

Sonderdruck aus

„BIOLOGISCHES ZENTRALBLATT“

Band 82 (1963), Heft 5

Herausgabe und Redaktion: H. Autrum, R. Harder, A. Kühn, H. Stubbe

VEB GEORG THIEME, LEIPZIG

Flug und Flügel von Star und Amsel

Von HANS OEHME

Aus der Zoologischen Forschungsstelle der Deutschen Akademie der Wissenschaften
zu Berlin im Berliner Tierpark

Flug und Flügel von Star und Amsel

Ein Beitrag zur Biophysik des Vogelfluges und zur vergleichenden Morphologie
der Flugorgane

2. Teil: Die Flugorgane

Von HANS OEHME

Mit 12 Abbildungen

Es ist nun festzustellen, ob die physikalischen Eigenarten des Fluges der beiden Vögel ein Gegenstück in anatomischen Merkmalen haben. Die Untersuchung erstreckte sich auf Muskeln, Skelett und Federn des Flügels. Da Auftrieb und Schub allein im Abschlag des Flügels erzeugt werden, wurde nur der Musculus pectoralis bearbeitet; von den Skeletteilen wurden die Crista sterni und die Armknochen untersucht, und von den Flügelfedern erforderten die Handschwingen ein besonderes Augenmerk.

Methoden

Zum Bestimmen der Muskelgewichte dienten frischtote Tiere. Die Mm.pectorales wurden so vollständig wie möglich abpräpariert und im frischen Zustand gewogen. Außerdem wurde bei 10 Tieren die Trockensubstanz der Brustumuskeln ermittelt. Skelettpläne wurden durch Mazeration in 5%iger Antiforminlösung erhalten. Die Bestimmung der Fläche der Crista sterni erfolgte auf dem Wege über Photographien (Verfahren wie bei der Flügelflächenbestimmung), die Länge der Armknochen wurde mit dem Stechzirkel unter dem Präpariermikroskop gemessen. Die Insertion der Handschwingen ließ sich zusammen mit der Bestimmung der Flügelfläche (s. S. 416) nach Entfernung der oberen Deckfedern feststellen. Um Schaftquerschnitte zu erhalten, wurden die Federn in Paraffin eingebettet, die Blöcke mit der Laubsäge geschnitten und die Schnittflächen mit der Rasierklinge geglättet. Die Auswertung erfolgte durch Auflichtmikrophotographien. Feinstrukturen der Federn wurden mit dem Auflichtmikroskop an intakten Federn sowie im Durchlicht an in Glyzerin eingeschlossenen Fahnenschnitten untersucht.

Die Differenzen zwischen den aus den Messungen erhaltenen, einander entsprechenden Mittelwerten wurden mit dem t-Test geprüft. Die Tabellen enthalten die Meßwerte und die gefundenen Mittelwerte. Darunter ist der Wert von t angegeben, und schließlich ist der zur Beurteilung nötige Tafelwert der t-Tabelle aufgeführt.

Beispiele:

$$\begin{aligned} \text{a)} & t = 8,5 \\ & t(10; 0,001) = 4,59 \end{aligned}$$

Ein Vergleich der auf das Körpergewicht bezogenen Fläche der Crista sterni (s. Abb. 28) zeigt, daß der Star einen relativ größeren Brustbeinkamm hat als die Amsel (Tab. 7). Entsprechend den der Crista entspringenden beiden Brustmuskeln ist die Fläche ihrer beiden Seiten gemeint, d.h. der doppelte Betrag der in der Zeichnung (Abb. 28) schwarz ausgefüllten Fläche.

Tabelle 7. Relative Fläche der Crista sterni

| <i>Sturnus vulgaris</i> | | <i>Turdus merula</i> | |
|--|----------------------|--|----------------------|
| G (p) | C (cm ²) | G (p) | C (cm ²) |
| 69,1 | 3,8 | 90,2 | 4,9 |
| 75,2 | 4,1 | 105,2 | 4,6 |
| 84,0 | 4,6 | 110,1 | 4,4 |
| 80,6 | 4,4 | 100,4 | 4,7 |
| 88,3 | 4,0 | 104,7 | 4,9 |
| 90,0 | 4,4 | 92,8 | 4,5 |
| 77,5 | 4,1 | 95,6 | 4,9 |
| 85,0 | 3,9 | 99,5 | 4,9 |
| 78,6 | 4,3 | 109,6 | 4,8 |
| 77,8 | 4,5 | 100,2 | 4,5 |
| 80,7 | 4,1 | 101,5 | 4,9 |
| 75,3 | 4,5 | 89,4 | 4,4 |
| | | 95,2 | 4,5 |
| $100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$ | | Mittelwerte 100 · $\frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$ | |
| $t = 3,78$ | | $t = 3,77$ | |

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$t = 3,78$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$C = \text{Fläche der Crista sterni}$$

$$t (0,001; 23) = 3,77$$

$$100 \cdot \frac{C}{G} = 5,3 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

$$\text{Mittelwerte } 100 \cdot \frac{C}{G} = 4,7 \frac{\text{cm}^2}{\text{p}}$$

Heft 5/1963
Biologisches Zentralblatt
574
Neben den soeben genannten Proportionsunterschieden findet sich noch eine weitere Besonderheit: der Hebelarm, an dem der Musculus pectoralis angreift (H), ist bei der Amsel relativ länger als beim Star. Bei diesem arbeitet der Flügelsenker also mit „größerer Übersetzung“. Ob dieses Merkmal als Charakteristikum der Schnellflieger gelten kann, ist noch an anderen vergleichbaren Arten zu prüfen, denn DINNENDAHL und KRAMER (1957) haben bei Möwen gezeigt, daß der Hebelarm H mit steigender Körpergröße relativ länger wird.

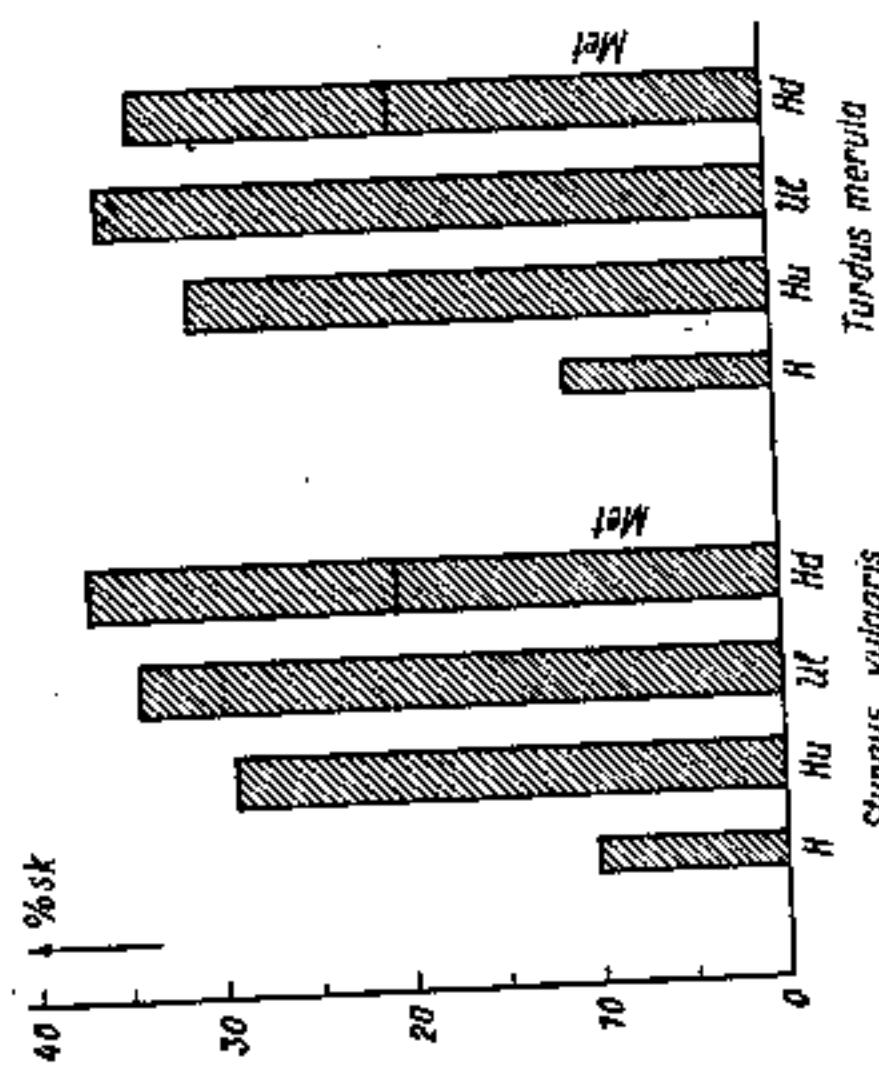


Abb. 30. Länge der Armknochen in % der Skelettsumme (Sk) des Armes. Hand = Hd = Met
+ Ph₁ + Ph₂. Abkürzungen sonst wie Abb. 29

Handschwingen

Die aerodynamischen Eigenschaften des Flügels werden zum guten Teil durch die Federn festgelegt. Die Flügeltiefe hängt von der Länge der Armschwingen ab, während die Flügelsstreckung von diesen und den Handschwingen bestimmt wird (s. Abb. 31). Gestalt und Eigenschaften der Flügelspitze hängen nur von den Handschwingen ab. Sie sollen deshalb genauer betrachtet werden.

