte sich die Koordination ihrer Flugbewegungen den neuen Verhältnissen so angepaßt, daß sie ihr Ziel nie mehr verfehlte. Für den Kenner war eine Beeinträchtigung des Rüttelvermögens eben noch wahrzunehmen. Freigelassen flog sie ohne Weiteres mit dem Schwarm der anderen Tauben, und in freier Luft

sah man ihr überhaupt keine Schädigung an. Ich fing sie wieder ein und beschnitt ihr nach und nach die Handschwingen bis zur völligen Rüttelunfähigkeit. Da zeigte es sich nun, daß das Verhalten der Taube nicht dem allmählichen Abnehmen der Flugfläche entsprach. Solange die Taube noch einige Steigfähigkeit im Rütteln besaß, zeigte sie ein besonders angestrengtes Streben nach oben. Dann aber, nach einer weiteren Verkleinerung des Handfittichs, schlug ihr Verhalten sehr plötzlich in eine ausgesprochen positive Geotaxis um, obwohl nach dem allmählichen Abnehmen der Rüttelfähigkeit bei den vorhergehenden Beschneidungsstadien eine absolute Rüttelunfähigkeit noch nicht zu erwarten war. Von Zufallsbeobachtungen her kannte ich sowohl die gesteigerte negative Geotaxis leicht in ihrem Flugvermögen gestörter Vögel, als auch die starke positive Geotaxis von schwer in ihrer Flugfähigkeit geschädigten oder flugunfähigen Vögeln. Der biologische Wert beider Verhaltungsweisen erscheint sehr verständlich. Diese gestutzte Taube war nun im geschlossenen Raum durch nichts mehr dazu zu bringen, in einer aufsteigenden Bahn zu fliegen. Wenn ich sie aber in einem sehr hohen Raum unseres Hauses von hoch oben fallen ließ, so ließ sie sich sehr schnell nach unten sinken, zeigte jedoch knapp vor dem Ankommen am Boden ein so kräftiges Bremsrütteln, daß ich den Eindruck hatte, der Vogel wäre zu einem kurzen Ansteigen durch Rütteln sehr wohl noch imstande gewesen, wenn er nicht durch psychische Hemmungen am Versuch dazu gehindert gewesen wäre. Ganz sicher war es eine derartige Hemmung, die die Tauben CHAPEAUX's, die offenbar auch sehr matte Tiere gewesen sind, am Fliegen hinderte. Daß aber die Bodensucht der gestutzten Taube nicht ausschließlich von der Beschädigung der Flugfedern abhängt, sondern auch noch durch ganz andere, psychische Faktoren bedingt ist, zeigte der auch mich überraschende Fortgang des Versuches: ich trug den Vogel ins Freie und ließ ihn unter der Haustüre aus der Hand abfliegen. Da stob die Taube zunächst ziemlich wagerecht davon und konnte eben noch die etwa 20 m in der Wagerechten entfernte und g u t 4 m ü b e r d e m A b f l u g p u n k t d e s V o g e l s liegende Dachrinne eines unserem Hause gegenüber liegenden ebenerdigen Hauses erschwingen. Von dort kletterte sie sofort eilig und angestrengt auf den Dachfirst, wo sie zunächst sitzen blieb. Später flog sie von dort geradezu mühelos in den etwa 35 m entfernten und nur wenig höher gelegenen Schlag. Abends fing ich sie dort wieder und beschnitt ihre Handschwingen weiter bis zur völligen Rüttelunfähigkeit, was ich danach bemaß, daß der Vogel, in dem erwähnten hohen Räume fallen gelassen,

vor dem Ankommen auf dem Boden nicht mehr bis zum völligen Stillstand bremsrütteln konnte, sondern dort recht hart auftraf. Nun sahen die Flügel der Taube aus, wie Fig. 17 angibt. Bei geschlossenem Flügel standen die Handschwingen kaum mehr über den Hinterrand der Armdecken vor. Ins Freie genommen und auf den Boden gesetzt, zeigte der Vogel auch jetzt nicht gleich die im Zimmer beobachtete Bodensucht, sondern versuchte aufzufliegen, was ihm aber nicht gelang. Dann aber eilte er zu Fuß der nächsten Deckung zu.

Fig 17. — Flügelumriß der Haustaube. Die gezackte Linie zeigt an, wie weit die im Text besprochene Haustaube gestutzt werden musste, um ihr die Fähigkeit, rüttelnd vom Boden abzufliegen, zu benehmen. Die Fähigkeit, gleitrudernd sich in der Luft zu erhalten und in beschränktem Maße zu steigen, war gut erhalten. Nach einigen Wochen, nachdem sich die Muskeln an die veränderten Flächenverhältnisse angepasst hatten, konnte der Vogel auch wieder vom Boden abfliegen. Die gerade Linie gibt an, wie viel man nach den Angaben CHAPEAUX's von der Flügelspitze abschneiden muß, um den Flug unmöglich zu machen.

Nun setzte ich die Taube auf einen Lindenbaum, der am obern Rand einer ziemlich steil ansteigenden Wiese bergwärts von unserm Hause steht. Von seinem Sitzplatz aufgescheucht, sank mein Versuchstier in ziemlich aufrechter Körperhaltung angestrengt rüttelnd zu Boden. Dieses Verhalten wiederholte sich bei einigen gleichen Versuchen. Bei einem weiteren aber kippte der Vogel, nachdem er durch vergebliches Rütteln schon beträchtlich an Höhe verloren hatte, p l ö t z l i c h n a c h v o r n e ü b e r u n d f l o g g l e i t r u d e r n d b e r g a b d a v o n , um dann in aufsteigender Bahn auf einem andern Baume zu landen, der zwischen seinem Abflugsort und unserm Haus, auf dem der Taubenschlag ist, steht. Beim nächsten Versuch war das vergebliche Rütteln wesentlich kürzer, das charakteristische Ueberkippen nach vorne trat viel früher, d. h. höher oben ein und der Vogel erreichte über die im Wege stehenden Bäume weg seinen Schlag. Von nun an zeigte der Vogel das vergebliche Rütteln beim Abfluge überhaupt nur dann, wenn man ihn gewaltsam aufjagte, sonst machte er stets den bekannten „Abflug bergab" ohne jedes Rütteln. In freier Luft gleitrudernd, zeigte er dasselbe eigentümlich schnellende Flügelschlagen, wie wir es sonst bei sehr schnell dahinfliegenden Tauben beobachten können. Die Taube flog 10 Tage lang mit der Schar, dann fing ich sie ein, weil sie sonst wohl verhungert wäre, da sie so bodenscheu war, daß sie sich nicht zur Fütterung herabwagte. Nach längerer Gefangenhaltung ließ ich sie auf einem Tennisplatz vom Boden abfliegen, und sie erreichte auf einem Weg, der ungefähr $^3/_4$ der Länge des

Platzes betrug, ohne Weiteres den oberen Rand des Einfassungsgitters von üblicher Höhe. So sehr hatten sich also ihre Muskeln und ihr Nervensystem den veränderten Flächenverhältnissen angepaßt, daß es ihr wieder möglich war, mit äußerster Anstrengung doch wieder einen Rüttelstoß aufzubringen, der sie zu kleinster Gleitrudergeschwindigkeit beschleunigte. Im Käfig und im Zimmer konnte das Tier nach wie vor nicht „fliegen".

Das Schwungnehmen bergab und das Uebergehen zum Gleitrudern ist der Taube im Zimmer nicht möglich. Es ist ihr dadurch, daß sie überall Wände vor sich sieht, auch die psychische Möglichkeit benommen, den Versuch dazu zu machen. Aus denselben Gründen versucht sie auch nicht, durch einen ganz flach über den Boden hingehenden Abflug mit Rutschen und Springen die Gleitrudergeschwindigkeit zu erreichen, was sie uns im Freien sofort vormacht. Daher sehen wir im Zimmer nichts davon, daß eine wie auf Fig. 16 gestutzte Taube durch Gleitrudern nicht nur oben bleiben, sondern auch ganz beträchtlich steigen kann.

Wäre die Haustaube nicht gerade ein Höhlenvogel und als solcher auf geschlossene Räume so sehr eingestellt, daß sie so leicht nicht gegen eine Wand fliegt, so wären die Ergebnisse solcher Zimmerversuche wahrscheinlich ganz anders. Wäre ein Baumfalk im Zimmer über die räumlichen Grenzen so wohl im Bilde, wie die Taube es ist, so würden wir dort von ihm wohl auch nur ein möglichst vorsichtiges Sichsinkenlassen zu sehen bekommen, wie wir es an der gestutzten Taube beobachten, deren Rüttelfähigkeit wir etwa auf das Maß, das dem des Baumfalken entspricht, vermindert haben. So aber beweist uns der Falke seine Flugfähigkeit, indem er nach dem kurzen Abflugrütteln, zu dem er befähigt ist, zum Gleitrudern übergeht und gleich darauf gegen die Wand knallt, weil er, ebenso wie die Taube, gleitrudernd nicht genügend enge Kreise fliegen kann, um im Zimmer fliegen zu können. Die Taube aber, deren Flugvermögen wir so weit geschädigt haben, daß ihr Rütteln dem des Baumfalken entspricht, hat ererbtermaßen und triebmäßig davon Kenntnis, daß sie im engen Raum nicht gleitrudern kann und kann es daher auch nicht „wollen".

Ich bin auf diese Stutzversuche an der Taube näher eingegangen, um zu zeigen, zu welchen Irrtümern das Verwechseln des Rüttelns mit dem Fluge überhaupt führen kann. Man vergleiche einmal die Skizze von CHAPEAUX's „flugunfähiger" Taube mit der meines Vogels, der munter mit dem Schwarm seiner Artgenossen umherflog. Wie leicht man geneigt ist, das Rütteln für die einzige Flugart zu halten, zeigen

Bildstreifen von MAREY, auf denen fast niemals Vögel abgebildet sind, die sich richtig im Gleitrudern befinden, sondern stets nur rüttelnde oder eben vom Rütteln zum Gleitrudern übergehende Stücke.

Weil man im Freien meistens gleitrudernde Vögel vor sich hat, bei der Beobachtung im Zimmer aber mit wenigen Ausnahmen nur rüttelnde, so ist man zunächst geneigt, die Verschiedenheit des Eindruckes, den die Tiere bei den beiden Flugarten hervorrufen, unbewußt auf die Verschiedenheit der Umgebung, auf die Ungleichheit des sich bietenden Gesamtbildes zurückzuführen, sodaß man also zu Vergleichen nicht angeregt wird. Mir wenigstens erging es so; auch für mich war natürlich stets das Rütteln „der Flug" gewesen und der Umstand, daß der im freien Luftmeer dahinrudernde Vogel ganz andere Bewegungskoordinationen hat als der im Zimmer umherfliegende, rüttelnde Vogel, fiel mir erst auf, als mein erster freifliegender Vogel, eine Dohle, mir den Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern vormachte. Menschenpsychologisch ist es interessant, daß es für mich notwendig war, an d e m s e l b e n Vogel die Verschiedenheiten des Fluges im Zimmer und im Freien zu beobachten, um zu Vergleichen angeregt zu werden. Eigentlich hätte es mir ja schon früher klar werden können, daß der Vogel am Himmel ganz andere Flugbewegungen vollführte als der im beschränkten Räume. Ich habe also durchaus kein Recht, es irgend einem Autor vorzuwerfen, daß sich ihm der Unterschied zwischen den beiden Flugarten nicht aufgedrängt hat. Wenn ich mir darüber klar zu werden versuche, was mich damals auf diese Unterschiede aufmerksam machte, so muß ich sagen, daß es zum guten Teil die Verschiedenheit des Fluggeräusches war, die mir auffiel, weiter das ziemlich plötzliche Wagrechtlegen der beim Rütteln steilstehenden Körperachse, das ich beobachten konnte, wenn die auch in freier Luft zuerst sehr unbeholfen umherrüttelnde Dohle sich entschloß, zum Gleitrudern überzugehen.

Es verdient wohl, noch besonders betont zu werden, daß der rüttelnd abfliegende Vogel v i e l s p ä t e r zum Gleitrudern übergeht als meist angenommen wird. Auch bei den Autoren, die den Unterschied zwischen den beiden Flugarten betonen, finden wir oft Flugbewegungen als freien Flug beschrieben und abgebildet, die diese Bezeichnung noch nicht verdienen. Vor allem gilt dies für die starke Beugung des Handgelenkes, die für den Rüttelaufschlag bezeichnend ist und die beim Aufschlag des richtig im Gleitrudern befindlichen Vogels ungleich geringer, ja, manchmal kaum angedeutet ist. Daß diese Beugung mit der starken Supination des Handfittichs beim Rüttelaufschlag und beim

Aufschlage im langsamsten Gleitrudern zusammenhängt, wurde schon erwähnt. Beide Bewegungen sieht man gut an dem eben erst zum Gleitrudern übergegangenen Kranich in Fig. 4. Solange wir diese starke Beugung und Supination beobachten, dürfen wir eben von einem reinen Gleitrudern nicht sprechen.

Den Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern vom aktiven vortreibenden zum passiven tragenden Aufschlage, möchte ich jetzt näher besprechen, vor allem deshalb, weil ich so sehr die gänzliche Verschiedenheit der Mechanik der beiden Flugarten betont habe und doch jeder größere vom Boden auffliegende Vogel in einen fließend aussehenden Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern übergeht.

Nehmen wir der Einfachheit halber an, die Winkelgeschwindigkeit der Flügel eines abfliegenden und mit schräg nach vorne und oben gerichtetem Rüttelvortrieb sich wagrecht nach vorne beschleunigenden Vogels bliebe während dieses Vorganges immer gleich. Das ist nämlich in Wirklichkeit nicht der Fall, die Schlagfrequenz des abrüttelnden Vogels ist vielmehr im ersten Augenblicke nach dem Absprung der Füße am größten und sinkt beträchtlich ab, in dem Maße, wie sich der Vogel dem Gleitrudern nähert. Dies hat einen beschleunigenden Einfluß auf die jetzt zu beschreibenden Vorgänge, den wir aber der Einfachheit halber vernachlässigen wollen, zumal dadurch kein wesentlicher Unterschied entsteht. Wenn also der Flügel des losrüttelnden Vogels dauernd gleich schnell schlägt, so muß mit zunehmender Eigengeschwindigkeit, mit zunehmender Geschwindigkeit des Fahrtwindes, der Vogel den Winkel der Supinationsstellung seines Flügels beim Aufschlage und den Winkel der Pronationsstellung beim Niederschlage verringern, um beim Schlagen den gleichen Luftwiderstand zu finden. Wenn wir den Vergleich der Wirkung des rüttelnden Flügels mit der eines Propellerflügels wieder aufnehmen wollen, so verhält sich der Vogelflügel wie der Flügel eines jener Motorbootpropeller mit verstellbarer Schraubenganghöhe, dem man beim Anfahren eine geringe Ganghöhe gibt, die dann mit steigender Eigengeschwindigkeit des Bootes allmählich vergrößert wird. Die Kraftquelle leistet während des Vorganges dauernd die gleiche Arbeit, die im Anfang ausschließlich in Beschleunigung, später dann immer mehr, und nach Erreichung der Höchstgeschwindigkeit ausschließlich, zur Ueberwindung der Reibung verwendet wird. Das auf einer niederen Uebersetzung anfahrende Automobil verkörpert dasselbe Prinzip.

Das Kleinerwerden der Supination beim Aufschlage und der Pronation beim Abschlage geht Hand in Hand mit einer Annäherung

der Achse des Flügelschlages, die anfänglich ziemlich steil nach oben gerichtet ist, an die Wagrechte. Beides sieht man sehr gut auf MAREY's Filmen und auch auf manchen Aufnahmen auffliegender Kranichschwärme von BENGT BERG. Auch gewöhnliche Beobachtung läßt diese Dinge recht gut erkennen, wenn man einen großen und langsam schlagenden Vogel genügend nah vor sich hat. besonders dann, wenn man einmal durch photographische Bilder auf die einzelnen Phasen aufmerksam geworden ist.

Nun wollen wir die Veränderungen der Wirkung betrachten, die der vortreibende Rüttelabschlag mitmacht, um zum hebenden Gleitruderabschlag zu werden, und die der vortreibende Rüttelaufschlag durchmachen muß, um sich in den tragenden, passiven Gleitruderaufschlag zu verwandeln. Durch das Flacherwerden sowohl der Flügelhaltung, als der Flügelschlagachse, wird beim Abschlag die vortreibende Komponente des auf den Flügel wirkenden Druckes zu Gunsten der nach aufwärts gerichteten, also ebenfalls günstigen Komponente verkleinert. So geht der vortreibende Abschlag, oder besser gesagt, der annähernd in der Richtung der Schlagachse treibende ganz allmählich in einen senkrecht auf diese Achse hebenden Abschlag über.

Anders beim Aufschlag. Hier sinkt beim Flacherwerden von Achse und Fläche die vortreibende Komponente zu Gunsten einer schädlichen abwärts gerichteten. Daher behält der rüttelnd abfliegende Vogel auch die Supination beim Aufschlage länger, d. h. bis zu einer höheren Fluggeschwindigkeit bei, als die Pronation beim Abschlage. So trägt der Aufschlag noch Merkmale des Rüttelaufschlages, wenn der Abschlag schon längst , den Eindruck des Gleitruderabschlages macht. Auf Fig. 4, die Strichzeichnungen nach Photographien BENGT BERGS darstellt, kommt dies ganz gut zum Ausdruck. Beim Schnellerwerden kommt nun der Augenblick, wo der Vogel mit seinem aktiven Rüttelaufschlag sozusagen dem Fahrwind nicht mehr nachkommt, also keinen Druck mehr auf der Dorsalseite des Flügels bekommt, weil er eben seine Supination nicht über das Maß hinaus verringern darf, bei dem das Verhältnis zwischen der vortreibenden und der abwärtstreibenden Komponente der Aufschlagwirkung zu ungünstig wird. In diesem Augenblicke geht der Vogel nun allem Anscheine nach m i t e i n e m S c h l a g e vom aktiven, vortreibenden Rüttelaufschlag zum passiven, tragenden Gleitruderaufschlage über. Er supiniert nämlich jetzt plötzlich die Flügelfläche wieder ein klein wenig mehr und s c h l ä g t z u g l e i c h l a n g s a m e r u n d m i t g e r i n g e r e n A u s s c h l ä g e n . Auf Fig. 17 habe ich versucht, dies schematisch anzudeuten. So bekommt der Vogel

nun den Druck auch beim Aufschlag u n t e r den Flügel, fängt sozusagen den Fahrtwind mit der Unterseite des Flügels. Daß dies nicht allmählich, sondern mit einem Ruck vor sich geht, glaube ich daraus entnehmen zu können, daß das laut hörbare Geräusch der beim Aufschlag durch die offenen Fahnenventile des Handfittichs streichenden Luft nicht allmählich schwächer wird, sondern plötzlich, fast von einem Flügelschlag zum andern, verstummt. Beim Storch kann man geradezu die Rüttelschläge zählen, die er tut, bevor er Gleitrudergeschwindigkeit erlangt

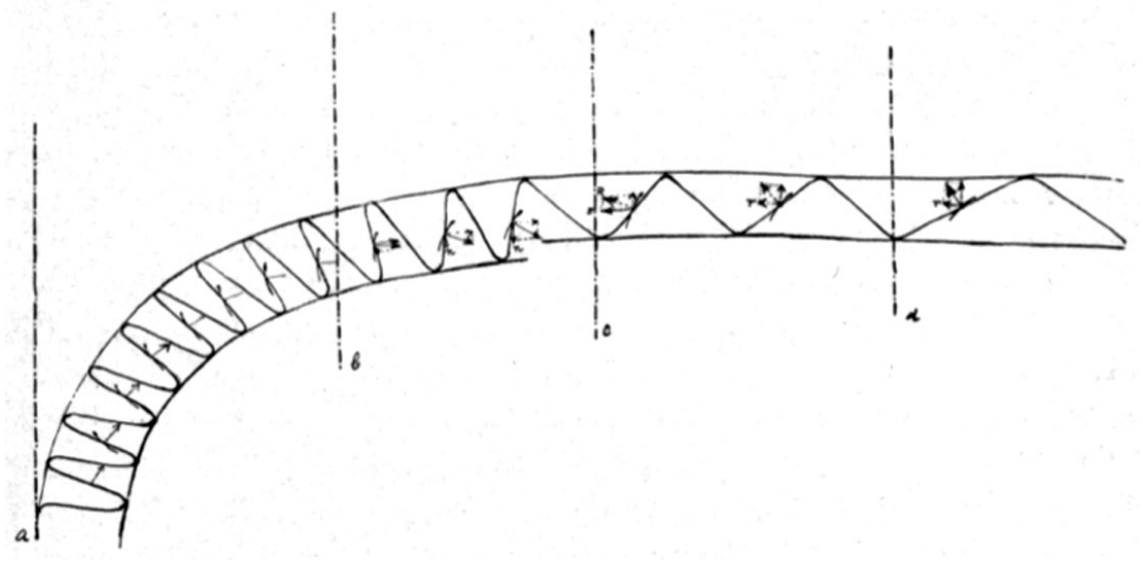

Fig. 17. — Schema der Bahn des Flügels eines auffliegenden Vogels, der zuerst ein Stück nach oben rüttelt, dann nach vorne beschleunigt und zum Gleitrudern übergeht. Von der Lotrechten *a* bis zur Lotrechten *c* Rütteln, von *c* nach rechts Gleitrudern. Von *b* bis *d* die „Phase des ungünstigen Aufschlages". Die mit *n* bezeichneten kleinen Pfeile bedeuten die niederdrückende Komponente des auf die Flügeloberseite wirkenden Druckes, die bei den letzten Rüttelaufschlägen immer größer wird, die mit *r* bezeichneten die allmählich abnehmende rücktreibende Komponente des auf die Unterseite des Flügels wirkenden Druckes bei den ersten Gleitruderaufschlägen. Man beachte das Umschlagen eines negativen Anstellwinkels des Flügels beim Rüttelaufschlag in einen positiven bei Gleitruderaufschlag.

hat. Sehr deutlich war dieser Umschlag des Fluggeräusches bei Schwalben, die ich im Winter 1931/32 in meinem Zimmer hielt. Schwalben gehören zu den wenigen Vögeln, die im Zimmer richtig ins Gleitrudern kommen. Um in einer Ecke wenden zu können, müssen sie aber immer wieder rütteln, machen einem also den Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern unbegrenzt oft vor, und im geschlossenen Raum ist das Umschlagen des Fluggeräusches sehr gut wahrnehmbar. So manchen ornithologischen Freund konnte ich an Hand dieser Schwalben zu meiner Ansicht über Rütteln und Gleitrudern bekehren.

Ebenso wie die Wirkungsweise des Aufwärtsschlages des Flügels beim Rütteln ungünstig war, weil die A b w ä r t s komponente im Verhältnis zur V o r w ä r t s komponente groß wurde, so ist sie es auch unmittelbar nach diesem Uebergang, weil nun die R ü c k w ä r t s komponente im Verhältnis zur A u f w ä r t s komponente zunächst noch recht groß ist, obwohl ja das Kleinerwerden der Flügelausschläge, wie auf Fig. 17 dargestellt, ein Flacherwerden der Bahn des Flügels bedingt. Dieses Verhältnis wird erst mit dem Schnellerwerden des Vogels günstiger. Diese Phase des ungünstigen Aufschlages ist bei solchen Vögeln direkt zu beobachten, die einen so schwachen Rüttelvortrieb besitzen, daß sie eben noch bis zur kleinsten Gleitrudergeschwindigkeit in wagrechter Richtung rütteln können. Dies gilt für sehr viele Großvögel, besonders für niederfrequent schlagende, wie manche Reiher, Geier, Adler usw. Während der Phase des ungünstigen Aufschlages sieht man nun ungemein deutlich, wie es aussieht, wenn der Vogel bei um eine annähernd horizontale Achse auf und ab schlagenden Flügeln beim Aufschlag nicht einen tragenden Druck unter den Flügeln hat. Während der Phase des ungünstigen Aufschlages s i e h t man nämlich das Absinken des Vogelkörpers während dieses Aufschlages, obwohl der Vogel dabei noch fast doppelt so oft in der Zeiteinheit schlägt, als später beim reinen Gleitrudern, bei dem wir von einem solchen Absinken nicht das Geringste wahrzunehmen vermögen. Das starke Auf- und Abschwingen des Körpers ist besonders deutlich bei Störchen und Reihern, deren lange Beine sie noch ganz besonders sichtbar machen. Geradezu prächtig sieht man das Ganze an jungen Nachtreihern, die noch geraume Zeit nach dem Flüggewerden von einer ganz eigentümlichen Muskelschwäche sind und eben noch mit knapper Not die kleinste Gleitrudergeschwindigkeit errütteln können. .

Man kann die Phase des ungünstigen Aufschlages aber auch noch anders definieren. MILLA betont in seinem Buche „Die Flugbewegungen der Vögel", daß der Flügelaufschlag nie in der Lotrechten erfolgen könne, niemals also der Flügel einen Druck von oben, lotrecht gerichtet, erfahren könne. In der Tat geht ja der Flügel beim Gleitruderaufschlage schräg nach vorne und oben, da sich der Flügel mit dem Vogel durch die Luft nach vorne bewegt, während er sich im Verhältnis zum Vogel nach oben bewegt. Beim Rütteln hingegen geht der Flügel beim Aufschlage von vorn nach hinten. Daß im A l l g e m e i n e n der Flügel nie lotrecht nach oben geht, ist eine Tatsache, die nicht genug betont werden kann, und MILLA tut vollkommen recht daran, diesen Satz, so oft er vorkommt, fett zu drucken. Hier aber, bei der Phase des

ungünstigen Aufschlages, haben wir jene Ausnahme vor uns, die für eine derartige Regel beweisender ist als so manches andere. Fig. 17 soll zeigen, wie beim Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern eine Phase eintritt, während der die Flügelspitze beim Aufschlag mehr oder weniger lotrecht nach oben geht. Während also der erste Teil des MILLA'schen Satzes, daß der Flügel nie lotrecht nach oben gehen kann und „der anströmende Luftstrom nie die Richtung des Erdenlotes haben" kann, hier eine Ausnahme erfährt, besteht der zweite Teil des Satzes, daß „der Flügel niemals einen Druck von oben, lotrecht gerichtet, erfahren kann", auch hier zu Recht, denn auch bei den letzten Aufschlägen vor dem Uebergang zum Gleitrudern, bei denen also der Druck noch auf die Dorsalseite des Flügels wirkt, wirkt der Druck durchaus nicht lotrecht gerichtet von oben, sondern mit seiner größten Komponente, wegen der starken Supination des Flügels, vortreibend von hinten.

Die Zeit, während der die Bahn des aufschlagenden Flügels, auf die Erde bezogen, vertikal nach oben geht, deckt sich nun sichtlich mit der Phase des ungünstigen Aufschlages. Die so offensichtlich mühseligen Bewegungen, die der Vogel während ihrer Dauer beobachten läßt, zeigen sehr deutlich, daß ein lotrechtes Nachobengehen der Flügel auch dann nachteilig ist, wenn die Stellung der Flügelfläche es mit sich bringt daß die größte Komponente des Druckes in einer günstigen Richtung wirkt. Mein Wahlspruch, daß das Nicht-Vorkommen eines Vorganges dem Beobachter am besten zum Bewußtsein kommt, wenn ihm ein ausnahmsweises Vorkommen dieses Vorganges zeigt, wie es aussehen würde, wenn es immer so wäre, bewährt sich hier als Beweis der allgemeinen Richtigkeit von MILLAS Ansichten über das lotrechte Nachobengehen der Flügel.

Manchmal umgehen Vögel die Phase des ungünstigen Aufschlages so, daß sie beim Abflug höher hinaufrütteln, als notwendig wäre, und dann von der erreichten Höhe mit plötzlichem Uebergang bergab davonfliegen. Rabenvögel tun das manchmal, geradezu regelmäßig tun es Schwalben, obwohl diese doch sehr schnell wagerecht dahinrütteln können. Bei Vögeln mit starkem Rüttelvortrieb sieht man nämlich im Allgemeinen nichts von der Phase des ungünstigen Aufschlages, weil die größte Geschwindigkeit, die sie wagrecht dahinrüttelnd erreichen können, weit über ihre kleinste Gleitgeschwindigkeit hinausgeht, sie also eine beträchtliche Geschwindigkeitsbreite zur Verfügung haben, innerhalb deren sie vom Rütteln aufs Gleitrudern umschalten können. Bei Tauben und anderen Vögeln kann man aus der Geschwindigkeit, die sie rüttelnd erreichen, bevor sie zum Gleitrudern übergehen, entnehmen, wie weit sie

zu fliegen beabsichtigen: wenn sie nur ein kurzes Stück durchfliegen wollen, gehn sie nach ganz kurzem Rütteln zum Gleitrudern über, haben sie jedoch einen größeren Streckenflug vor, so beschleunigen sie rüttelnd auf sehr hohe Geschwindigkeiten.

Wie bei Beginn der Besprechung des Gleitruderns, haben wir nun auch beim Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern der Einfachheit halber so getan, als ob alle Flügelquerschnitte dieselbe Geschwindigkeit der Auf- und Abbewegung hätten. Es gilt hier aber natürlich alles was auf S. 119 vom Gleitrudern gesagt wurde.

