

Universität Karlsruhe (TH)
Wintersemester 2007/08

Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe

Seminarthema: Die Evolution des Tierfluges

Seminarleiter: Priv. Doz. Dr. Eberhard „Dino“ Frey

Hausarbeit im Rahmen des Seminars am 1. und 2. März 2008

Flugmechanik der Kolibris (Trochilidae)
und
die daraus resultierende physiologischen Besonderheiten

vorgelegt von: **Johannes Faißt**
Matr.-Nr.: 1325906
Biologie-Diplom
5. Semester
Im Oberrain 15
72270 Baiersbronn
jo.faisst@web.de

**Flugmechanik der Kolibris (Trochilidae)
und
die daraus resultierende physiologischen Besonderheiten**



Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einführung	1
2. Der Schwirrflug und die erforderlichen Voraussetzungen	2
2.1 Normaler Schwirrflug	5
3. Anatomie der Kolibris (Trochilidae)	6
4. Der Schwirrflug und die Aerodynamik - Speziell bei den Kolibris	7
5. Warum Kolibris nun den Schwirrflug beherrschen	9
6. Charakteristische stoffwechselphysiologische Kennzeichen des Schwirrflugs.....	9
7. Übersicht: Was Kolibris (Trochilidae) so einzigartig macht.....	13
8. Literatur	14
9. Bildnachweis	15

1. Einführung

Neben der Etruskermaus (*Suncus etruscus*) und der Schweinsnasen- oder Hummelfledermaus (*Craseonycteris thonglongyai*), welche als die kleinsten Säugetiere der Welt gelten, existieren mit einigen Kolibriarten die kleinsten flugfähigsten gleichwarmen Lebewesen.

Wenn ein Laie einen Kolibri (Trochilidae) beschreiben soll, werden sehr wahrscheinlich Antworten kommen, die ungefähr so lauten könnten: Kolibris sind kleine Vögel und haben ein wunderschönes farbenreiches Gefieder. Sie besitzen einen langen dolchartig geformten Schnabel, mit dem sie Blumenblüten nach deren Nektar absuchen und diese nebenbei noch bestäuben. Dabei schweben sie mit einem Summton unermüdlich wie kleine Helikopter von einer Blüte zur nächsten Blüte.

Diese Argumente treffen ja im Allgemeinen zu, aber in Wirklichkeit variieren diese Eigenschaften oft beträchtlich. So ist die in Cuba lebende kleinste Kolibriart, die Bienenelfe (*Mellisuga helenae*), tatsächlich der kleinste Vogel der Welt. Ausgewachsen messen die Bienenelfenmännchen mit Schnabel sowie Schwanz ungefähr sechs Zentimeter und wiegen in etwa 1,6 Gramm.



Abb.1: Bienenelfe (*Mellisuga helenae*) - der kleinste Vogel der Welt

Allerdings sticht der Riesenkolibri (*Patagona gigas*) aus Südamerika mit seiner Gesamtlänge von ungefähr 23 Zentimeter und einem Gewicht von bis zu 25 Gramm zahlreiche Singvögel in den Kategorien Größe und Gewicht aus. Dazu saugt er Nektar meistens nicht in dem für Kolibri so charakteristischen Schwirrflug, sondern im Sitzen, was wahrscheinlich mit seiner Größe und dem daraus resultierenden Energiehaushalt zusammenhängt. Nebenbei fängt er wie alle Kolibriarten noch Insekten, die ihnen als Proteinlieferanten dienen, wobei größere Arten stärker zu einer insektivoren Lebensweise tendieren als kleinere Arten. Allerdings sind alle Arten vom Blütennektar abhängig, da dieser ihnen schnell zu verfügende Energie liefern kann.

Charakteristisch erscheint auch das metallisch schillernde Federkleid, dessen komplexe Farbeffekte durch Lichtbrechung in speziellen Federstrukturen entsteht. Dies gilt nur für eine der beiden traditionellen Unterfamilien, den Trochilinae, welche allerdings mit ungefähr 300 von 330 Arten die größere Unterfamilie ist. Der kleinere Teil gehört zu der Unterfamilie der Schattenkolibris (Phaethornithinae), welche primär durch düstere und nichtirisierende Gefiederfarben gekennzeichnet sind. Bei den Federfarben aller Arten besteht ebenfalls oft ein Geschlechtsdimorphismus.

Die Schnäbel der einzelnen Kolibriarten unterscheiden sich in ihrer Länge und Form oft erheblich.

Aufgrund den verschiedenen Schnabelformen ergeben sich auch unterschiedlichste Nektarsammeltechniken. Einige kurzschnäbelige Kolibris umgehen zum Beispiel den Bestäubungsmechanismus einer Pflanze, indem sie in den Blütenkelch ein Loch stechen und so an den Nektar kommen ohne dabei die Pollen der Pflanze zu berühren.