1. Insertion und Federlänge

Beide Arten besitzen neun voll entwickelte Handschwingen und ein Handschwingenrudiment. Letzteres ist beim Star noch weiter zurückgebildet als bei der Amsel. Die geschlossene Flügelspitze des Stars und der geteilte Handflügel der Amsel zeigen deutliche Beziehungen zur Länge der Schwungfedern und zu ihrer Insertion am Handskelett. Beim Star bildet die 9. HS. die Flügelspitze. Sie ist nur wenig kürzer als die 8. HS., die Länge der folgenden Handschwingen nimmt von Feder zu Feder fast gleichmäßig ab⁹⁾. Legt man durch Federspitze und Spulenmitte eine Gerade, so erhält

man eine Linie, mit der man den Winkel charakterisieren kann, den die Federn miteinander bilden. Beim Star ergibt das für die neun entwickelten Handschwingen folgendes Bild:

HS.-Nr. 9 8 7 6 5 4 3 2 1
Winkel zwischen den Bezugssgraden in ° 5,5 5,5 7,5 7,5 7,5 7,5 7,5 7,5 7,5

Bei der Amsel bilden 8. und 7. HS. die Flügelspitze. Die 9. und die 1. HS. sind etwa gleichlang. Die Federlänge steigt bei der 8. HS. rasch an, nimmt bis zur 6. HS. noch

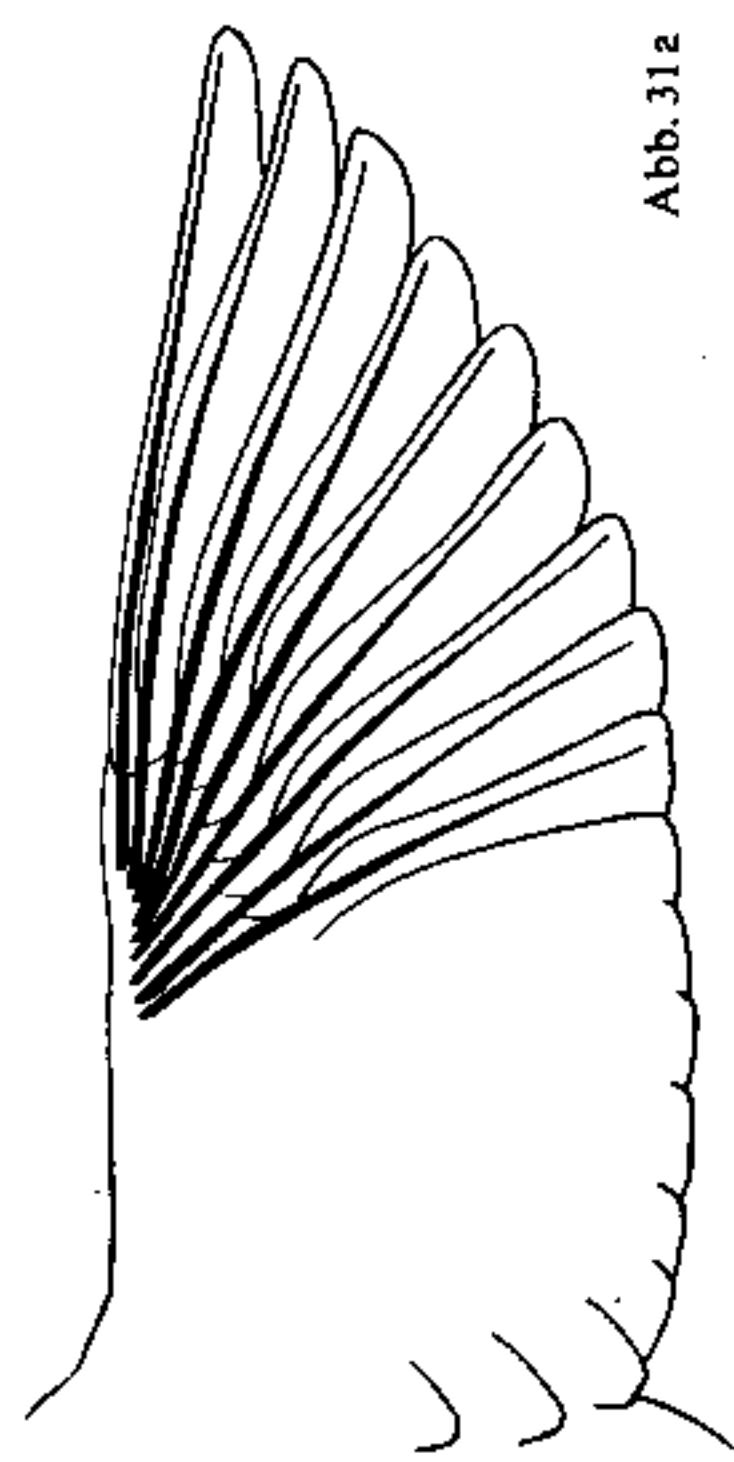


Abb. 31a

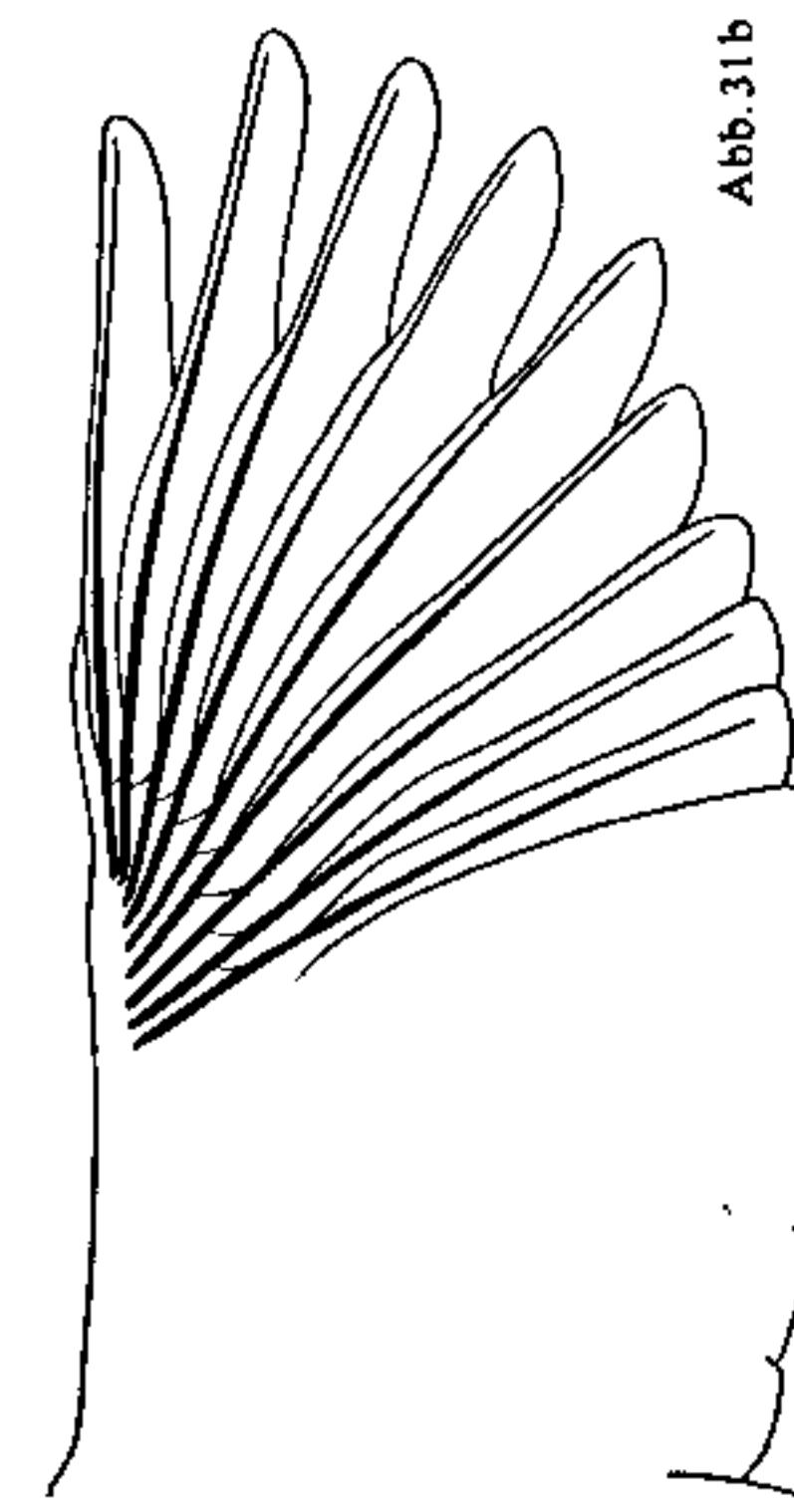


Abb. 31b

Abb. 31. Flügelumriß von *Sturnus vulgaris* (a) und *Turdus merula* (b) mit eingezeichneten Handschwingen

weiter allmählich zu, um bei der 4. HS. zuerst stark, dann bis zur 1. HS. allmählich abzufallen. Die Winkel zwischen den Federn ergeben sich wie folgt:

HS.-Nr. 9 8 7 6 5 4 3 2 1
Winkel zwischen den Bezugssgraden in ° 10 9 8,5 8,5 8 7,5 6 5

⁹⁾ Unter Länge ist die absolute Länge der einzelnen Feder zu verstehen.

Daraus ließen sich folgende „Konstruktionsprinzipien“ ableiten.

Schnellflügel: Die äußerste entwickelte Handschwinge ist am längsten oder nur wenig kürzer als die folgende, die dann die größte Länge aufweist. Der Winkel zwischen den äußersten HS. ist kleiner als der zwischen den folgenden, der dann bis zur innersten HS. gleich bleibt.

Rundflügel mit gespaltenem Handteil („Vortriebsfedern“): die längsten HS. liegen vor der Mitte. Die äußersten HS. divergieren stark; der Winkel zwischen den HS.

ohne Fahnenverschmälerung wird nach innen zu schnell kleiner.

STEGMANN (1962) hat die phylogenetischen Veränderungen am Vogelflügel bei der Umwandlung eines Rundflügels in einen Schnellflügel und umgekehrt ausführlich erörtert. Er geht dabei vor allem auf die Längenänderung der Handschwingen ein. Es sollte auch noch der Frage nachgegangen werden, ob die Divergenz der Handschwinger sich ebenso gesetzmäßig ändert. Dann wäre auch die Frage zu entscheiden, ob die gen sich bei Star und Amsel festgestellten Baumerkmale des Schnellflügels und des Rundflügels allgemeingültig sind.

2. Dicke der Schaftwand

Der Handflügel des Stars ist wesentlich steifer als der der Amsel. Die Vortriebsfedern der Amsel werden beim Abschlag deutlich verformt (vgl. Abb. 3, S. 417). Es gibt nun folgende Möglichkeiten: Die Steife des Handflügels wird durch die Federschäfte beeinflusst. Dann müssen sich bei ihnen Unterschiede zwischen Amsel und Star finden.

Zunächst soll der Schaft der Handschwingen berücksichtigt werden. Der Vergleich zwischen den beiden Arten erfolgt am besten an Hand der Abb. 33. Es sind jeweils 6 Querschnitte des Federkiels jeder Handschwinge in gleicher

Vergrößerung dargestellt. Die Lage der Querschnitte I-VI zeigt Abb. 32. Es ist ein deutlicher Unterschied bei den Schwingen Nr. 9 zu erkennen.

Beim Star ist die Schaftwand auch an der Spitze noch sehr kräftig im Gegensatz zur Amsel, wo zwischen dieser äußersten Feder und den folgenden Handschwingen kein Unterschied erkennbar ist. Der 9. Handschwinge kommt beim Star demnach eine besondere Rolle zu, indem sie die kräftige Vorderkante des steifen Handflügels bildet. Zu dieser Rolle befähigt sie die Verstärkung des Schafes im Spitzenabschnitt.

Für die unterschiedliche Steife des gesamten Handflügels sind aber offenbar die Schäfte nicht entscheidend. Es ist nun zu prüfen, ob dafür

die Federfahne in Frage kommt.