Die geringe Geschwindigkeit der Auf- und Abbewegung der körpernahen Flügelabschnitte hat aber für den Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern eine besondere Bedeutung. Wir haben bei der Besprechung des Rüttelns gesehen, daß die Armschwingen, insbesondere die körpernächsten von ihnen, bei dieser Flugart so gut wie funktionslos sind, was durch Stutzversuche vollkommen bestätigt wird. Der schon einmal erwähnte Schwarzstorch, der bei voller Erhaltung des Handfittichs keine Armschwingen hatte, verhielt sich, wenn er vom Boden losrüttelte, in den ersten Augenblicken nach dem Abflug wie ein normaler Vogel. Das Fehlen der Armschwingen machte sich erst etwa in der Phase des ungünstigen Aufschlages bemerkbar. Die Armschwingen können eine tragende Wirkung erst entwickeln, wenn der Vogel sich in Fahrt befindet. Dann aber treten an ihnen sofort die Verhältnisse des Gleitruderns ein, ja, man kann sagen, daß die Funktion der körpernahen Armschwingen beim Gleitrudern auch nicht anders ist als beim schlaglosen Gleiten, da die geringen Exkursionen, die sie beim Flügelschlag machen, nicht ins Gewicht fallen. Daher fangen die körpernäheren Armschwingen des in Fahrt kommenden Vogels beim Aufschlage den Fahrtwind früher als die weiter distal gelegenen, zumal ein sehr wesentlicher Unterschied im Anstellwinkel zwischen ihnen nicht besteht. Wohl aber besteht ein solcher Unterschied zwischen dem Armfittich und dem Handfittich und insbesondere zwischen den proximalen und den distalen Teilen des Handfittichs selbst, wie wir auf Fig. 4 gesehen haben.

Man könnte sagen, beim losrüttelnden Vogel setzen die Verhältnisse des Gleitruderns zuerst an den proximalen Teilen des Armfittichs ein, breiten sich nach distal entsprechend der Zunahme des Fahrtwindes aus, um dann mit einem Ruck, auf den, ein festes, in sich zusammenhängendes Ganzes bildenden Handfittich überzugreifen. Da beim Rütteln im wesentlichen nur der letztere wirkt, so imponiert dieser Ruck als der Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern.

Bei der Beobachtung des armschwingenlosen Schwarzstorches war ich darüber erstaunt, wie bald nach dem Losrütteln sich der Ausfall der tragenden Wirkung der Annschwingen bemerkbar machte. Der Vogel konnte ohne ihre Hilfe die außerdem durch den Verlust an Fläche hinaufgesetzte, kleinste Gleitrudergeschwindigkeit in der Wagerechten nicht mehr errütteln, wiewohl seine Rüttelfähigkeit beim lotrechten Nach-oben-Rütteln, wo also auch vorhandene Armschwingen nichts nützen, nicht herabgesetzt erschien.

Eine ganz eigenartige Erscheinung, für die ich eine Erklärung zu haben glaube, fällt auch in das Kapitel Uebergang vom Rütteln zum Gleitrudern, wofern die Erklärung richtig ist. Ich glaube nämlich, daß bei einer ganzen Reihe von Vogelformen die Supination der distalsten Handschwingenabschnitte nicht ausreicht, um beim Gleitruderaufschlage den Druck auf der Unterseite zu halten, oder, mit anderen Worten, die Geschwindigkeit der Auf- und Abbewegung der distalsten Handschwingenabschnitte zu groß dazu ist. Bei manchen Vögeln ist es sehr auffallend, daß die Zerlegung des Handfittichs in Vortriebfedern an einer geraden Linie haltmacht, d i e p a r a l l e l z u r A c h s e d e s F l ü g e l s c h l a g e s liegt, also Punkte mit g l e i c h e r G e s c h w i n d i g k e i t der Auf- und Abbewegung verbindet.

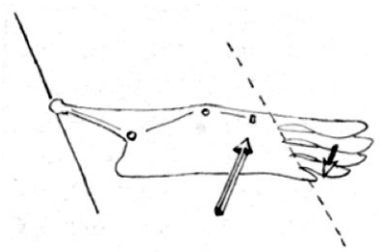

Fig. 18. — Schema der Wirkung der Vortriebfedern beim passiven Gleitruderaufschlage. Der Luftdruck wirkt von unten auf den proximalen Teil der Flügelfläche. Von der gestrichelten Linie distalwärts wirkt er von der Oberseite. Diese Linie fallt mit jener zur Achse des Flügelschlages parallelen Geraden zusammen, bis zu welcher der Handfittich mancher Vögel in Vortriebfedern zerlegt ist.

Ich glaube nun, daß diese Vortriebteile der Handschwingen, die mit ihrem proximalen Ende alle den gleichen Achsabstand haben, bei angestrengtem Flügelschlagen mit weit geöffneten Flügeln, beim Aufschlage den Druck i m m e r a u f d e r D o r s a l s e i t e haben, auch wenn der Vogel gleitrudert, also nicht aktiv aufschlägt. Fig. 18 soll erläutern, wie ich mir den Aufschlag dieser Vortriebteile der Handschwingen von dem auf den übrigen Flügel von unten her wirkenden Druck angetrieben denke. Offenbar werden diese Vortriebteile beim Flügelschlagen so stark um ihre Längsachse passiv torquiert, daß sowohl beim Auf- wie beim Abschlage die Hauptkomponente des auf ihnen lastenden Druckes im Sinne des Vortriebes wirkt Es herrschen dort also allem Anscheine nach dauernd die Verhältnisse des Rüttelfluges.

Für diese Ansicht spricht erstens der Umstand, daß bei Vögeln, bei denen die oben besprochenen Handschwingenverhältnisse sehr ausgesprochen sind, häufig eine deutliche Verschmälerung am proximalsten Teil der Vortriebteile der Handschwingen wahrzunehmen ist, also dort, wo an der Grenze des von unten Druck empfangenden und des von dorsal her gedrückten Flügelteiles nach der oben auseinandergesetzten Theorie eine tote Zone zu fordern wäre. Auf vielen Storchflugbildern ist diese Verschmälerung des Basalstückes der Vortriebteile der Handschwingen gut zu sehen. Zweitens müßte der Umstand, daß ein solcher Vogel mit ganz gebreiteten Flügeln nie ganz rein gleitrudert, sondern an den Flügelspitzen immer die physikalischen Verhältnisse des Rüttelns hat, zur Folge haben, daß dieser Vogel durch stärkeres Flügelschlagen seine Geschwindigkeit vergrößern kann, was bei ganz reinem Gleitrudern, wie wir gesehen haben, n i c h t möglich ist. Die Vortriebteile müssen sich beim stärkeren Schlagen stärker torquieren, mit einer größeren Druckkomponente in der Fahrtrichtung wirken. Und das scheint nun tatsächlich der Fall zu sein, allerdings nur bei ganz besonders hartem Flügelschlagen, während beim gewöhnlichen, gemächlichen Gleitrudern der Druck unter dem Flügel nicht wesentlich größer zu sein scheint, als beim Gleiten, wie man an der Verbiegung und Verwindung der Vortriebfedern ablesen kann. Immerhin hat man aber bei einem Kolkraben, der im Gleitrudern wirklich stark erschreckt wird, den Eindruck, daß er bei den folgenden hart sausenden Flügelschlägen nicht nur steigt, sondern auch beschleunigt. Daß nun dieser Eindruck richtig ist, wird einem erst bei der Beobachtung von Vögeln o h n e solche distale Vortriebfedern wahrscheinlich. Vor allem von breit- und rundflügeligen Formen mit wenig oder garnicht ausgebildeten Vortriebfedern, also bei Formen, die nicht durch große Veränderungen ihrer Flächenbelastung starke Geschwindigkeitsveränderung herbeiführen können, ich will einmal sagen, bei Eulen oder beim Kiebitz, fällt uns die trotz der verschiedensten Schwankungen dauernd fast gleichbleibende Geschwindigkeit des eigentümlich weich gleitenden Ruderfluges auf. Bei Fledermäusen, deren Flächenbelastung ja unveränderlich ist, weil sie den Flügel nicht teilweise einziehen können, ohne dabei die Flughaut zu entspannen, finden wir eine noch größere Stetigkeit.

LILIENTHAL schreibt eine vortreibende Wirkung der Flügelspitze im Allgemeinen zu, also nicht nur der in Vortriebfedern zerlegten. Fig. 19 a und b bringen zur Anschauung, wie LILIENTHAL sich diese Wirkung beim Aufschlag denkt. Während ich nun in vollständiger Unkenntnis von LILIENTHALS Buch über Wirkung der Vortriebfedern

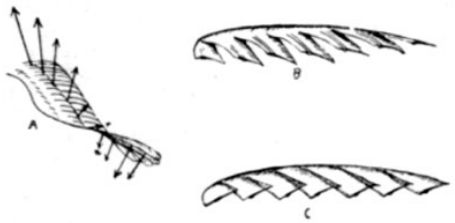

Fig. 19. — Vortreibende Wirkung der Flügelspitze nach OTTO LILIENTHAL. A) geschlossene Flügelspitze beim Aufschlag, B) Schnitt durch eine in Vortriebfedern zerlegte Flügelspitze beim Aufschlag, C) beim Abschlag. Unseres Erachtens kommt eine vortreibende Wirkung einer geschlossenen Flügelspitze, wie sie in A dargestellt ist, nicht zu, wohl aber wirkt der freie Teil der Vortriebfedern in B so, wie es in A für die ganze Flügelspitze angenommen wird. Die schädliche Zone des Rücktriebes proximal von der Grenze zwischen dem von dorsal und von ventral gedrückten Flügelteilen, entsprechend dem Pfeil *r*, sowie die schädliche Zone des nach unten gerichteten Druckes distal von dieser Grenze, wären im Verhältnis zur vortreibenden Wirkung des distalsten Spitzenabschnittes sehr groß, was für die einzelne Vortriebfeder nicht zutrifft (Fig. 20).

mir unabhängig genau die gleiche Meinung gebildet hatte, kann ich seiner Ansicht über die vortreibende Wirkung einer geschlossenen Flügelspitze beim Gleitruderaufschlage nicht beistimmen. Wenn eine geschlossene Flügelspitze im Gegensatz zu dem übrigen Flügel Druck auf der Dorsalseite haben sollte, so müßte zwischen ihr und der von unten gedrückten Fläche des übrigen Flügels eine tote Zone liegen, auf die dann distalwärts erst eine verhältnismäßig wenig supinierte Zone folgen würde, deren von dorsal her wirkender Druck eine sehr große schädliche Abwärtskomponente hätte. Ja, diese schädlichen Zonen würden auf der ganzrandigen Flügelspitze in eine Region fallen, die b r e i t e r ist, als der vortreibende Teil der Spitze. Um diese Zonen von proximal nach distal zu verschmälern, könnte man sich vorstellen, daß am distalen Rand der noch von unten gedrückten Flügelfläche eine stärkere supinatorische Verwindung beginnt, als es proximal von dieser Grenze der Fall war. Nach der in Fig. 19 a wiedergegebenen Zeichnung LILIENTHAL's scheint dies auch seine Vorstellung gewesen zu sein. Eine solche stärkere Verwindung ist aber an den Spitzen vortriebfederloser Flügel beim Gleitruderaufschlag nicht zu sehen, die Supination wird von proximal nach distal g a n z g l e i c h m ä ß i g s t ä r k e r , wie wir es nach der oben ausgesprochenen Ansicht, daß jeder Flügelquerschnitt beim Aufschlag seinen Anstellwinkel zu seiner eigenen Bahn beibehält, erwarten müssen. Da ja diese Verwindung der von oben gedrückten distalen Spitzen passiv erfolgen müßte, so müßten wir auch am toten Vogel an der Grenze der von unten und von oben gedrückten Teile eine größere Beweglichkeit im der Sinne der Supination vorfinden, was durchaus nicht der Fall ist. Bei der geschlossenen Spitze,

die beim Gleitruderaufschlag von oben Druck hätte, wäre mit einem Worte die schädliche Zone zu breit.

Bei einer in Vortriebfedern zerlegten Flügelspitze finden wir so ziemlich alle denkbaren Formverhältnisse, die geeignet sind, beim Gleitruderaufschlag die schädliche Zone zwischen den proximalen von unten Druck empfangenden Flügelteilen und den von dorsal her gedrückten distalen Flächen zu verkleinern. Erstens ist nämlich jeder

Fig. 20. — Handschwinge des weißen Storches. Bei T die Verschmälerung der Fläche an der Welle, an welcher beim Gleitruderaufschlage die Grenze zwischen den von oben und den von unten gedrückten Flächenteilen liegt.

einzelne Vortriebteil einer solchen Handschwinge an seiner Wurzel wesentlich v e r s c h m ä l e r t , wie Fig. 20 zeigt. Zweitens ist jede Federfahne an der proximalen Grenze des Vortriebteiles stark torquiert und zwar so, daß die Fahne des Vortriebfederteiles gegen den proximalen Teil supiniert erscheint. Wir finden also die schädlichen Zone erstens dadurch verkleinert, daß die Federn in ihrem Bereich verschmälert sind, zweitens in proximo-distaler Richtung dadurch eingeschränkt, daß in ihrem Bereiche die supinatorische Verwindung der Flügelfläche verstärkt ist.

Ich bin mir bewußt, daß Manchen diese Ansicht über die Funktion der Vortriebfedern die im 2. Kapitel entwickelte Theorie über das Gleitrudern unwahrscheinlicher erscheinen lassen wird. In biologischen Dingen gibt es eben fast immer die komplizierende Ausnahme, die man der Klarheit und Einfachheit halber fast verschweigen möchte. Die durch ihre Einfachheit bestechenden Theorien sind in der Biologie bekanntlich nie stichhaltig.

Mit dem oben Gesagten soll beileibe nicht ausgedrückt sein, daß alle Vortriebfedern diese Bedeutung hätten. Im Gegenteil, es gibt sehr viele Formen von Vortriebfedern, die ganz sicher immer beim Gleiten, also vor allem beim „Segeln" ihre wesentliche vortreibende Wirkung entfalten, wie STRESEMANN annimmt. Diese sind besonders solche, die entweder nur bei weitestem Breiten des Flügels, wie es beim Gleitrudern kaum vorkommt, überhaupt in Erscheinung treten, und weiter solche, die weniger weit nach distal reichen als geschlossene Flügelteile, die aus den folgenden Handschwingen gebildet sind. Ein schönes Beispiel für letzteres ist die Alpendohle. Wie Fig. 21a zeigt, sind die

Fig. 21. — Flügelumriß von *Pyrrho-corax graculus, oben* ganz ausgebreitet, unten in einer Stellung, wie sie beim Segeln in stärkerem Aufwinde häufig angenommen wird. Die Flügelspitze bildet eine geschlossene Fläche, nur die erste Handschwinge ist in ihrem Propellerabschnitt aus der Flügelfläche nach oben herausgebogen und stark pronatorisch torquiert.

Antriebfedern dieses Vogels in ähnlicher Weise ausgebildet, wie bei vielen anderen Rabenvögeln. Die Flügelstellung jedoch, die man bei segelnden Alpendohlen am häufigsten sieht, ist die in Fig. 21b dargestellte. Es sind dabei die Metacarpophalangealgelenke so stark gebeugt, daß die Vortriebfedern sich decken und eine geschlossene Spitze bilden. Nur die äußerste Handschwinge steht allein von dem Handfittich ab und ist oft ganz unglaublich stark torquiert und nach oben gebogen ein Beweis, daß sie tatsächlich eine wesentliche ziehende Wirkung entfaltet. Diese aus der Ebene des Handfittichs heraustretende Feder, die tiefgehaltenen Flügel und der im Gegensatz zu fast allen anderen Sperlingsvögeln nicht immer vorgestreckte, sondern oft lange Zeit aufrecht getragene Kopf geben der segelnden Alpendohle ein ganz eigenartiges Gepräge.

Im Anschluß an das Kapitel über die Unterschiede und Uebergänge zwischen Rütteln und Gleitrudern möchte ich noch derjenigen Vögel Erwähnung tun, die das eine oder das andere gar nicht können. Die Unmenge der kleinen Vogelarten, die, wie wir gesehen haben, nicht richtig gleiten, also auch nicht gleitrudern können, bewegen sich fast ausschließlich rüttelnd durch die Luft. Sie sind fast d u r c h w e g hochfrequent schlagende Formen und durchweg mit einem sehr starken Rüttelvortrieb ausgestattet. Man vergegenwärtige sich, wie ein Spatz im engen Lichthofe eines Großstadthauses ohne Unterbrechung vom Boden bis in ein höheres Stockwerk hinaufrüttelt, und übertrage diese Leistung in die Größenverhältnisse eines Kolkraben, eines Steinadlers, um sich ein Bild von der Stärke und besonders von der Ausdauer dieses Rüttelvortriebes zu machen.

Bei allen diesen Kleinvögeln übertrifft nun die Geschwindigkeit die sie, in wagrechter Richtung dahinrüttelnd, erreichen können, bei Weitem diejenige ihres theoretisch ja immerhin möglichen Gleitens. Wollte ein solcher Kleinvogel nach einem Rüttelstoß die Flügel

ausbreiten und gleiten, so würde ihn das, seines verhältnismäßig sehr großen Stirnwiderstandes wegen (S. 113), sehr viel kinetische Energie kosten, viel mehr, als ihm die hebende Wirkung der Flügelflächen an Lageenergie ersparen würde. Darin sehe ich den Grund, warum die absatzweise mit den Flügeln schlagenden Nur-Rüttler zwischen den einzelnen Rüttelstößen die Flügel gänzlich schließen. Warum aber überhaupt absatzweise mit den Flügeln geschlagen wird, ist n i c h t ohne Weiteres einzusehen, denn der dadurch zustande kommende hüpfende Flug bedeutet natürlich durch das Steigen und Fallen, durch Beschleunigung und Verzögern einen Energieverlust. Es erscheint in diesem Zusammenhange auch wichtig, daß sehr ermattete Stücke von sonst hüpffliegenden Arten gleichmäßig schwirrend wagrecht dahinfliegen, also ihren Rüttelvortrieb so schräg nach vorn und oben richten, daß die aufwärts gerichtete Komponente gerade der Schwerkraft gleich kommt. Allerdings sieht man dieses wagrechte Dahinrütteln nur bei sehr kranken Vögeln, die überhaupt nicht mehr sehr weit fliegen können. MARINELLI ist der Ansicht, daß der hüpfende Flug der Kleinvögel dadurch zustande komme, daß ihre Bewegungen von der für sie biologisch wichtigsten Koordination des raschen Losfliegen („Fluchtflug") beherrscht werde, daß sie sich nun auch beim Durchfliegen größerer Strecken mit Wiederholungen dieser einen Bewegungskoordination behelfen. Diese Ansicht hat viel für sich, denn in der Tat sieht der hüpfende Flug der Kleinvögel wie eine ständige Wiederholung des Losfliegens aus. Mir selbst liegt jedoch die Vorstellung näher, daß die Pausen im Flügelschlagen muskelphysiologische Gründe haben, etwa, indem die kurze Erholungspause während des Flügelschließens die darauffolgende größere Anstrengung reichlich aufwiegt.

Da für die Nur-Rüttler grundsätzlich andere Bedingungen für den Flügelbau gelten als für Vögel, die auch gleitrudern können, so darf man die Flügelproportionen ersterer nur mit gewissen Vorbehalten mit denen letzterer vergleichen: so hat BÖKER vollkommen recht, wenn er kleine Vögel untereinander vergleicht, etwa Bergfink mit Buchfink, Schneeammer mit Goldammer, und zu dem Ergebnis kommt, daß der Vogel mit den im Verhältnis zu den Armschwingen längeren Handschwingen der gewandtere und den Winden besseren Widerstand bietende Flieger sei. Er irrt aber, wenn er diesen Satz auf gleitrudernde Vögel ausdehnt, bei denen ja vor allem Wendigkeit und Windbeständigkeit nur selten vereinigt sind.

Sehr interessant ist der Flug jener Vögel deren Flugeigenschaften an der Grenze zwischen Nur-Rütteln und Gleitruderfähigkeit stehen.

Immer scheint bei zunehmender Größe das schlaglose Gleiten früher aufzutreten als ein richtiges Gleitrudern, oder, wenn man will, bei abnehmender Größe später zu verschwinden; man weiß ja fast nie, in welcher der beiden Richtungen die phylogenetische Entwicklung gegangen ist. Diese Erscheinung möchte ich daraus erklären, daß alle diese verhältnismäßig kleinen Vögel einen so starken Rüttelantrieb haben, daß ihre Geschwindigkeit beim wagerechten Rütteln die kleinste Gleitgeschwindigkeit weit übertrifft. Deswegen neigen einige auf Insektenjagd im freien Luftmeer angepaßte, lang- und schmalflügelige Formen dazu, sich durch einen kurzen Rüttelstoß zu beschleunigen und dann in wirklich wagerechtem, sich verzögerndem Gleiten ihre kinetische Energie aufzubrauchen, wie es manche Autoren fälschlich auch für große Vögel angenommen haben. Besonders charakteristisch ist das sich verzögernde Gleiten für die Bienenfresser, wir sehen es aber auch an Schwalben und auch an in der Luft Insekten jagenden Staren.

Die Schwalben haben aber auch ein ganz richtiges Gleitrudern, das für sie ungemein bezeichnend ist. Es erinnert einigermaßen an den Flug sehr eiliger Tauben, weil im Dahingleiten immer nur einzelne, zuckende Flügelschläge ausgeführt werden, zwischen denen der zeitliche Abstand ziemlich groß ist. Ob Bienenfresser sich auch so verhalten. weiß ich nicht, Stare haben wohl sicher nichts Entsprechendes. Wenn aber viele Flügelschläge rasch aufeinanderfolgen, handelt es sich auch bei diesen gleitfähigen Kleinvögeln, wie DEMOLL sicher richtig vermutet, immer nur um Rütteln, oder nach seiner Bezeichnung um Hubflug, und nicht um ein Fliegen nach dem Prinzip des Drachenfluges.

Sehr bezeichnend für den geringeren Stirnwiderstand eines schmalen, in eine geschlossene Spitze auslaufenden Flügels ist die Tatsache, daß unter den Schwalben, Seglern und Bienenfressern noch sehr kleine Formen gleiten und sogar gleitrudern können, während bei breitflügeligen Formen selbst Vögel von der Größe eines Eichelhähers den hüpfenden Flug des Nurrüttlers zeigen. So macht der in hoher Luft ziehende Eichelhäher nach jedem einzelnen Schlag die Flügel ganz zu. Man möchte sagen, es entspricht jeder Flügelschlag einem ganzen Rütteltriller der hüpffliegenden Kleinvögel. Wenn der Eichelhäher aber auf kürzere Strecken seinen gewöhnlichen Ruderflug ausführt, hat man den Eindruck des Gleitruderns. Vielleicht ist dieser überraschende Widerspruch dahin zu erklären, daß der in freier Luft ziehende Häher sich mit diesen Stößen schneller forthelfen kann, als mit seinem langsamen Gleitrudern. Auch Elstern vollführen oft, wenn sie aus größerer Höhe herabkommen, abwechselnd die Flügel breitend und vollkommen

schließend, einen ganz deutlichen Hüpfflug, und auch sonst können sie eine gewisse Neigung, die Flügel in der Luft ganz zu schließen oder, zumindesten, auf einige ganz rasche einige ganz langsame Flügelschläge folgen zu lassen, nicht verleugnen. Auch den unregelmäßigen Flügelschlag des Wiedehopfes halte ich für eine Annäherung an das Hüpfen der Kleinvögel. Ueber die Rolle, die die Flächenbelastung für die Grenze zwischen Nur-Rütteln und Gleitrudern spielt, haben wir schon im Kapitel über das letztere gehört.

Nach Besprechung der nicht gleitruderfähigen Vögel möchte ich vor Abschluß dieses Kapitels noch die Frage aufwerfen, ob es Vögel gibt, denen jeder Rüttelvortrieb vollständig fehlt. Ich denke hierbei an die Albatrosse, die ich leider nie fliegen gesehen habe. Auf den Bildern von auffliegenden *Diomedea immutabilis,* die DICKEY im National Geographic Magazine veröffentlicht hat, vermißt man nämlich vollkommen die starke Promation und Supination beim Auf- und Abschlag, vor allem aber auch die aufrechte Lage der Flügelschlagachse, das Nachvornegehen der Flügelspitzen beim Abschlage. Bei diesen Albatrossen scheint die Achse des Flügelschlages und die Flügelfläche selbst gleich beim Abfluge wie beim Gleitrudern annähernd wagerecht zu stehen.

Es scheinen also, als Gegenstück zu den Kleinvögeln, die nicht gleiten und gleitrudern können, diese großen Segelflieger überhaupt keinen Rüttelvortrieb aufbringen zu können.

V. Flugtechnisches.

1. Der Abflug.

Es wurde schon gesagt, daß weitaus die meisten Vögel sich bei vollständig stiller Luft durch Rütteln von ebenem Boden zu erheben und bis zur kleinsten Gleitrudergeschwindigkeit zu beschleunigen vermögen. Ebenso wurde gesagt, daß manche sehr niedrig flächenbelastete Vögel, wie z. B. der Bussard, nicht einmal bei einem solchen Abfluge ein wirkliches Rütteln zeigen, da ihnen schon der erste Flügelschlag, verbunden mit dem Abstoß der Füße, die zum Gleitrudern nötige Geschwindigkeit erteilen. Vor dem ersten Schlag werden die Flügel besonders hoch gehoben, und der erste Schlag wirkt in diesem Falle wirklich fast rein im Sinne des Auftriebes, senkrecht zur Fläche, wie der Antennenschlag einer Daphnie. Bei einer leisen Luftströmung machen Möwen etwas ähnliches, vor allem an Lachmöwen kann man dann das Emporrecken der Flügel und den „Daphnienschlag" beobachten. Bei

ganz stiller Luft scheinen sie aber rütteln zu müssen, um wegzukommen.

Manche Vögel, die, wenn sie sehr erschrecken oder sonst dazu gezwungen werden, sehr wohl vom ebenen Boden oder von einer Wasserfläche auch ohne Wind mit einem einmaligen Abstoß der Füße wegzurütteln vermögen, pflegen für gewöhnlich ein größeres Stück auf den Füßen Anlauf zu nehmen. Der Vortrieb erfolgt dabei aber mehr durch das Rütteln der Flügel, während die Bewegungen der Füße den Körper nach oben stoßen, d. h. von der Unterlage freihalten. Mit anderen Worten, der Vogel richtet seinen Rüttelvortrieb nicht so steil nach oben, daß dessen Vertikalkomponente ihn glatt von der Unterlage abhebt, sondern tritt sich mit den Füßen so von dem Boden ab oder aus dem Wasser heraus, daß die Reibung zwischen seinem Körper und der Unterlage fast ganz ausgeschaltet wird und seine Masse vom Rüttelvortrieb der Flügel leichter bis zur kleinsten Gleitrudergeschwindigkeit beschleunigt werden kann, als wenn er sich gleich vom ersten Augenblick an durch steiles Nach-oben-Richten seines Rüttelvortriebes von der Unterlage freihalten würde, denn dabei würde nur eine wesentlich kleinere Komponente des Rüttelvortriebes für die Beschleunigung übrig bleiben. So sieht man auch an der Fußbewegung von Vögeln, die vom Wasser aus auffliegen, so beim Kormoran und bei der mit einem größeren Fisch auffliegenden Seeschwalbe (ohne Fisch rüttelt sie vom Platz weg in die Höhe), sehr deutlich, daß die Füße bei jeder einzelnen Abstoßbewegung weit v o r g e s t r e c k t werden und ganz wie beim Landen n a c h v o r n auf das Wasser treffen, den Körper also nicht nach vorne, sondern vielmehr auf Kosten seiner Vorwärtsbewegung

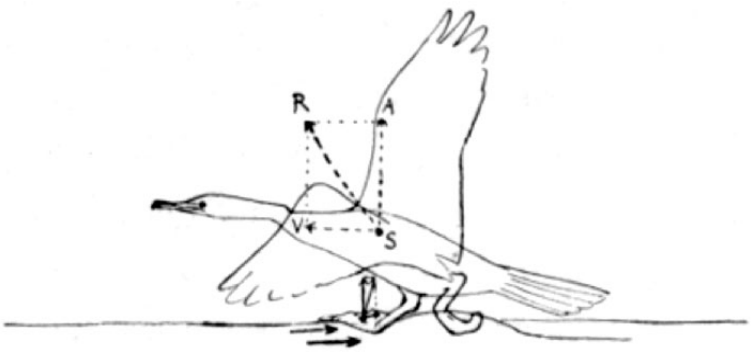

Fig. 22. — *Phalacrocorax carbo* vom Wasser abfliegend. Der Rüttelantrieb S—R ist so stark nach vorne gerichtet, daß seine vertikale Komponente S—A die Schwere des Vogels nicht aufhebt. Den Rest des Gewichtes übernehmen die Füße. Sie halten den Körper vom Wasser frei, bis der Vogel auf kleinste Gleitrudergeschwindigkeit beschleunigt hat. Die Ruderbewegungen, die sie dabei vollführen, beschleunigen den Vogel n i c h t nach vorne, sondern erfolgen langsamer als es der schon erreichten Geschwindigkeit des Vogels entspricht. Die Füße gleiten auf der Oberfläche des Wassers nach v o r n e .

nach oben treiben, wie Fig. 22 zeigen soll. Bei diesen beidbeinig auftretenden Vögeln, wie auch bei den mit beiden Füßen abwechselnd Wasser tretenden Gänsen und Flamingos, gleiten die Füße auf der Oberfläche d a u e r n d n a c h v o r n . Bei letzteren Vögeln ist es auch sehr deutlich, daß sie viel schneller sich über das Wasser hinwegbewegen, als es der Zahl und Schnelligkeit der Schritte entspricht. Die bugwellenähnliche Wasserwelle, die besonders beim Kormoran hinter dem nach vorn ausgleitenden Fuß entsteht, täuscht auf große Entfernungen ein aktiv ruderndes Nach-hinten-Werfen des Wassers vor. Nach Beobachtungen aus nächster Nähe scheint dies aber ganz und gar nicht der Fall zu sein. Schwäne habe ich leider nie aus nächster Nähe vom Wasser auffliegen sehen. Nach manchen Beschreibungen scheint aber bei ihnen tatsächlich eine mehr nach hinten ausschlagende, aktiv vortreibende Fußbewegung stattzufinden, etwa so, wie wir es von vielen flüchtend über das Wasser hinlaufenden, noch ganz flugunfähigen Anatidenkücken kennen. Schlecht fliegende Hausgänse verhalten sich ähnlich.