Viele Pflanzen haben sich nämlich durch nach unten hängende lange Röhrenblüten, die meist kräftige Farben, wie zum Beispiel rot besitzen, auf ganz bestimmte Kolibriarten spezialisiert und somit wäre der Nektar dieser Pflanzen für einige Kolibris mit kurzem Schnabel unerreichbar.

Die freihängenden und langen Röhrenblüten bieten keine Möglichkeit für einen Landeplatz für andere Nektarsammler, womit der Nektar nur im Flug und mit einem genügend langen Schnabel zu erreichen ist. Durch diesen oft hohen Spezialisierungsgrad der Pflanze entsteht eine starke Abhängigkeit von ihrem jeweiligen Bestäuber.



Abb.2: Schwertschnabelkolibri (*Ensifera ensifera*) - der einzige Vogel, dessen Schnabel so lang ist wie sein Körper

Nur wenige Vogelfamilien verbinden wie die nur in Amerika vorkommenden Kolibris (Trochilidae) einen so großen Artenreichtum, Farbenpracht und Nahrungsspezialisierung mit einer Reihe von höchst bemerkenswerter anatomischer und physiologischer Eigenschaften.

Sind die Kolibris in ihrer Farbe, Größe und ihrem Lebensraum noch so unterschiedlich, so haben doch alle Arten eines gemeinsam – nämlich die Abhängigkeit vom Blütennektar und die Fähigkeit zum Schwirrflug, der sie von allen anderen Vogelarten abhebt. Durch diesen Schwirrflug sind Kolibris sogar in der Lage rückwärts oder seitwärts zu fliegen und in der Luft zu „stehen“.

Wie diese Flugmechanik funktioniert und welche Vorteile beziehungsweise Nachteile die Kolibris aus diesem Schwirrflug ziehen, soll nun etwas näher dargestellt werden.

2. Der Schwirrflug und die erforderlichen Voraussetzungen

Der Schwirrflug ist von allen Flugarten der langsamste und energieraubenste. Er unterscheidet sich von dem normalen Vorwärtsflug in der Art und Weise, dass kein Luftstrom während der Vorwärtsbewegung des Tieres über und unter den Flügel strömen kann. Die Tiere sind nicht nur zum Vorwärtsfliegen sondern auch dazu im Stande in der Luft an einer Stelle zu schweben oder in jede beliebige Richtung zu schweben.

Daher soll kurz das Flugprinzip allgemein erklärt werden.

Bei dem Vorwärtsflug teilt sich ja bekanntermaßen der Luftstrom bei dem Auftreffen auf den gewölbten Flügel, wodurch ein Teil des Luftstroms über die obere Flügelhälfte und der andere Teil unter dem Flügel vorbei strömt. Der obere Luftstrom fließt dabei schneller als der Luftstrom, der unter dem Flügel hindurchströmt. Fließt Luft an einer Oberfläche schneller vorbei, so nimmt der Druck, der auf die Oberfläche ausgeübt wird, mit zunehmender Geschwindigkeit ab.

Dadurch entsteht ein Druckunterschied zwischen den beiden Flügelhälften, wobei an der Oberseite ein geringerer Druck herrscht als unten. Es entsteht an der oberen Flügelhälfte ein Unterdruck gegenüber der Flügelunterseite. Da sich zwischen den beiden Druckunterschieden

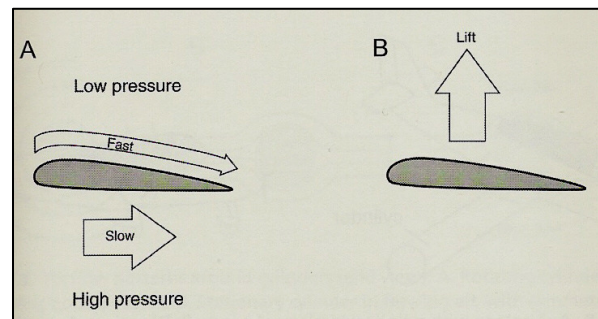


Abb.3: Luftstrom fließt über eine Tragfläche (A) und erzeugt Auftrieb (B)

der Flügel befindet, kann es zu keinem Druckausgleich kommen und der Flügel wird vom Unterdruck quasi nach oben gesaugt und von unten durch Überdruck nach oben gedrückt. So kommt es zu einem Auftrieb, bei dem der Sog in der Regel zwei Drittel der Auftriebskraft erzeugt (Bernoulli-Prinzip). Dieses Prinzip kann die Flugmechanik annähernd erklären. Es spielen aber noch zahlreiche weitere Faktoren eine Rolle, wie zum Beispiel der Anstellwinkel des Flügels.

Der gewölbte Flügel spielt bei der Druckerzeugung nur eine untergeordnete Rolle. Ein flaches Brett, das in einem bestimmten Winkel aufgestellt ist, erzeugt ebenso Druckunterschiede. Der gewölbte Flügel ist allerdings so weit verbreitet, weil er in vielen Positionen und Winkeln den bestmöglichen Druck erzeugt, ohne dass dabei störende Luftwirbel entstehen. Entscheidend ist dabei immer der Anstellwinkel.