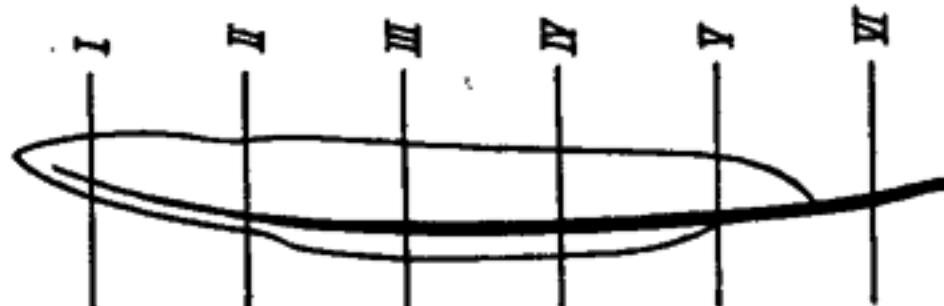
Abb. 32. Lage der Schwungfederquerschnitte I bis VI: Schnittebenen

3. Haftstrukturen

Dorsalseite der Innenfahne und „Bürstenstrukturen“ auf der Ventraleite der Außenfahne. Sick hat seine Aufassung an Amselfedern demonstriert, und da ich die gleiche Art bearbeitete, ergab sich die Möglichkeit, seine Untersuchung zu wiederholen. Dabei bin ich allerdings zu Schlussfolgerungen gelangt, die zum Teil von seiner Meinung abweichen.

Innerhalb bestimmter Bezirke der Innenfahne tragen die Distalradien auf der Dorsalseite des Penniums Fortsätze. Diese fehlen in unmittelbarer Nähe des Schaftes. Verfolgt man einen Ramus vom Schaft zum Federrand hin (vgl. hierzu auch Abb. 38), so treten zuerst kurze Pennula mit kleinen, spitzen Dorsalfortsätzen auf. Dann wird das Pennulum der Radien länger, und an seiner Basis findet sich ein großer, schaufelförmiger Fortsatz, während die Pennumspitze mehrere kleine Dorsalfortsätze aufweist. Schließlich erreicht das Pennulum seine größte Länge; dabei treten mehrere große Dorsalfortsätze auf, und auch die Zahl der kleinen nimmt noch zu. Das sind die von Sick beschriebenen typischen „langen Reibungsradien“ (s. Abb. 34). Den Abschluß bilden Radien mit sehr kurzem Pennulum und einem großen Dorsalfortsatz („kurze Reibungsradien“ nach Sick). Die Unterscheidung von langen und kurzen Reibungsradien kann beibehalten werden, allerdings möchte ich unter die langen Reibungsradien auch die weiter nach dem Schaft zu gelegenen mit kürzerem Pennulum einordnen. Sick deutet diese Strukturen so: Die kleinen Dorsalfortsätze stellen das Widerlager für die Proximalradien der Außenfahne der deckenden Feder dar, während die großen Dorsalfortsätze den Schaft der deckenden Feder verankern. Er unterscheidet demzufolge „Fahnentreibung“ und „Schaftreibung“.

Die Abb. 35 zeigt die Haftstrukturen von Amsel und Star, die im Prinzip gleichartig sind. Die Rolle dieser Gebilde ergibt sich nach meinen Untersuchungen wie folgt: Der Schaft wird von den Dorsalfortsätzen nicht festgehalten. Seine glatte Oberfläche bietet ihnen keine Angriffspunkte. Die Proximalradien der Außenfahne verankern sich in den kleinen Dorsalfortsätzen; für die großen Dorsalfortsätze sind die Widerlager jedoch die schneidenförmig gestalteten Basallamellen der Rami der Außenfahne. Es gibt also nur „Fahnentreibung“, die man nach „feiner“ und „größer“ einteilen kann. Wird der Flügel entfaltet, so treten zuerst die Proximalradien der Außenfahne mit den nach dem Schaft zu liegenden Pennula der gedeckten Feder (mit kleinen spitzen Dorsalfortsätzen) in Kontakt und bremsen das Auseinanderweichen der Handschwingen. Je weiter die Federn sich spreizen, desto stärker wird die Bremsung, da jetzt die „feine“ Fahnentreibung noch durch die „grobe“ zwischen Rami und großen Dorsalfortsätzen im Gebiet der typischen langen Reibungsradien verstärkt wird. In dieser Stellung ist die normale Federdeckung erreicht (Abb. 36b). Wird der Flügel überdehnt und rutscht der Schaft über die Hinterkante der gedeckten Feder ab, so legt sich ihre dorsal aufgebogene Hinterkante vollständig der Außenfahne der deckenden Feder an, und die Ramischeide verbeißen sich vor allem in die Reihen der kurzen Reibungsradien (Abb. 36c). Die Abb. 37 zeigt die Übereinstimmung der Richtung der großen Dorsalfortsätze der gedeckten Innenfahne und der Rami der deckenden Außenfahne am Beispiel der 7. und 6. Handschwinge der Amsel. In Abb. 37a sind die Haftstrukturen bei normaler Federdeckung an der Vorderkante der deckenden Feder entsprechend Abb. 36b, in Abb. 37b nach dem Abrutschen des Schaftes an der Hinterkante der gedeckten Feder entsprechend Abb. 36c dargestellt.



Feinstrukturen der Federfahne, die der Festigung des Verbandes der Schwungfeder dienen, hat Sick (1937) beschrieben. Er unterscheidet „Reibungsstrukturen“ auf der

a) *Sturnus vulgaris*; b) *Turdus merula*; 1 bis 9: Nummern der Handschwinge; 1 bis VI: Schnittstellen. Es ist nur die kompakte Keratininsubstanz dargestellt. Das Mark im den Schaftrüberschnitten I bis V und der Hohlräum im Spülengüberschnitt VI sind nicht besonders hervorgehoben

Abb. 33. Kielquerschmitte der Handschwinge (rechter Flügel, Ansicht von distal)

Abb. 33 b

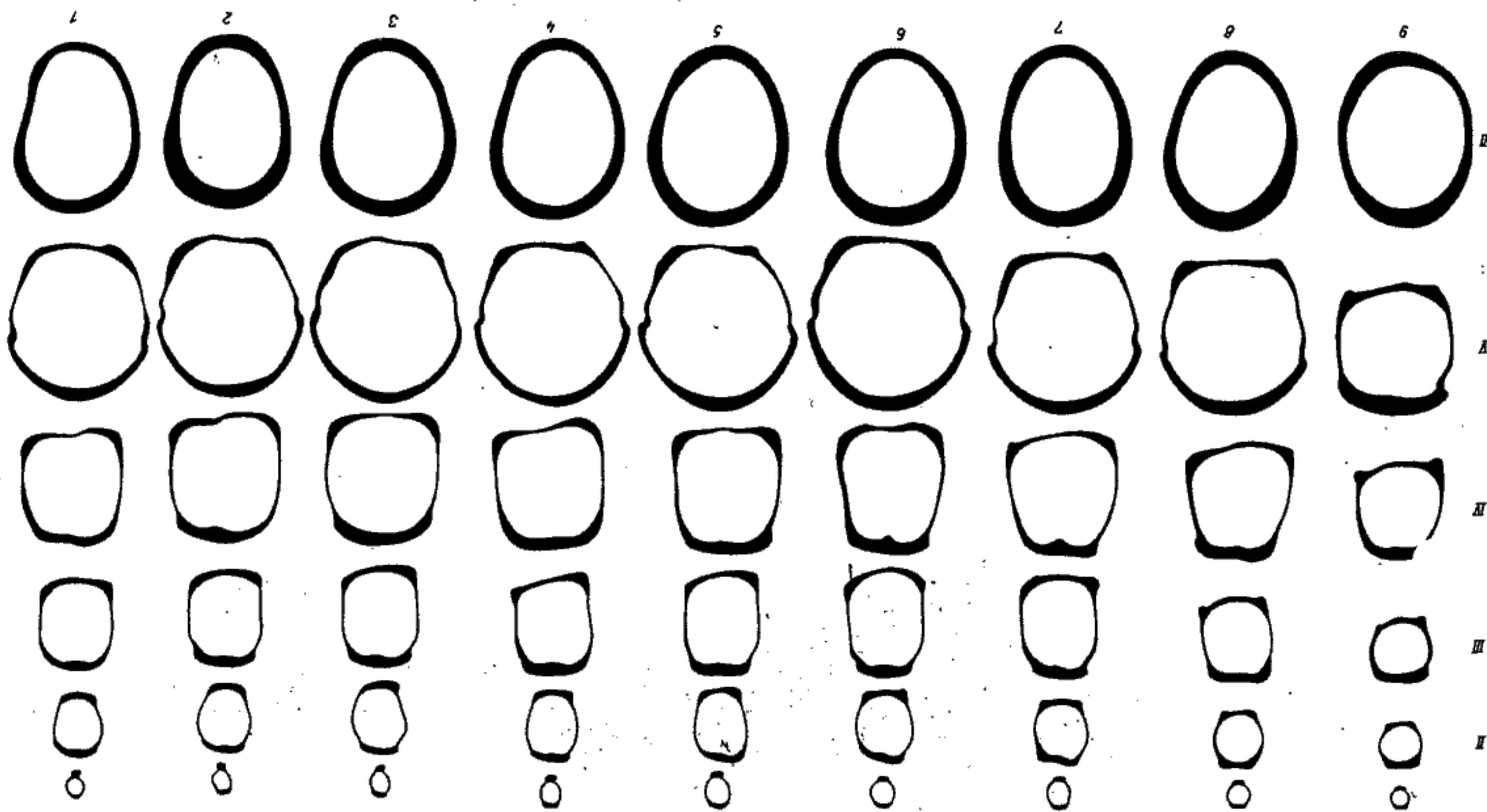
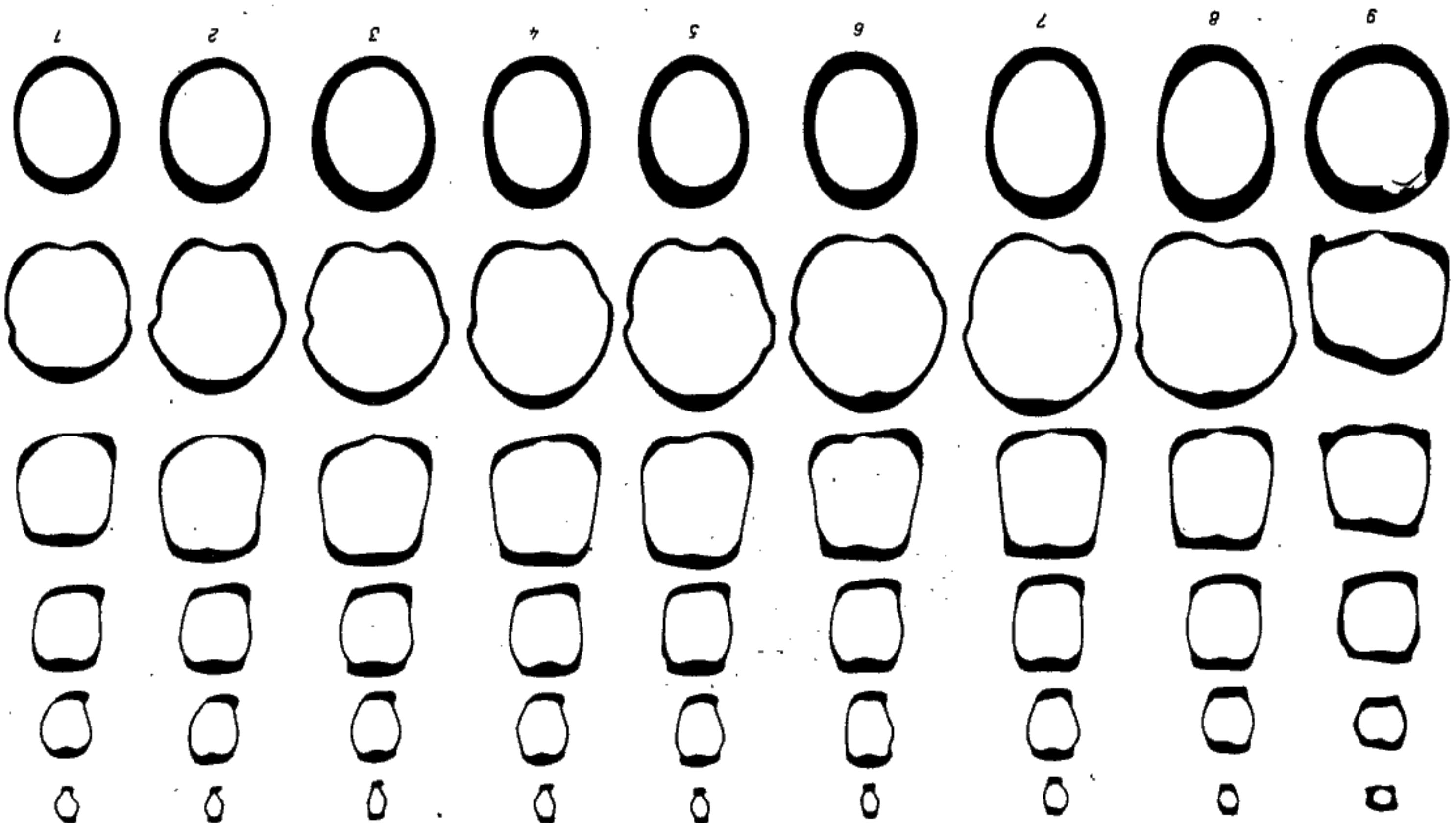