Bei den meisten mehrmals hintereinander abstoßenden Vögeln ist jedoch die Funktion der nach vorne gestreckt auf die Unterlage auftreffenden Beine genau die gleiche, wie bei jenen Reitkünstlern, die, indem sie sich mit den Händen am Sattel festhalten, in vollem Galopp beidbeinig vom Pferde abspringen und dadurch, daß sie ihre Füße vor dem Auftreten auf die Erde stark nach vorne werfen, sich von dem sie nach vorne reißenden Pferde so jäh aufrichten lassen, daß die Beschleunigung nach oben es ihnen ermöglicht, leicht wieder in den Sattel zu kommen. Die Physik der Sprünge des auffliegenden Storches ist ganz ähnlich, wenn man den durch die rüttelnden Flügel geleisteten Vortrieb demjenigen gleichsetzt, den der Akrobat vom galoppierenden Pferd erhält.

Wenn irgend Platz dazu vorhanden ist, nimmt der Storch mit ein paar Sprüngen Anlauf und erspart sich so ein paar Sekunden Rütteln. Andere Großvögel tun dasselbe, und dieses „.faule" energiesparende Abfliegen sieht dann wirklich täuschend so aus, als könnte der Vogel gar nicht anders vom Boden loskommen. Das entschuldigt die immer wiederkehrende, aber falsche Angabe, daß diese Vögel vor dem Abflug vom Boden Anlauf nehmen müssen. Sie trifft aber anscheinend nur für ganz wenige Formen zu, wie für Albatrosse, Höckerschwäne und vielleicht auch für den Bartgeier.

Die Aufgabe der Füße ist also bei dem ganzen Vorgang mehr die der Laufräder eines Flugzeuges, als die der treibenden und Flugarbeit

leistenden Schwanzflosse eines *Exocoetus,* auch dann, wenn der Rüttel-vortrieb so schwach ist, daß ein gleichzeitiges Hochheben des Vogels und eine Beschleunigung seiner Masse auf kleinste Gleitrudergeschwindigkeit tatsächlich nicht möglich ist.

Auch bei Vögeln mit recht starkem Rüttelvortrieb, die vom flachen Boden oder vom Wasser nach einem einzigen Abstoßen mit den Beinen davonrütteln, spielen die Beine unter Umständen eine physikalisch recht ähnliche Rolle, wie bei den mit mehreren Sprüngen oder Schritten Anlauf nehmenden Formen. Auch der am Platz von einer Fläche abfliegende Vogel stößt sich nämlich mit den Füßen nicht oder nur ganz wenig vorwärts, sondern im Wesentlichen n a c h o b e n . Wenn kein zwingender Grund vorhanden ist, rasch große Höhen zu erreichen, so richtet der Vogel bei einem solchen Abflug seinen Rüttelvortrieb durchaus nicht steil nach oben, sondern fast wagerecht nach vorn. Mit den Beinen stößt er sich von der Unterlage ab, und mit den Flügeln beschleunigt er sich auf Gleitrudergeschwindigkeit. Je stärker einerseits der Absprung der Füße, andererseits der Rüttelvortrieb ist, desto weniger steil braucht der letztere nach aufwärts gerichtet werden, um dem Vogel Gleitrudergeschwindigkeit zu erteilen, bevor der höchste Punkt der Parabel des Fußsprunges überschritten ist.

In Fällen, wo der Vogel sofort nach dem Abflug steil nach oben muß, wie etwa ein im Hochwalde losfliegender Fasan, der möglichst schnell durch das Laubdach ins Freie will, oder eine im engen Lichthof eines Großstadthauses hochgehende Taube, kann natürlich auch der Rüttelantrieb steil nach oben gerichtet werden. Sonst aber trachtet jeder Vogel d i e Z e i t d e s R ü t t e l n s m ö g l i c h s t z u v e r k ü r z e n , um möglichst rasch zum weniger Arbeit heischenden Gleitrudern überzugehen.

Die Richtung des Absprunges mit den Füßen kann man gut bei den Abflugversuchen flugunfähiger Vögel beobachten. Gestutzte oder amputierte Fasane können springend eine hohe Parabel vollführen. Am deutlichsten zeigte mir das ein Hahn der üblichen *colchicus-torquatus*-Mischung, der nach Anfliegen an eine Fensterscheibe eine vorübergehende, aber vollständige Lähmung beider Flügel davongetragen hatte. Wenn dieser Vogel sich gedrückt hatte und man ihn aus der Drückstellung aufjagte, so sprang er nahezu auf dem Platze fast mannshoch in die Höhe. Ich habe nie Vögel absichtlich flugunfähig gemacht, um die Rolle der Füße beim Abflug an ihnen zu studieren, habe aber von sehr vielen verschiedenen Arten gänzlich flugunfähige Stücke besessen und an ihnen Beobachtungen machen können, die alle dazu angetan waren,

mich in der oben ausgesprochenen Ansicht zu bestärken. Für sie spricht auch die Tatsache, daß einseitig gestutzte Enten, die auf einer offenen Fläche abzufliegen versuchen, in der Regel nicht auf den Rücken fallen, wie sie es müßten, wenn der eine unbeschädigte Flügel stark nach oben treiben würde, vielmehr drehen sie sich dabei um eine vertikale Achse nach der gestutzten Seite, was einem nach vorn gerichteten Rüttelvortrieb des gesunden Flügels entspricht. Hingegen zeigen sie beim „Sich-Flügeln", bei dem ein fast rein nach oben gerichteter Rüttelvortrieb zustande kommt, eine Neigung, nach der Seite des amputierten Flügels umzufallen.

Bei den verschiedenen Vogelformen, die alle vom Boden weg mit einem einzigen Absprung losrütteln können, ist dieser Absprung sehr verschieden stark. Außer durch Beobachtung der Abflugversuche flugunfähiger Vögel kann man auch dadurch eine Vorstellung von der Kraft des Absprunges und von seiner Wichtigkeit für den Abflug gewinnen, daß man die Vorbereitungen beobachtet, die Vögel zum Abfliegen treffen. Besonders deutlich sind sie dann, wenn es bei diesen Vorbereitungen bleibt, z. B., wenn der Vogel sich erschrocken zur Flucht bereit macht, ohne abzufliegen.

Von den mir näher bekannten Vögeln haben weitaus den stärksten Absprung die Turakos, dann folgen in einigem Abstand die Fasane und wohl die meisten Hühner überhaupt, die ja in jeder Hinsicht Beschleunigungsspezialisten sind. Durchaus notwendig zum Abfliegen ist aber bei ihnen der Sprung nicht, denn in hübschem Gegensatz zu dem erwähnten flügellahmen Jagdfasanenhahn war eine Goldfasanenhenne, die von einer Jugendrachitis her so verkrümmte Beine hatte, daß sie sich kaum zu Fuß weiter bewegen konnte, imstande, in ganz eigentümlicher Weise vom Boden loszurütteln.

Einen ganz beträchtlichen Absprung vollführen auch die Entenvögel, vor allem die kleineren Formen. Ziemlich selbstverständlich erscheint es, daß mit langen Läufen begabte Formen (Schnellgliedmaßen), wie die meisten Sperlingsvögel, einen kräftigen Absprung haben. Eigentümlich ungeschickt, schwächlich und mühsam wirkt der Absprung vom Boden bei den großen Papageien. Sie gehen vorher in jene „tiefe Kniebeuge", die man, ursprünglich als Intentionsbewegung, später als sinnlos gewordenen Automatismus, von Käfigpapageien bis zum Ueberdruß sieht, und die dem Eingeweihten ebenso auf die Nerven fällt, wie das ewige Auffliegenwollen amputierter Singschwäne zur Zugzeit.

Manche überaus gut rüttelnde Kleinvögel, z. B. Schwalben, Wellensittiche u. a., brauchen überhaupt kaum abzuspringen, sondern heben

sich mit einem kräftigen Rüttelwirbel ziemlieh sanft von der Unterlage. Dementsprechend sieht man sie, wenn sie im Sitzen leicht erschrecken, nicht, wie alle stark abspringenden Vögel, sich ducken, sondern vielmehr einen leichten Flügeltriller tun.

Manche Flieger, so der Mauersegler und die Fledermäuse, können mit den Füßen überhaupt nicht vom Boden abspringen. Fledermäuse, die imstande sind, vom flachen Boden aufzufliegen, tun einen Schlag mit den Handgelenken gegen die Unterlage und schnellen sich so ab. Mauer- und Alpensegler benötigen nach HEINROTH dazu mehrere Schläge. Wenn Vögel, die sonst kräftig abspringen, durch tiefen, weichen Schnee daran verhindert sind, schlagen viele von ihnen in ganz ähnlicher Weise mit den Flügeln gegen den Schnee, was sehr bezeichnende Spuren hinterläßt. Die Koordination dieser Bewegungen entspricht n i c h t einem gewöhnlichen Flügelschlagen, vielmehr handelt es sich um eine ganz eigentümliche, von vorn nach hinten rudernde Flügelbewegung. Den meisten wird diese Bewegungsform von den beim Baden spielend über die Oberfläche des Wassers hinschießenden Enten und Gänsen vertraut sein; verblüffend wirkt es aber, genau dieselbe Bewegung bei einem aus tiefem Schnee auffliegenden Kolkraben wiederzufinden.

Allen besprochenen Formen des Abfluges vom Boden ist das eine gemeinsam, daß die wesentliche Kraftquelle, die den Vogel beschleunigt, durch seinen Rüttelvortrieb dargestellt wird, während das Abstoßen von der Erde den Körper des Tieres eigentlich nur v o m B o d e n f r e i h ä l t , bis die das Gleitrudern möglich machende Geschwindigkeit erreicht ist.

Es scheint aber auch Formen des Abfluges zu geben, bei denen der Vogel sich tatsächlich mit den Füßen eine gewisse Geschwindigkeit erteilt, was dann seinen Flugwerkzeugen dieselben Vorteile bietet, wie ein leichter Gegenwind. Ich habe schon angedeutet, daß dies vielleicht bei manchen Schwänen so ist; nach den Photographien und den Beschreibungen von DICKEY scheint es auch für die Albatrosse Gültigkeit zu haben. Hausgänse rennen oft vor dein Auffliegen ein ganzes Stück, der Kenner sieht aber dabei sehr deutlich, wann der Zug der arbeitenden Flügel den der laufenden Füße überholt und wirkungslos macht.

Den Abflugarten, bei denen der Vogel nur seine Muskulatur als Kraftquelle zur Verfügung hat, stehen zwei Formen des Abfluges gegenüber, bei denen er andere Energieformen verwerten kann: entweder potentielle Energie, wenn das Tier einen erhöhten Sitzplatz innehat, oder aber, wenn er die kinetische Energie eines Luftstromes ausnützen kann.

Alle diese Formen des Abfliegens gehen natürlich in vollkommen fließendem Uebergang ineinander über, sodaß Mischformen häufiger als reine zur Beobachtung kommen. Oft genug sieht man aber die einzelnen Formen rein ausgebildet, sie sind dann natürlich viel leichter zu verstehen.

Fig. 23. — *Accipiter gentilis.* Abflug bergab. Der Vogel gewinnt die zum Gleitrudern nötige Geschwindigkeit, indem er sich fallen läßt. Nach HORST SIEWERT.

Sitzt der Vogel auf einem erhöhten Punkt und hat er rings umher freie Luft um sich, so gewinnt er die zum Gleiten und Gleitrudern nötige Bewegungsenergie aus seiner Lageenergie, indem er sich einfach vornüber von seinem Sitz herab fallen läßt (Fig. 23). Sehr oft, ja, in den meisten Fällen wird dies mit Rüttelabflug so vermischt, daß der Vogel von seinem Sitze aus bergab davonrüttelt, also seinen

Rüttelvortrieb durch die Schwerkraft unterstützt und spart. Interessant ist es, daß bei diesem Davonrütteln bergab der Fußstoß wie bei dem Rüttelabflug vom Boden annähernd senkrecht auf die Richtung des Rüttelvortriebes wirkt, daß der Vogel in diesem Falle also schräg nach vorne und oben springt.

Es scheint für die Phylogenie des Fluges recht wichtig, daß Jungvögel fast aller Arten dieses Schwungnehmen bergab erst geraume Zeit nach dem Flüggewerden zeigen, d. h. zunächst auch von erhöhten Punkten in gleicher Weise aufsteigend losrütteln, wie wenn sie auf ebenem Boden säßen. Alte Vögel, deren Koordination der Flugbewegungen durch Gefangenhaltung geschädigt ist, verhalten sich ähnlich. Dagegen lernen Tauben, deren Handschwingen man bis zur Rüttelunfähigkeit kürzt, daß ihnen nun nur noch der Abflug bergab zur Verfügung steht (S. 159), und versuchen gar nicht mehr, in aufsteigender Bahn davonzurütteln. Interessant ist es, daß solche Tauben und andere in ihrer Flugfähigkeit gestörte Vögel dann dieselbe Bodenscheu zeigen, die vielen großen Vögeln eigen ist, die für gewöhnlich bergab wegfliegen. Der verstärkte Drang nach oben, den Vögel zeigen, die in ihrer Flugfähigkeit gestört sind, ohne sie jedoch ganz verloren zu haben, scheint überhaupt im engsten Zusammenhang mit diesem Sichfallenlassen und Abfliegen bergab zusammenzuhängen. Sie scheinen triebmäßig darauf eingestellt zu sein, bei Versagen des Rüttelabfluges es nun mit dieser Methode zu versuchen und zu diesem Zweck kletternd und hüpfend Höhe zu gewinnen. Einer genaueren Untersuchung wert wäre aber auch das plötzliche Auftreten einer sehr ausgesprochenen, positiven Geotaxis bei ganz flugunfähig gewordenen Vögeln.

Während der hochsitzende Vogel die Energie seiner Lage zum Infahrtkommen ausnützen kann, befindet sich der im Winde sitzende zur umgebenden Luft sowieso „in Fahrt", d. h. er besitzt im Verhältnis zur Luft kinetische Energie. Erreicht die Windgeschwindigkeit die kleinste Gleitgeschwindigkeit des Vogels, so braucht er nur seine tragenden Flächen zu öffnen und in einer der später zu beschreibenden Weisen Höhensteuer zu geben, um sich sanft von der Unterlage zu lösen. Er steigt dann eben ganz genau so, als wäre er vorher, statt zu sitzen, mit Windgeschwindigkeit gegen den Wind geflogen. Vorausgesetzt, daß der Vogel bei diesem Manöver nicht mit den Flügeln schlägt, muß der Höhengewinn auf Kosten seiner kinetischen Energie erfolgen. Er hebt sich dann also nach rückwärts von seiner Unterlage, weil er beim Steigen im Verhältnis zur Luft langsamer wird. Rabenvögel zeigen sehr oft diese Abflugform vollkommen rein, vor allem

dann, wenn sie einen Rückwärtsflug vorhaben. Wollen sie ein so kurzes Stück mit dem Winde fliegen, daß ein zweimaliges Wenden, das die einzige andere Möglichkeit wäre, nicht recht dafürsteht, dann fliegen sie dieses Stück rückwärts, vorausgesetzt natürlich, daß der Wind schneller ist als ihre Gleitgeschwindigkeit. Besonders Dohlen können das gut (S. 115). Sie lassen sich also rückwärtstreiben, indem sie mit weniger als Windgeschwindigkeit gegen den Wind fliegen, wobei sie in ganz eigentümlicher Weise über die Schulter oder auch unter dem Flügel durch nach dem Ziel spähen und die Füße mit einer ungewohnten und darum sehr auffallenden Bewegung nach hinten nach diesem Ziel ausstrecken. Meine Seidenreiher zeigten eine ganz entsprechende und ebenfalls sehr sonderbare Flugtechnik, wenn sie ein kleines Stück quer zum Wind fliegen wollten. Besonders wenn das zu durchfliegende Stück in einen Fußmarsch der gleichen Richtung eingeschaltet war, drehten sie nicht ihren ganzen Körper, sondern nur die Flügel in den Wind, d. h. sie streckten den leeseitigen Flügel nach vorn und den luvseitigen nach hinten und ließen sich so vom Boden heben, während die Längsachse des Körpers etwa in der Winkelsymmetrale zwischen Windrichtung und Gehrichtung des Vogels stand. Ein solcher die Flügel ganz unsymmetrisch haltender Vogel sieht höchst sonderbar aus.

Ganz rein kommt das Sichhebenlassen durch den Wind vor allem aber dann vor, wenn der Vogel beabsichtigt, gleich nach dem Abflug zu wenden und mit dem Wind zu ziehen. Dann macht es ihm eben nichts aus, daß er beim Auffliegen ein Stückchen nach rückwärts getrieben wird.

Eigentümlich für das reine Sichhebenlassen ist es, daß der Vogel dabei ganz langsam und allmählich die Flügel breitet, und daß diese ebenso allmählich zu tragen beginnen. Hat man das Tier dabei auf dem Arm oder der Hand sitzen, so verursacht es ein ganz eigenartiges Gefühl, wenn der Vogel leichter zu werden beginnt, noch mehr aber dann, wenn er seine Abflugabsicht im letzten Augenblick wieder aufgibt und ebenso allmählich weder schwerer wird. Im Freien kann man dieselbe Erscheinung beobachten, wenn Vögel auf biegsamen Wipfelzweigen gelandet sind und sich von diesen wieder abheben. Das Bestreben, nicht mit plötzlich entlasteten und emporschnellenden Zweigen in Berührung zu kommen, spricht bei diesem vorsichtigen Ansteigen wohl auch mit. Vom Kolkraben kann ich behaupten, daß seine Füße im letzten Augenblick, bevor sie sich von der Unterlage lösen, einen deutlichen Zug nach oben auf diese ausüben. Man sieht auch die Beine vor dem

Loslassen ganz eigentümlich lang werden. Auf den Fußstoß als Energiequelle kann in diesem Fall ja leicht verzichtet werden.

Oefter als reine Ausführungen dieses Abfluges gegen den Wind sieht man solche, bei denen der Vogel beim Auffliegen durch Flügelschlagen Hebearbeit leistet, nur eben nicht rüttelnd, sondern vom ersten Augenblick des Fliegens an durch das weniger anstrengende Gleitrudern. Rabenvögel und manche andere fliegen auch dann nicht gleich vorwärts, sondern steigen erst rudernd ein kleines Stück über dem Sitzplatz ziemlich lotrecht auf, und von der so erreichten Höhe aus machen sie eine Art „Abflug bergab" und gehen, nachdem sie so in schnellere Fahrt gekommen sind, mit leicht im Handgelenk gebeugten Flügeln, also höherer Flächenbelastung, gegen den Wind an.

Mit dem Winde abzufliegen ist nur Vögeln mit sehr starkem Rüttelvortrieb möglich. Man vergegenwärtige sich, daß das Tier dabei erst solange lotrecht nach oben rütteln muß, bis es, vom Winde mitgenommen, Windgeschwindigkeit erreicht hat. dann erst hat es die Bedingungen, die ihm beim Losrütteln in stiller Luft zur Verfügung stehen, noch dazu aber unter Verzicht auf den Abstoß mit den Füßen. Das können nur Vögel mit verhältnismäßig sehr starkem Rüttelvortrieb, vor allem also Kleinvögel.

Ich muß wohl noch einmal betonen, daß die drei Energiequellen des Rüttelvortriebes, der Höhenlage und des Gegenwindes in Wirklichkeit fast immer alle drei zugleich von dem Vogel zum Abfliegen benützt werden. Der durchschnittliche Baumvogel r ü t t e l t fast immer von seinem Aste g e g e n den Wind b e r g a b davon. Die oben beschriebenen reinen Abflugweisen sind viel seltener und wurden der Uebersichtlichkeit halber so ganz getrennt voneinander besprochen. Es gibt aber wohl kaum irgend eine denkbare Mischform, die nicht auch einmal zur Beobachtung kommt.

2. Die Landung.

Die verschiedenen Arten der Landung spiegeln mit erstaunlicher Genauigkeit die verschiedenen Abflugweisen wieder, und ehenso wie diese sind sie öfter miteinander vermischt zu beobachten als rein.

Wenn einem Vogel keine andere Möglichkeit zur Verfügung steht, seine Bewegungsenergie loszuwerden, so muß er rütteln. Er richtet seine Körperachse auf und richtet seinen Rüttelvortrieb nach oben, als ob er am Platz rütteln würde. So treibt er nun, mit seiner Längsachse fast rechtwinkelig auf der Richtung seiner Bewegung stehend, so lange

weiter durch die Luft, bis die unter diesen Umständen sehr große Reibung seine Bewegungsenergie aufgezehrt hat. Dabei spielt nun das Steuer eine sehr wesentliche .Rolle. Der Vogel hängt ziemlich lotrecht zwischen seinen rüttelnden Flügeln, und solange er noch Fahrt quer zu seiner Längsachse hat, drückt der Fahrtwind in dem Sinne auf seine Bauchfläche und insbesondere auf das gefächerte Steuer, daß er die Längsachse des Vogels in die Wagerechte zurückzubringen trachtet. Der Druckmittelpunkt dieser Flächen liegt in dieser aufrechten Stellung unter dem Schwerpunkt des Vogels, der Punkt, in dem sich der Rüttelvortrieb dem Körper mitteilt, über diesem Schwerpunkt. Je stärker nun das Drehmoment des Druckes auf die Steuerfläche ist, je größer also das Steuer ist, und je weiter sein Druckmittelpunkt von dem Schwerpunkt entfernt liegt, desto stärker kann der Vogel seinen Rüttelvortrieb über die Lotrechte nach hinten richten, ohne nach hinten

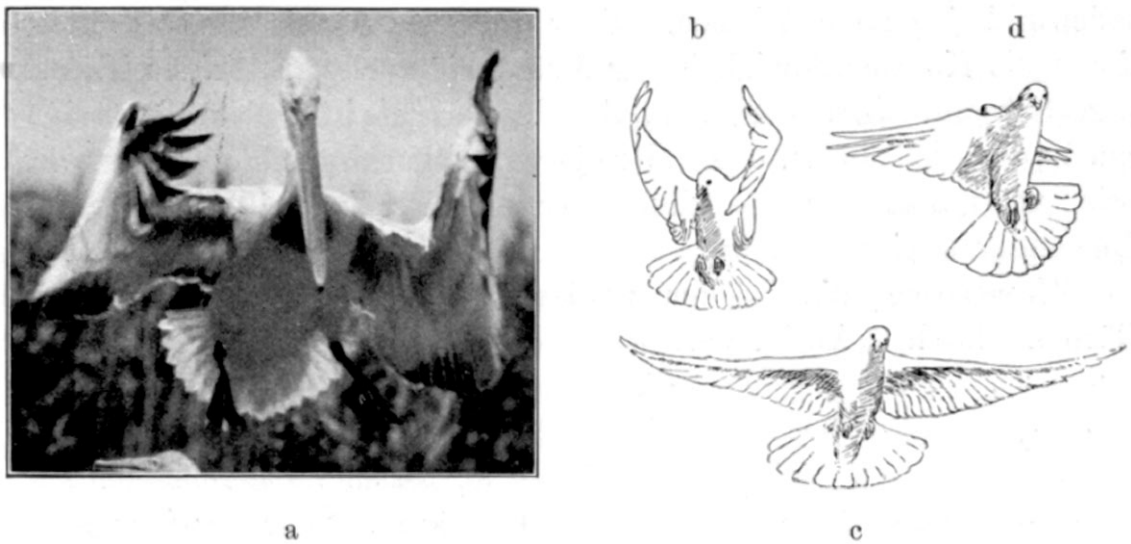

Fig. 24. — Bremsrütteln. Der bremsende Vogel richtet seinen Rüttelantrieb über die Vertikale hinaus nach hinten. Daher können die Flügelspitzen beim Abschlag höher stehen als beim Aufschlag.
a) *Pelecanus crispus* nach BERNATZIK, b, c) *Columba livia domestica* nach ANSCHÜTZ aus MILLA.
d) Nach HEADLEY, The Flight of Birds.

überzukippen. Die Achse des Flügelschlages kann, wie Fig. 24 zeigt, dabei so über die Lotrechte hinausgehen, daß die Flügelspitze beim Abschlag höher steht als im Scheitelpunkt des Aufschlages. Daß diese Möglichkeit, durch Nachhintenrütteln Gegendampf zu geben, von der Größe und vor allem der Länge des Steuers abhängig ist, dürfte wohl einer der Hauptgründe dafür sein, daß einerseits solche Vögel, die oft, rasch und geschickt zwischenlanden können, ein solches langes Steuer haben wie wir es etwa bei Elster, Eichelhäher uud Turakos sehen, andererseits

aber unter den Raubvögeln gerade diejenigen ein ähnliches Steuer haben, für die beim Beuteerwerb ein besonders rasches Bremsen notwendig ist.

Die Ansicht, daß die Steuergröße der Raubvögel mit der Verschiebung des Schwerpunktes beim Tragen von Beute innig zusammenhängt, ist mir deswegen nicht sehr wahrscheinlich, weil erstens eine Parallele zwischen Steuergröße und der verhältnismäßigen Größe der Beute nicht nachzuweisen ist, zweitens aber die Größe des Steuers mit der Fähigkeit, sehr rasch abzubremsen, in recht deutlichem Zusammenhang steht. Die nur fliegende Beute fangenden Wander- und Baumfalken brauchen beim Ergreifen der Beute nicht zum Stillstand zu kommen und haben viel kürzere Schwänze als der Turmfalk, obwohl sie doch verhältnismäßig viel schwerere Beute zu tragen haben als dieser Maus- und Grillenjäger. Auch der doch wirklich nicht schwer tragende Mäusebussard hat ein großes Steuer und ebenso die auf Bodenwild jagenden Weihen. Sehr interessant erscheint in diesem Lichte die Kurzschwänzigkeit der Adler, die doch nach beiden Theorien lange Schwänze haben müßten, da sie doch meist auf große und auf dem Boden sich aufhaltende Tiere jagen. Ich kann mir auch gar nicht recht vorstellen, wie ein Steinadler ein so flinkes Wesen wie ein Murmeltier erwischen kann.

Wasservögel, die auf den großen ihnen zur Verfügung stehenden Flächen durch „Auslaufenlassen" ihre Bewegungsenergie aufzehren

Fig. 25. — *Anas platyrhynchos.* Bremsrütteln. Das Steuer ist so weit wie möglich gebreitet. Zur Vergrößerung der caudalen Tragfläche werden die gespreizten Ruder nach hinten in die Ebene des Steuers gebracht und seitlich an seine Fläche angeschlossen.

können und daher nicht so sehr auf das Bremsrütteln angewiesen sind, haben im allgemeinen kurze Schwänze. Sehr bezeichnend für die Wichtigkeit des Steuers bei der Rüttellandung ist eine sozusagen improvisierte Vergrößerung dieses Organes, die von kurzschwänzigen Anatiden vorgenommen wird, wenn sie ausnahmsweise einmal gezwungen sind, zwischen hohen Bäumen rüttelnd zu landen. Dann bringen sie nämlich die gespreizten Ruder in die Ebene des Steuers und schließen sie seitlich an dieses an. Es entsteht dabei eine ganz eigentümliche Silhouette, es sieht aus, als hätten die Tiere plötzlich einen stumpfzackigen Gabelschwanz bekommen (Fig. 25). Wer schon Stockenten auf einem von höheren Bäumen umrahmten Teich einfallen

sah, wird sicher wissen, was ich meine. Türkenenten tun das nicht, dagegen wirkt ihr gefächertes Steuer bei dem entsprechenden Vorgang überraschend groß.

Eine sehr eigentümliche Art der Landung, die man wohl auch zur Rüttellandung zählen muß, kenne ich von Elstern. Diese Vögel werfen sich im Augenblicke vor der Landung um volle 180° herum, sodaß nun der Schwanz in die ursprüngliche Flugrichtung zeigt, und richten auf diese Weise ihren Rüttelvortrieb dagegen. Viele Vögel tun etwas ähnliches, wenn sie gezwungen sind, mit dem Winde zu landen. Die Elstern tun es aber auch in geschlossenen Räumen, also in sicher stiller Luft und zwar besonders dann, wenn sie nur einen Augenblick landen wollen, um etwas aufzunehmen und damit gleich wieder abzufliegen, z. B., wenn ein guter Bissen auf einem ihnen gefährlich scheinenden Orte liegt.