Anders als bei Flugzeugen können Vögel mit ihren „Tragflächen“ neben Auftrieb auch Vortrieb erzeugen.

Beim Vorwärtsflug unterstützt die Körperbewegung und die Flügelform des Tieres somit die Erzeugung des Luftstromes, der für den nötigen Auftrieb der Flügel notwendig ist.

Der Aufschlag und Abschlag dient der Vortriebskrafterzeugung. Beim Aufwärtsschlag wird der Flügel im Handgelenk wie in Abbildung 4 verwindet, wodurch wieder Vortriebskraft entsteht.

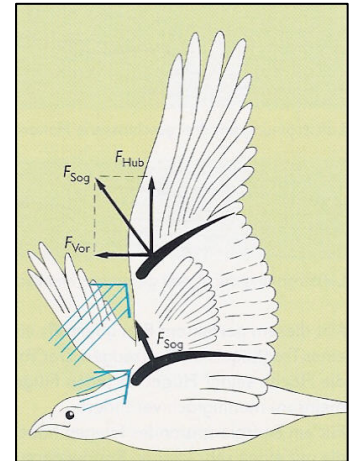


Abb.4: Die typische Flügelverwindung beim Aufschlag

Beim Schwirrflug und beim sehr langsamen Flug gibt es allerdings keine Vorwärtsgeschwindigkeit. Aus diesem Grund muss das ganze Gewicht des Tieres durch Muskelkraft, die in das Flügelschlagen gesteckt wird, gehalten werden. Die Muskeln müssen folglich die Flügel so schnell bewegen können, dass nicht nur Schubkraft sondern auch Auftriebskraft produziert wird.

Das Ergebnis ist, dass Schweben oder sehr langsames Fliegen den Tieren eine viel höhere und enormere Kraftleistung abverlangt als der Vorwärtsflug.

Daher können Helikopter auch im Vorwärtsflug eine viel schwerere Last tragen als im Schwebeflug und dieser, falls er überladen ist, nur noch wie ein Flugzeug mit einer Vorwärtsbewegung starten kann.

Der hohe Kraftbedarf des Schwirrfluges limitiert deswegen die Körpergröße der Tiere.

Das lässt sich physikalisch mehr oder weniger leicht erklären. Man stelle sich einen Körper vor, am besten eine Kugel, welche die kleinstmögliche Oberfläche im Vergleich zu ihrem Volumen besitzt. Je mehr der Körper nämlich von einer Kugel abweicht, desto größer ist bereits seine Oberfläche im Vergleich zum Volumen.

Wird nun die Länge oder Breite des Körpers verdoppelt, so vervierfacht sich seine Oberfläche. Das Volumen verachtfacht sich sogar. Diese allgemeine Beziehung zwischen Länge, Fläche und Gewicht hat so lange Gültigkeit, wie die beiden Objekte, die man vergleicht, ungefähr die gleiche Gestalt haben. Das Phänomen ist schön an der Abbildung 5 zu erkennen.

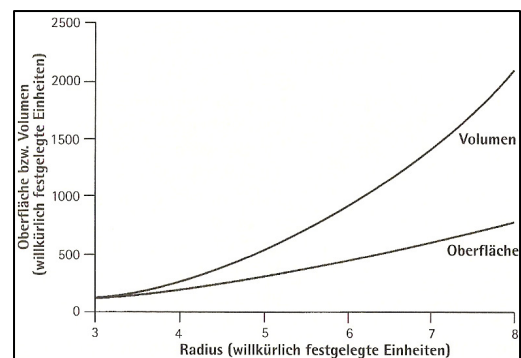


Abb.5: Die graphische Darstellung der Beziehung zwischen Volumen und Oberfläche

Bekanntermaßen besitzen alle Vögel einen ungefähr gleichen Körperbau und die Stärke der Muskeln ist, wie die Knochen, proportional zu ihrer Querschnittsfläche.

Wenn nun ein Tier bei gleichbleibender Gestalt doppelt so groß wäre, hätte sich das Gewicht aller Teile seiner Anatomie etwa verachtacht, während der Querschnitt der sich daran ansetzenden Muskeln sich nur vervierfacht hätte. Mit anderen Worten, die Kraftleistung pro Kilogramm Körpergewicht sinkt, wenn die Körpergröße steigt.

Daher können Insekten sowie Kolibris über einen sehr langen Zeitraum in der Luft stehen und kleinere Vögel sowie kleinere Fledermäuse für eine kurze Zeit. Mittlere Vögel sowie größere Fledermäuse können dies nur für einige Flügelschläge und sehr große Vögel sind dazu völlig unfähig, z.B. der Schwan, der für seinen Start eine richtige Startbahn benötigt.