Abb. 33 a



Die Winkel zwischen Rami und Schaft der beiden Federn nehmen nach dem Rand der Außenfahne bzw. der Innenfahne zu ab. Das bewirkt, daß die Rami der deckenden Außenfahne in beiden Fällen nahezu senkrecht auf die Breitseiten der großen Dorsalfortsätze treffen.

Vergleicht man die Reibungsradien beider Arten (Abb. 38), so machen die Strukturen beim Star einen robusteren Eindruck als bei der Amsel. Vor allem sind die großen Dorsalfortsätze kräftiger. Das läßt den Schluß zu, daß die grobe Fahnenreibung beim Star eine größere Rolle spielt als bei der Amsel und einen festeren Zusammenhalt der Handflügelfläche bewirkt, zumal die Flächenbelastung beim Star höher ist

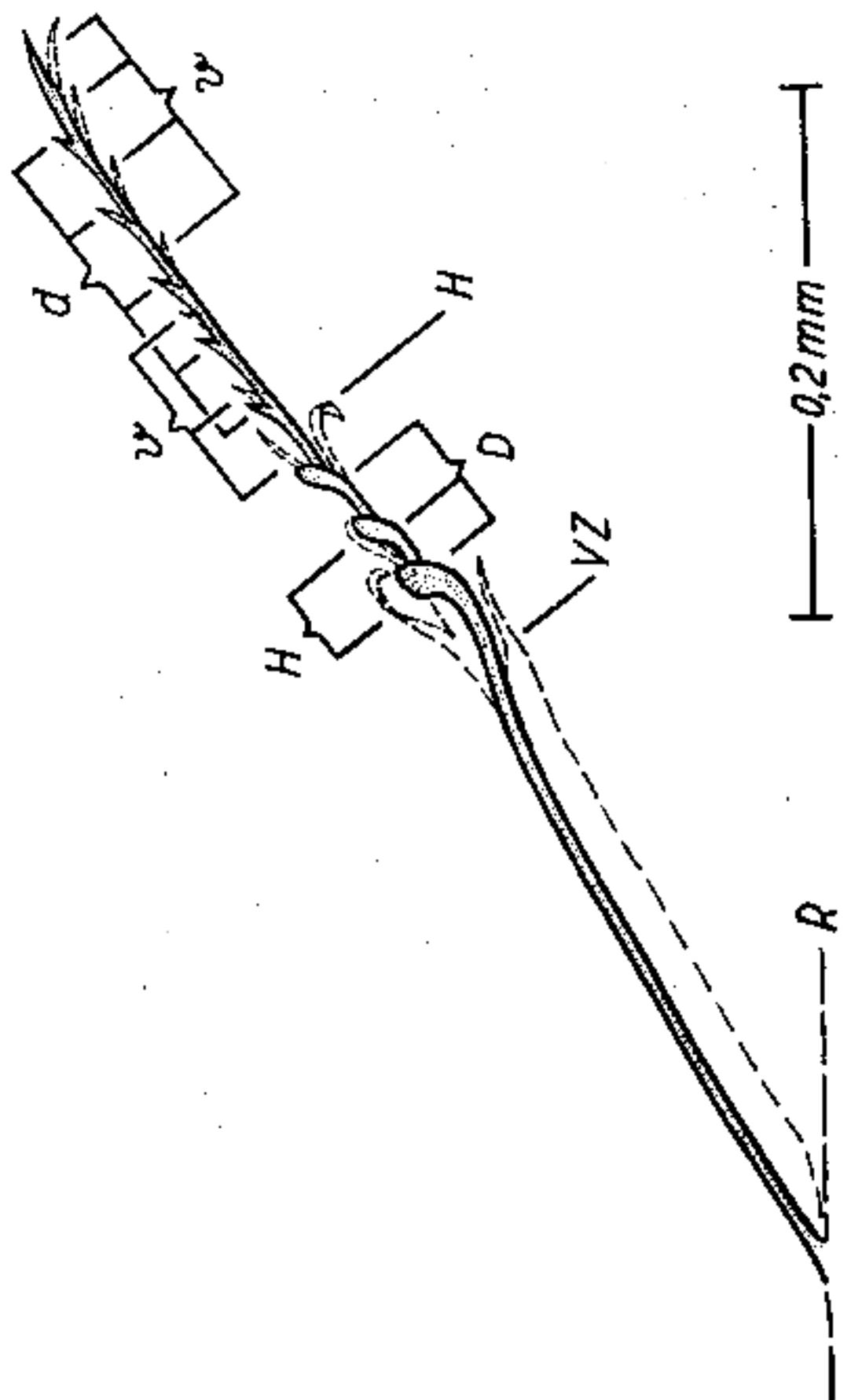


Abb. 34. Langer Reibungsradius aus der Innenfahne der 7. Handschwinge von *Turdus merula* (nach Glycerinpräparat). Hervorgehoben ist die Dorsalseite.
D = großer Dorsalfortsatz, d = kleiner Dorsalfortsatz, v = ventraler Zahnsatz, H = Ramulus, R = Reibungsradius

($\approx 3,9 \text{ kp/m}^2$ gegenüber $\approx 3,3 \text{ kp/m}^2$ bei der Amsel). Im gleichen Sinne liegen die Unterschiede der Reibungsfelder der Handschwingen, die beim Star viel ausgedehnter als bei der Amsel sind (Abb. 39).

Diskussion

Die erörterten Baumerkmale der Flugorgane zeigen durchweg eine gute Übereinstimmung mit den im ersten Teil der Arbeit ermittelten physikalischen Daten des Fluges. Es überrascht nicht, daß der schnellere Flieger die stärkere Flugmuskulatur besitzt und daß dieser ein größerer Brustbeinkamm entspricht, daß er einen spitzen Flügel mit größerer Flügelstreckung aufweist und daß dies in bestimmten Proportionen des Armskelettes und der Schwungfedern und auch in den Feinstrukturen der Federn seinen Niederschlag findet. Kennt man die aerodynamischen Besonderheiten