Das Gegenstück zum Abflug mit Schwungnehmen bergab bildet eine Landungsform, die ich an anderer Stelle als U n t e r f l i e g u n g s l a n d u n g bezeichnet habe. Der Vogel richtet dabei nämlich seine Flugbahn gegen einen Punkt, der wesentlich tiefer liegt als jener, auf dem er zu landen beabsichtigt, und zehrt dann seine kinetische Energie dadurch auf, daß er sich von ihr zum Landungspunkt hinaufheben läßt, indem er ohne Flügelschlag Höhensteuer gibt. Die Berechnung stimmt gewöhnlich nicht ganz genau, weil natürlich die kleinste Luftbewegung schon eine Störung verursacht, daher berechnet der Vogel seine Bahn meist von Anfang an so, daß sein Schwung nicht genügt, um sein Ziel zu erreichen, daß er also zum Schluß noch einige rüttelnde Flügelschläge tun muß. So verhalten sich die meisten im Besitze ihres vollen Flugvermögens befindlichen Vögel. Gefangenschaftstiere, die erst seit kurzer Zeit freifliegen und Jungvögel, die noch nicht allzu lange flügge sind, irren bei Berechnung ihrer Bahn meist in der umgekehrten Richtung, kommen also zu hoch an. Namentlich junge Kolkraben kommen fast regelmäßig erst ein beträchtliches Stück ü b e r dem angestrebten Sitzplatze zum Stillstand und rütteln dann auf unbeholfene Weise zum Ziel herab, wenn sie es nicht überhaupt vorziehen, weiter zu fliegen und das Ganze noch einmal zu versuchen. Einer der wenigen Fälle, in denen der Vogel in Bezug auf das Fliegen etwas lernt! Meine beiden freifliegenden Graugänse, also reine Bodentiere, lernten es mit der Zeit, die Steilheit unseres bergigen Gartens zu einer Art Unterfliegungslandung auszunützen.

Ganz reines Unterfliegungslanden ohne jedes abschließende Rütteln sah ich bei ganz stiller Luft nur beim Kolkraben, beim Mäuse- und

A.

B.

Fig. 26. — *Corvus corax.* Landung auf ebenem Boden. Wie bei der Unterfliegungslandung bremst der Vogel durch Geben von Höhensteuer. In A. beginnt der in Bremsstellung dicht über dem Boden hinweggleitende Vogel sich aufzurichten, in B. läßt er sich lotrecht von der durch das bremsende Höhensteuergeben erreichten Höhe herabfallen.

beim Wespenbussard, bei ersterem als seltenes Vorkommnis, bei den beiden letzteren regelmäßig. Besonders mein Mäusebussard flog in die Kronen der Bäume immer von unten, wo ihn keine belaubten Zweige störten, hinein und schoß dann innerhalb des Laubdomes ganz erstaunlich hoch bis zu einem passenden Ast hinauf. Das Bemerkenswerte daran war, daß er sich ja erst im letzten Bruchteil einer Sekunde für einen Landungsplatz entscheiden mußte, da ihm die Aeste vorher durch das umgebende Laub verborgen gewesen waren.

Vögel, die für gewöhnlich sehr auf die Unterfliegungslandung eingestellt sind, führen sonderbarer Weise eine ähnliche Bewegung auch dann aus, wenn sie auf dem Boden landen. Der dicht über dem Boden dahin streichende Vogel bremst, indem er Höhensteuer gibt und läßt sich von der dadurch erreichten Höhe herabfallen oder rüttelt von ihr herab. Fig. 26 a und b zeigt zwei aufeinander folgende Augenblicke dieses Vorganges, besonders deutlich sieht man, wie hoch der Vogel in die Höhe muß, um seinen Schwung loszuwerden. Langbeinige Vögel fliegen vor der Landung auf ebenem Boden häufig niedriger, als sie bei aufrechtem Stand hoch sind und machen dann sozusagen eine Unterfliegungslandung auf ihre Beine hinauf.

An die Unterfliegungslandung knüpft sich dieselbe phylogenetische Betrachtung wie an das Abfliegen bergab. Auch diese Landungsform tritt in der Ontogenese erst spät auf, und die Vogelformen, bei denen sie überhaupt zu höherer Ausbildung gelangt, erscheinen in Bezug auf ihren Flug recht spezialisiert. Ganz besonders gilt dies für die Segler, die ja geradezu ausschließlich diese Art zu landen ausführen, was sich auch ungemein deutlich in der Form und Bewegungsweise ihrer Klammerfüße ausdrückt, bei manchen Formen sogar in der Form des Nestes zum Ausdruck kommt. Ich führe die Segler besonders deshalb an, weil sie aus reiner Konvergenz in Abflug und Landung eine ausgesprochene Aehnlichkeit mit den Fledermäusen haben. Nun scheinen aber nicht nur die Fledermäuse, sondern überhaupt alle „fliegenden" Wirbeltiere, die nicht aus der Klasse der Vögel stammen, auf die Unterfliegungslandung angewiesen zu sein, soweit sie überhaupt befähigt sind, zielvoll zu landen. Von *Draco volans* gibt BUTLER an, daß es bei der Landung scheine, als ob das Tier wieder aufwärts fliege. Der im neuen BREHM gegebene Kommentar, daß dieser Eindruck wohl falsch sei und nur durch das Sich-Senken von Rumpf und Hinterbeinen hervorgerufen werde, ist deshalb unwahrscheinlich, weil von vielen Gleitfliegern unter den Säugern eine ganz richtige Unterfliegungslandung, wie sie der Beschreibung BUTLER's entsprechen würde,

sicher nachgewiesen ist. Bei den Säugern entspricht ja auch diese Landungsmethode vollkommen dem Abflug, auch bei denjenigen unter ihnen, die zu einem wirklichen, dauernden Flug befähigt sind. Daß der Abflug bergab und die Unterfliegungslandung bei den Vögeln ontogenetisch und phylogenetisch so spät auftreten, läßt es doch recht unwahrscheinlich erscheinen, daß sich der Vogelflug aus einem rein passiven Gleitflug, wie etwa dem eines Flattermakis, entwickelt haben sollte, wie es andererseits für den in seiner Vollendung dem Vogelflug so ungemein ähnlichen Fledermausflug sicher anzunehmen ist.

Dem Abflug gegen den Wind und dem durch Ablaufen entspricht je eine Landungsweise, die sich untereinander ebenfalls sehr ähnlich sind. Ist die Windgeschwindigkeit so groß, daß sie die kleinste Gleitgeschwindigkeit des Vogels übertrifft, so regelt dieser seine Schnelligkeit so, daß er über dem erwähnten Sitzpunkte im Winde steht, läßt sich dann durch Verkleinerung der Flächen und, was besonders auffällt, ohne bremsende Aufrichtung des Körpers auf ihn herabsinken und greift dann mit den Füßen zu. Ich sage absichtlich „greift zu“, weil dies der einzige Fall ist, bei dem die Füße auch bei solchen Vögeln, bei denen sie dazu fähig sind, keinen Aufprall auszuhalten, also nicht den letzten Rest der Bewegungsenergie zu vernichten haben. Wenn sich einem bei Wind ein Kolkrabe in dieser Weise vorsichtig auf den Arm setzt, kommt es sogar oft vor, daß der Vogel gerade im Augenblick des Zugreifens von einem kleinen Windstoß gehoben wird, sodaß man zuerst statt des Gewichtes des Vogels einen Zug nach oben fühlt. Daß nach dem Fußfassen die Flügel ganz allmählich eingezogen werden, entspricht dem beim Abflug gegen den Wind geschilderten Verhalten. Dieses langsame und vorsichtige Falten der tragenden Flächen ist wohl auf die Landung auf dünnen Gipfelzweigen gemünzt, auf denen diese Art der Landung ja am meisten ausgeführt wird. Denn sie setzt natürlicher Weise einen relativ gleichmäßigen und wirbelfreien Luftstrom voraus, wie er sich in der Nähe größerer luftundurchlässiger Gegenstände kaum findet.

Die Landung durch Auslaufenlassen, wie unsere Flugzeuge sie ausführen, bei der also der Vogel seine Bewegungsenergie einfach durch den Widerstand des Mittels bis zur Unterschreitung der kleinsten Gleitgeschwindigkeit aufbrauchen läßt und dann sein Gewicht den Füßen überträgt, kommt in annähernd reiner Ausführung nur bei der Landung auf dem Wasser vor. Selbst da sieht man aber meistens die Andeutung eines Sich-Aufrichtens mit bremsendem Rütteln. Natürlich

lassen auch auf dem Lande sehr viele Vögel, besonders wenn sie auf ebenen Flächen niedergehen wollen, ihren Schwung ohne besondere Bremsbewegungen bis zur kleinsten Gleitgeschwindigkeit aufzehren, nur folgt dann doch ein ausgesprochenes, wenn auch entsprechend verkürztes Bremsrütteln. Auch bremsen dann viele Vögel nicht schon in der Luft bis zum völligen Stillstand, sondern überlassen es den Beinen, mit ein paar Schritten oder Sprüngen den Körper zum Halten zu bringen.

Es bleibt nun noch eine ganz eigenartige, scharf umschriebene Art des Landens zu erwähnen, die man nur recht selten zu sehen bekommt. Dabei bremst der Vogel in der Luft in beträchtlicher Höhe und ziemlich lotrecht über dem Punkte der Landung durch Aufrichten seiner Flächen bis zum völligen Stillstand ab und fällt dann, die ausgebreiteten Flächen nun wieder wagerecht haltend, als Fallschirm annähernd lotrecht herab. Dabei hält er dem Anscheine nach so Gleichgewicht, daß die Luft zu ungefähr gleichen Teilen unter dem vorderen und dem hintern Flügelrand hervorquillt. Es handelt sich also im Gegensatz zu dem sehr mit Unrecht oft so bezeichneten Gleiten der nicht zu aktivem Flug befähigten Wirbeltiere, um einen wirklichen F a l l s c h i r m f l u g . Wer diesen Vorgang einmal sehen will, der verschaffe sich eine Fledermaus irgendwelcher Art, nehme das Tier während des Tages, wenn es so fest schläft, daß es zu kalt geworden ist, um mit den Flügeln zu schlagen, und lasse es frei durch die Luft fallen. Dann breitet die verschlafene Fledermaus reflektorisch die Flügel aus, es folgt aber nicht, wie zu erwarten wäre, ein Gleitflug, sondern ein lotrechtes Absinken unter genauer Wahrung der wagerechten Gleichgewichtslage. Da Fledermäuse während des Tagschlafes erkalten, wie andere Säuger während des Winterschlafes, und daher zu plötzlichem Erwachen nicht befähigt sind, so ist dieser Reflex jedenfalls günstiger, als der Versuch zu einem Gleitflug es wäre. Die langsamen Reaktionen des erkalteten Tieres machen ein geschicktes Landen nicht möglich, das Tier würde nach dem Gleitfluge härter auftreffen, als es bei diesem Fallschirmflug der Fall ist.

Bei Vögeln sieht man das Entsprechende sehr selten und immer nur als Aushilfsmittel in einer gewissen Notlage. Krähen tun es, wenn sie in hoher Luft einen Brocken aus dem Schnabel verlieren und ihm sofort auf der Bahn seines Falles folgen wollen, um ihn nicht aus den Augen zu verlieren, Raben handeln ähnlich. Meine Schwarzstörche stehen dem Problem der Landung in unserm Garten mit einer gewissen Verlegenheit gegenüber, wenn ein stärkerer Aufwind die steilen

Wiesen hinaufweht: bei schwächerem Wind machen sie mit dem Wind eine Unterfliegungslandung bergauf, bei stärkerem Wind landen sie bergab, bei dazwischen liegenden Windstärken wissen sie oft nicht, was sie tun sollen, und landen dann schließlich, indem sie sich mit dem beschriebenen Fallschirmflug aus beträchtlicher Höhe lotrecht herabfallen lassen. Bergab können sie eine Landung gegen den Wind eben nur ausführen, wenn die Windgeschwindigkeit ihre kleinste Gleitgeschwindigkeit beträchtlich übertrifft. Schon bei einem schwächeren Winde können sie nicht mehr in der Windrichtung einfallen, daher sind sie bei Winden von allen dazwischenliegenden Geschwindigkeiten auf den Fallschirmflug angewiesen. Denselben Vorgang kenne ich von Nacht- und Seidenreihern, wenn sie, von ihren Ausflügen zurückkehrend, versehentlich zu hoch ankommen und nun ziemlich lotrecht herab müssen. In reinster Ausführung sah ich solche Landungen von eben flüggen Nachtreihern. Diese Vögel wagten sich zunächst nie über die allernächste Umgebung ihres Teiches hinaus. Wenn einmal einer mit großem Ansatz über den Teich hinflog, als wollte er ins freie Luftmeer hinaus, verließ ihn jedesmal der Mut, sowie er einige Meter über den gegenüber liegenden Teichrand hinaus war, und er ließ sich sofort in der beschriebenen Weise lotrecht herabsinken. Andeutungsweise sieht man diese Landungsart manchmal auch von hungrigen Großstadttauben, die sich im Wettstreit auf eben gestreutes Futter stürzen. Dann sieht man von den am höchsten ankommenden, also am steilsten nach unten wollenden Stücken den Fallschirmflug in Form einer eigentümlichen nach hinten kippenden und abrutschenden Flügelbewegung.

Bei allen im Fallschirmflug absinkenden Vögeln ist die Gleichgewichtshaltung in der Wagerechten weniger sicher und ruhig als bei den schlafenden Fledermäusen, sie scheinen viel mehr mit dem Umkippen nach hinten und nach vorne und mit dem Ins-Gleiten-Kommen nach der betreffenden Richtung kämpfen zu müssen. Sie verhalten sich also ähnlich wie ein durch die Luft herabblätterndes Blatt Papier, weshalb ich den ganzen Vorgang kurz als das Blättern zu bezeichnen pflege.

Die Rolle, die die Füße bei den verschiedenen Landungsformen spielen, entspricht so ziemlich der, die sie bei den verschiedenen Abflugarten übernehmen müssen.

Bei der Rüttellandung ist der Aufprall, den die Füße auszuhalten haben, bei den verschiedenen Vogelformen sehr verschieden. Adler und andere Raubvögel fußen manchmal mit einem Anprall, der die

Sitzstangen erzittern macht und der sichtlich aus Uebermut so kräftig ausfällt. Man hat den Eindruck, daß da etwas von einer spielerischen Ausführung des Beuteschlagens mitspielt. Es wäre ja auch sehr denkbar, daß Raubvögel mit absichtlich starkem und die Beute betäubendem Fall auf sie herabsausen. HEINROTH beschreibt ganz Aehnliches von übermütigen Uhus. Kraftprahlende Haushähne leichter und wildformnaher Rassen bremsen auch oft absichtlich vor dem Landen kaum ab und fallen mit imponierend lautem Krach auf die Füße, um dann, die Sicherheit ihres Gleichgewichtssinnes dartuend, einen Augenblick wie angemauert in ihren Fußstapfen stehen zu bleiben. Auch Kolkraben, die einen artgleichen Gegner einschüchtern wollen, lassen sich dicht vor ihm mit wuchtigem Auftreffen niederfallen.

Vögel mit sehr kleinen schwachen Füßen, wie Fliegenschnäpper, Schwalben, Blauraken u. a. bremsen rüttelnd sehr sorgfältig bis zum völligen Stillstand ab, und genau ebenso verhalten sich fußkranke Stücke von Arten mit stärkeren Füßen. Da die üblichen Käfigvögel gut springende Arten mit kräftigen Füßen sind, so kennt man als Vogelpfleger das vorsichtige Sichniederlassen von fußkranken Tieren und ist anfangs geneigt, auch bei den erwähnten kleinfüßigen Formen hinter dieser Landungsweise kranke Füße zu vermuten.

Bei der Unterfliegungslandung greift der Vogel mit den Füßen manchmal geradezu aufwärts und stemmt sich erst mit ihnen auf den Sitzplatz hinauf. Bei weniger extremer Ausführung ist dies aber nicht zu sehen. Bei den nur auf Unterfliegungslandung eingeschworenen Seglern sind die Füße fast nur zu diesem Nachobengreifen und Anklammern da und sind sozusagen in der Stellung dieser Bewegungen eingefroren.

Beim Landen durch Auslaufen fallen sehr viele Vögel auf einen Fuß, weil sie noch in der Luft Schrittstellung einnehmen. Schwarzstörche tun das so gut wie immer, auch wenn sie nach der Landung nur diesen einen, schon in der Luft vorbereiteten Schritt tun. Beim Auslaufen auf dem Wasser halten wohl alle Vögel die Füße so, daß die Fläche der Ruder mit der Oberfläche einen spitzen Winkel einschließt und beim Dahingleiten eine tragende Wirkung entfaltet, solange der Vogel noch einige Fahrt hat.

Bei der Fallschirmlandung schließlich haben die Füße einen recht heftigen Aufprall auszuhalten, obwohl die Abwärtsbewegung des blätternden Vogels ziemlich langsam aussieht. Rabenvögel werden durch ihn in eine tiefe Kniebeuge gezwungen. Jungstörche fallen manchmal sogar hin.

Zum Schluß noch ein paar Worte über die Psychologie des Landens. Während das Abfliegen durch äußere Reize leicht reflektorisch auslösbar ist, findet die Landung weniger reflexmäßig, als vielmehr nach einem inneren Entschluß des Vogels statt. Auch beim Aufwärtsfliegen fällt nun dem Vogel der Entschluß oft nicht leicht, wenn äußere Reize ganz fehlen. Da aber sehr viele äußere Reize den Vogel zum

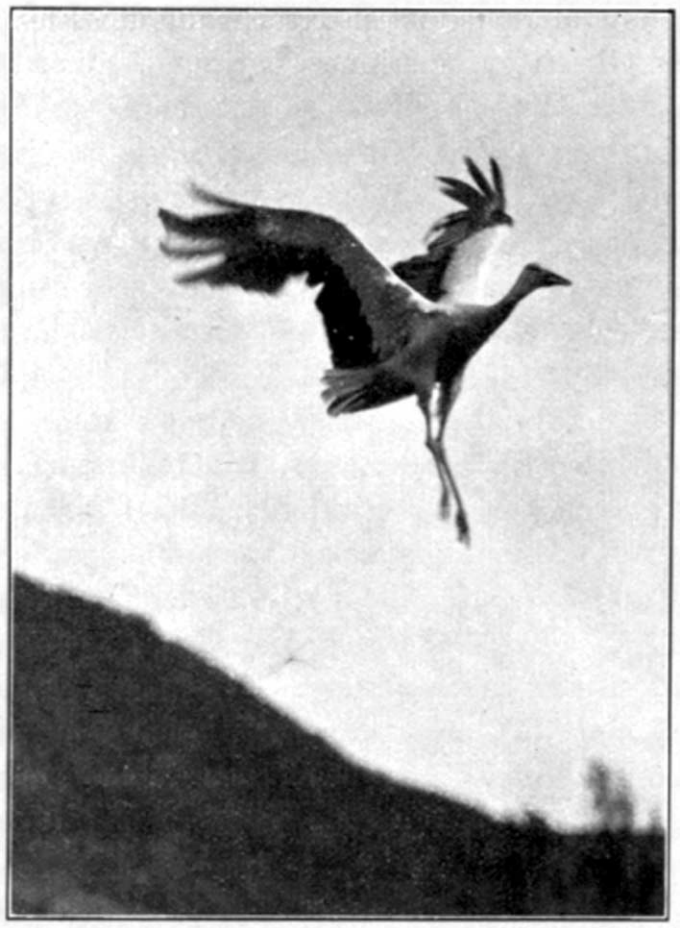

Fig 27. — *Ciconia ciconia,* jung. Unsichere Landung bei wirbelreicher Luft auf einem Schornstein. Der Vogel ist durch einen Luftwirbel etwas aus dem Gleichgewicht gekommen (man beachte die unregelmäßige Belastung der Handfittiche), wodurch bei ihm der Schrecklaut ausgelöst wurde. Man sieht den Schnabel, der ein einmaliges Klappen ausführt, eben geöffnet, den als Resonanzboden wirkenden Mundboden durch Herabziehn des Zungenbeins gespannt.

Aufsteigen bringen, es aber dagegen nur wenige zu geben scheint, die ebenso sicher eine Landung auslösen, so hat der Vogel eine ganz eigentümliche Tendenz nach oben, sowie durch irgend eine Erregung, vor allem durch Angst, seine Reflexerregbarkeit gesteigert ist. Zugleich wird natürlich auch die Fähigkeit, den Entschluß zur Landung zu fassen, durch eine solche Erregung herabgesetzt

Aber auch bei Tieren, die im Besitze ihres vollen seelischen Gleichgewichtes sind, hat man den Eindruck, daß ihnen die Landung viel mehr Schwierigkeiten bereitet als der Abflug, bei dem ja auch die bei der Landung s e h r w i r k l i c h e Gefahr des Mißlingens und des Absturzes kaum vorhanden ist. Jungstörche fürchten sich so stark vor einer schwierigen Landung, daß ihnen dabei oft der Schrecklaut ihrer Art, ein einmaliges Schnabelklappen entwischt. Ein Vogel, der aus Furcht abzustürzen einen „Angstschrei" nicht unterdrücken kann, wird manchen sehr unwahrscheinlich vorkommen, ist aber so recht dazu angetan, einem die Grenzen der Möglichkeiten des Vogelfluges vor Augen zu führen, daher zeige ich in Fig. 27 einen landenden Jungstorch, der eben den Schrecklaut von sich gibt. Man sieht den offenen Schnabel und das heruntergezogene Zungenbein.

3. Das Steuern und die Erhaltung des Gleichgewichtes.

Man hört und liest oft von der Ansicht, daß die Vögel in sehr ähnlicher Weise steuern und Gleichgewicht halten, wie unsere Flugzeuge es tun. Daß dies für das Seitensteuer nicht zutrifft, geht aus dem Mangel einer lotrechten Seitensteuerfläche beim Vogel selbstverständlich hervor. Aber auch bei solchen Steuerbewegungen, die der Vogel theoretisch in gleicher Weise ausfuhren könnte, wie der menschliche Flieger, scheint dies kaum je der Fall zu sein. Im Allgemeinen gilt geradezu der Satz, daß der Vogel dieselben Steuereffekte stets auf ganz andere Weise erreicht.

Das Höhen- und Tiefensteuern, und ebenso die Erhaltung der wagrechten Lage der Längsachse, werden beim Flugzeug durch Heben und Senken des am Hinterrande der hinteren Tragfläche angebrachten Höhensteuers bewirkt. Der Vogel kann nun theoretisch in zweierlei Weise mit dem Schwanz Höhensteuer geben. Erstens könnte er bei gleichbleibendem Anstellwinkel des Steuers den Schwanzfächer schließen und so den Flächenschwerpunkt nach vorne, vor den Körperschwerpunkt, verschieben. Zweitens könnte er, wie das Flugzeug, das Steuer heben, sodaß sein Hinterende durch den nun von oben auf das Steuer wirkenden Druck gesenkt wird.

Das erste scheint überhaupt nicht vorzukommen, vielmehr lehrt sowohl die direkte Beobachtung, wie auch die Untersuchung von Photographien, daß beim Gleiten und Gleitrudern im Allgemeinen die Breitung von Flügel und Schwanz stets parallel geht. Dies scheint zentral festgelegt zu sein, man denke an das Mitgehen der Steuerhälfte bei dem

einseitigen Strecken der Flügel. An einem Sonnenvogel *(Leiothrix),* der nach Anfliegen an eine Fensterscheibe an epileptiformen Krämpfen zu Grunde ging, sah ich, daß die Streckkrämpfe des einen Flügels immer von Breitungen der gleichseitigen Steuerhälfte begleitet waren, was unbedingt dafür spricht, daß beide Bewegungen von einem und demselben Rindenzentrum aus auslösbar sind, das eben in diesem Fall geschädigt worden war. Nur beim Rütteln scheint der Breitungsgrad des Flügels von dem des Steuers unabhängig zu sein. Bei an der Stelle rüttelnden Kleinvögeln, z. B. bei Rotschwänzen, die eine innen am Fenster laufende Fliege von außen wegnehmen wollen, sieht man das Steuer und den ganzen Hinterleib schlaff herabhängen (Fig. 10). Bei Kolibris ist es ähnlich. Bei gleitenden und gleitrudernden Vögeln habe ich nie Schwanzbreiten ohne das gleichzeitige Flügelbreiten gesehen. Oft sehen die Bewegungen des Steuers bei schlaglos gleitenden Vögeln wie solche selbständige Breitungen aus, bei näherer Betrachtung erweisen sich jedoch Veränderungen des Anstellwinkels einzelner Teile des Steuers, ohne Veränderungen seines Breitungszustandes.

Die zweite Möglichkeit, mit den Steuerfedern die Flugrichtung aufwärts zu richten, das Anheben des Steuers, bildet ebensowenig die gewöhnliche Methode nach oben zu steuern, kommt aber als ein Körperstellreflex im Fall des Ueberkippens nach vorne im äußersten Notfall vor. Packt man eine Henne mit beiden Händen von hinten her unter den Flügeln und kippt den Vogel um eine transversale Achse scharf nach vorne über, so klappt reflektorisch das gefächerte Steuer blitzrasch nach oben und zugleich klappen die halb geöffneten Flügel bis über den Kopf nach vorn. Dasselbe sieht man, wenn ein Vogel auf eine allzu glatte oder sich leicht drehende Sitzstange anfliegt und, keinen Halt findend, nach vorn überkippt. In der Luft scheint aber ein so starkes Ueberkippen, wie es zur Auslösung dieses Stellreflexes notwendig ist, nur ganz ausnahmsweise einmal vorzukommen. Ich habe es immer nur bei einem ganz bestimmten Vorgang zu sehen bekommen, nämlich dann, wenn ein Kolkrabe einen schwereren Gegenstand trägt und im Fluge aus den Fängen in den Schnabel oder aus dem Schnabel in die Fänge nimmt. Durch einen glücklichen Zufallstreffer konnte ich davon eine Aufnahme bekommen, die in Fig. 28 wiedergegeben ist. Daß ein Vorgang im Allgemeinen nicht vorkommt, zeigt sich dem Beobachter am eindringlichsten dann, wenn er an einem Ausnahmefall sehen kann, wie dieser Vorgang eigentlich aussieht. Man beachte vor allem das Auseinanderweichen der Steuerfedern dieses Raben, das sehr deutlich zeigt, daß das Steuer nicht auf einen solchen Druck von oben berechnet

ist. Das Umgekehrte jedoch, ein Nachuntenziehen des Steuers, scheint viel öfter vorzukommen. Wenn ein Vogel sehr rasch seine Längsachse nach abwärts neigen und aus der Ebene seines Fluges nach unten wegtauchen will, scheint dies die gewöhnliche Tiefensteuerbewegung zu sein. HEINROTH bringt die Langschwänzigkeit von Habicht und Sperber mit dieser großen Wendigkeit in der Lotrechten in Zusammenhang. Zu der Beobachtung, daß der Vogel sein Steuer zwar zum Tiefensteuern, nicht aber zum Nachobensteuern verwendet, stimmt ja auch der Bau der nur von einer Seite beanspruchbaren hinteren Tragfläche.

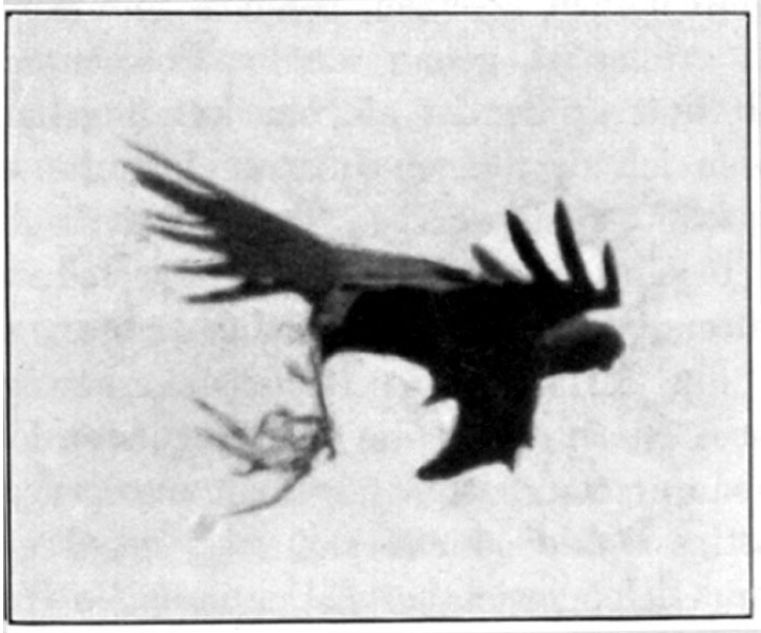

Fig. 28. — *Corvus corax.* Höhensteuergeben durch Hebung des Steuers. Dieser Reflex tritt nur bei sehr starkem Ueberkippen nach vorne zur Wiederaufrichtung des Vogels in Tätigkeit, nicht als gewöhnliche Art des Höhensteuerns. Dieser Vogel hatte Uebergewicht nach vorne bekommen, als er einen Maiskolben im Fluge aus dem Schnabel in die Klauen nahm. Man beachte, wie der von oben auf das Steuer wirkende Druck die einzelnen Federn auseinander weht, ferner das Nach-vorne-Nehmen der Flügel. Auf dem Kopfe des Vogels werden die Federn durch den von der verkehrten Seite blasenden Fahrtwind aufgeweht.