Was ist nun aber mit zahlreichen Falken (Falconidae) und anderen Vögeln, die oft sehr lange rüttelnd in der Luft stehen können. Bei ihrem Rüttelflug handelt es sich um keinen echten Schwirrflug, da sie sich nur in einem Gleichgewicht zwischen Auftrieb, Vortrieb und Schwerkraft befinden. Oftmals rütteln sie in einem Gegenwind, in welchem sie durch schnelles Flügelschlagen ihre Vortriebsgeschwindigkeit genau der Stärke des Gegenwindes anpassen und somit bleibt ihre Position in Bezug auf einen Erdpunkt konstant.

Die meisten Schwirrfluguntersuchungen sind an Insekten gemacht worden, weil diese ihn besser beherrschen als fast alle Vertebraten. Einzig und allein die Kolibris als Wirbeltiere besitzen diese Fähigkeit zum Schwirrflug und jene besitzen in der Tat Ähnlichkeiten in der Größe und in der Flugmechanik zu größeren Insekten.

Bei den Insekten gibt es zwei Methoden, um erfolgreich einen Schwirrflug zu vollführen. Aber an dieser Stelle soll nur der wahrscheinlich am weitesten verbreitete Mechanismus beschrieben werden, welchen Fliegen (Brachycera), Schwärmer (Sphingidae) und eben in etwas abgewandelter Form die Kolibris nutzen. Wir wollen ihn als „normalen Schwirrflug“ benennen. Bei diesem Mechanismus werden die Flügel mehr oder weniger in einer horizontal liegenden Acht geschlagen, dadurch muss der Körper des Tieres eine starke aufrechte Haltung einnehmen.

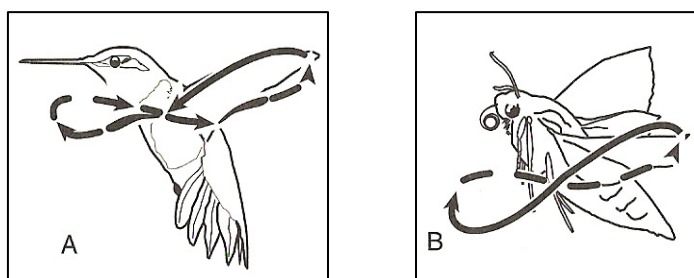


Abb.6: Das Flügelschlagmuster beim typischen Schwirrflug des Kolibris (A) und eines Schwärmers (B)

2.1 Normaler Schwirrflug

Die Mechanismen des normalen Schwirrfluges sind einfach zu erklären, verlangen aber von dem Tier bestimmte anatomische Voraussetzungen, auf die später eingegangen werden soll. Beginnend mit dem Abwärtsschlag bewegt sich der Flügel nahezu horizontal nach vorne unten.

Ausgenommen der Bewegung nach vorne, ähnelt sich der Abwärtsschlag stark dem des Vorwärtsfluges aller anderen Vögel. Allerdings ist der Aufwärtsschlag völlig verschieden von jenem Vorwärtsflug.

Am Ende des Abwärtsschlags drehen sich die Flügel vollkommen, sodass die ventrale Flügelseite nach oben zeigt. Danach wird der Flügel ebenso horizontal zurück geführt. Am Ende des Aufwärtsschlages wird der Flügel wieder gedreht, sodass wieder die dorsale Flügelseite oben liegt.

Zusätzlich zu einer sehr kräftigen Flugmuskulatur werden von den Tieren, die diesen Schwirrflug anwenden, noch zwei weitere anatomische Anforderungen verlangt.

Erstens müssen die Tiere fähig sein, ihre Flügel um 180° Grad oder mehr verdrehen zu können. Diese Drehung wird Supination und Pronation genannt. Bei der Supination werden die Flügelspitzen so gehalten, dass die ventrale Flügelseite nach oben zeigt, und bei der Pronation zeigen die Flügelenden mit der ventralen Flügelseite nach unten. (Kleine Eselsbrücke: Supination → Suppenteller halten, Daumen nach außen drehen; Pronation → Brot greifen, Daumen nach innen drehen)

Dem zu Folge muss jedes Tier, welches den Schwirrflug anwendet, dazu in der Lage sein, am Ende des Abwärtsschlages den Flügel um fast 180° supinieren zu können und am Aufwärtsschlagende den Flügel zu pronieren. Diese Bewegung verlangt dem Schultergelenk eine Kombination von Festigkeit sowie Flexibilität ab - einen sehr schwierigen Konstruktionsplan, den die typische Schultergelenke der Vögel oder Fledermäuse nicht erfüllen. Dabei spielt wiederum die zunehmende Größe eine bedeutende Rolle, weil es mit zunehmender Größe immer schwieriger wird, das Schultergelenk auf der einen Seite stark und stabil zu bauen, sodass es den daran ansetzenden Flügel noch kontrolliert halten kann, und zur anderen Seite dem Schultergelenk noch eine genügend große Freiheit zu lassen, sodass der Flügel zur Rotation fähig ist.