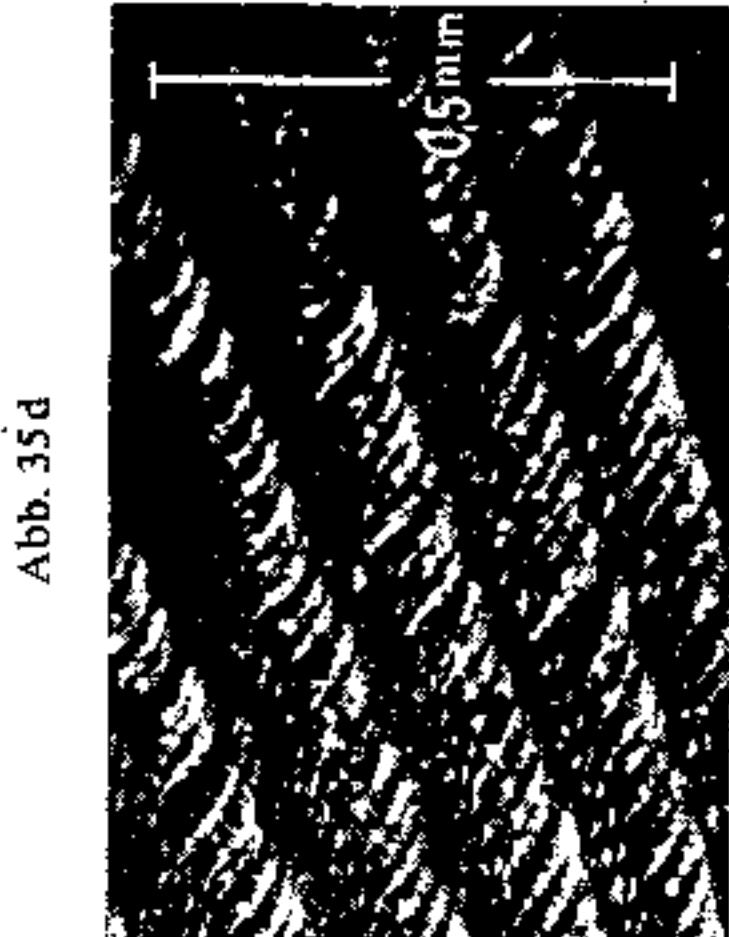


Abb. 35 a

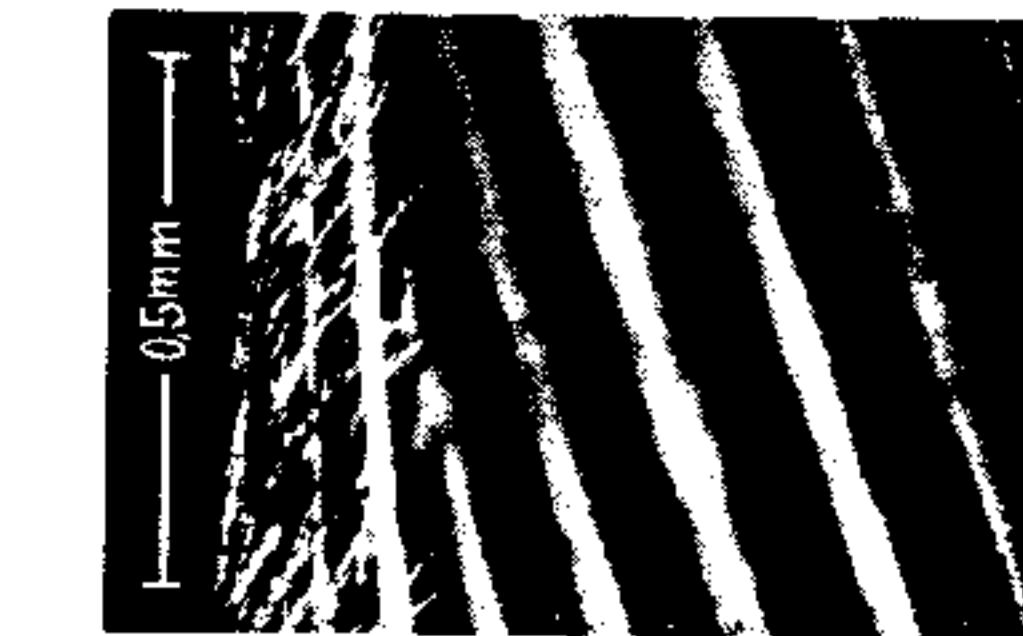


Abb. 35 b



Abb. 35 c

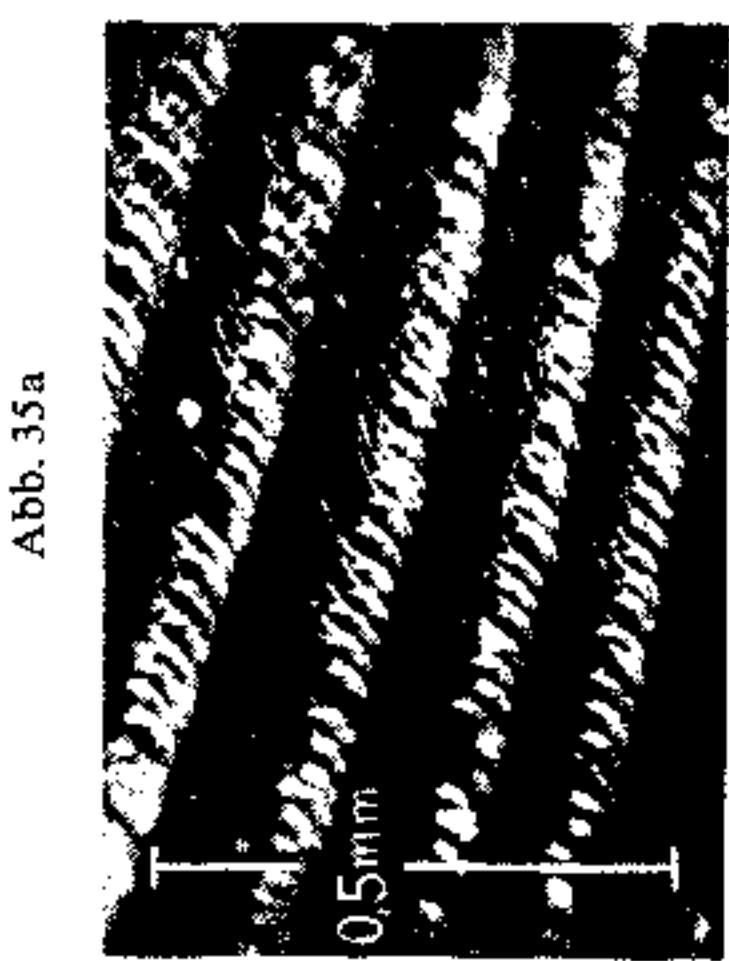
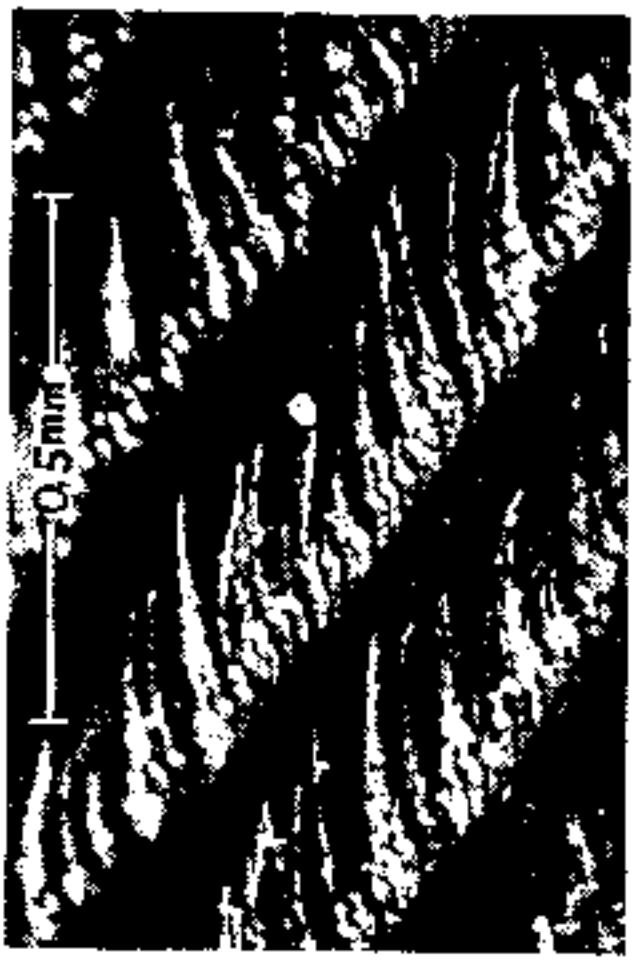
Abb. 35 d
Abb. 35 e
Abb. 35 f
Abb. 35 g

Abb. 35. Hafstrukturen, Auflift-Dunkelfeld-Aufnahmen
a) bis c) *Sturnus vulgaris* (rechter Flügel); d) bis g) *Turdus merula* (linker Flügel); a) lange Reibungsradien und b) kurze Reibungsradien von der Innenfahne der 7. HS. (Ansicht von dorsal); c) Außenfahne der 6. HS. (Ansicht von ventral); d) lange Reibungsradien und e) kurze Reibungsradien von der Innenfahne der 7. HS. (Ansicht von dorsal); f) und g) Außenfahne der 6. HS. (Ansicht von ventral); f) Scharfeinstellung auf die Proximalradien; g) Scharfeinstellung auf die Basaltannellen der Rami

Heft 5/1963

des Fluges, so lassen sich von da aus Strukturmerkmale des Vogels leicht deuten. Dieser Weg wurde hier gegangen.

Umgekehrt ist es zur Zeit nicht möglich, aus morphologischen Befunden bestimmte physikalische Aussagen über den Flug zu machen. Diese müssen direkt ermittelt werden. Aber auch allgemeine Aussagen über den Vogelflug auf Grund morphologischer Untersuchungen sind nur unter Berücksichtigung der Beziehungen zwischen den verschiedenartigen Baueigentümlichkeiten des Vogels möglich. So hat BÖKER (1931 und 1935) Kolibrism., Segler und Schwalben als „Schwirrflieger“ auf Grund ähnlicher Skelettproportionen zusammengefaßt, obwohl die aerodynamischen Unterschiede

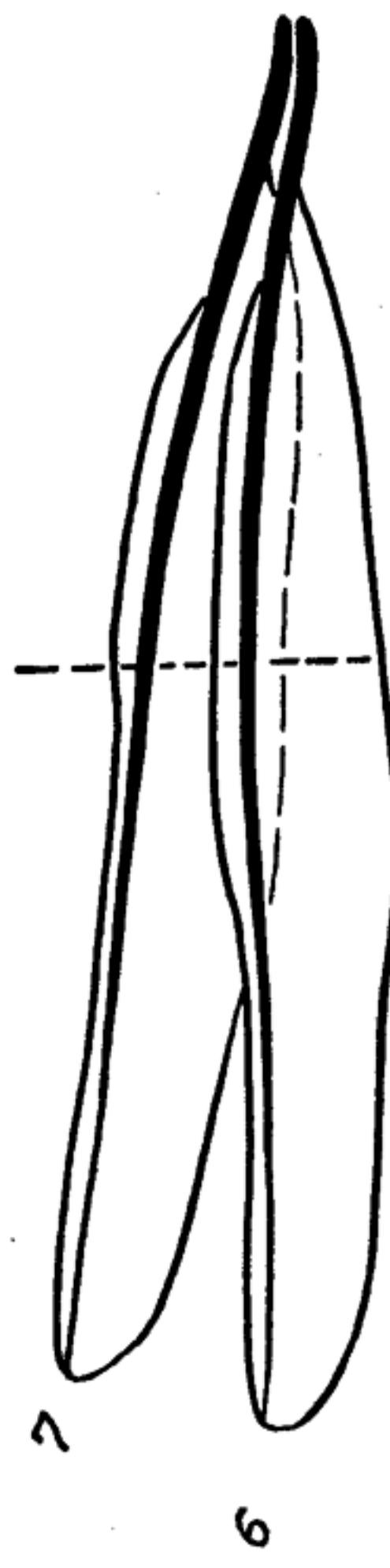


Abb. 36a



Abb. 36b

Abb. 36. Schema der Federdeckung der 7. und 6. Handschwinge (linker Flügel) von *Turdus merula*
a) Lage des Querschnittes; b) normale Federdeckung; c) Federdeckung nach Abrutschen des Schafes

zwischen dem Flug eines Kolibris und dem einer Rauchschnalle etwa so groß sind wie die zwischen einem Rebhuhn und einem Habicht. Wollte man die Flügelform allein als Merkmal einer bestimmten Flugweise wählen, so müßte man Kohlmeise und Sperber in einer Gruppe vereinen. Die Haftstrukturen dienen alle der gleichen Aufgabe: der Festigung der Flügelfläche. Aber diese Aufgabe wird auf die verschiedenartigste Weise gelöst (siehe die Fülle von Einzelheiten bei SICK 1937), so daß man in den Feinstrukturen der Federn allein kaum eindeutige Beziehungen zu bestimmten Formen des Fluges findet. Auf jeden Fall müssen also viele morphologische Merkmale im Zusammenhang betrachtet werden, aber zur Zeit erscheint es noch nicht möglich, selbst damit über allgemeine Regeln hinauszukommen.