Sicher aber werden bei den gewöhnlichen, nicht besonders jähen Hebungen und Senkungen der Flugbahn die sie bewirkenden Bewegungen nicht mit dem Steuer, sondern mit den Flügeln ausgeführt. MILLA hat sehr genau dargetan, wie ein Höhen- und Tiefensteuern dadurch möglich ist, daß der Vogel seine Flügel, ohne an ihrem Anstellwinkel etwas zu ändern, weiter nach vorne nimmt oder nach hinten verschiebt. Im ersten Fall gerät der Flächendruckmittelpunkt vor den Körperschwerpunkt, es entsteht ein Drehmoment, das die Längsachse des Vogels vorne hebt und hinten senkt, beim Nachhintennehmen der Flügel geschieht das umgekehrte. STRESEMANN weist darauf hin, dass

dies die einzig mögliche Art des Höhen- und Tiefensteuerns sei, die nicht an sich schon dem Vogel Bewegungsenergie koste. Aber schon, bevor ich diese theoretische Erwägung kannte, hatte es mir die direkte Beobachtung äußerst wahrscheinlich gemacht, daß diese Flügelbewegung in wagrechter Ebene die wesentliche des Höhensteuerns ist. Vor allem bei jungen weißen und schwarzen Störchen sind diese Bewegungen sehr deutlich zu sehen, besonders, wenn die Tiere in wirbelreiche Luft geraten, etwa, wenn sie bei stärkerem Wind über das reichgegliederte Dach unseres Hauses fliegen. Bei langschwänzigen Großvögeln sieht man diese Bewegungen weniger, aber nicht etwa, weil diese Formen sie durch Steuerbewegungen ersetzen, sondern nur, weil bei ihnen eben die Längsstabilität größer ist, genau wie bei Formen mit großer Spannweite die Querstabilität größer ist als bei kurzflügeligen Formen. Ein Wespenbussard, den ich als flüggen Jungvogel kaufte und wegen seiner großen Zahmheit schon nach wenigen Tagen frei fliegen lassen konnte, hatte, als ich ihn bekam, überhaupt keine Steuerfedern, war daher in der Aufrechterhaltung seines Längsgleichgewichtes merklich gestört. An ihm waren die MILLA'schen Höhensteuerbewegungen geradezu prachtvoll zu sehen. Als er später die abgebrochenen Federn wenigstens teilweise durch neue ersetzt hatte, sah man weniger von ihnen. Eine des Steuers verlustige Dohle oder Krähe zeigt im Gegensatz zu diesem Wespenbussard im Gleichgewichthalten kaum einen Unterschied gegenüber dem normalen Artgenossen, wohl aber im Bremsrütteln, das übrigens auch beim Bussard wesentlich gestört erschien.

Eine recht eigenartige Weise des Höhen- und Tiefensteuerns steht den Vögeln zu Gebote, die besonders lange Handfittiche und insbesondere Handschwingen haben. Diese Tiere können den Druckmittelpunkt ihrer tragenden Flächen dadurch nach hinten verschieben, daß sie bei gebeugtem Handgelenk die Gelenke zwischen Metacarpus und Phalangen, sowie das Gelenk zwischen den Phalangen des zweiten Fingers durchstrecken, und so die weit hinten liegende Fläche des Handfittichs vergrößern. Umgekehrt vermögen sie sie natürlich durch Beugung der genannten Gelenke des Handfittichs zusammenzufalten und so den Druckmittelpunkt nach vorn zu verschieben. Fig. 29 soll an Mauersegler und Flußseeschwalbe diesen Vorgang anschaulich machen. Wie die Verhältnisse der Muskulatur liegen, die es gestatten, die Metacarpophalangeal-und Interphalangealgelenke zu bewegen, ohne dabei das Handgelenk zu beeinflussen, ist deshalb interessant, weil außer dem Abductor indicis alle Muskeln, die einen wesentlichen Einfluß auf Beugung und Streckung der erstgenannten Gelenke haben, als mehrgelenkige Muskeln auch über

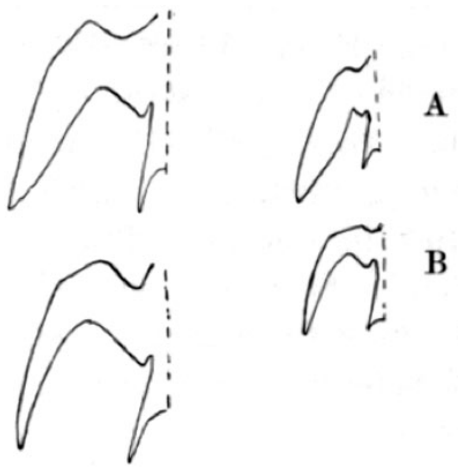

Fig. 29. — Flügelumrisse von *Sterna hirundo* (links) und *Micropus apus* (rechts). A mit gestrecktem, B mit gebeugtem Metacarpophalangealgelenk. Die Verkleinerung und Vergrößerung der weit hinten liegenden Handfittiche kann als Höhensteuer wirken.

das Handgelenk hinwegziehen, wie es ja auch an der menschlichen Hand der Fall ist. Während aber bei unseren Muskeln die Fingerbeuger eine immerhin wesentliche beugende Wirkung auf das Handgelenk entfalten, scheint diese Wirkung bei den Vögeln dadurch vermieden zu werden, daß die Sehnen der die Metacarpophalangeal- und Interphalangealgelenke bewegenden Muskeln über das Handgelenk so hinziehen, daß sie sehr nahe an seine Achse zu liegen kommen, also nur ein sehr kleines Drehmoment um diese Achse bewirken können. Besonders gilt das für den Musculus extensor indicis longus des Mauerseglers.

Es stehen also dem Vogel sehr verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung, seine Flugrichtung aufwärts oder abwärts zu richten. Wann benützt nun der Vogel dieses Höhensteuern? Am häufigsten natürlich in ganz kleinen Ausschlägen, um den bestehenden Neigungswinkel seiner Längsachse zur Wagerechten zu erhalten, ein Ueberkippen nach vorne oder hinten zu verhindern. Nicht aber, wenn er seinen Flug in größere Höhen erheben oder, um zu landen, dem Boden nähern will! Wir haben in dem Kapitel über das Gleiten und das Gleitrudern gesehen, daß der Vogel bei diesen Flugarten immer einen ganz bestimmten Neigungswinkel zwischen seiner Längsachse und der Wagerechten beibehält. Diesen Neigungswinkel kann der Vogel nicht ändern, ohne dadurch seine Geschwindigkeit zu beeinflussen. Richtet er seine Körperachse stärker abwärts, so beschleunigt er sich, richtet er sie stärker aufwärts, so verfällt er sofort in eine verzögerte Bewegung, woran er durch Flügelschlagen nichts ändern kann. Nie sieht man die beim Gleitrudern besprochene Tatsache, daß bei dieser Flugart der Vortrieb ausschließlich durch die Faktoren erfolgt, die beim arbeitslosen Gleiten den Stirnwiderstand überwinden, und daß die Arbeit in Höhengewinn und nicht in Beschleunigung umgesetzt wird, so deutlich, wie wenn ein Vogel im Gleitrudern Höhensteuer gibt, um ein hochgestecktes Landeziel zu erreichen.

Wenn etwa ein Kolkrabe, wie in Fig. 30 dargestellt ist, den als A bezeichneten Punkt, ohne mit den Flügeln zu schlagen, mit einer Unterfliegungslandung, also durch bloßes Geben von Höhensteuer, erreichen würde, so kann er zwar mit angestrengtem Flügelschlagen einen viel höheren Punkt A' erreichen, aber entsprechend den Bedingungen des Gleitruderns nur durch Parallelverschiebungen seines Körpers nach oben. Die durch die Aufrichtung seiner Längsachse bedingte Verzögerung vermag er durch das Flügelschlagen nicht aufzuhalten und kommt in derselben Zeit zum Stillstand, wie wenn er ohne arbeitsleistende Schläge seine Körperachse gleich stark aufgerichtet hätte. (Wie verhältnismäßig schwach die vortreibende Wirkung der von der Gleitrudermechanik ausgenommenen, in Vortriebfedern zerlegten Teile

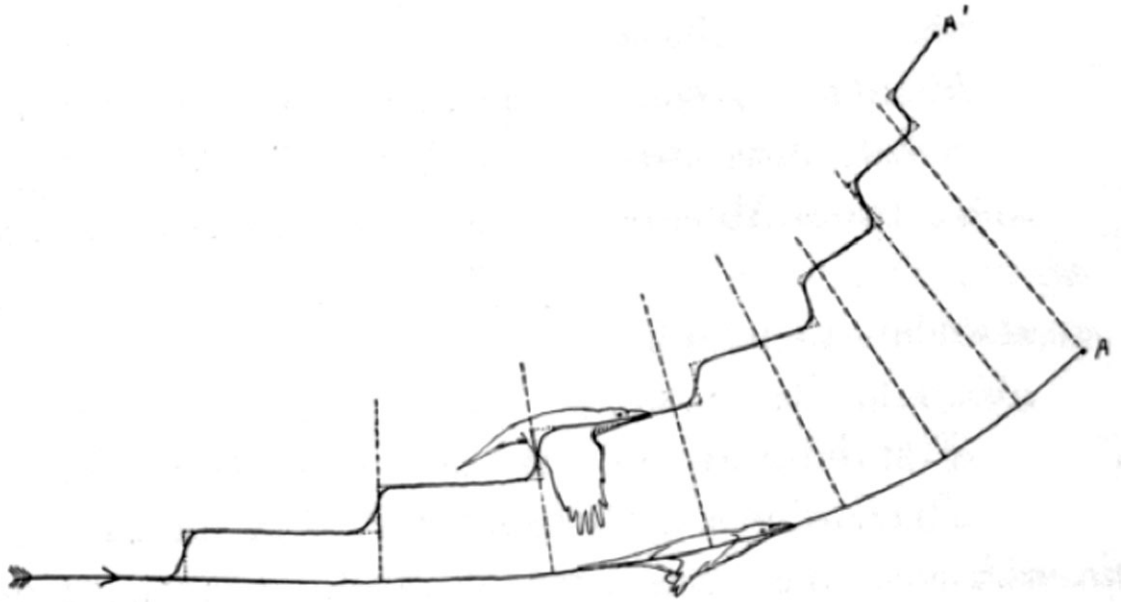

Fig. 30. — Schema der Vorgänge beim Geben von Höhensteuer im Gleitrudern. Der Vogel, der bei schlaglosem Gleiten den Punkt A erreichen würde, ehe seine Geschwindigkeit die kleinste Gleitgeschwindigkeit unterschreitet, kann gleitrudernd den Punkt A', erreichen, verlangsamt dabei aber seine Geschwindigkeit ebenso rasch wie beim Gleiten.

der Handfittiche ist, kann man bei diesem Vorgang sehr gut sehen.) Wenn ich von meinen Kolkraben begleitet bei Windstille oder gar bei leichtem Abwind den Berghang, an dem unser Haus gelegen ist, rasch hinaufstieg und so den Vögeln immer ein gerade etwas zu hoch gestecktes Ziel blieb, konnte ich diese trotz angestrengtesten Flügelschlagens eintretende Verzögerung immer und immer wieder prächtig beobachten, noch dazu immer aus nächster Nähe, da ich ja selbst das angestrebte Ziel war. Die Beobachtung, daß bei diesen Raben die Bewegung beim schlaglosen Gleiten und beim angestrengten Flügelschlagen durch das Höhensteuergeben fast gleich schnell verzögert wurde, daß die Verzögerung durch das Flügelschlagen so gar nicht aufzuhalten war, war eine jener Wahrnehmungen, die mich zuerst auf das Fehlen

einer direkt vortreibenden Wirkung des Flügelschlages beim Gleitrudern aufmerksam machte und mir den Unterschied vor Augen führte, der zwischen dem Gleitrudern und dem Rütteln besteht, bei dem die vortreibende Wirkung des Flügelschlagens ja offenkundig war.

Kolkraben können durchaus nicht zum Rütteln übergehen, wenn sie beim Streben nach einem solchen zu hohen Ziel durch Höhensteuergeben ihre Bewegungsenergie bis zur Unterschreitung der kleinsten Gleitgeschwindigkeit aufgezehrt haben: sie müssen dann bedingungslos landen und fallen dabei auch auf die ihnen unangenehmsten Dinge, z. B. in hohes Gras oder gar in Getreidefelder. Dasselbe Abfallen sieht man auch, wenn ein Rabe nach einem in der freien Luft befindlichen, etwas zu hohen Ziele strebt, z. B. im Spiele nach einem fliegenden Artgenossen. Da sieht man dann, wie tief der Vogel sich fallen lassen muß, um die verbrauchte Bewegungsenergie wieder zu erlangen. Die kleineren und besser rüttelnden Dohlen hingegen können, wenn sie beim Steigen nach einem fliegenden Kerbtier ihre ganze kinetische Energie aufgebraucht haben, einen Rüttelaufstieg anschließen, der sie allerdings sichtlich anstrengt. Tauben können es geradezu unbeschränkt.

Aus dem Gesagten soll hervorgehen, daß ein Vogel nur dann für längere Zeit Höhensteuer geben kann, wenn er in der Lage ist, die dadurch bedingte Einbuße an Bewegungsenergie in Kauf zu nehmen. Außer wenn eine Landung beabsichtigt ist sieht man es daher vor allem dann, wenn ein höheres Hindernis, wie z. B. eine Baumreihe, überflogen werden soll, hinter dem der Vogel durch Bergabstellen seiner Längsachse, also durch Tiefensteuergeben, die Energie der Lage in Bewegungsenergie zurückverwandeln kann. Wenn Kolkraben und viele andere Vögel bald nach dem Abflug ein solches Hindernis zu überwinden haben, so fliegen sie es ganz tief, aber so schnell wie möglich an, speichern also Bewegungs- und nicht Lageenergie. Dasselbe tun sie, wenn sie auf einen hohen Punkt bloß hinauf, nicht aber dann in gleicher Höhe weiter fliegen wollen. In letzterem Falle, also etwa, wenn die Baumreihe von vorhin durch einen Waldrand vertreten wird, neigen sie mehr dazu, die nötige Höhe nach Möglichkeit gleich mit dem Rüttelabflug zu erreichen, wie es Enten oder Tauben immer tun. Ebenso verhalten sich Raben immer, wenn sie die Umgebung nicht gut kennen und nicht wissen, ob es nachher wieder bergab geht.

Vielleicht gibt der Raubvogel, der beim Kreisen über einem örtlich sehr beschränkten Aufwind seine Kreise so legt, daß der Luvbogen in den Aufwind zu liegen kommt, im Luvbogen nur deshalb

Höhensteuer, um durch den Geschwindigkeitsverlust länger im Aufwind bleiben zu können. Höhensteuergeben ist ja die einzige Form des Bremsens, bei der der Vogel keine Energie verliert. Bei kreisenden Bussarden glaubt man oft, ein solches Geben von Höhensteuer im Luvbogen zu sehen, aber gerade das Kreisen sieht man nie nahe genug, um seiner Sache sicher zu sein.

So wenig ein Vogel dauernd Höhensteuer beibehalten kann, ohne zum Stillstand zu kommen, so wenig kann er durch längere Zeit Tiefensteuer geben, ohne eine zu große Beschleunigung zu erfahren. Er kann also nicht durch bloßes Tiefensteuergeben sich dem Erdboden zum Zwecke einer Landung nähern, weil er sonst, unten angekommen, eine Bewegungsenergie angesammelt hätte, die ihm das Landen ebenso unmöglich macht wie die größte Entfernung vom Boden. Höchst sonderbarer Weise ist die Kenntnis dieser Tatsache bei manchen Vögeln nicht angeboren. Im Sommer 1932 konnte ich das an einem jungen Wespenbussard beobachten. Wenn dieser Vogel auf einem höheren Baum saß und ich unter diesen Baum trat und ihn lockte, bettelte er zunächst anhaltend mit dem seiner Art eigenen Flügelschütteln und Quietschen, bevor er sich zum Herunterkommen entschloß. Wie sehr viele Jungvögel konnte er nicht begreifen, daß sein fütternder Elternersatz nicht fliegen konnte. Schließlich kam er dann rüttelnd und blätternd ziemlich lotrecht zu mir herab. Lockte ich ihn aber von einem 15—20 m von dem Baum entfernten Standpunkte aus, so machte er regelmäßig einen „Abflug bergab" und kam, geradezu naiv Tiefensteuer gebend, auf mich losgeflogen. Bei mir angekommen, hatte er dann natürlich ein rasendes Tempo und mußte wohl oder übel auf einen andern Baum fast ebenso hoch hinauffliegen, wie er auf dem ersten gesessen hatte. Nur eine Verstärkung des Bettel-Quietschens, während er über mich hinflog, zeigte die Stelle an, die er beim Abfliegen angestrebt hatte. Wenn ich ihm nicht dadurch half, daß ich näher an seinen Baum trat und so ein Herabrütteln auslöste, konnte es sein, daß er 4 oder 5 Male über mich hin und zurückflog, ehe er seine Höhenenergie ausgependelt hatte und bei mir zum Stillstand kam.

Was tut nun aber ein hoch dahinfliegender Vogel, der nach unten will, ohne dabei so stark in Fahrt zu kommen? Wir sehen manchmal Vögel, und zwar auch solche mit recht hoher Flächenbelastung, wie Enten und Gänse, steil bergab gleiten, ohne daß ihre Bewegung eine dem Höhenverlust entsprechende Beschleunigung erfährt. Im Gegenteil, wir haben den Eindruck, daß ihre Bewegung ziemlich genau gleichförmig zu nennen ist .Betrachten wir nun die Körper- und Flügelstellung eines

solchen in gleichförmiger Bewegung steil bergab gleitenden Vogels genauer, so sehen wir unsere Vermutung bestätigt, daß er eine sehr beträchtliche Bremswirkung aufbringen muß, um trotz der Steilheit seiner Bahn nicht bis auf sehr hohe Geschwindigkeiten beschleunigt zu werden, eine Bremswirkung, die ein Vielfaches des Stirnwiderstandes bei der gewöhnlichen Gleitstellung ausmacht. Vor allem ist zu bemerken, daß bei diesem Bergabfliegen die Längsachse des Vogels im Verhältnis zur Flugbahn immer ziemlich stark aufgerichtet ist und in einem beträchtlichen, oft fast 90° betragenden Winkel zur Flugbahn steht. Da aber diese letztere oft sehr steil abwärts geht, fällt dieser Winkel zwischen Flugrichtung und Körperachse nicht sehr auf, da die Aufrichtung der letzteren gegen die Wagrechte gering bleibt, ja sogar ganz verschwinden kann, wenn die Bahn besonders steil nach unten geht. Sieht man den Vogel von der Seite oder noch besser von vorne, so zeigt sich deutlich, daß der Körper des Tieres mit seiner Längsachse nicht in der Richtung des Fluges steht, daß aber die Flächen der Flügel und des Steuers im selben Winkel zur Flugbahn stehen wie beim gewöhnlichen Gleiten. Da sich durch die Aufrichtung des Körpers die Schwanzwurzel im Verhältnis zu den Flügeln nach unten verschiebt, so muß das Steuer, um in demselben Neigungswinkel zu verbleiben, im Verhältnis zum Körper nach oben geschlagen werden. Diese Abwinkelung des Steuers ist bei der Beobachtung dieses Vorganges zunächst das Auffälligste, wie in Fig. 31b dargestellt ist. Die dadurch zustande kommende eigentümlich sitzende Stellung im Verein mit dem steilen Bergabgleiten des Vogels hat uns dazu geführt, den Vorgang kurz als das Rodeln zu bezeichnen. Genau von vorne gesehen, ist es auffällig, wie der Vogel durch die Parallelverschiebung des Steuers nach unten zu einem Doppeldecker wird. Das Besondere an dieser Form des bremsenden Gleitens ist, daß nicht die Tragflächen gegen den Fahrtwind gestellt werden wie beim Bremsrütteln und beim Blättern, sondern nur der Körper und die Füße. Die Füße nämlich werden immer nach unten gestreckt sichtbar, und zwar in gleicher Weise bei solchen Vögeln, die sie beim Gleitrudern und Gleiten einziehen, wie z. B. Rabenvögel,

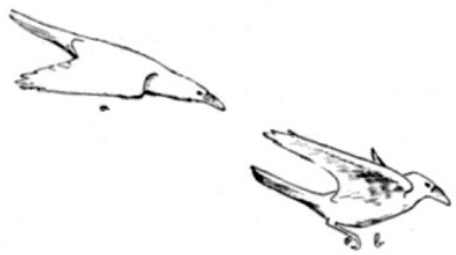

Fig. 31. — *Corvus corax,* herabfliegend. Links oben in gewöhnlicher Gleitstellung bergab beschleunigend, rechts unten in bremsender Körperstellung in gleichförmiger Bewegung bergab gleitend.

als auch bei solchen, die sie dabei nach hinten unter den Schwanz stecken wie Raubvögel, Störche, Reiher, Enten, Möwen u. a. Nichts zeigt deutlicher die ungeheure Bedeutung der Stromlinienform des Vogelkörpers, als dieser gewaltige Unterschied der Widerstände, die der Vogelkörper in der Luft findet, je nachdem ob er sich in der Richtung seiner Längsachse oder quer zu ihr bewegt. Auch in Fig. 26 oben haben wir an einem Kolkraben diese bremsende Körperhaltung gesehen, allerdings nicht mehr ganz rein, da der Vogel schon Miene macht, sich zum Landungsrütteln aufzurichten. Man sieht aber ganz gut die Stellung des Steuers, besonders wenn man das Bild mit dem beigefügten (Fig. 26, B) vergleicht, wo der Rabe eben beim Bremsrütteln das Steuer nach unten und vorne nimmt.

Während nun Raben, Haustauben und Krähen, sowie wohl auch die kleineren Raubvögel, bei dieser Stellung die nicht allzu weit geöffneten Flügel annähernd in einer Ebene halten, wölben Störche, Reiher, Entenvögel und Geier ihre Flügel zu einer Art Glocke, sodaß die Flügelspitzen nach abwärts stehen, in extremen Fällen die Vertikale erreichen und wohl sogar manchmal über sie hinaus nach innen zeigen. Eine Erklärung für diese Stellung gibt STRESEMANN im Handbuch: Die Vögel halten nämlich die Flügel so, daß die Vorderränder miteinander einen größeren Querschnitt des Luftstromes begrenzen als die Hinterränder. Es wird also gleichsam der Luftstrom von dem weiteren Ende eines

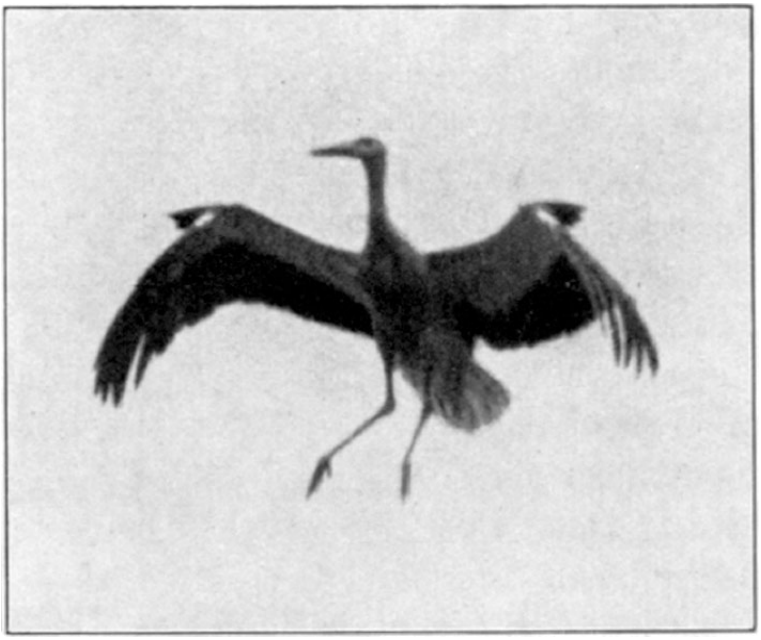

Fig. 32. — *Ciconia ciconia.* Bei steilem Abwärtsgleiten bremsend, die „Glocke" bildend. Man beachte, wie sich die Flügel nach abwärts wölben, ferner das Abspreizen des Daumenfittichs. Der Vogel befindet sich durchaus nicht etwa knapp vor der Landung, sondern in hoher Luft. Das Hängenlassen der Ständer scheint also mit der Bremsung zusammenzuhängen.

konischen Rohres gefangen und mit Gewalt durch das engere hintere Ende gepreßt. Dieser Vorgang vernichtet natürlich viel Energie und wirkt so bremsend. Zu dieser Annahme stimmt auch sehr gut das laute Sausen der auf diese Weise aus der Luft herab kommenden Vögel. „Die Glocke" kann allem Anscheine nach von den Flügeln nur gebildet werden, während der Körper die oben beschriebene Rodelstellung einnimmt. Umgekehrt habe ich aber bei den oben angeführten Vögeln, die die Glocke überhaupt beobachten ließen, nie ein Rodeln ohne die bezeichnende Flügelhaltung gesehen. Eine regelmäßige Erscheinung ist dabei das starke Abspreizen des Daumenfittichs, und um dieses zu zeigen, bringe ich in Fig. 32 das Bild eines Storches, der gerade eine im Uebrigen nicht sehr gut ausgebildete Glocke ausführt.

Bei Entenvögeln sieht man in ihrem gewöhnlichen Lebensraum ein flügelschlagloses Gleiten meist nur dann, wenn die Vögel wirklich nach unten wollen, und dann machen sie so gut wie immer eine Glocke. Daher liest man so oft, daß diese Tiere „beim Gleiten die Flügel tief halten". An meinen Hochbrutenten sah ich aber bei stärkerem Aufwind wiederholt ein längeres Gleiten der gewöhnlichen Art mit annähernd wagerechten Flügeln und wagerechtem Hals und Körper. Man kommt eben selten in die Lage, eine Ente an einem Steilhang mit starkem Aufwind entlang fliegen zu sehen. Besonders schön war die Bildung der Glocke zu beobachten, wenn die Enten aus dem gewöhnlichen Gleiten heraus zu dieser Form des Abstieges übergingen: plötzlich zog sich der Hals ein, die Flügel gingen nach unten, und zugleich erschienen die Füße. Im gleichen Augenblick sieht man schon, daß der Vogel nun um vieles steiler abwärts geht als vorher beim gewöhnlichen Gleiten. Diese Steilheit des Abstieges „sehen" nun scheinbar viele Künstler als Steilheit der Körperhaltung. Man ist eben gewohnt, den Vogel in der Richtung seiner Längsachse fliegen zu sehen, und deshalb sehen wir auf Bildern, die den in Rede stehenden Vorgang zeigen, die Vögel fast immer zu wenig aufgerichtet dargestellt. Es kommt ganz selten einmal vor, daß bei einem besonders steilen Sturzflug die Längsachse des Vogels die Wagerechte erreicht oder gar über sie hinaus geht, wie ich es in Fig. 33a dargestellt habe. Man darf aber nie vergessen, daß die Glocke eine Form des Gleitens ist

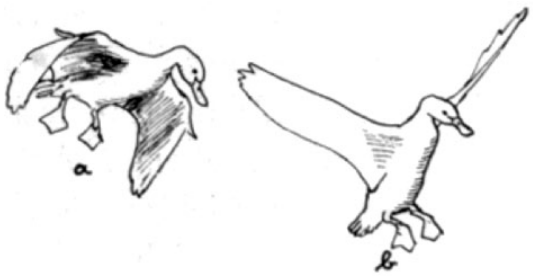

Fig. 33. — *Anas platyrhynchos*, a in bremsender Körper- und Flügelstellung gleitend, b sich zum Bremsrütteln aufrichtend.

und nur bei einer größeren als der kleinsten Gleitgeschwindigkeit ausgeführt werden kann, daß vor einer Landung also immer wie in Fig. 33b ein Aufrichten und Bremsrütteln folgen muß.

Schließlich sei noch eine Bewegungsweise beschrieben, durch die der Vogel Höhe loswerden kann, ohne eine sehr große Beschleunigung nach vorne in Kauf nehmen zu müssen. Es handelt sich um das rasche Abstürzen durch Einnehmen der Rückenlage. Ursprünglich diente diese Bewegung wohl nicht so eigentlich zum Nach-unten-kommen, sondern vielmehr dazu, dem Angriff eines Raubvogels nach unten auszuweichen. Wenn ein Rabe im Flugspiel von einem Artgenossen von oben angegriffen wird, wirft er sich auf den Rücken und streckt dem Angreifer die Fänge entgegen. Die Flügelbewegungen, die den Vogel um seine Längsachse drehen, sind auf Fig. 34 dargestellt, die nach einem Kinofilm hergestellt ist, den ich von einem Rückenflug meiner ersten zahmen Dohle aufnahm, bei dem sich der Vogel allerdings nicht ganz auf den Rücken legte. In BENGT BERG's Wildgansbuch kann man alle Phasen dieser Bewegung an Flugaufnahmen der Graugänse studieren.

Fig. 34.— *Colocus monedula*. Unvollständiger Rückenflug. Umrißzeichnungen nach einem Schmalfilm.

Kolkraben haben aber noch eine andere Art des Rückenfluges außer der beschriebenen, indem sie sich im steilen Gleitfluge, meist in den S. 113 beschriebenen Flugspielen mit überzogenem Flug ohne sichtbare Flügelbewegung, offenbar durch verschiedenes Anstellen der Flügel auf den Rücken legen. Während die Raben bei der zuerst beschriebenen Art des Rückenfluges sich über denselben Flügel wieder aufrichten, über den sie sich auf den Rücken gewälzt hatten, drehen sie sich im letzteren Falle meistens weiter, sodaß sie nach einer Drehung von 360° den Rücken wieder nach oben gerichtet haben. Sie können sich auch noch in derselben Richtung weiter drehen und zwei, ja sogar drei volle Drehungen um ihre Längsachse vollführen.