Die zweite anatomische Eigenschaft, die noch abverlangt wird, ist die völlige oder die zumindest teilweise Umkehrung der gewölbten Flügelkammer, da beim Aufwärtsschlag die ventrale Flügelseite als aerodynamische Oberseite dient. Falls die Wölbung nach dem Abwärtsschlag nicht verändert werden würde, so würde die Auftriebskraft stark verringert oder sogar ganz rückgängig gemacht werden. Zahlreiche Hochgeschwindigkeitsaufnahmen von Bienen oder Schwärmen zeigen zumindest eine teilweise Umkehrung der Flügelwölbung.

Sie erzeugen also ihren Auftrieb zu 50 Prozent beim Abwärtsschlag und zu 50 Prozent beim Aufwärtsschlag.

Jahrelang glaubten die Wissenschaftler aufgrund den kinematischen und morphologischen Symmetrien zwischen Kolibris und Insekten, dass auch Kolibri ihre Auftriebproduktion genau gleich auf ihren Abschlag und Aufschlag verteilen, nämlich 50:50, und somit genau gleich wie Insekten fliegen.

Doch die Kolibris können trotz allen anatomischen Besonderheiten ihre Flügel nicht vollkommen verdrehen sowie die Wölbung des Flügels aufgrund dessen Anatomie nicht sehr verändern, aber dazu später mehr. Zunächst einmal sollen die anatomischen Besonderheiten der Kolibris aufgezeigt werden.

3. Anatomie der Kolibris (Trochilidae)

Auffallend in den Abbildungen 7 und 8 sind die im Vergleich zum Körper sehr kurzen und zerbrechlich wirkenden Beinknochen mit ihren langen Zehen. Die meisten Knochen eines Kolibris sind natürlich aufgrund der Größe sehr klein und wie bei den meisten Vögeln hohl, aber Kolibris benutzen ihre kleinen und schwachen Beine tatsächlich nur sehr selten zum laufen. Sie benutzen diese meistens nur als Greifwerkzeug beim Sitzen.

Der Skelettbau der Kolibris weist einige weitere Besonderheiten gegenüber anderen Landvögeln auf. Ganz charakteristisch ist das stark vergrößerte sowie gekielte Brustbein (Sternum) und das vergrößerte Rabenschnabelbein (Coracoid). Daneben haben die meisten Kolibriarten acht

Rippenpaare im Gegensatz zu sechs der meisten anderen Landvögel. Das Sternum, Coracoid und die Rippen dienen als Ansatzpunkt beziehungsweise Stabilisator der Muskulatur und Schutz der inneren Organe. Besonders die relativ zum Gewicht am stärksten ausgebildete Flugmuskulatur aller Vögel, das heißt speziell die Brustmuskulatur, setzt an dem stark vergrößerten Sternum an. Die kräftige Brustmuskulatur macht bis zu 30 Prozent des Körpergewichtes aus. Während bei anderen Vögeln der kleine Brustmuskel (*Musculus pectoralis minor*), wesentlich kleiner ist (z.B. bei der Amsel ca. 1/9) als der große Brustmuskel (*Musculus pectoralis major*), ist der große Brustmuskel bei Kolibris nur doppelt so groß wie der kleine.

Kolibris besitzen auch 14 bis 15 Halswirbel im Gegensatz zu den sieben bei fast allen Vertebraten. Wahrscheinlich um im Kopfbereich beweglicher zu sein, wenn sie im Schwirrflug nahezu aufrecht die Blüten nach Nektar absuchen.

Der Flügelbau ist im Vergleich zu anderen Landvögeln ebenfalls stark abgewandelt. Die Armknochen (Humerus, Ulna und Radius) sind stark verkürzt und gleichzeitig sind die Hand- und Fingerknochen (Carpus, Metacarpus und Phalangen) und somit auch die äußeren Handschwingen stark verlängert. Damit macht der Handteil fast den ganzen Flügel aus. Spezielle Anpassungen für den Schwirrflug stellt die Anatomie des Schultergelenks dar, dessen Innenfläche als Lager anstatt wie eine Gelenkpfanne wirkt, und den Bau des Ellenbogengelenks, dessen Knochenscheibe eine freie Drehbarkeit des Unterarms ermöglicht. Diese Konstruktion ist unter den Vögeln einzigartig und bildet die Basis der flexiblen Flügelbewegung, die für den Schwirrflug erforderlich ist.



Abb.7: Skelett eines Rubinkehlkolibris (*Archilochus colubris*). Zu erkennen ist auch die gespaltene Zunge, mit welcher der Vogel Nektar sammelt



Abb.8: Skelett eines Schwertschnabelkolibris (*Ensifera ensifera*). Der verlängerte Handteil und das große Sternum, an dem die kräftigen Flugmuskeln ansetzen, ist gut zu erkennen.