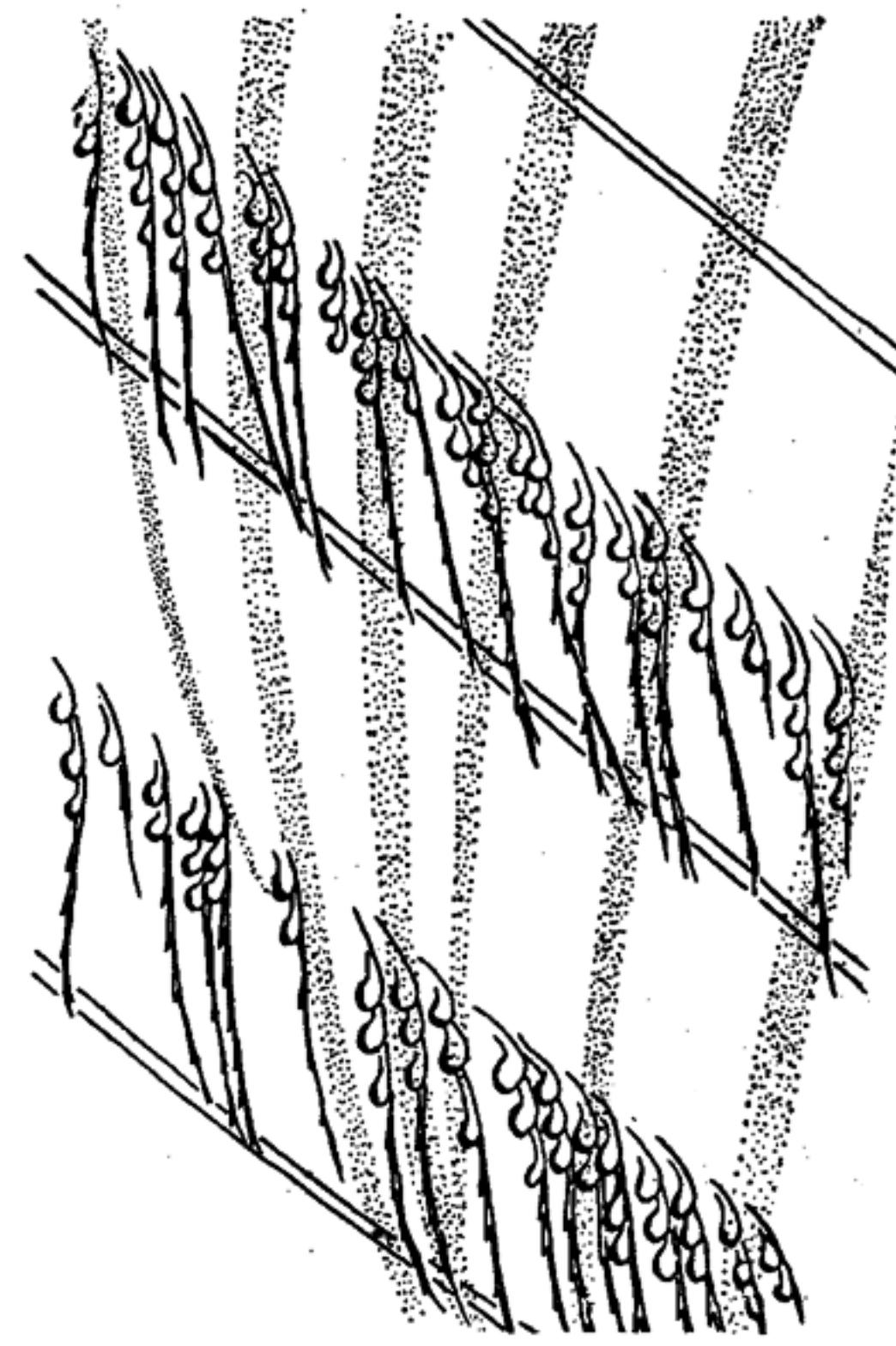


Abb. 37a

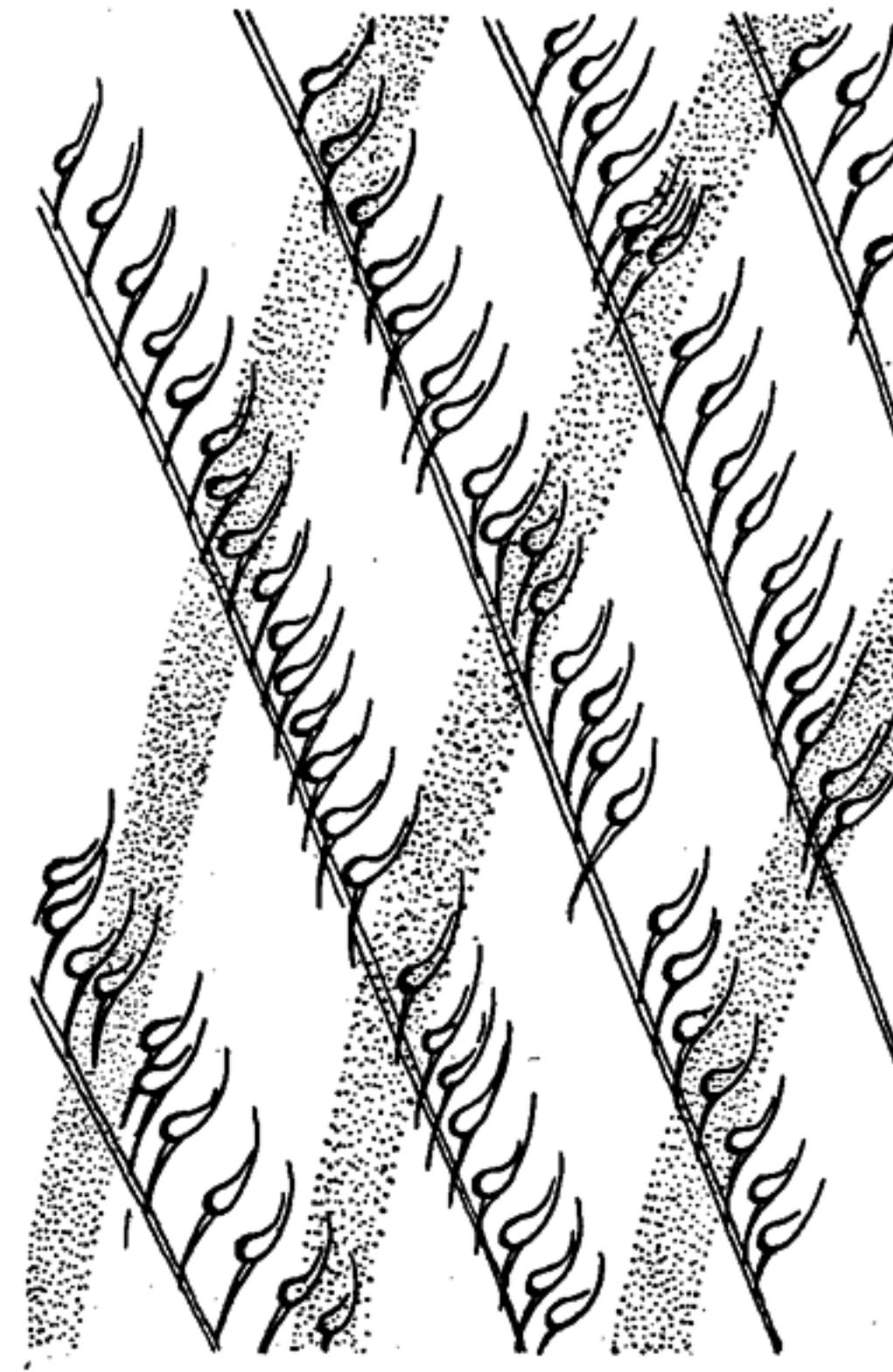


Abb. 37b

Abb. 37. Lage der Dorsalfortsätze der Innenfahne (HS. Nr. 7) und der Rami (punktiert) der deckenden Außenfahne (HS. Nr. 6) bei *Turdus merula* an der in Abb. 36a gekennzeichneten Stelle
a) normale Federdeckung; b) Federdeckung nach Abrutschen des Schafes von HS. Nr. 6