Während meistens diese Rückenflüge im Fluchtspiel, etwa wie das Hakenschlagen eines Zickleins, ausgeführt werden, wenden Kolkraben und Schwarzstörche sie regelmäßig an, um rasch aus großer Höhe herunter zu kommen, auch wenn sie sonst gar nicht in übermütiger Stimmung zu sein scheinen.

Ebenso, wie der Vogel Höhensteuer gibt, um Bewegungsenergie auszulöschen, kann er auch seine Körperachse nach abwärts richten, um in stärkere Fahrt zu kommen. Die hohen Geschwindigkeiten stoßender Raubvögel werden nur durch Tiefensteuergeben erreicht, und um ihnen die Möglichkeiten dazu zu benehmen, suchen viele Beutevögel den angreifenden Raubvogel zu übersteigen.

Das S e i t e n s t e u e r n ist wohl am schwierigsten zu erfassen. Im Gegensatz zum Flugzeug besitzt der Vogel keine lotrechten Flächen, an denen ein seitlicher Luftdruck angreifen könnte. Sicherlich geschieht die

Fig. 35. — *Corvus corax.* Scharfe Rechtskurve. Man achte auf die Stellung des Steuers, die geeignet erscheint, das Hinterteil des Vogels nach der Innenseite der Kurve zu drücken, die Kurve also w e n i g e r scharf zu gestalten.

Richtungsänderung nach der Seite hin im Wesentlichen mit Hilfe der Flügel, wie auch STRESEMANN annimmt. Im Groben genommen, wird das seitliche Steuern wohl so bewirkt, daß sich der Vogel als Ganzes seitwärts legt und zugleich Höhensteuer gibt. Im Grenzfalle, wo die Flächen des Vogels annähernd lotrecht stehen *(Fig.* 35). wirkt sich das ganze Höhensteuer als Richtungsänderung in einer wagrechten Ebene aus. Das Schieflegen dürfte hauptsächlich durch weiteres Breiten der in der Kurve außen liegenden Flügel- und Steuerflächen erfolgen Dabei wird wohl auch der Anstellwinkel der einen Steuerhälfte geändert, indem das Steuer auf dieser Seite stärker nach unten gezogen wird. Daß auch der Anstellwinkel des äußeren Flügels vermehrt wird, glaube ich deshalb nicht, weil jede Bremsung eines so weit von der Mittellinie des Tieres abliegenden Flächenteiles der beabsichtigten Wendung entgegen wirken würde. Jede Vermehrung des Anstellwinkels bewirkt aber eine solche Bremsung. Daß aber umgekehrt der i n n e r e Flügel einen stärkeren Anstellwinkel bekommt und auf diese Weise durch eine bremsende Wirkung auf seiner Seite eine Wendung des Vogels nach dieser Seite bewirkt, wie MILLA annimmt, erscheint mir gänzlich unwahrscheinlich, weil mit der Bremswirkung eine hebende Wirkung auf der Innenseite der Kurve entstehen würde. Dieser Wirkung trägt MILLA Rechnung und bildet einen Storch ab, „der eben eine Rechtswendung ausführt“ bei dem der rechte Flügel ganz wesentlich höher steht als der linke. Das kann es natürlich genau so wenig geben, wie einen Radfahrer, der nach a u ß e n schiefliegend um eine Kurve fährt.

Während der Vogel in der Kurve liegt, nimmt das Steuer sehr häufig, besonders bei scharfen Kurven, die umgekehrte Lage ein, wie oben für den Beginn der Kurve beschrieben wurde. Es wird nämlich die innen liegende Schwanzhälfte gesenkt und gegen den Fahrtwind gestellt. Diese Stellung des Steuers ist ausgesprochener und dauert länger als das Herabziehen der äußeren Steuerhälfte bei Beginn der Kurve, daher wird sie auch häufig als die wesentliche, die Wendung bewirkende Steuerbewegung angegeben. Ich glaube aber, daß der von der Bauchseite auf das Steuer lastende Druck bei dieser Steuerstellung das Bestreben haben muß. das Heck des Vogels nach der Innenseite zu drücken, also die Kurve w e n i g e r scharf zu machen. Auch bei Beobachtung eines Kurven fliegenden Raben hat man den Eindruck, als müsse sich der Vogel mit dem Steuer nach außen gegen die Luft stemmen, um nicht gar zu jäh herumgerissen zu werden, etwa wie ein Schwünge übender Skifahrer auf allzu glattem Schnee den zuerst gebenen Impuls zur Richtungsänderung durch Aufkanten zu mäßigen

trachtet. Fig. 35 bringt das nicht so ganz deutlich zum Ausdruck, weil der Vogel sich allzu stark neigt. Bei weniger jähen Kurven ist die Schrägstellung und das Nach-außen-drücken des Steuers noch deutlicher.

Während bei schärferen Kurven das Sich-schief-legen und Höhensteuergeben die wesentlichen Bewegungen des Vogels sind, die die Wendung bewirken, kommen bei schwächeren und sanfteren Wendungen sicher noch andere Bewegungen hinzu, die man nicht so ohne weiteres sehen kann und die mir v o l l k o m m e n u n k l a r sind. Vielleicht bringen da einmal gute Zeitlupenaufnahmen Aufklärung.

Die Erhaltung d e s G l e i c h g e w i c h t e s u m d i e L ä n g s a c h s e, das Verhindern des Umkippens nach rechts oder links und das absichtliche Schräglegen nach einer Seite besorgt das Flugzeug durch „Verwendung", d, h. durch voneinander unabhängige Veränderungen des Anstellwinkels zweier an den Flügelenden angebrachter, beweglicher Flächen. Dem Vogel stehen drei theoretische Möglichkeiten zur Erreichung dieses Zweckes zur Verfügung. Erstens kann er den Anstellwinkel der einzelnen Flügel ändern in dem Sinne, daß er den positiven Anstellwinkel auf der zu hebenden Seite vermehrt. Zweitens kann er den Flügel dieser Seite weiter öffnen und so, ohne am Anstellwinkel etwas zu ändern, durch Verschiebung des Druckmittelpunktes dasselbe erreichen. Drittens kann er beides mit den einzelnen Hälften des Steuers vollbringen. Man sollte meinen, daß durch Bewegungen des Steuers ausgiebige Drehungen des Vogels um seine Längsachse kaum bewirkt oder verhindert werden können. Trotzdem ist aber gerade das einseitige Vermehren des Anstellwinkels der Steuerhälften die gewöhnliche Bewegung des seitlichen Gleichgewichthaltens. Betrachten wir einen langsam gleitenden Bussard oder Raben, eine Taube oder Krähe, so sehen wir, daß der Vogel die weit gebreiteten Flügel vollkommen ruhig hält und nur das gefächerte Steuer ziemlich lebhaft bewegt, indem er bald die eine, bald die andere Seite stärker nach unten zieht und so ihren Anstellwinkel (Fig. 36) vermehrt. Ich glaube nicht, daß dabei sehr wesentliche Aenderungen der Breitung der Steuerhälften stattfinden, diese scheint ja mit der Breitung des gleichseitigen Flügels ziemlich fest gekoppelt zu sein. Bei schnellerem Fluge sieht man weniger von diesen Steuerbewegungen, erstens, weil bei schnellerer Fahrt schon geringere Ausschläge den gleichen Steuerdruck erzeugen, zweitens, weil der schneller fliegende Vogel das Steuer weniger weit offen hat, schließlich hat man auch den schnell fliegenden

Vogel nicht lange nah vor Augen. Wenn meine Kolkraben gegen starken Wind flogen oder über mir in solchem Winde standen, konnte ich aber auch bei dem dann fast ganz geschlossenen Steuer dieselben Bewegungen beobachten. Wenn in einem solchen Falle zur Erhaltung des seitlichen Gleichgewichtes stärkere Steuerbewegungen notwendig wurden, so ging nicht etwa die eine Steuerhälfte weiter auf, sondern es wurde das geschlossene Steuer als ganzes nach der entsprechenden Seite, und dort nach unten, gezogen. Bei sehr starkem und böigem Sturm, bei dem Raben besonders viel und übermütig fliegen, halten sie die Flügel stark eingewinkelt und das Steuer zu einem Strich

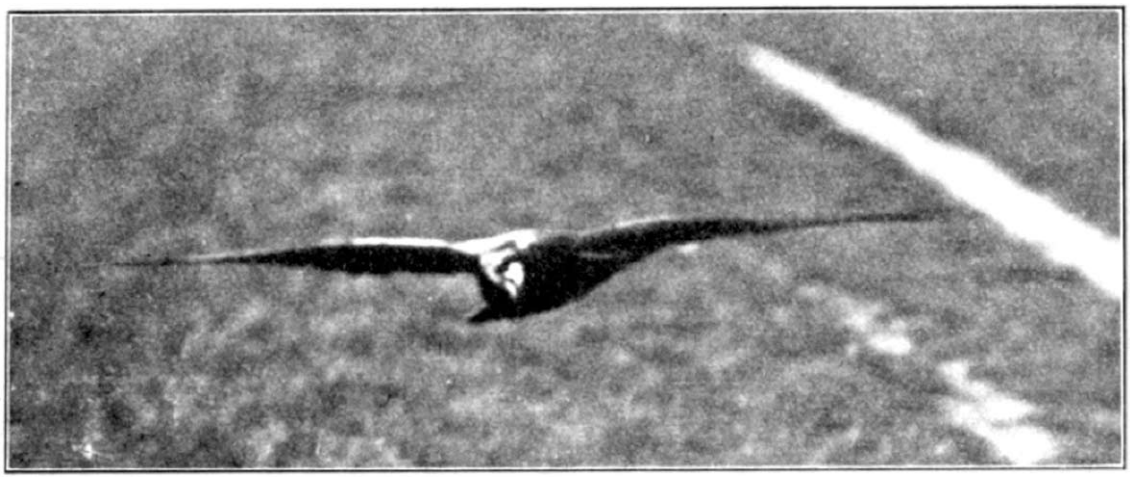

Fig. 36. — *Corvus corax.* Gleiten ohne Flügelschlag. Die wagrechte Gleichgewichtslage um die Längsachse wird nicht durch Flügel-, sondern durch Schwanzbewegungen aufrecht erhalten. Der Anstellwinkel der rechten Steuerfedern ist gegenüber dem der linken stark vermehrt, während die Flügel ziemlich symmetrisch gehalten werden.

zusammengelegt. Da das Steuer so nur zwei Federbreiten breit ist, kann es ein wesentliches Drehmoment um die Längsachse des Vogels nur dann bewirken, wenn es sich aus dieser entfernt. Daher sind in einem solchen Fall die seitlichen Ausschläge besonders deutlich. Daß das Steuer dabei aber so ganz geschlossen bleibt, ist ein starkes Argument für die zentrale Bindung von Flügel- und Steueröffnung. Noch ausgesprochener ist das Seitwärts-Wandern des Steuers bei Raben, die in der Großgefiedermauser gerade so weit sind, daß von den alten Steuerfedern die äußersten Paare ausgefallen sind und von den neuen erst die mittleren Paare ihre volle Länge erreicht haben. In diesem Falle ist das Steuer also immer schmal, auch wenn der Vogel es breiten will. Dann wandern auch beim langsamen Fluge diese wenigen langen Federn immer nach der Seite, auf der sie zur Erhaltung des

seitlichen Gleichgewichtes just gebraucht werden. Bei diesem einzigen Fall, wo der Rabe mit schmalem Steuer langsam fliegt, sind die Ausschläge, entsprechend dem geringeren Steuerdrucke, besonders groß. Dieses Verhalten des mausernden Vogels ist übrigens deshalb besonders interessant, weil es zu der Annahme berechtigt, daß der Vogel Rezeptoren besitzt, die ihn über den auf jeder Feder lastenden Druck benachrichtigen. Anders kann man es kaum erklären, daß bei Versagen der Wirkung der äußeren Steuerfedern der Stellreflex, der diese Wirkung zur Voraussetzung hat, aufgegeben und ein anderer dafür herangezogen wird.

Während bei Störungen des Gleichgewichtes um eine quere Achse, also bei Gefahr des Ueberkippens nach hinten oder vorne, der Schwanz nur im äußersten Notfalle herangezogen wird zur Wiederherstellung des Gleichgewichtes, so treten bei der Mehrzahl der Vögel zur Wahrung des seitlichen Gleichgewichtes beim schlaglosen Gleiten die Flügel nur im Notfall in Tätigkeit, beides also umgekehrt wie man erwarten würde. Ich sagte: beim schlaglosen Gleiten; denn beim gleitrudernden Vogel scheint es zur Erhaltung des seitlichen Gleichgewichtes sehr wesentlich beizutragen, daß der Vogel, ohne sonst besondere Bewegungen zu machen, seine Flügel verschieden stark niederschlägt. Einerseits vermißt man nämlich beim Gleitrudern die ganz starken Bewegungen des Steuers, die beim Gleiten zu beobachten sind, andererseits kann man, wenn ein gleitrudernder Vogel immer wieder sehr stark im seitlichen Gleichgewicht gestört wird, dieses verschieden starke Schlagen der beiden Flügel auch sehen. Am deutlichsten sah ich das an den Graureihern der Siedlung im Rotterdamer Zoologischen Garten. Diese Vögel sind als Bewohner mehr oder weniger ebener Gelände nicht ererbtermaßen auf die wirbelreiche Luft eingestellt, wie sie über einer zerrissenen Felslandschaft und über einer Großstadt herrscht. Bei einigermaßen stärkerem Wind geraten selbst alte Reiher über jeder größeren Straße, die sie überqueren müssen, ins Torkeln und müssen sich mühsam wieder ihr Gleichgewicht erkämpfen. Bei eben flüggen Jungvögeln aber kriegt man geradezu Angst, daß sie herabfallen könnten. Daß das Flügelschlagen irgendwie zur Erhaltung des Gleichgewichtes beitragen muß, geht ja vor allem daraus hervor, daß ein gleitender Vogel, der aus dem Gleichgewichte kommt, sogleich zu schlagen beginnt, was jedem, der einmal die hinter einem Dampfer hersegelnden Möwen beobachtet hat, geläufig sein wird.

Von der Regel, daß bei ruhigem Gleiten die Bewegungen des seitlichen Gleichgewichtshaltens mehr vom Steuer als von den Flügeln

ausgeführt werden, gibt es Ausnahmen. Vor allem sind das natürlich Formen mit verhältnismäßig kurzem Steuer, aber durchaus nicht immer. Bei Raubvögeln kenne ich die stärkeren Balanzierbewegungen mit den Flügeln vom gleitenden Sperber, nach der Beschreibung HEINROTH's dürfte sich der Habicht ähnlich verhalten. Auch der Turmfalk bewegt beim schlaglosen Gleiten die Flügel sehr stark. Die Bewegungen selbst bestehen wohl zum größeren Teil aus wechselseitig stärkerem Breiten der Flügel, als aus wechselseitiger Vergrößerung des Anstellwinkels, wenigstens sieht es so aus, und auch eine theoretische Erwägung macht dies wahrscheinlich: wie STRESEMANN ausführt, kostet jede Vergrößerung des Anstellwinkels den Vogel Energie, während alle Bewegungen, die der Flügel in der Wagrechten vollführt, ohne solche Energieverluste einhergehen.

Eine Regelung der Fluggeschwindigkeit, ein absichtliches Schneller- oder Langsamerfliegen, kann beim Gleitrudern wie beim schlaglosen Gleiten nur durch Veränderungen der Flächenbelastung bewirkt werden. Bei diesen Flugarten ist die Geschwindigkeit eine Funktion der Flächenbelastung, nicht aber beim Rütteln, also auch nicht beim Geradeausfliegen der nur-rüttelnden Kleinvögel. So sehen wir auch unter ihnen bei jenen Formen, die großen Windstärken trotzen müssen, manchmal größere Flügel, d. h. geringere Flächenbelastung, als bei Waldvögeln der gleichen Familien. Bei gleitrudernden Vögeln ist ja allgemein das Umgekehrte der Fall.

Wenn wir die Flügelhaltung eines rasch im Gleitruderfluge dahineilenden Vogels mit der Flügel- und Steuerstellung desselben Vogels bei langsamem Fluge vergleichen, so fallen uns dieselben Merkmale in die Augen, die wir bei dauernd schnell oder dauernd langsam fliegenden Arten als Anpassungen an die betreffende Flugart so fest ausgebildet sehen, daß die Fähigkeit des Schnellfliegers zum Langsamfliegen ebenso wie die Fähigkeit des langsamen Suchfliegers, schnell zu fliegen, im Vergleich zum Durchschnittsvogel beeinträchtigt erscheint. Für die Koordinationen der Flugbewegungen gilt dasselbe. Wenn wir die Flugstellung und die Flugbewegungen eines eilig nach einem weit entfernten Ziele strebenden und die eines in hoher Luft in langsamem Suchfluge kreisenden Kolkraben miteinander vergleichen, so finden wir dieselben Unterschiede, nur natürlich weniger deutlich, wie sie etwa zwischen dem gewöhnlichen Fluge eines Wanderfalken und dem eines Mäusebussards bestehen. Je schneller der Vogel fliegt, desto weniger hält er seine Flächen ausgebreitet. Die Einwinkelungen der einzelnen

Flügelgelenke stehen sicher immer in einem ganz bestimmten Verhältnis zueinander, dem Auge des Beschauers fällt aber vor allem die starke Knickung und das Vortreten der Handgelenke auf, das wir an einer Taube, einem Rabenvogel sehen, wenn das Tier sich sehr beeilt, das aber, fast zum morphologischen Merkmal geworden, dem Flugbild des Wanderfalken, des Baumfalken seinen eigenartigen Stempel aufdrückt. Umgekehrt nimmt jeder Vogel, der aus irgend einem Grunde möglichst langsam zu fliegen trachtet, eine sehr ähnliche Stellung ein, wie wir sie vom kreisenden Bussard kennen, d. h. er vergrößert seine Fläche, vermindert seine Flächenbelastung soviel er irgend kann, indem er sämtliche Gelenke des Flügels so weit wie möglich streckt und den Schwanz fächert.

Es scheint, daß der Vogel mit zunehmender Geschwindigkeit seine Flächen gerade um so viel verkleinert, daß die tatsächliche Geschwindigkeit nie sehr wesentlich über die kleinste Gleitgeschwindigkeit bei der betreffenden Flächenöffnung hinausgeht. Mit andern Worten, wenn der Vogel in irgend einer Weise seine Geschwindigkeit im Verhältnis zur umgebenden Luft vergrößert, wird der Aufdruck seiner Flächen größer. Um wagrecht weiter zu fliegen, kann er nun den Anstellwinkel seiner Flächen verkleinern, wie es auch Flugzeuge bei erhöhter Geschwindigkeit tun. was man als ü b e r z o g e n e n F l u g zu bezeichnen pflegt, und was gewisse Nachteile und Gefahren mit sich bringt. So ist beispielsweise der Stirnwiderstand einer solchen großen Fläche mit kleinem Anstellwinkel viel größer, als der einer kleineren und stärker angestellten Fläche, die bei derselben Geschwindigkeit denselben Auftrieb leistet. Auch wird eine solche große Fläche bei plötzlichen Aufwinden übermäßig stark beansprucht. Um bei vergrößerter Geschwindigkeit keinen vermehrten Auftrieb zu bekommen, kann der Vogel aber auch seine Flächen entsprechend verkleinern, ohne am Anstellwinkel etwas zu ändern. Rennflugzeuge haben ja auch, um den Nachteilen des überzogenen Fluges zu entgehen, besonders kleine Flächen, also hohe Flächenbelastung, müssen dafür aber eine hohe kleinste Gleitgeschwindigkeit und hohe Landungsgeschwindigkeit in Kauf nehmen. Es sind auch schon Versuche unternommen worden, Flugzeuge zu bauen, deren Tragflächen sich, wie die Flügel des Vogels, zum Schnellfliegen verkleinern und zum Landen vergrößern lassen. Man kann also allgemein sagen, daß ein sogenannter überzogener Flug bei den Vögeln nicht vorkommt. Die theoretische Möglichkeit, durch Vermehrung der Bergabstellung der Längsachse, bei gleichbleibender Flächenöffnung die Geschwindigkeit zu erhöhen und die durch die stärkere Neigung bedingte Vergrößerung

des Höhenverlustes durch stärkeres Flügelschlagen wettzumachen, wird scheinbar nie ausgenützt. Genau wie beim Gleiten wird beim Gleitrudern der Geschwindigkeitswechsel im Wesentlichen durch Aenderung der Flächenbelastung bestritten. Anscheinend wird durch das teilweise Einziehen der Flügel der Stirnwiderstand sehr stark vermindert, denn man sieht nichts davon, daß der Vogel die Steilheit seiner wirklichen oder virtuellen Gleitbahn wesentlich vermehren muß, um die durch dieses Einziehen notwendige Erhöhung der Geschwindigkeit zu bewirken. Trotzdem muß, vor allem zu Beginn einer schnelleren Bewegung, ein solches stärkeres Bergabstellen der Längsachse stattfinden. Denn die höhere Flächenbelastung an sich kann es unmöglich sein, was den Vogel auf eine so wesentlich höhere Geschwindigkeit beschleunigt.

Eigentümlich sind auch die Flügelbewegungen des mit so stark vermehrter Flächenbelastung gleitrudernden Vogels. Es erfolgen nämlich nicht etwa mehr Flügelschläge in der Zeiteinheit als bei langsamem Fluge, bei manchen Vögeln sogar weniger, sondern es ist lediglich die Geschwindigkeit des Niederschlags wesentlich erhöht. Dieses schnellende Flügelschlagen wurde ja schon besprochen (S. 130). Nie ist die Tatsache, daß ein größerer Vogel auch beim Aufschlag den Druck unter dem Flügel hat, offensichtlicher, als bei dem im Verhältnis zum Abwärtsschlage so langsamen Aufschlagen solcher sehr schnell dahineilenden Vögel. Namentlich sehr eilige Ringeltauben zeigen es schön: nach dem ruckartig schnellen Abschlag dauert das Nach-oben-nehmen der stark gewinkelten Flügel so lange, daß während dieser Dauer geradezu der Eindruck des gewöhnlichen Gleitens entsteht. Nur in seinem letzten Teil erfolgt auch der Aufschlag rasch. Trotzdem dauert er natürlich sehr viel länger als der Abschlag.

Bemerkenswert ist es. daß auch Vögel mit distal in Vortriebfedern zerlegtem Handfittich, der, wie wir gesehen haben, auch beim gewöhnlichen Fluge dieser nicht ganz rein gleitrudernden Formen eine wirklich vortreibende Wirkung entfaltet (S. 168), gerade bei den größten ihnen möglichen Geschwindigkeiten auf diese vortreibende Wirkung verzichten. Ein eiliger Rabenvogel, der mit gewinkelten Flügeln dahinschießt, hat ja genau so geschlossene Flügelspitzen wie eine Taube oder ein Falke, da schon bei leichter Beugung der Gelenke der Finger und der Hand die Vortriebfedern sich überdecken. Dies spricht sicher dagegen, daß die vortreibende Wirkung der zerteilten Flügelspitzen so sehr wichtig sei. Gegen LILIENTHAL's Ansicht, daß auch den Spitzen ganzrandiger Flügel eine wesentliche vortreibende Wirkung zukommen soll, möchte

ich auch den Umstand anführen, daß gerade bei den allerschnellsten Fliegern mit solchen Flügeln, wie etwa Seglern und Baumfalken, gerade beim schnellsten Fluge der ganze Handfittich fast parallel zur Schlagachse nach hinten steht, sodaß der Achsabstand der Spitze gar nicht wesentlich größer ist, als der des Handgelenkes.

Die obere Grenze der Geschwindigkeit, die einem Vogel eben noch möglich ist, ist offenbar dadurch gezogen, daß mit zunehmender Vergrößerung der Flächenbelastung, mit zunehmendem Einziehen der Flügel, der Abstand des Druckmittelpunktes von der Schlagachse schließlich so gering wird, daß seine Ausschläge nicht mehr hinreichen, um den Höhenverlust, den der Vogel zwischen zwei Abschlägen erfährt, wettzumachen. Dieser Höhenverlust wird ja auch dadurch vergrößert, daß der Vogel seine virtuelle Gleitbahn doch wohl um ein Geringes steiler stellen muß, um die der höheren Flächenbelastung entsprechende Geschwindigkeit aufrecht zu erhalten. Bei rund- und breitflügeligen Vögeln, bei denen der Druckmittelpunkt der Flügelfläche ohnedies einen verhältnismäßig geringeren Abstand von der Flügelschlagachse hat, tritt die beschriebene Geschwindigkeitsbeschränkung naturgemäß viel früher ein. Es sind also zwei ganz verschiedene und voneinander unabhängige Eigenschaften des schmalen Flügels, die ihn für das Schnellfliegen so geeignet machen: erstens sein geringer Stirnwiderstand, von dem wir schon beim Gleiten gehört haben, zweitens aber die Möglichkeit, den Flügel teilweise einzuziehen, die Flächenbelastung zu variieren, ohne dabei den Druckmittelpunkt so nahe an die Schlagachse heran zu bringen, daß die Wirkung des Flügelschlages beeinträchtigt wird.

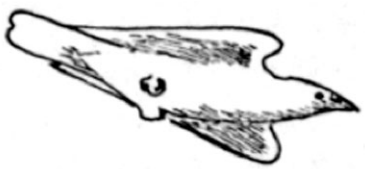

Fig. 37. — *Colocus monedula.* Schnellstes Gleiten im Aufwind bei starkem Sturm. Die Flügel sind so weit eingezogen, daß nur die Flügelbuge seitlich abstehen, die Flügelspitzen aber über den Schwanz zu liegen kommen.

Wenn ein Vogel Höhenenergie zusetzen kann oder einen überaus starken Aufwind zur Verfügung hat, kann er, zumindest auf beschränkte Zeit, auf die Wirkung des Flügelschlages verzichten und durch noch stärkeres Einziehen der Flügel seine Schnelligkeit noch ganz wesentlich erhöhen. In einem solchen Fall kann das Einziehen der Flügel so weit gehen, daß die Flügelspitzen sich über dem Schwanz berühren und nur mehr die Flügelbuge vom Körper abstehen. Die Tiere bieten dann eine ganz eigentümliche Silhouette. Bei Weststürmen, die an der Talseite unseres Hauses einen überaus starken Aufwind erzeugen, sehe ich diese Flügelstellung ganz regelmäßig bei Haustauben, Kolkraben und Dohlen. Von letzteren

konnte ich Schmalfilmaufnahmen dieser Flugstellung machen. Fig. 37 zeigt eine Strichzeichnung nach einer Aufnahme aus diesem Film. Es ist das durchaus nicht nur eine Augenblicksstellung, sondern der Vogel fliegt mehrere Sekunden hindurch so.

Eine sehr wesentliche Bedingung des Schnellfliegens ist aber auch die Steifheit der tragenden Flächen. In wundervollem Ineinandergreifen ganz verschiedener Prinzipien wird die Flügelfläche des Vogels umso steifer, je schneller er fliegt. Je kleiner er den Flügel macht, desto mehr Schwungfedern schieben sich auf der Flächeneinheit übereinander, desto dicker wird die Tragfläche. Die große Beweglichkeit, die Segler im Metacarpophalangealgelenk haben (S. 198), hat vielleicht auch den Sinn, daß bei seiner Beugung durch Uebereinanderschichtung der Handschwingen eine besondere Steifheit der Flügelspitzen erreicht wird. Wozu braucht nun der Vogel so steife Tragflächen? Ich weiß nicht, welche aerodynamischen Vorgänge es sind, die eine zu wenig steife Tragfläche zum Vibrieren bringen; es steht aber fest, daß bei sehr vielen Vögeln die Schwungfedern, vor allem die Armschwingen, wie Flaggen zu flattern beginnen, wenn die Tiere eine gewisse Fluggeschwindigkeit überschreiten. Bei vielen meiner Vögel konnte ich das zu sehen bekommen, wenn ich sie bei Sturm zum Fliegen veranlaßte. Dieses Federflattern scheint die Vögel ungemein unsicher zu machen, jedenfalls suchen sie in solchen Fällen um jeden Preis schnell wieder zu landen. Bei Vögeln des freien Luftmeeres, etwa bei Falken oder Möven, scheint die Steifheit der Federn so groß zu sein, daß bei jedem Oeffnungsgrad des Flügels die Fläche der der jeweiligen Flächenbelastung entsprechenden Geschwindigkeit standhält, ohne ins Flattern zu kommen. Beim Kolkraben sah ich nie eine Feder flattern, höchstens, daß bei den S. 213 beschriebenen „überzogenen" Sturzflügen mit weit offenen Flügeln die innersten Armschwingen etwas vibrierten, oder daß sie etwas ins Flattern kamen, wenn sie im Sturme bei einer besonders gewaltsamen Gleichgewichtsbewegung oder, am häufigsten, beim „Rodeln" den Zusammenhalt mit dem Schulterfittich verloren. Beim Gelbhaubenkakadu aber kamen die Armschwingen in ganz grobschlägige, gut sichtbare und auch hörbare Flatterbewegungen, wenn es mir gelang, diesen Vogel bei großen Windstärken in die freie Luft hinauszulocken. In ähnlicher Weise zeigen sich Türkenenten recht wenig windbeständig, während unsere Hochbrutenten und unsere reinblütigen Stockenten gegen starke Weststürme ganz erstaunliche Geschwindigkeiten aufbringen, besonders wenn sie im Aufwind mit halb geschlossenen Flügeln gleiten, ohne Federflattern und ohne Zeichen von Unsicherheit zu zeigen. Die

Türkenenten fliegen bei starkem Wind nie aus eigenem Antrieb und sind auch mit Gewalt kaum zum Fliegen zu bringen. Sie erscheinen dann in der Luft auch sehr unsicher. Offenbar ist es die Breite des Flügels, d. h. die Länge der Annschwingen, was zum Federflattern, das ja offenbar durch irgendwelche Wirbelbildung hervorgerufen wird, Anlaß gibt. Vielleicht sind das dieselben Wirbel, die den Stirnwiderstand des breiten Flügels um soviel größer machen als den des schmalen. Fig. 38 zeigt den Unterschied zwischen dem Stock- und dem Türkenentenflügel.