4. Der Schwirrflug und die Aerodynamik - Speziell bei den Kolibris

Wie schon erwähnt, existierte jahrelang die Meinung, dass Kolibris bei ihrem Schwirrflug auf die gleiche Weise die aerodynamischen Auftriebskraft ihres Körpers erzeugten wie die Insekten, die ihre Auftriebsproduktion gleichmäßig auf den Abwärtsschlag und den Aufwärtsschlag verteilen.

Diese Annahme resultierte aus den Ähnlichkeiten der Flügelschlagtechnik zwischen den Kolibris und den nektarivorischen Insekten, wie zum Beispiel die Schwärmer (Sphingidae), von welchen die Abbildung 9 einen zeigt.



Abb.9: Taubenschwänzchen (*Macroglossum stellatarum*), das aufgrund der Erderwärmung immer öfter in Süddeutschland zu sighten ist

Im Jahr 2005 erschien schließlich in der Fachzeitschrift *Nature* ein Bericht von dem Amerikaner Douglas R. Warrick und seinen Kollegen, in dem er die Annahme, dass Kolibris genau so wie Insekten fliegen, widerlegen konnte.

Trotz allen Gemeinsamkeiten gibt es einige kleine Unterschiede. Zum Beispiel können Kolibris die Wölbung des Flügels nicht vollständig umkehren, während des Aufwärtsschlages. Die Biologen analysierten die Aerodynamik von Fuchskolibris (*Selasphorus rufus*) in einem Windkanal. Dabei trainierten sie den Fuchskolibris an, aus einem im Windkanal stehenden Futterspender zu trinken, der mit Zuckerwasser gefüllt war. Während diese im Windkanal auf der Stelle schwirrend die Nährlösung tranken, versprühte D.R. Warrick feinste Olivenöltröpfchen. Diese Tröpfchen wurden von den Luftwirbeln, die die Kolibriflügel erzeugten, bewegt und mit Laser beleuchtet. Eine spezielle Hochgeschwindigkeitskamera nahm alle 300 Mikrosekunden ein Bild auf und machte so die Luftströmungen sichtbar.

Das Ergebnis zeigte, dass trotz allen Ähnlichkeiten zur Flügelkinematik von bestimmten Insekten, wie zum Beispiel Taubenschwänzchen (*Macroglossum stellatarum*), die Auftriebserzeugung der Kolibris nicht gleich ist. Kolibris produzieren bis zu 75 Prozent ihres Auftriebs beim Abwärtsschlag und nur ungefähr 25 Prozent beim Aufwärtsschlag.

Denn trotz allen anatomischen Voraussetzungen, die die Kolibris für den Schwirrflug erfüllen, existieren muskuloskeletale (die Muskeln und Knochen betreffend) Eigenschaften, welche die Fähigkeit begrenzen, den symmetrischen Auftrieb der Insekten vollends nachzuahmen.

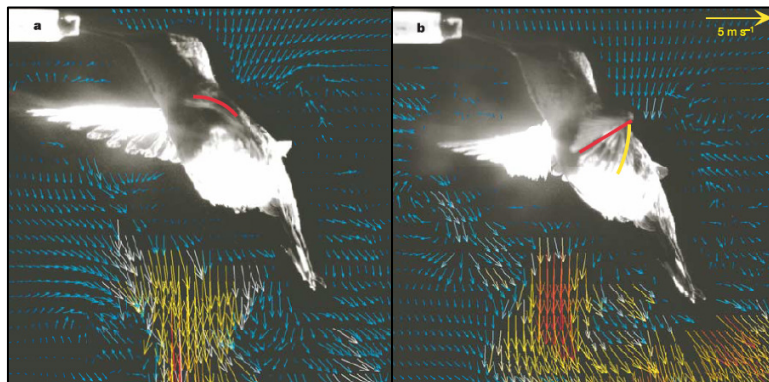


Abb.10: Die rote Linie am Flügel (a) zeigt die Flügelwölbung beim Abschlag. Sie zeigt die typische Vogelform. Beim Aufschlag (b) zeigt der distale Flügelteil (rote Linie) eine stärkere Supination als der proximale Teil (gelbe Linie). Der Kolibri erzeugt für seinen Auftrieb so genannte aerodynamische Windtunnel, die ihn tragen.

Im Vergleich zu anderen Vögeln erlaubt das Schultergelenk der Kolibris zwar eine größere Drehung des Flügels dank seines Kugellagers sowie der kurzen Armknochen und die relativ langen Handknochen ermöglichen, dass die Flügelflächen viel stärker umgedreht werden können. Allerdings fehlt zur insektenartigen vollständigen Inversion des Flügels noch eine Kleinigkeit an Flexibilität. Denn obwohl beim Aufwärtsschlag die Flügelwölbung am distalen Flügelende nahezu vollständig umgedreht ist, sitzen am proximalen Flügelende unter den Federn dicke muskuloskeletale Elemente, die während des Aufwärtsschlages nicht invertiert werden können. Wenn man diese Bewegung mit einer des Menschen vergleichen wollte, dann wäre die Drehung so ähnlich wie die Handdrehung beim Brustschwimmen.