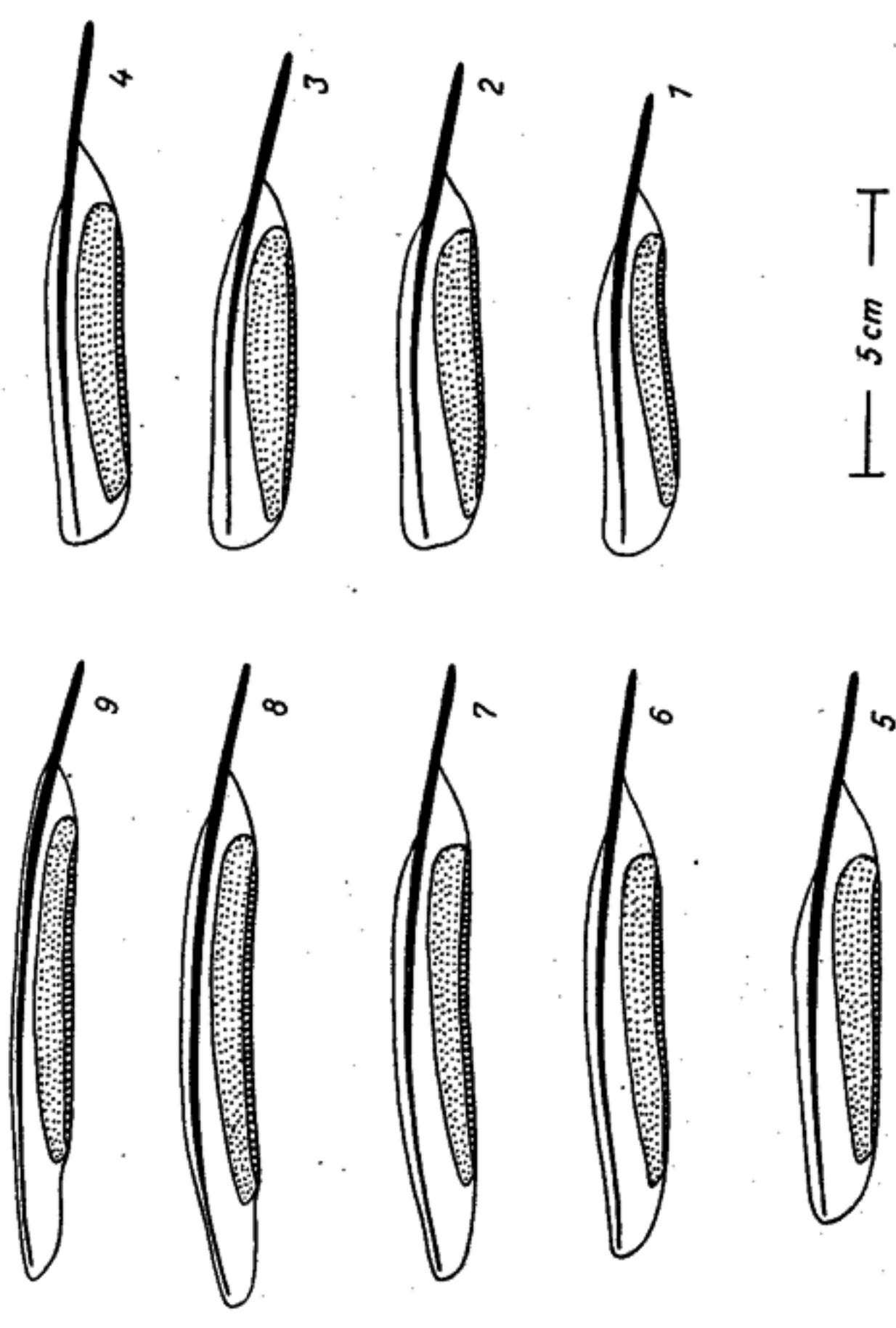


Abb. 38a

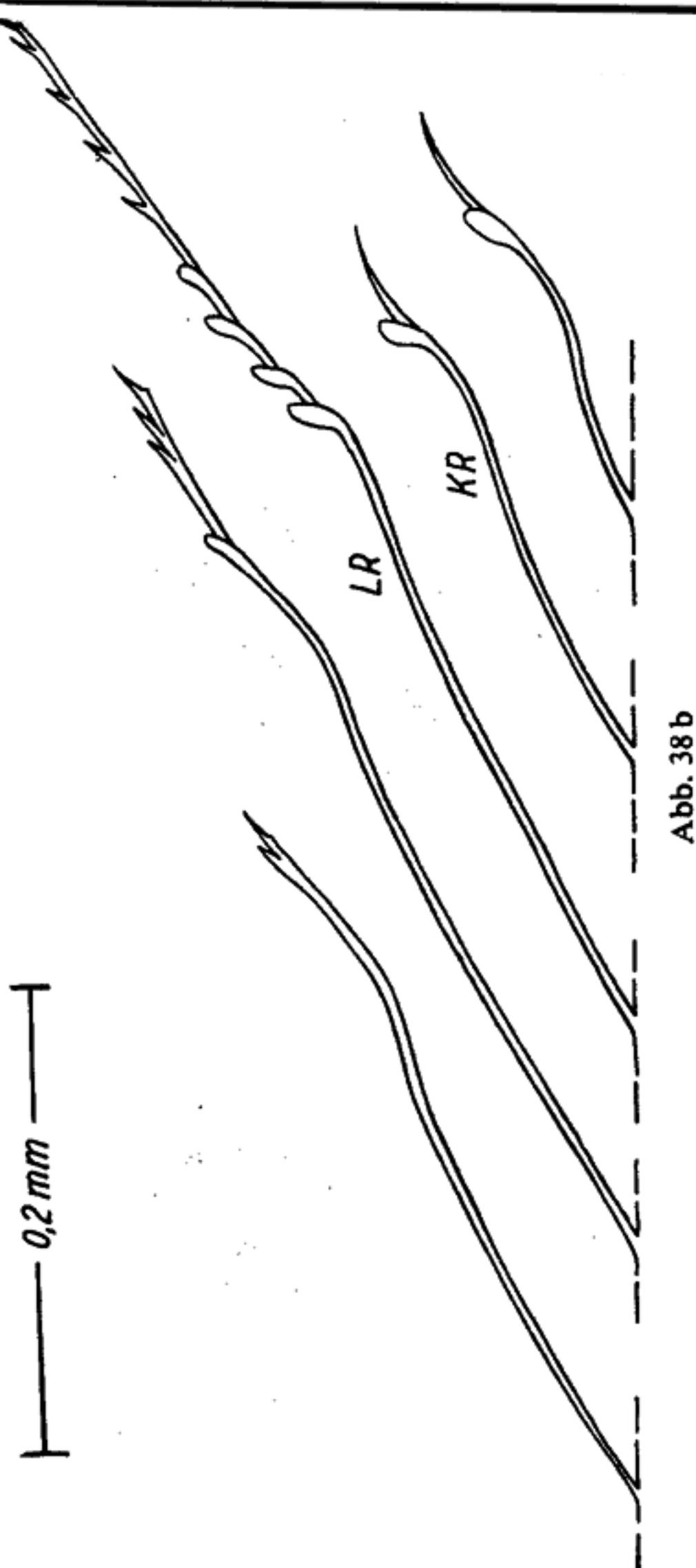


Abb. 38b

Abb. 38. Dorsalseite der Reibungsradien der Innenfahne der 7. Handschwinge (nach Glycerinpräparat)

a) *Sturnus vulgaris*; b) *Turdus merula*. Links: Schaftseite, rechts: Randseite der Innenfahne.
LR = Langer Reibungsradius; KR = Kurzer Reibungsradius