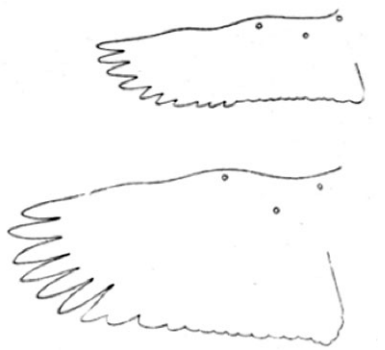

Fig. 38. — Flügelumriß von *Anas platyrhynchos* (oben) und *Cairina moschata* (unten). *Cairina* hat als Waldvogel und wendiger Flieger sehr lange Armschwingen, ist aber, wegen der geringen Flatterfestigkeit dieser Flächenteile, sehr wenig windbeständig, im Gegensatz zur Stockente.

Zu der geringeren Wirbelbildung an einem Flügel mit kurzen Armschwingen kommt aber noch der Umstand hinzu, daß die Steifigkeit der einzelnen Federn in umgekehrtem Verhältnis zu ihrer Länge steht. Da die Flatterbewegung eine Wellenbewegung ist, die längs über die Feder hinläuft, aber vom Fahrtwind verursacht wird, werden von ihr vor allem solche Federn betroffen werden, deren größte Längsausdehnung in der Richtung des Fahrtwindes liegt. Sicher hängt damit sehr innig die Kürze der Armschwingen, also die Schmalheit des Flügels aller jener Vögel zusammen, die hohe Höchstgeschwindigkeiten aufbringen müssen, sei es, um Beute zu machen oder um Stürmen trotzen zu können. Nun könnte man sagen, diese Schmalheit der Flügel sei schon durch die bereits erwähnten Faktoren (S. 174 und S. 198) genügend erklärt. Daß aber die Gefahr des Federflatterns eine sehr wesentliche Rolle spielt, wird dadurch wahrscheinlich, daß sich die Steuerfedern, die von den andern Faktoren nicht betroffen werden, in ihrem Längenverhältnis bei schnell fliegenden und bei langsam fliegenden Vögeln ähnlich verhalten wie die Armschwingen. Das kurze und so ungemein harte Steuer des Wanderfalken ist ganz sicher darauf berechnet, beim rasenden Zustoßen dieses Vogels nicht ins Flattern zu geraten. Auch die sehr windbeständigen Seeflieger haben meist kurze Schwänze oder aber solche, die in Spitzen ausgezogen sind, wie die der Schwalben. Daß diese Spitzen zur wirbelfreien Ableitung des Luftstromes dienen, ist mehr als wahrscheinlich. Finden wir sie doch überall dort, wo ein längeres Steuer hohe Höchstgeschwindigkeiten

auszuhalten hat, wie hei Schwalben, manchen Seglern und den Fregattvögeln. Andererseits scheint es keinen wirklich schnellen Vogel mit langem Steuer ohne solche Spitzen zu gehen.

Die Abstufungsmöglichkeiten der Geschwindigkeiten, mit denen ein und derselbe Vogel fliegen kann, hängen, wie wir gesehen haben, ziemlich fest mit den Größenveränderungen zusammen, die er seinen Tragflächen erteilen kann, ohne daß dabei die Beziehungen von Druckmittelpunkt und Schwerpunkt gestört werden, und ohne daß ein Mißverhältnis zwischen der Steifigkeit der Flächen, namentlich des

Fig. 39. — Flügelumriß von *Ciconia nigra,* mit stark verkleinerten Flächen schnell gleitend.

Armfittichs, und der der Flächenbelastung entsprechenden Luftgeschwindigkeit entsteht. Ein Storch kann ohne weiteres seine Flügel so weit einziehen, wie in Fig. 39 angegeben ist, und in der dieser Flächenöffnung entsprechenden Geschwindigkeit dahingleiten, ohne daß an seinen Armschwingen Federflattern auftritt. Ein Kakadu oder sonst ein breitflügeliger Waldvogel kann das nicht. Vom Federflattern scheint nur der Teil der Flugfedern betroffen zu werden, der aus den Deckfedern frei herausragt. An Flügeln von Vögeln, die ganz besonders an hohe Wind- oder Eigengeschwindigkeiten angepaßt sind, finden wir nicht nur besonders kurze Armschwingen und Steuerfedern, sondern auch absolut und noch mehr relativ verlängerte Deckfedern. Es scheint also besonders auf die Verkürzung des freien Endes der Flugfeder anzukommen. Von diesem Gesichtspunkte aus erklären sich auch die ungemein langen Schwanzdecken vieler langschwänziger Raubvögel.

Die veränderlichste Fluggeschwindigkeit von sämtlichen Vögeln haben wohl die Möven, die, obwohl sie eigentlich auf langsames Suchfliegen eingestellt sind, doch imstande sein müssen, sehr hohen Windgeschwindigkeiten zu trotzen. Es fällt bei ihnen sehr auf, daß man sie bei stillem Wetter oder bei schwächerem Wind niemals in Geschwindigkeiten fliegen sieht, die der Schnelligkeit entsprechen, die sie zur umgebenden Luft haben, wenn sie gegen sehr heftigen Sturm ankämpfen. Sehr hohe Geschwindigkeiten im Verhältnis zur Erde haben keinen biologischen Wert für sie und kommen daher nicht vor. Bei den Möven wird eine besondere Flächensteifigkeit wohl auch dadurch erzielt, daß die Armschwingen sich bei halbem Einziehen des Flügels sehr stark an den Unterarm annähern und so einen sehr spitzen Winkel mit ihm einschließen, sodaß sie zu vielt übereinander zu liegen kommen (Fig. 40).

Aehnlich dürfte es bei andern Vögeln mit langen Unterarmen und vielen Armschwingen sein, so bei Adlern und Geiern, die im Verhältnis zur Breite ihrer Flügel ja sehr schnell und windbeständig sind, ohne natürlich darin an die Möwen oder gar an gewisse Sturmvögel heranzukommen. Die Beweglichkeit der Armschwingen gegen den Unterarm gibt auch am toten Vogel ein ganz gutes Maß dafür, wie groß die Veränderungsbreite der Fluggeschwindigkeiten seiner Art ist. Wenn wir den Flügel ganz ausspannen, so ist der Winkel, den die Armschwingen mit dem Unterarmknochen einschließen, am stumpfesten. Je weiter man nun die Gelenke der Hand beugt, desto spitzer wird der Winkel zwischen Armschwingen und Unterarmknochen. Bei Vögeln mit sehr langem Unterarm und sehr vielen Armschwingen pflegen diese in ihrer Länge und in

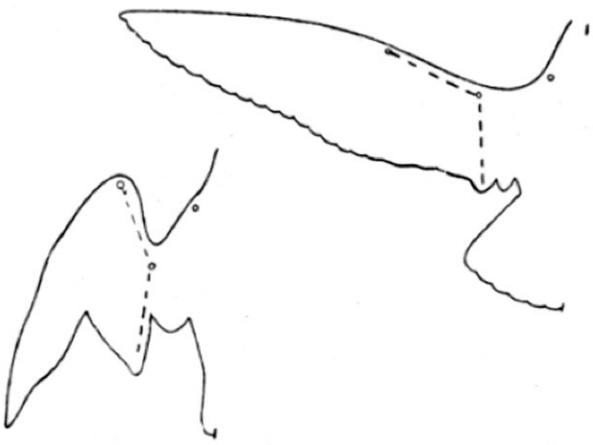

Fig. 40. — Flügelumriß von *Larus fuscus*. Bei Vögeln mit langem Unterarm und vielen Armschwingen verändern beim teilweisen Falten des Flügels auch die körpernächsten Armschwingen ihren Winkel zum Unterarm.

ihrer Beweglichkeit sich annähernd gleich zu verhalten. Beim Einziehen des Flügels ändern sämtliche Armschwingen ihren Winkel zum Unterarm in gleicher Weise. Etwa wie die Gitterstäbe an einer Bahnschranke ihre lotrechte Stellung beibehalten, wenn sich der Balken der Schranke hebt, so bleiben die Armschwingen annähernd in der Fahrtrichtung, wenn der Unterarm nach vorne zu an den Körper herangeholt wird. Die Fläche des Armfittichs wird also in der Richtung der Längsachse des Vogels nicht verschmälert, seine vergrößerte Flatterfestigkeit beruht auf dem Uebereinanderliegen der Armschwingen. Ich glaube, daß diese Beweglichkeit sämtlicher Armschwingen der Grund der großen Veränderlichkeit der Fluggeschwindigkeiten der Möwen ist. Beim Albatros dürfte sie wohl noch ausgesprochener sein, ich konnte aber

nie einen solchen Vogel im Fleisch untersuchen, kann daher keine genaueren Angaben machen.

In etwas anderer Weise findet das Heranholen der Armschwingen an den Unterarm bei solchen Vögeln statt, bei denen dieser Flügelabschnitt verhältnismäßig weniger lang ist als bei den Meeresfliegern. Bei ihnen sind die Ausschläge dieser Bewegung nämlich an den distalen Armschwingen größer als an den proximalen. Die Ellenbogenschwingen stehen so gut wie unbeweglich in einem festen Winkel von den Unterarmknocben ab. Natürlich werden die distalsten Armschwingen nie so weit dem Unterarm genähert, daß der Winkel, den sie mit ihm einschließen, spitzer wird als der, in welchem die Ellenbogenfedern immer zu ihm stehen; ein Konvergieren der Spitzen der Armschwingen kommt im Fliegen wohl nie vor. Daher ist der Winkel, den bei gebreitetem Flügel die distalste Armschwinge mit der proximalsten einschließt, ein gutes Maß für die Beweglichkeit der ersteren, für die Verschmälerungsfähigkeit des

Fig. 41. — Flügelumriß von *Accipiter nisus* (links) und *Garrulus glandarius* (rechts), mit eingezeichneter Lage der äußersten, sowie der innersten Armschwinge. Bei Vögeln mit kurzen, breiten Flügeln gibt der Winkel zwischen beiden ein ganz gutes Maß für die Verkleinerungsfähigkeit der Flächen, d. h. für die Veränderlichkeit der Fluggeschwindigkeit.

Flügels und damit für die Veränderlichkeit der Fluggeschwindigkeit des Vogels. In Fig. 41 bringe ich noch einmal den Flügelumriß des immer verhältnismäßig langsam fliegenden Eichelhähers und des für kurze Zeit zu hohen Geschwindigkeiten fähigen Sperbers, mit Einzeichnung dieses Winkels.

Sehr gering dürfte die Veränderlichkeit der Fluggeschwindigkeit bei manchen hoch flächenbelasteten Wasservögeln sein, wie manchen Tauchenten, Lappentauchern, Alken und Lummen. Alle diese Vögel sind sehr schnelle Streckenflieger, können aber wegen ihrer hohen Flächenbelastung gar nicht viel langsamer fliegen, können also wohl kaum ihre ohnehin so kleinen Flächen zwecks Erreichung höherer Geschwindigkeiten noch mehr verkleinern.

Im Anhang an die Veränderungen der Fluggeschwindigkeit und der sie bestimmenden Breitung der tragenden Flächen möchte ich noch auf

eine Beziehung zwischen Steuerlänge und Armproportionen hinweisen, die meines Wissens noch nirgends erwähnt wurde.

Bei allen Vögeln mit verhältnismäßig großem Handfittich rückt der Druckmittelpunkt bei weitem Breiten der Flügel nach vorn, bei teilweisem Einziehen der Flügel nach hinten. Aufgabe des Steuers und der zentralen Koppelung von Flügel- und Steueröffnung ist es nun, diese Verschiebung des Druckmittelpunktes der Flügelflächen durch Vergrößerung und Verkleinerung der tragenden Fläche des Steuers wettzumachen. Ohne diese Wirkung des Steuers müßte ein solcher Vogel bei jedem teilweisen Einwinkeln der Gelenke der Hand und des Ellenbogens den ganzen Flügel im Schultergelenk weiter nach vorne nehmen. Das scheint aber schwere Nachteile zu haben; wir haben schon gesehen, daß der Vogel die Armschwingen immer annähernd in der Richtung seines Fahrtwindes hält. Es scheint dies so zu erklären zu sein, daß der Flügel in jeder bestimmten Einwinkelung des Ellenbogengelenkes und der Handgelenke i n e i n e r g a n z b e s t i m m t e n R i c h t u n g vom Fahrtwind getroffen werden muß, um seine günstigste Wirkung zu entfalten. Diese Richtung scheint annähernd derjenigen zu entsprechen, in der der Flügel am stärksten gewölbt ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist es im Nervensystem des Vogels ganz genau festgelegt, in welchem Verhältnis zueinander die einzelnen Gelenke des Flügels gebeugt werden müssen, damit die günstigste Flügelwölbung immer gerade in der Fahrtrichtung liegt. Verschiedene anatomische Einrichtungen, durch welche die Gelenke des Flügels sich gegenseitig beeinflussen, zielen sicher auf dasselbe ab. Auf sie näher einzugehen ist hier nicht der Ort. Bei einem Mauersegler, einer Seeschwalbe würde die Abduktion des Oberarmes, die notwendig wäre, um die Druckmittelpunktverschiebung, die durch Beugen der Handgelenke erfolgt, auszugleichen, so ausgiebig sein müssen, daß diese Einstellung auf die günstigste Wölbung schwer gestört werden würde. Es wären dies Bewegungen von einem Ausschlag, der ein Vielfaches des Ausschlages der gewöhnlichen Höhensteuerbewegungen betragen müßte. Dies ist wohl sicher der Grund, daß alle Vögel, deren Flügel bei weitem Breiten oder bei teilweisem Einziehen starke Verschiebungen des Druckmittelpunktes nach vorn oder hinten zeigen, ein verhältnismäßig langes Steuer haben, das diese Verschiebungen auszugleichen hat. Aus eigener Anschauung kenne ich keine Ausnahmen von dieser Regel. Es gibt aber tropische Seglerarten, die riesige Hände und ganz kurze Steuer haben. Bei denen müssen die Dinge wohl anders liegen; mir liegt die Vorstellung nahe, daß sie ihre Flügel überhaupt nicht stark einzuwinkeln pflegen,

wie unsere Segler es tun, oder daß bei ihnen die höhensteuernde Wirkung der Bewegungen im Metacarpophalangealgelenk (S. 198) noch ausgesprochener ist. Dann würden sozusagen die Flügelspitzen die Rolle des Steuers übernehmen. Angaben über den Flug der kurzschwänzigen Segler *(Chaetura)* wären mir ungeheuer erwünscht.

Nun gibt es aber auch Vögel, deren Flügeldruckmittelpunkt beim Einziehen und Ausbreiten der Flügel so ziemlich auf einer Transversalen wandert, also keine Verschiebung nach hinten oder vorn erleidet. Es sind dies die Formen mit verhältnismäßig sehr langem Unterarm. Der Druckmittelpunkt rückt beim Einziehen der Flügel nicht nach hinten, weil durch die Beugung des Ellenbogengelenkes die ganze Hand um ebenso viel nach vorn geschoben wird, wie durch alleinige Beugung des Handgelenks der Handfittich nach hinten rücken würde. Solche Vögel brauchen daher kein langes Steuer, um Verschiebungen des Druckpunktes auszugleichen, und tatsächlich scheint es fast keine Vögel mit im Verhältnis zum Handfittich langen Unterarmen zu geben, die ein langes Steuer besitzen. Albatrosse, Störche, Pelikane, Geier haben sämtlich kurze Steuerfedern. Der einzige unter den ganz großen Segelfliegern, der einen verhältnismäßig langen Handfittich hat, ist zugleich der einzige mit einem wirklich langen Steuer: Der Bartgeier. Mir ist der Begriff des sehr großen Vogels so eng verbunden mit dem Flugbild mit kurzem Steuer und langem Unterarm, daß ich bei Betrachtung der Flugbilder des Bartgeiers von BENGT BERG mir nie so recht einen Vogel vorzustellen vermag, der größer als etwa ein Rabe ist.

VII. Die verschiedenen Anpassungsrichtungen und ihre Gipfel. Versuch einer Aufstellung von Typen.

Ich hoffe gezeigt zu haben, daß die verschiedenen Bewegungsweisen beim Fliegen, wie Gleitrudern und Rütteln, die verschiedenen Arten zu steuern, Gleichgewicht zu halten, zu bremsen, zu landen, abzufliegen, zu beschleunigen, schnell oder langsam zu fliegen, jede für sich andere Anforderungen an den Flugapparat eines Vogels stellt. Der Flugapparat einer bestimmten Vogelart ist daher stets, genau wie jede technische Konstruktion, mehr oder weniger ein Kompromiß zwischen diesen verschiedenen und zum Teil das gerade Gegenteil von ihm verlangenden Anforderungen. Wenn es der Lebensraum einer Art mit sich bringt, daß sie einer bestimmten Anforderung besonders weitgehend nachkommen muß, so geschieht dies meist auf Kosten vieler anderer Anforderungen. Solche Anpassungsgipfel erscheinen dann zwar sehr wohl als „Typen”,

aber zwischen ihnen gibt es unter den lebenden Vögeln so ziemlich alle denkbaren Uebergangsformen, die sich nirgends einordnen lassen und noch dazu, gegenüber den reinen Typen, gewaltig in der Ueberzahl sind. Daher möchte ich bei der Betrachtung der verschiedenen Anpassungsrichtungen von der Mitte ausgehen und die Gipfelleistungen von der Form eines recht durchschnittlichen Gleitrudervogels ableiten, wie wir ihn etwa in einer Krähe, einer Ringeltaube vor uns haben.

Dieses Vorgehen erscheint mir umso zweckmäßiger, als ich im Gegensatz zu BÖKER der Meinung bin, daß unter den heute lebenden „schlechten" Fliegern sich keine einzige Form findet, die in Bezug auf ihr Flugvermögen primitiv zu nennen ist, schon gar nicht unter denen, die, wie gewisse Centropodiden, kaum überhaupt noch fliegen können.

Wenn wir also einen solchen durchschnittlichen Flieger beispielsweise auf besonders müheloses langsames Suchfliegen anpassen wollen, so wird es aus leicht verständlichen Gründen günstig sein, die Flächenbelastung so weit herabzusetzen, als es sich mit den Anforderungen an die Windbeständigkeit des Vogels verträgt. Diese Anforderungen sind der Grund, weshalb die Landvögel unter den Suchfliegern breitere Flügel haben können als die Seevögel mit ähnlicher biologischer Bedeutung des Fluges. Die Notwendigkeit eines schmalen und windfesten Flügels, verbunden mit der einer niedrigen Flächenbelastung, führt dann eben bei manchen Meeres-Suchfliegern zu den bekannten außerordentlich langen Flügeln.

Wenn wir aber einen durchschnittlichen Flieger auf schnelleres Fliegen „umkonstruieren" wollten, so müßte vor allem aus den S. 114 und S. 212 ausgeführten Gründen seine Flächenbelastung höher werden. Da nun bei Näherrücken des Flügelmittelpunktes an die Achse des Flügelschlages die Schlagwirkung verringert würde so kann die Größe der Flügelfläche nur der Breite und nicht der Länge nach verkleinert werden. Da aber schon die Verkleinerung der Fläche an sich eine solche Verringerung der Schlagwirkung verursacht, finden wir bei vielen Vögeln diese Verringerung durch eine Verlängerung des Flügels, das heißt durch eine Vergrößerung des Abstandes seines Druckmittelpunktes von der Achse wettgemacht. Wo eine solche starke Verlängerung bei schmalflügeligen Vögeln fehlt, findet man meist eine sehr hohe Schlagfrequenz, wie bei Tauchenten, Lappentauchern, Alken und Lummen.

Die schmalen Flügel schnell fliegender Vögel haben so gut wie immer eine geschlossene Spitze ohne Vortriebfedern, wie GROEBBELS in seiner Arbeit „Der Vogel als automatisch sich steuerndes Flugzeug" ausführt: „Man unterscheidet am besten drei Flügeltypen. Kurze, breite

Flügel. Sie sind aerodynamisch ungünstig, denn sie begünstigen Randwirbelbildung, Reibung und Rücktrieb. Günstiger ist die Flügelform, bei der im Fluge die Spitzen der Schwungfedern auseinanderweichen, eine Erscheinung, die wir bei Raubvögeln, Störchen und Schwänen beobachten. Es wird dadurch nach LILIENTHAL und AHLBORN der seitlich abströmende Luftstrom in mehrere einzelne Luftströme geteilt, was eine Vermeidung der Randwirbelbildung zur Folge hat. Am günstigsten dürfte der Flügel mit glatt auslaufender Spitze sein, den wir bei Möwen, Seeschwalben und Mauerseglern finden."

„Günstig" ist vom Autor stets gemeint als günstig für schnelles Streckenfliegen, denn wenn der kurze runde Flügel des Sperbers, des Eichelhähers für seinen Lebensraum nicht günstig wäre, hätte er ihn nicht.

Es sind wohl so ziemlich sämtliche Vögel mit schmalen langen Flügeln und glatt auslaufender Spitze schnelle Streckenflieger. Die Längenverhältnisse der einzelnen Skelettabschnitte untereinander und zu den Federlängen sind recht verschieden. Meist ist ein Zusammenhang dieser gegenseitigen Längenverhältnisse mit der Schlagfrequenz nachweisbar. Das sehr lange und schwere Flügelskelett der Albatrosse zusammen mit der weit nach distal reichenden Muskulatur würde sehr viel Energie verbrauchen, wenn diese Vögel schnell mit den Flügeln schlagen würden. Da sie aber nur sehr langsam und mit verhältnismäßig kleinem Ausschlage schlagen und überdies meistens schlaglos segeln, so wird der Nachteil des Energieverlustes beim Schlagen reichlich durch den Vorteil der Sturmfestigkeit des Flügels wettgemacht, die dadurch bedingt ist, daß das feste Flügelskelett so weit nach distal reicht und die Schwungfedern bis zu äußerster Flattersicherheit verkürzt sind. So erklärt sich auch die Tatsache, auf die BÖKER in seiner Arbeit „Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie" hinweist: „Es ist also charakteristisch für Segelflug, daß alle segelfähigen Vögel eine Verkürzung sowohl der Armschwingen als auch der Handschwingen zeigen und daß keine großen Gegensätze der Länge beider Schwingenarten bestehen." Angedeutet ist diese Anpassungsrichtung schon bei den Großmöwen, deren Skelett-Muskelflügel so weit nach distal reicht und so schwer ist, daß man beim Flügelschlägen dieser Tiere die kleinen Gegenausschläge des Körpers sieht. Leider habe ich nie Angaben darüber erlangen können, ob das beim Albatroß auch so ist. Einen merkwürdigen Fall von verhältnismäßiger Verkürzung der Flugfedern, besonders der Handschwingen, will ich hier anführen, um zu zeigen, wie ganz verschiedene Ursachen zu ähnlichen Folgen führen können. Die Scharben haben, da sie ihre großen Flügel nicht wie Enten,

Taucher, Alken und Lummen in einer Tragfedertasche bergen können, nach dem Tauchen klatschnasse Flügel- und Steuerfedern. Kein anderer Vogel könnte mit so nassen Flugfedern richtig fliegen, bei den Scharben aber haben die Flugfedern einen eigenartigen Bau, der sie befähigt, auch in nassem Zustand ihren Dienst zu tun. Sie haben im Verhältnis zu ihrer Länge ganz eigentümlich dicke Kiele und so schmale Fahnen, daß sie auch naß aussehen, wenn sie trocken sind, dagegen verschmälern sie sich nicht wesentlich, wenn sie naß werden, und die Kürze schützt sie vor Verlegungen durch das Gewicht des anhaftenden Wassers. Die die Kürze der Federn ausgleichende Länge des Skelett-Muskelflügels bedingt eine eigentümliche Schwere des Flügels, die besonders beim Auffliegen zum Ausdruck kommt, wo man geradezu zu sehen meint, wie sie Energie vernichtet und die Schlagfrequenz herabsetzt.

Erhöht sich bei spitzflügeligen Schnellfliegern die Schlagzahl in der Zeiteinheit, so werden, wie schon erwähnt, die schweren Muskel- und Knochenteile körperwärts zusammengezogen, um den durch ihr Schwingen bedingten Energieverlust durch Verkleinerung des Achsabstandes zu verringern. Leider sieht man an BÖKER's Flügelindices nicht die Winkel, die die Skeletteile des Flügels miteinander und mit der Längsachse des Körpers einschließen. Sehr häufig wird nämlich der Abstand der schweren muskelreichen Teile von der Schlagachse nicht nur dadurch verringert, daß sich der Humerus verkürzt, sondern vor allem dadurch, daß er selbst bei weitester Flügelöffnung der Körperachse stark genähert bleibt. Nun ist aber der Abstand des Humerusendes von der Achse des Flügelschlages für die Art des Fluges weit maßgebender als die tatsächliche Länge des Humerus. Man vergleiche das Bild vom Flügel eines Mauerseglers mit dem eines Seeschwalbenflügels, das vom Flügel einer Bläßgans mit dem eines Bergentenflügels (Fig. 42). Der Flug des Mauerseglers hat mit dem der Seeschwalbe, der der Bergente mit dem der Gans beträchtliche Aehnlichkeit. Der Unterschied liegt in beiden Fällen hauptsächlich in der Schlagfrequenz und kommt im Bilde deutlich, am Index kaum zum Ausdruck. Im allgemeinen möchte ich sagen, daß für die Flugart so viele und voneinander gänzlich unabhängige Faktoren bestimmend sind, daß selbst eine Umrißzeichnung des Flügels mit der des Steuers mit Einzeichnung der Achsen der Flügelgelenke und Angabe der Flächenbelastung nur ein höchst unvollständiges Bild davon geben kann, wie der Vogel wirklich geflogen ist. Daß die BÖKER'schen Indices dazu nicht ganz ausreichen, zeigt die Zusammenstellung von Eichelhäher, Steinkauz, Uhu und Großtrappe zu einem Typus, der als „ausdauernde, aber ungewandte Flieger“

bezeichnet wird. Nun ist der Eichelhäher so ziemlich der gewandteste einheimische Vogel seiner Größenordnung. HEINROTH sagt: „Der Eichelhäher gilt als schlechter Flieger, und man hat mit dieser Behauptung recht, wenn man unter einem guten Flieger einen Vogel versteht, der in möglichst kurzer Zeit mit geringstem Kraftaufwand sehr große Entfernungen zurücklegen kann. Betont man aber mehr die Wendigkeit nach rechts und links und von unten nach oben, so leistet gerade der Häher Erstaunliches, denn er versteht es meisterhaft, sich im Gezweige steil in die Höhe zu schwingen, sich blitzschnell im Gleitfluge herabzuwerfen, dabei wundervolle Schwenkungen zu machen und mit

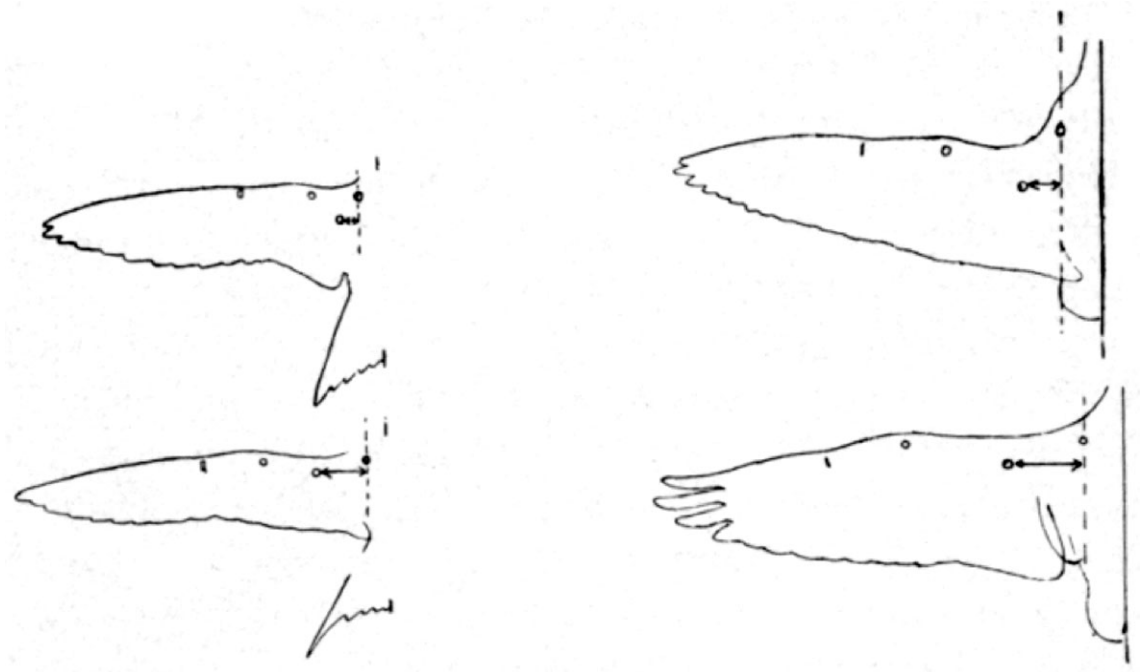

Fig. 42. — Links Flügelumrisse von *Micropus apus* (oben) und *Sterna hirundo* (unten) auf ungefähr gleiche Größe gebracht. Ebenso rechts Flügelumrisse von *Nyroca marila* (oben) und *Anser albifrons* (unten). Die Orte der Gelenke sind durch Ringe bezeichnet. *Micropus* schlägt öfter in der Zeiteinheit, als *Sterna, Nyroca* öfter als *Anser.* Bei beiden schnellschlagenden Vögeln drückt sich die höhere Schlagfrequenz in der Stellung des Humerus aus. indem dieser an die Achse des Flügelschlages adduciert ist. Die dadurch bedingte Verkleinerung der Ausschläge der schweren körpernahen Skelett- und Muskelteile wirkt energiesparend.

größter Zielsicherheit immer wieder Sitzpunkte zu treffen, was ein Wanderfalk oder ein Albatroß eben gerade nicht kann."