Im Gegensatz dazu besitzen Insekten sehr elastische Flügel, die zur völligen Inversion fähig sind und so einen gleichmäßigen Auftrieb beim Auf- und Abschlag erzeugen können.

Kolibris erzeugen dagegen nur drei Viertel ihres Auftriebs beim Abschlag und müssen ihren Flügel zum Aufschlag, bei dem ein Viertel des Auftriebs erzeugt wird, sehr schnell wieder zurück ziehen, um einen erneuten Abwärtsschlag durchführen zu können. Daher besitzen Kolibris relativ zu ihrer Größe die stärkste Flugmuskulatur aller Vögel, wobei die beiden Brustmuskeln (*Musculus pectoralis major* und *minor*) für den kräftigen Abwärtsschlag zuständig sind und der *Musculus supracoracoideus* dem schnellen Aufschlag dient. Diese Muskeln besitzen sehr viele Mitochondrien, die für die Energiezustellung wichtig sind. Die Flügelschlagfrequenz liegt bei den meisten zwischen 60 bis 80 Flügelschlägen pro Sekunde, also neun mal schneller als bei einer Taube. Bei Balzflügen kann sie Spitzen von bis zu 200 Schlägen pro Sekunde erreichen.

Folglich erzeugen alle anderen Vögel ihren ganzen Auftrieb beim Abwärtsschlag und Insekten verteilen ihre Auftriebskraft dank der Flexibilität der Flügel gleichmäßig auf Ab- und Aufschlag. Die Kolibris liegen mit 75 % beim Abschlag und 25 % beim Aufschlag genau mitten drin. Auch wenn sie ihre Flügel nicht so flexibel bewegen können wie Insekten, können sie den Insektenflug erstaunlich gut nachahmen.

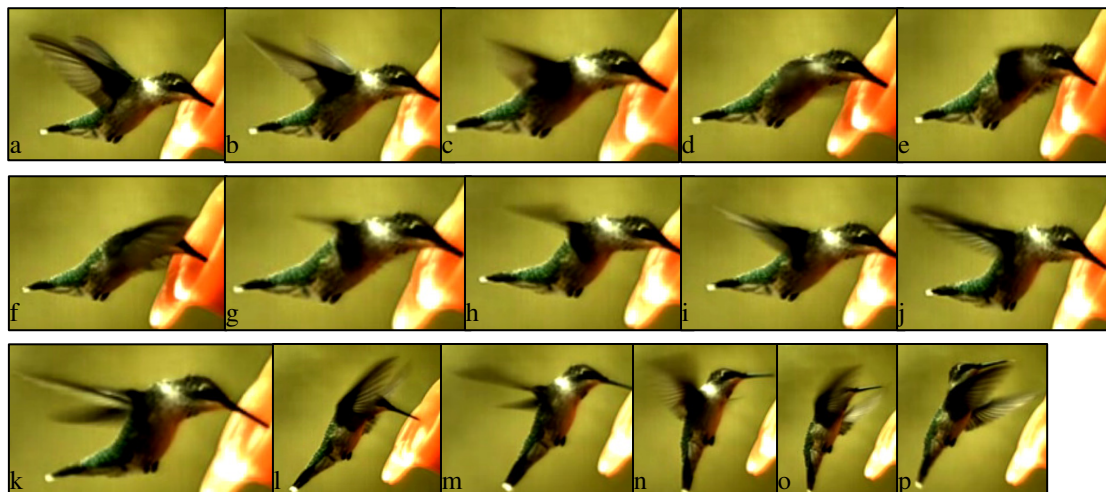


Abb.11: Bilderserie des Flügelschlages beim Schwirrflug (a-k) und beim Rückwärtsflug (l-p). Die Supination des distalen Flügels ist sehr gut zu erkennen (g,h). Zu beachten ist auch die Stellung der Schwanzfedern, die bei Einsetzen der Rückwärtsbewegung nach unten vorne geklappt werden.

5. Kurze Zusammenfassung – Warum Kolibri nun den Schwirrflug beherrschen

Kolibris bewegen ihre Flügel wie Insekten, wobei vornehmlich die Flügelspitze eine horizontal liegende Acht beschreiben. Die Auftriebserzeugung ist aber nicht symmetrisch verteilt, sondern liegt bei ungefähr 75 % beim Abschlag und 25 % beim Aufschlag. Beim Aufschlag wird nur der distale Flügelteil etwas invertiert, während der proximale Teil unverdreht bleibt.

Diese Art und Weise der Flügelbewegung ist nur möglich, weil Kolibris im Schultergelenk ein besonders angepasstes Kugelgelenk besitzt, das die Drehung des Humerus um ungefähr 180° zulässt, sowie der Armteil sehr verkürzt und der Handbereich stark verlängert ist. Dabei kommt die Rotationsbewegung aus dem Schultergelenk und der Flügelbereich bleibt quasi starr.