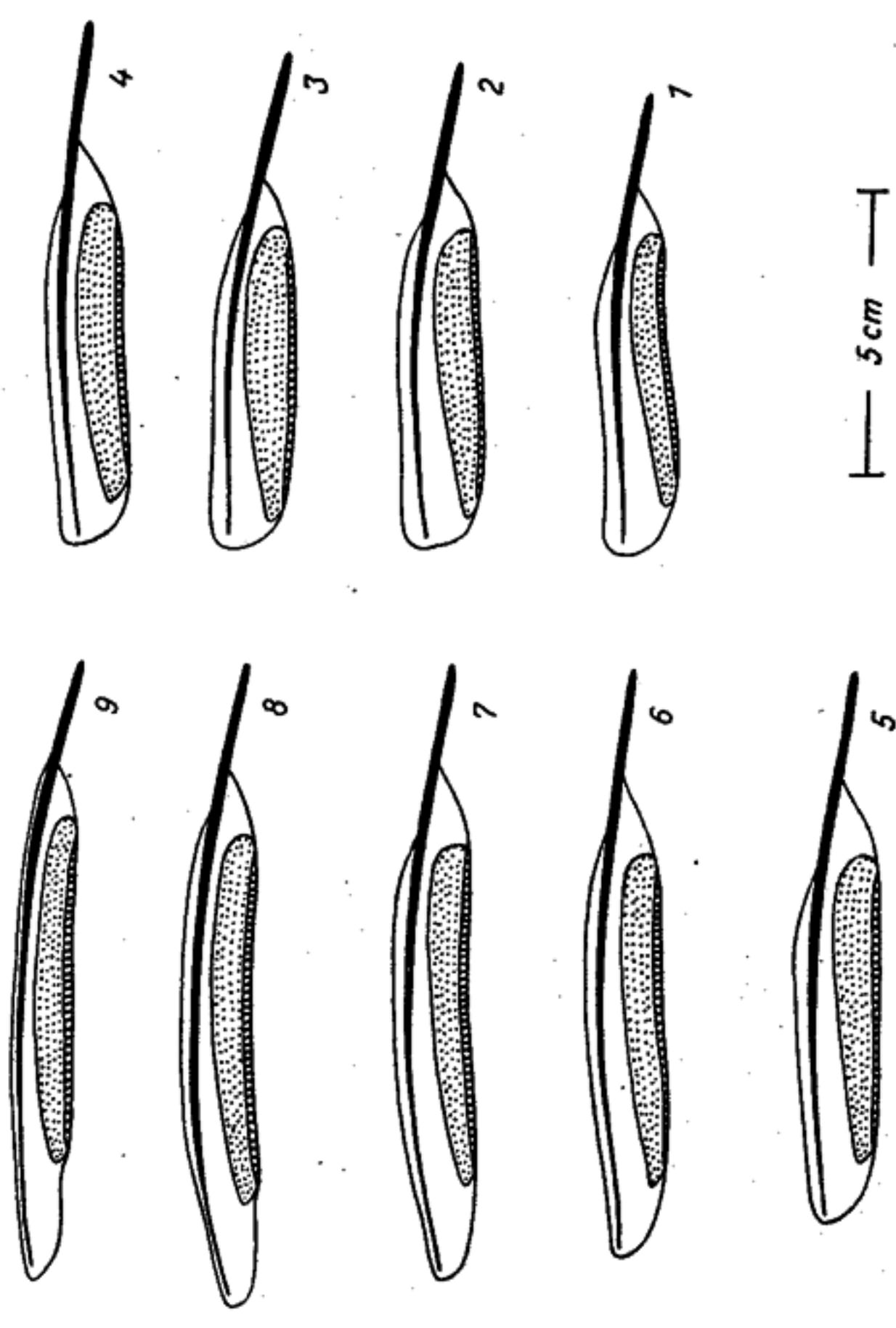


Abb. 39a

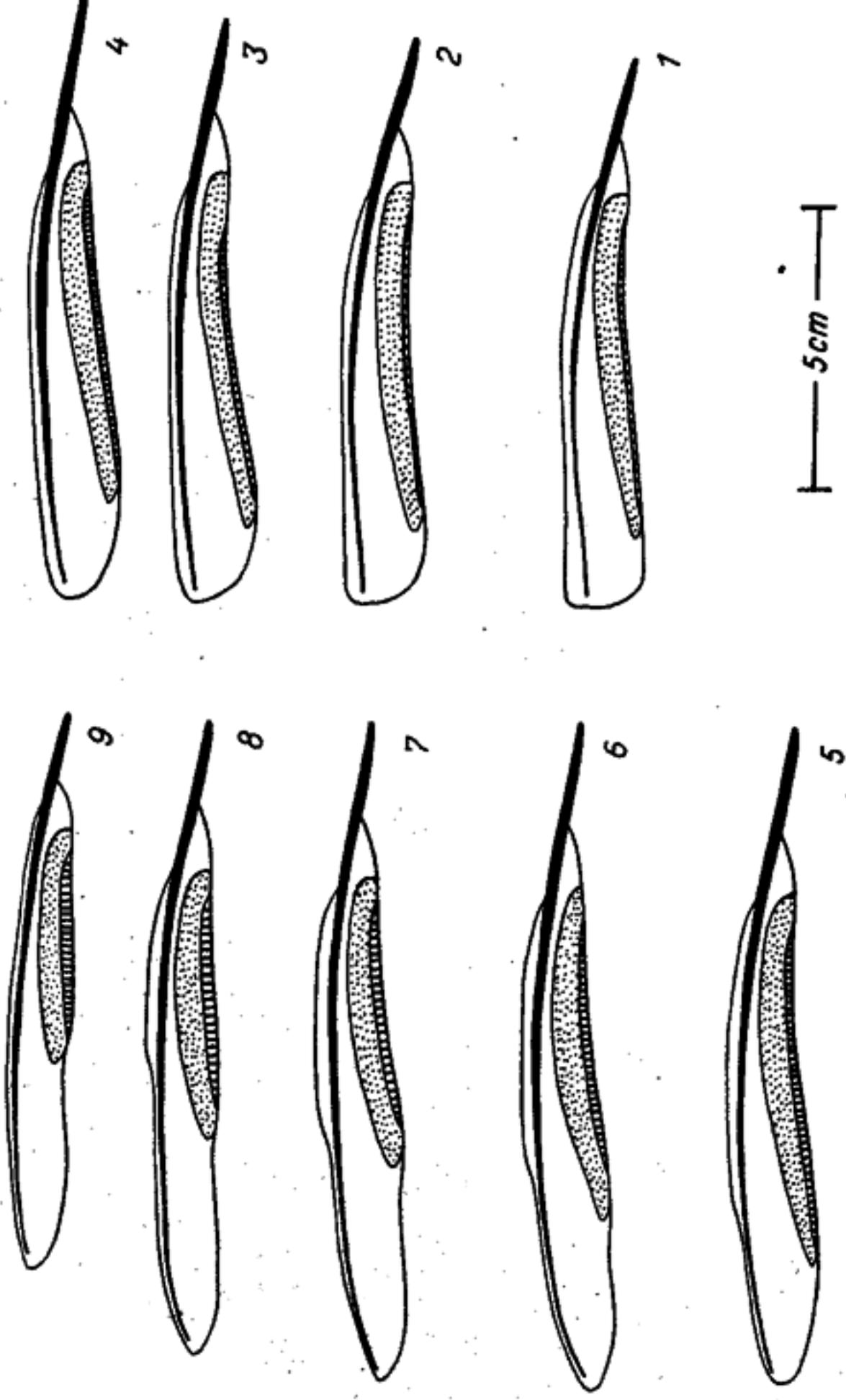


Abb. 39b

Abb. 39. Reibungsfelder der Innenfahnen

a) *Sturnus vulgaris*; b) *Turdus merula*; 1 bis 9: Nummern der Handschwingen; punktiert: lange Reibungsradien; schraffiert: kurze Reibungsradien. Übergangszonen zwischen langen und kurzen Reibungsradien sind nicht dargestellt. Die Grenze ist dort gezogen, wo das Verhältnis von langen und kurzen Reibungsradien 1:1 beträgt. Ebenso ist der schmale Saum der Spießradien am Rand der Innenfahne nicht dargestellt.

Das Fliegen stellt ohne Zweifel die höchste Form tierischer Fortbewegung dar, und die Entwicklung der Flugorgane ist sicher unter schärfstem Selektionsdruck vor sich gegangen. Deswegen kann man letzten Endes sehr genaue Übereinstimmung von Struktur und Leistung erwarten. So dürften weitere vergleichend-anatomische Untersuchungen am Vogel erfolgversprechend sein, nur muß zugleich auch unser Wissen über die Physik des Vogelfluges vergrößert werden, um die richtigen Zusammenhänge von Funktion und Bau aufzuspüren. Ein Weg, der dabei beschritten werden kann, sollte in dieser Arbeit gezeigt werden.

Zusammenfassung

1. Es wird dargestellt, wie der Kraftflug von Vögeln berechnet werden kann, indem ein Verfahren zur Berechnung von Luftschrauben den besonderen Bedingungen des Schwingenfluges angepaßt wird.
2. Für die Berechnungen müssen bestimmt werden: Fluggeschwindigkeit, Winkelgeschwindigkeit des Flügels, Schlagwinkel des Flügels, zeitliche Verteilung der Flügelschläge und Profilbeiwerte des Flügels.
3. Als charakteristische Größen eines Flugzustandes werden verwendet: die Schwingenleistung, der Schubwirkungsgrad des Flügelschlages, das Verhältnis Auftrieb: Schub und der Schubbeiwert.
4. Es werden verschiedene Flugformen von *Sturnus vulgaris* und *Turdus merula* berechnet; die Ergebnisse werden auf ihre biologische Bedeutung hin geprüft, und es werden Möglichkeiten erörtert, wie die Gewinnung der Ausgangswerte verbessert werden kann. Es wird untersucht, wie weit das verwendete Verfahren auf Vögel mit anderen Formen der Flügelbewegung anwendbar ist.
5. Die Untersuchung anatomischer Merkmale (Pectoralisgewicht, Crista sterni, Armskelett, Proportionen und Feinstrukturen der Handschwingen) ergibt charakteristische Unterschiedenheiten zwischen den beiden Arten, die sich durch Unterschiede in den flugphysikalischen Daten erklären lassen.
6. Es wird erörtert, wie weit Rückschlüsse von morphologischen Merkmalen auf physikalische Besonderheiten des Fluges möglich sind. Dabei wird deutlich gemacht, daß anatomische Untersuchungen auf breiter Grundlage mit flugphysikalischen Untersuchungen verbunden werden müssen, um die genauen Zusammenhänge zwischen dem Flug und dem Bau der Flugorgane zu erhellen.

- BÖKER, H., 1927, Die biologische Anatomie der Segelflugarten und des Schwirrfluges der Vögel und ihre Phylogenie. J. Orn. 75: 304-371.
 - 1931, Die Ableitung der Segelflugarten und des Schwirrfluges der Wirbeltiere. 1. Bd. Jena.
 Verh. Anat. Ges. 71: 79-95.
 - 1935, Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Vögel - The flapping cycle of the pigeon. J. Exp. Biol. 25: 322-333.
 BROWN, R. H. J., 1948, The Flight of Birds - The flight speed. J. Exp. Biol. 30: 90-103.
 - 1951, Flapping Flight. Ibis 93: 333-359.
 - 1953, The Flight of Birds - II. Wing function in relation to flight speed. J. Exp. Biol. 30: 90-103.

- CREUTZ, G., 1952, Geheimnisse des Vogelzuges. Leipzig.
 DEMOLL, R., 1930, Die Flugbewegung bei großen und bei kleinen Vögeln. Z. Biol. 90: 199-230.
 DINNENDAHL, L., und G. KRAMER, 1957, Über größenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möwen (*Larus ridibundus*, *L. canus*, *L. argentatus*, *L. marinus*). J. Orn. 98: 282-312.
 DOEPP, PH. VON, 1936, Luftschaubenberechnungen nach dem Verfahren der gleichwertigen Tragflügel-Polare. Luftfahrtforsch. 13: 46-56.
 Ergebnisse der aerodynamischen Versuchsanstalt zu Göttingen. 1935, 1. Liefg., Hrsg. L. PRANDTL, 4. Aufl., München u. Berlin. 1923, 2. Liefg., Hrsg. L. PRANDTL, München u. Berlin. 1935, 3. Liefg., Hrsg. L. PRANDTL u. A. BETZ, 2. Aufl., München u. Berlin.
- FRANZISKET, L., 1951, Über die Ursachen des Formationsfluges. Vogelwarte 16: 48-55.
- GLADKOW, N. A., 1960a, Flüge in der Natur (Übersetzung a. d. Russ.). Jena.
- GREENEWALT, C. H., 1960a, The Wings of Insects and Birds as Mechanical Oscillators. Proc. Amer. Philos. Soc. 104: 605-611.
- 1960b, Dimensional Relationships for Flying Animals. Greenville, Delaware (Selbstverlag).
 - 1960c, Hummingbirds. Garden-City, New York.
- GROEBBELS, F., 1932, Der Vogel. Bd. 1, Berlin.
- HOLST, E. VON, 1943a, Untersuchungen über Flugbiophysik. I. Messungen zur Aerodynamik kleiner schwingender Flügel. Biol. Zbl. 63: 289-326.
- 1943b, Über „künstliche“ Vögel als Mittel zum Studium des Vogelfluges. J. Orn. 91: 406-447.
- HOLST, E. VON, und D. KÜCHEMAN, 1941, Biologische und aerodynamische Probleme des Tierfluges. Naturw. 29: 348-362.
- JACOBS, W., 1954, Fliegen, Schwimmen, Schweben. 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- KÜSSNER, H. G., 1936, Zusammenfassender Bericht über den instationären Auftrieb von Flügeln. Luftfahrtforsch. 13: 410-424.
- LILIENTHAL, O., 1910, Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. 2. Aufl. München.
- LORENZ, K., 1933, Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehung der Flügel- und Steuerform zur Art des Fliegens. J. Orn. 81: 107-236.
- MAREY, E. J., 1890, Le vol des oiseaux. Paris.
- NIETHAMMER, G., 1937, Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 1. Leipzig.
- OEHMICHEN, E., 1950, Untersuchungen über Flug und Flügelbau von Kleinvögeln. J. Orn. 100: 363-396.
- OEHMICHEN, E., 1959, Untersuchungen über das Fliegen der Vögel und über die Beziehung der Flügel- und Steuerform zur Art des Fliegens. J. Orn. 81: 107-236.
- SCHILDMACHER, H., 1952, Stoffwechselphysiologische Studien an männlichen Gartenrotschwänzen *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). Biol. Zbl. 71: 238-251.
- SCHMITZ, F. W., 1952, Aerodynamik des Flugmodells. 2. Aufl. Duisburg.
- SCHÜTZ, E., 1952, Vom Vogelzug. Frankfurt/Main.
- SICK, H., 1937, Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder. J. Orn. 85: 206-272.
- STEGMANN, B., 1962, Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels. J. Orn. 103: 50-85.
- STEINBACHER, J., 1951, Vogelzug und Vogelzugforschung. Frankfurt/Main.
- 1960, Der Flug der Vögel. In: Der Flug der Tiere. Senckenberg-Buch 39. Frankfurt/Main.
- STOLPE, M., und K. ZIMMER, 1939a, Der Vogelflug. Seine anatomisch-physiologischen und physikalisch-aerodynamischen Grundlagen. Leipzig.
- 1939b, Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupefilm. J. Orn. 87: 136-155.
- STORER, J. H., 1948, The Flight of Birds Analyzed through Slow Motion Photography. Cranbrook Inst. Sci., Bull. 28.
- STRESEMANN, E., 1927-34, Aves (Handb. d. Zool. VII, 2). Berlin und Leipzig.
- THIENEMANN, J., 1930, Rossitten. 3. Aufl. Neudamm.
- ZIMMER, K., 1943, Der Flug des Nektarvogels (*Cinnyris*). J. Orn. 91: 371-387.

Anchrift des Verfassers: Dr. H. OEHME, Zoologische Forschungsstelle der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin im Berliner Tierpark, Berlin-Friedrichsfelde, Am Tierpark 41.

Verantwortlich für die Redaktion: Prof. Dr. H. Stubbe, Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Galeriestraße, Bez. Halle. Für den Verlag: VEB Georg Thieme, Leipzig C 1, Hainstraße 17/19, Riff 214 XI. Für den Anzeigenteil: NFWA C 1, Wartburgstrasse 1, Eisenach.