Vom Uhu gilt in Bezug auf Wendigkeit Aehnliches wie vom Eichelhäher. Im Verhältnis zu ihrer Größe sind diese großen Eulen erstaunlich gute Eckenflieger. Außerdem drückt dem Flug vieler Eulen das Fehlen der Vortriebfedern, die offenbar der Geräuschlosigkeit halber „gestrichen" wurden, ein ganz eigenartiges und bezeichnendes Gepräge auf. Einzig auf die Trappe paßt die Bezeichnung ausdauernder, aber ungewandter großer Flieger. Sie ist ein hoch flächenbelasteter,

kurzschwänziger Streckenflieger. Im freien Dahinstreichen ähnelt sie etwa einer großen Anatide, beim Abfliegen aber machen sich die vielen stark randgekrümmten Vortriebfedern, wie wir sie bei den Beschleunigungsrüttlern kennen gelernt haben, stark bemerkbar. Wie andere dumme Vögel mit ähnlich gestaltetem Handfittich schlägt sich die gefangene Trappe häufig an den Wänden ihres Gelasses den Schädel ein. Der Steinkauz schließlich steht wegen seiner geringen Größe an der Grenze der Gleitruderfähigkeit (Hüpfflieger) und gehört damit überhaupt in ein anderes Kapitel.

Man müßte vor allem einmal die Begriffe g e w a n d t und w e n d i g festlegen. Gewandt, das heißt, allen Anforderungen verwickelter räumlicher Verhältnisse gewachsen, ist der Flug jedes Vogels, der gut rütteln kann, denn rüttelnd kann er stehen bleiben, sich am Platz umdrehen und sogar nach rückwärts fliegen. Als Wendigkeit hingegen möchte ich die Fähigkeit bezeichnen, Kurven engen Halbmessers zu beschreiben, ohne dabei zum Rütteln überzugehen. Am besten können wir diese Fähigkeit etwa am Eichelhäher, der Habicht-Sperbergruppe, den Eulen und vor allem den Fledermäusen bewundern. Wenn man sich mit den Möglichkeiten des Fluges eines Durchschnittsvogels vertraut gemacht hat, erscheint einem diese Wendigkeit ebenso wunderbar wie die Segelfähigkeit eines Albatroß oder die Schnelligkeit eines Wanderfalken, jedenfalls beruht sie auf einer ebenso weit gehenden besonderen Anpassung.

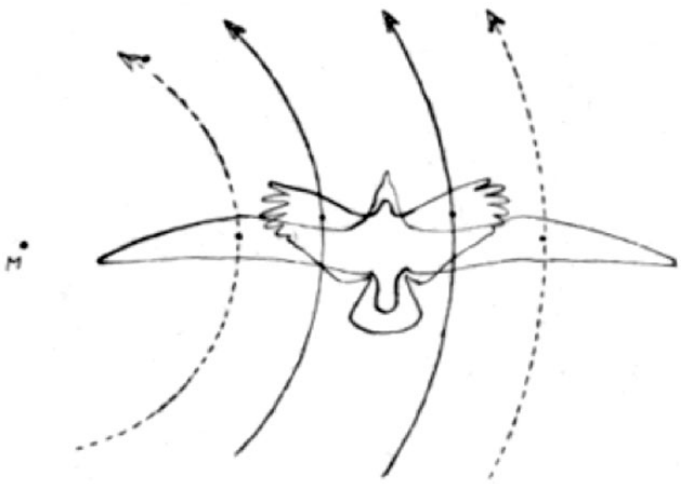

Fig. 48. — Schematische Darstellung des Kurvenfliegens zweier Vögel mit verschiedener Spannweite. Die Verschiedenheit der von den Druckmittelpunkten der beiden Flügel beschriebenen Kreise ist bei dem weiter spannenden Vogel größer.

Um den Weg verfolgen zu können, der von dem Durchschnittsvogel, von dem wir ausgingen, zu diesen Anpassungsgipfeln führt, müssen wir betrachten, welche Anforderungen da an seinen Flugapparat gestellt werden. Die untere Grenze des Kurvenhalbmessers liegt offensichtlich dort, wo der Druckmittelpunkt des inneren Flügels sich dem Kurvenmittelpunkt so weit nähert, daß wegen der Verringerung der Lineargeschwindigkeit der Aufdruck dieses Flügels so gering wird, daß derUnterschied zwischen dem Aufdruck des innern und dem des äußern Flügels durch Veränderung des Anstellwinkels der beiden Flügel nicht mehr ausgeglichen werden kann. Daß daher die Enge der durchfliegbaren

Kurve in umgekehrtem Verhältnis zur Spannweite steht, zeigt Fig. 43 recht anschaulich. Andererseits kann der Vogel aus denselben Gründen wie ein Radfahrer umso engere Kurven beschreiben, je langsamer er sich bewegt und die Fähigkeit, langsam zu fliegen, erfordert niedere Flächenbelastung. Die Forderungen, die die Wendigkeit an den Flugapparat eines Vogels stellt, sind also das genaue Gegenteil von dem, was das Schnellfliegen verlangt. Wenn wir also den durchschnittlichen Flieger, von dem wir ausgegangen sind, auf „Eckenflieger“ spezialisieren wollen, so müssen wir den Abstand der Druckmittelpunkte seiner Flügel verringern und trotzdem eine möglichst geringe Flächenbelastung zu erzielen trachten. Diese beiden Bedingungen können z u g l e i c h nur so erfüllt werden, daß die körpernahen Flächenteile auf Kosten der körperfernen eine besondere Ausbildung erfahren. Wir finden daher bei solchen Eckenfliegern stets auffallend lange Armschwingen und meist auch ein gut ausgebildetes Steuer. Ich muß aber hier wohl erwähnen, daß auch die gegenteilige Ansicht vertreten wird. So sagt BÖKER in seiner Arbeit S. 334 Z. 20 „Je länger die Handschwingen im Vergleich zu den Armschwingen sind, desto wendiger ist der Flug.” Dagegen möchte ich einige Stellen aus HEINROTH's „Die Vögel Mitteleuropas“ anführen, die zeigen, daß die Autoren dieses Werkes dieselben Beobachtungen gemacht haben wie ich. Bd. II, S. 70 (Bartgeier) „Wegen der sehr langen, spitzen Flügel war es ihnen anscheinend nicht möglich, in ihrem geräumigen, runden Flugkäfige, den sie mit anderen großen Raubvögeln zusammen bewohnten, Runden zu fliegen.” S. 86 (Habicht- Sperbergruppe) „Sie sind jederzeit imstande, auch im größten Ansturme zu bremsen und nach rechts oder links, nach oben oder unten abzuschwenken. Diese Fähigkeit verdanken sie hauptsächlich dem langen Steuer und auch den etwas runden Flügeln.” S. 115 (Baumfalk) „Wagt er einmal einen Rundling, so kommt er schnell in rasende Fahrt, kann dann, so in vollem Zuge, nicht mehr bremsen, wenn er einer Wand zu nahe kommt, prallt dagegen und rutscht daran herunter. Er steht damit sehr im Gegensatz zum Turmfalken und namentlich zum Sperber, die ja ausgezeichnete Eckenflieger sind.” Bd. III. S. 63 (Küstenseeschwalbe). „Trotz der verhältnismäßig längeren Flügel fliegen die Küstenseeschwalben im Zimmer gar nicht so ungeschickt” (wie Flußseeschwalben).

Die Ausbildung der innersten Armschwingen nimmt bei manchen Eckenfliegern ganz besondere Formen an. Beim Sperber spannen sich, wenn man den Flügel an der Hand faßt und so weit als möglich breitet, die innersten Armschwingen weit nach der Mittellinie zu (Fig. 41).

Man könnte sich vorstellen, daß bei sehr jähen Wendungen die körperwärts gebogenen Armschwingen des äußeren Flügels besonders gut den bogenförmigen Luftstrom fassen. Bei dem sonst sehr ähnlichen Eichelhäher vermissen wir diese Form der Armschwingen, finden aber noch mehr Vortriebfedern.

Ebenso wie die körpernahen Flügelteile gegen die distalen in den Vordergrund treten, so ist auch die mediane Tragfläche, das Steuer, bei vielen Wald- und Eckenfliegern im Verhältnis zu dem ganzen Flügel sehr groß. Damit durch die Vergrößerung des Steuers keine Verschiebung des Druckmittelpunktes nach hinten erfolgt, müssen solche langschwänzige Rundflügler ihre Flügel sehr weit nach vorn bringen können. Besonders ausgeprägt ist das bei den Tukanen, die außer dem Druck der großen Steuerfläche noch das Gewicht des Schnabels durch Nachvornenehmen der Flügel ausgleichen müssen (Fig. 14).

Die Länge des Steuers ist bei diesen Vögeln aber auch in anderer Hinsicht günstig. Derselbe Lebensraum, der Wendigkeit erfordert, verlangt ja meist auch häufiges und rasches Bremsen, zu dem, wie wir S. 185 gesehen haben, ebenfalls ein großes Steuer notwendig ist. Daß das Bremsen von großer Bedeutung für die Steuerausbildung solcher Eckenflieger ist, wird dadurch wahrscheinlich, daß es ungeheuer wendige Vögel mit verhältnismäßig kurzem Steuer gibt, wie z. B. viele Eulen. Die wendigsten aller Flieger, die Fledermäuse, haben ja fast gar keines. Diese Tiere bleiben aber beim Jagen dauernd in der Luft, während die Formen mit auffallend großem Steuer beim Durchstreifen des Geästes ununterbrochen zwischenlanden, wie Elstern, Häher, Tukane, Turakos. Beim Sperber spielt das lange Steuer seine Hauptrolle wohl beim raschen Abbremsen nach dem rasenden Ansturm auf die Beute.

Dem Erfordernis häufigen Landens und Bremsens entspricht das Bedürfnis, nachher rasch wieder in Fahrt kommen zu können. Dabei sind alle mir bekannten, besonders ans Eckenfliegen angepaßten Vögel mit den randgekrümmten Vortriebfedern ausgestattet, wie wir sie S. 150 für rasche Beschleunigungsfähigkeit bezeichnend gefunden haben. Nur bei Turakos fehlen sie, diese Vögel aber haben ein sehr auffallendes anderes Mittel zu raschester Beschleunigung in der gewaltigen Kraft ihres Absprungs. Interessant ist die Tatsache, daß die Sperber und Habichte, die bei aller Wendigkeit und Beschleunigungsfähigkeit zum Beuteerwerb hohe Höchstgeschwindigkeiten brauchen, ihre Vortriebfedern bei halbem Einziehen der Flügel verschwinden lassen, sodaß eine glatt auslaufende Flügelspitze entsteht, was der Eichelhäher nicht kann (Fig. 45).

Wenn also BÖKER S. 364 Z. 2 den Satz aufstellt: „Der relative Größenunterschied zwischen den Arm- und Handschwingen ist weiterhin charakteristisch für die Flugart. Ist der Unterschied klein, ist also der Flügel rund, dann ist der Flug langsam und vor allem ungewandt, ist der Unterschied groß, also der Flügel spitz, dann ist der Flug schnell und gewandt", so müssen wir dem entgegen halten, daß vor allem die Eigenschaftenpaare schnell und gewandt, sowie langsam und ungewandt sich nur äußerst selten vereinigt finden. Richtig ist, daß runde Flügel, also lange Armschwingen die Schnelligkeit herabsetzen, ebenso, daß spitze Flügel die Voraussetzung großer Geschwindigkeiten sind. Gewandt sind solche Spitzflügler aber nur dann, wenn sie sehr gut rütteln können. Diese guten Rüttler unter den Spitzflüglern sind, wie früher auseinandergesetzt, durchweg sogenannte „Schnellflügler", d. h. Formen mit stark körperwärts zusammengedrängten Skelett- und

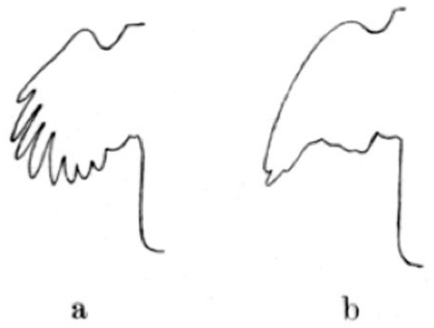

Fig. 44. — Flügelumriß von *Garrulus glandarius* (a) und *Accipiter nisus* (b). Beim Sperber entsteht, wenn er den Flügel zur Erreichung höherer Geschwindigkeiten teilweise schließt, eine geschlossene Flügelspitze. Bei dem zu so hohen Geschwindigkeiten nicht befähigten Eichelhäher bleiben die Vortriebfedern stets voneinander getrennt.

Muskelteilen, keineswegs aber sind alle Schnellflügler gute Rüttler. Schon beim Rütteln habe ich erwähnt, daß man es den Flügelproportionen eines solchen Vogels nicht ansehen kann, ob er ausgezeichnet, gut oder auch gar nicht rütteln kann. Der Flügel eines Regenpfeifers im engeren Sinn unterscheidet sich recht wenig von dem eines Uferläufers, und trotzdem klatscht der erstere im beschränkten Raum sofort an die Wand und kann auch im Freien nicht „punktlanden", während letzterer wie ein Kolibri am Platz stehen kann und im engsten Raum geschickt zu fliegen weiß. HEINROTH sagt vom Flußuferläufer: „Von den andern Verwandten unterschieden sie sich dadurch, daß sie sich gern auf erhöhte Punkte setzten: sie benehmen sich, im Zimmer freigelassen, wie Singvögel, insbesondere wie Bachstelzen, und fliegen geschickt und planmäßig auf alle möglichen Gegenstände, auch wenn diese gar nicht flächenhaft wirken. Das entspricht natürlich ihrem

Verhalten im Freien, es macht aber immer wieder einen verblüffenden Eindruck, wenn man an das ganz andere Benehmen sämtlicher Regenpfeifer und Schnepfenvögel denkt, die sich nur auf dem Fußboden aufhalten, bei ihren Rundflügen an die Wände geraten und schließlich daran herunterrutschen." Recht Aehnliches gilt von manchen spitzflügeligen Sittichen gegenüber manchen Falken, die in freier Luft recht ähnlich fliegen, sich aber im geschlossenen Raum sehr zu Ungunsten der Falken unterscheiden.

Wenn man aber von der Rüttelfähigkeit absieht, kann man den Einfluß, den die Längenverhältnisse der Hand- und Armschwingen auf die Wendigkeit des Fluges ausüben, gut in folgendem Satz zusammenfassen: Ist der Längenunterschied klein, der Flügel also rund, dann ist der Flug wendig, aber von geringer Höchstgeschwindigkeit, ist der Unterschied groß, der Flügel also spitz, dann ist der Flug schnell, kann aber nur Kurven mit großem Radius beschreiben.

Obwohl ich es grundsätzlich für unmöglich halte, biologische Erscheinungsformen in „Typen" einzuteilen, vielleicht sogar gerade, um zu zeigen, wie schlecht sie sich in Schachteln packen lassen, möchte ich hier eine Tabelle folgen lassen, in der ich die Forderungen zusammenfasse, die bestimmte, hervorstechende Eigenschaften des Fluges an die Flugwerkzeuge des betreffenden Vogels stellen. Anschließend möchte ich kurz zeigen, wie und unter welchen Kompromissen diese Eigenschaften in einem einzelnen Vogel vereinigt sein können. Ich stelle nun die besondere Eigenschaft des Fluges voraus, lasse dann die Voraussetzungen, die Forderungen, die diese Eigenschaft an den Flugapparat stellt, folgen und führe in Klammer Beispiele von Vogel-„typen" an, die ganz besonders und unter Vernachlässigung vieler anderer an diese Eigenschaft des Fluges angepaßt sind.

A. Schnelligkeit und Windfestigkeit.

Voraussetzungen: 1.) Hohe Flächenbelastung. 2.) Geringer Stirnwiderstand. 3.) Kurze, flatterfeste Flugfedern. 4.) Ausgiebige Schlagwirkung der Flügel. 1, 2 und 3 sind leicht miteinander zu vereinen, und zwar in einem schmalen, spitzen, in eine geschlossene Spitze auslaufenden Flügel. Mit 4 sind sie entweder so in Einklang zu bringen, daß eine kleine Flügelfläche an einem langen Humerus große Ausschläge macht (manche Sturmvögel), oder aber, daß der kleine, schmale, spitze Flügel sehr oft in der Zeiteinheit schlägt, dabei aber wenig Energie vergeudet, d. h. als „Schnellflügel" ausgebildet ist (kleinere Tauchenten).

B. Wendigkeit und Bremsfähigkeit.

Voraussetzungen: 1.) Niedere Flächenbelastung. 2.) Geringe Spannweite. 3.) Großes Steuer. 1 und 2 sind durch 3 leicht zu vereinigen, sonst durch starke Ausbildung der proximalen Flächenabschnitte der Flügel (Turako).

C. Fähigkeit zu rascher Beschleunigung durch Rütteln.

Voraussetzungen: 1.) Randgekrümmte Vortriebfedern. 2.) Aus Gründen der Kraftübersetzung kurze Flügel. 3.) Große Muskelkraft zumindest auf kurze Zeitspannen (Fasan).

D. Fähigkeit zu anhaltendem Rütteln am Platze.

Voraussetzungen: 1.) Beim Schlagen wenig Energie vergeudende Flügel (Schnellflügel). 2.) Verhältnismäßig große Kraft und Ausdauer der Muskeln. (Absolut geringe Körpergröße.) 3.) Möglichst viele auf der Achse des Flügelschlages senkrecht stehende Handschwingen. 4.) Aufschlagmuskulatur, die der Niederschlagmuskulatur annähernd die Wage hält (Kolibris).

E. Fähigkeit zu mühelosem Suchflug und zum Segeln.

Voraussetzungen: 1.) Geringe Absinkgeschwindigkeit beim Gleiten. 2.) Große Spannweite und damit seitliche Stabilität. Diese ist sowohl durch Verminderung der Flächenbelastung zu erreichen (Bussard) als auch durch verhältnismäßige Herabsetzung des Stirnwiderstandes, z. B. durch Vermehrung der absoluten Körpergröße (Geier).

Nun wollen wir betrachten, inwieweit sich diese Eigenschaften des Fluges vereinen lassen und inwieweit sie miteinander unvereinbar sind.

A mit B. (Schnelligkeit mit Wendigkeit.) Die einzige Voraussetzung der Wendigkeit, die mit den Forderungen des Schnellfliegens einigermaßen vereint werden kann, ist ein langes Steuer (B 3). Manchmal finden wir bei Vögeln, die wir nach ihrem Flügelbau und nach der Beobachtung ihres Fluges als Schnellflieger ansprechen müssen, die Wendigkeit durch ein langes Steuer einigermaßen vergrößert. Wegen der Forderung der Flatterfestigkeit sind diese langen Steuer von Schnellfliegern in eine oder zwei Spitzen ausgezogen (Schwalben, Fregattvögel mit zwei Spitzen, Sittiche, Flughühner mit einer Spitze). Die Spitzen sichern ein glattes Abströmen der Luft und verhindern so Wirbelbildung und Federflattern.

Im Uebrigen laufen sich die Voraussetzungen A1 und B1, A4 und B2 gerade entgegen. Im allgemeinen ist die Wendigkeit, wo sie bei Schnellfliegern notwendig wäre, durch die Fähigkeit zum Platzrütteln ersetzt.

A mit C. (Schnelligkeit mit Fähigkeit zu rascher Beschleunigung durch Rütteln.) Die einzige Voraussetzung für C, die sich mit A gut vereinigen läßt, ist die große Muskelkraft (C4). Sie gibt den sonst mehr zu A neigenden Tauben und Sittichen eine große Beschleunigungsfähigkeit. Die muskelschwächeren, das heißt, die im Verhältnis zur Kraft ihrer Niederschlagsmuskeln sehr langflügeligen, schnellen Flieger, also vor allem die mit langem Oberarm, fliegen alle recht mühsam vom Platze weg. A2 (geringer Stirnwiderstand) steht mit C1 (in randgekrümmte Vortriebfedern zerlegter Handfittich) im Widerspruch, der manchmal so beseitigt wird, daß bei teilweisem Beugen der Gelenke der Hand die Vortriebfedern zur Deckung kommen und so verschwinden (Fig. 44).

A mit D. (Schnelligkeit mit Fähigkeit zum Rütteln am Platze.) Die mit Schnellflügeln ausgestatteten schnellen Flieger können oft sehr gut platzrütteln (Schwalben, Sittiche, Tauben), da ja der Schnellflügel sowohl als Voraussetzung der Schnelligkeit (A4) als auch der Fähigkeit zum Platzrütteln (D1) gelten kann. Es gibt aber auch Schnellflügler, die kaum rüttelfähig sind (Segler, Bienenfresser, Baumfalke). Außer der hohen Flächenbelastung steht keine Voraussetzung des Schnellfliegens im Widerspruch zu einer des Platzrüttelns, auch diese kann durch entsprechende Muskelkraft ausgeglichen werden. Nur die raschen Flieger ohne Schnellflügel, also diejenigen mit langem Oberarm, können ebenso schlecht platzrütteln wie vom Platz weg beschleunigen.

A mit E. (Schnelligkeit mit Fähigkeit zu mühelosem Suchflug und zum Segeln.) Die Vereinigung kann so erfolgen, daß die Hauptvoraussetzung von E, die geringe Absinkgeschwindigkeit, nicht so sehr durch niedrige Flächenbelastung als durch Verminderung des verhältnismäßigen Stirnwiderstandes erfüllt wird. Letzteres kann durch möglichst vollendete Stromlinienform von Körper und Flächen (Albatros, unter den Raubvögeln die Milane) und durch Vermehrung der absoluten Größe erreicht werden. (Große Adler, Geier und Neuweltgeier.) Die Albatrosse haben eigentlich beide Anpassungswege zugleich beschritten.

Manchmal finden wir bei Suchfliegern, die fallweise hohe Windgeschwindigkeiten aushalten müssen, die Fähigkeit, die Flächenbelastung durch Verkleinerung der Flügel stark zu erhöhen. (Möwen.)

B mit C. (Wendigkeit und Bremsfähigkeit mit Fähigkeit zu rascher Beschleunigung durch Rütteln.) Keine Voraussetzung des einen läuft einer des andern direkt entgegen. Daher finden wir B und C sehr häufig vereinigt. Turacus war der einzige mir geläufige, besonders an Wendigkeit angepaßte Vogel ohne randgekrümmte Vortriebfedern. Sonst fand ich immer an rundflügeligen, langschwänzigen und niedrig flächenbelasteten Vögeln auch die randgekrümmten Vortriebfedern.

B mit D. (Wendigkeit mit der Fähigkeit zu anhaltendem Platzrütteln.) Theoretisch wären die beiden Eigenschaften vielleicht ganz gut zu vereinigen, praktisch finden wir wohl nie beide an demselben Vogel in höherer Ausbildung, weil sie sich in ihrem biologischen Wert gegenseitig weitgehend ersetzen.

B mit E. (Wendigkeit mit Fähigkeit zu mühelosem Suchflug und zum Segeln.) Die beiden Eigenschaften können durch sehr niedrige Flächenbelastung miteinander verbunden werden, wenn nicht besondere Ansprüche an die Windfestigkeit des Vogels gestellt werden, also vor allem bei Waldvögeln (manche Eulen).

C mit D. (Fähigkeit zu rascher Beschleunigung durch Rütteln mit Fähigkeit zu anhaltendem Rütteln am Platze). Die beiden Fähigkeiten scheinen merkwürdigerweise nicht ganz leicht miteinander zu vereinigen zu sein. Vögel mit randgekrümmten Vortriebfedern können sich im allgemeinen nur schlecht in der Luft an der Stelle erhalten. Warum das so ist, ist schwer zu sagen, zumal es Ausnahmen gibt (Haselhuhn).

C mit E. (Fähigkeit zu rascher Beschleunigung durch Rütteln mit Fähigkeit zu mühelosem Suchflug und zum Segeln). In höherer Ausbildung finden sich diese Eigenschaften nie vereinigt, den Suchflieger verhindert der große und lange Flügel, sowie auch seine Körpergröße, grundsätzlich an einer raschen Beschleunigung vom Platze weg. Mittelformen gibt es, wie überall. So zeigt der Waldkauz eigentlich Verhältnisse, die an einen Suchflieger, etwa vom Bussardtypus, gemahnen, hat aber, im Gegensatz zu andern Eulen, einige, wenn auch kurze, randgekrümmte Vortriebteile an den Handschwingen.

D mit E. (Fähigkeit zu anhaltendem Rütteln mit Fähigkeit zu mühelosem Suchflug und zum Segeln.) Auch diese Fähigkeiten finden sich in höherer Ausbildung nie vereint. Kleinere Suchflieger vermögen allerdings manchmal ganz leidlich am Platze zu rütteln (Lachmöwe).

Diese Tabelle ist natürlich vollständig unvollständig, vor allem, weil ja viel mehr besondere Eigenschaften des Fluges ineinandergreifend den Bau der Flugwerkzeuge beeinflussen. Die Tabelle bezweckt nur, an der Hand von 5 Kardinaleigenschaften des Fluges die Mannigfaltigkeit des Ineinandergreifens verschiedener Anpassungsrichtungen darzutun und zu zeigen, wie gänzlich unangebracht die Werturteile sind, die in den Worten „gut oder schlecht fliegen", „günstige oder ungünstige Flügelform" gelegen sind. Sie erwecken in dem Fernerstehenden immer wieder die Vorstellung, es sei den verschiedenen Vogelformen die Anpassung an dasselbe Anpassungsziel verschieden gut gelungen.

Gerade als ich mit dem Durchsehen des Manuskriptes dieser Arbeit fertig war, fand ich einen Satz von UEXKÜLL, der genau auf das gemünzt schien, was mir in weniger klarer Fassung der Grundsatz während dieser ganzen Arbeit gewesen war. Mit ihm will ich dieses Kapitel und die Arbeit überhaupt beschließen. UEXKÜLL sagt am Anfang seines berühmten Werkes „Umwelt und Innenwelt der Tiere": „An seine Umwelt ist das einzelne Tier nicht mehr oder weniger vollkommen angepaßt, sondern alle Tiere sind in ihre Umwelten gleich vollkommen eingepaßt. Diese Erkenntnis, die ich Schritt für Schritt zu beweisen gedenke, kann allein als dauernde Grundlage der Biologie angesehen werden."

Literaturverzeichnis.

Die mit * bezeichneten Bücher erhielt ich erst, nachdem die obige Arbeit im Wesentlichen fertig war. durch Freundlichkeit Herrn Prof. STRESEMANNS. Daher konnte ihnen in manchem nicht mehr vollkommen Rechnung getragen werden.

ABEL, O., Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.

—, Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise; Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft, Bd. 61, 1911.

—, Fossile Flugfische; Jahrb. der k. k. Geolog. Reichsanstalt Wien. Bd. 56, 1906.

—, Ueber den Erwerb des Flugvermögens; Vorträge zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse. Jg. 52. Heft 8.

BÖKER, H., Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie; Journ. f. Orn. 1927, Heft 2.

DEMOLL, R., Der Klug der Insekten und der Vögel. Jena 1918.

*—, Die Flugbewegungen der großen und der kleinen Vögel; Zeitschr. f. Biologie. Bd. 90, 1930, Heft 3.

EXNER, S., Ueber das Schweben der Raubvögel; Archiv f.d. ges. Physiologie Bd. 114. 1906.

—, Ueber das Schweben der Raubvögel; ebenda, Bd. 117, 1907.

GROEBBELS. Fr., Vogel und Flugzeug; Die Naturwissenschaften, 1922, Heft 46.

—, Der Vogel als automatisch sich steuerndes Flugzeug; Die Naturwissenschaften 1930, Heft 38.

*HEADLEY, F. W., The Flight of Birds. London 1912.

HEINROTH, O., Der Flügel von Archaeopteryx; Journ. f. Orn. 1923.

— u. M., Die Vögel Mitteleuropas. Berlin 1924—28.

*LILIENTHAL, O., Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. 2. Aufl. München und Berlin 1910.

MAREY, M., Le mechanisme du vol des oiseaux, étudié par la chronophotographie; C. R. séances acad. sciences Paris T. 104. 1887.

MARINELLI. W., Ueber die Bedeutung des Flugvermögens der Tiere; Biol. Generalis 1929.

*MILLA. K.. Die Flugbewegungen der Vögel. Wien und Leipzig 1895.

*PARSEVAL A., Die Mechanik des Vogelfluges. Wiesbaden 1889.

*PRECHTL, J., Untersuchungen über den Flug der Vögel. Wien 1846.

*STRASSER, H., Ueber den Flug der Vögel; Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XIX, 1885.

STRESEMANN, K., Aves in Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie Vll, 2, Lief. 6 (1931).