Fliegt der Kolibri rückwärts oder seitwärts, so ändert dieser nur die Flügelschlagebene. Zum Beispiel beim Rückwärtsflug bewegt er die Flügel statt in einer horizontalen Acht in einer schräg nach oben liegenden Acht, wodurch die Luft nach vorne gedrückt wird und der Kolibri nach hinten. Dabei dienen die Schwanzfedern als Steuer.

Diese Flugmechanik erfordert eine immense Muskelleistung, welche die Kolibris dank der im Vergleich zu ihrem kleinen Körper sehr starken Flugmuskulatur aufbringen können. Sie machen 25 bis 30 Prozent ihres Körpergewichts aus. Doch daraus entsteht auch ein möglicher Nachteil. Diese Muskeln und die Flugtechnik verbrauchen sehr viel Energie, die die Kolibris durch Nahrung aufnehmen müssen und sehr schnell in Energie umwandeln. Dies setzt ganz spezielle physiologische Stoffwechselleistungen voraus.

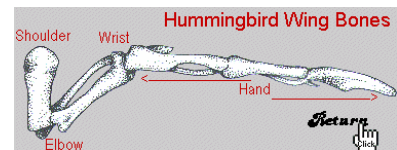


Abb.12: Anatomie des Kolibriflügels mit verlängerten Handknochen – an den Schwirrflug angepasst

6. Charakteristische stoffwechselphysiologische Kennzeichen des Schwirrflugs

Kolibris gehören wie bereits erwähnt zu den kleinsten gleichwarmen (Homoiothermie) Lebewesen. Schon alleine durch ihre geringe Körpergröße verlieren sie über die verhältnismäßig große Oberfläche sehr viel Wärmeenergie. Dieses Problem teilen sich alle winzigen gleichwarmen Tiere, weil ihre Oberfläche relativ zum Wärme erzeugenden Gewebe sehr groß ist, das heißt sie heizen bei hohen Temperaturen schnell auf, aber kühlen ebenso schnell ab.

Dabei müssen Kolibris aber ihre Körpertemperatur je nach Art stets bei einer Temperatur von 37°C bis 43°C halten, was bei ihrer Größe alleine schon ein gewaltiger Energieaufwand ist.

Allerdings verbraucht ihre Schwirrflugtechnik ebenso enorme Energiemengen. Um in den physiologischen Grenzbereichen für gleichwarme Wirbeltiere überhaupt bestehen zu können, besitzen Kolibris ein stark vergrößertes Herz. Das ist nötig, weil die Schlagfrequenz des Herzens, das normal ungefähr 0,6 Prozent des Körpergewichts ausmacht, physikalisch Begrenzungen hat und es nicht öfters als ungefähr 1200 Schläge pro Minute erzeugen kann. Aber um die aufgrund des hohen Energiestoffwechsels erforderliche erhöhte Sauerstoffversorgung sicher zu stellen, muss das Herz größer werden, damit es pro Schlag eine größere Blutmenge durch den Körper pumpen kann. Daher macht das Kolibriherz in etwa 2,5 Prozent des Körpergewichtes aus und schlägt bei Anstrengung bis zu 1200 mal pro Minute.

Die ohnehin bei Vögeln schon sehr an den hohen Sauerstoffverbrauch angepasste Lunge ist ebenfalls stark vergrößert und im Blutkreislauf sorgt eine hohe Dichte von etwa 6,6 Millionen pro Milliliter an relativ kleinen Erythrozyten für einen effizienten Gastransport.

Die notwendige Energie beziehen die Kolibris hauptsächlich aus dem Nektar, der reich an verschiedenen Zuckern ist, aber auch aus kleinen Insekten. Ihren Flüssigkeitsbedarf decken sie zusätzlich durch Wasseraufnahme. Kolibris nehmen pro Tag Nahrungsmengen auf, die immerhin mindestens mehr als die Hälfte ihres eigenen Körpergewichts beträgt.

Bei Erhöhung der Umgebungstemperatur sinkt natürlich der Temperaturgradient zwischen Außentemperatur und der Körpertemperatur, wodurch die Kolibris nicht mehr so viel Energie verwenden müssen, um ihre Körpertemperatur konstant zu halten. Demnach sinkt auch der Sauerstoffverbrauch der Kolibris. In den warmen Tropen, in denen die Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht relativ gering ausfallen, können die Kolibris ihre Körpertemperatur auch Nachts halten. Vorausgesetzt sie haben über den Tag durch Nahrungsaufnahme genügend Energie gespeichert, von welchen sie nun in der Nacht zehren können, weil in der Nacht ihre Nahrungsblüten im Normalfall geschlossen sind.

Kolibris bewohnen allerdings alle Höhenlagen des gesamten amerikanischen Kontinents von Alaska, über die Hochlagen der Anden bis hin zum südamerikanischen Feuerland. Zahlreiche Kolibriarten legen über das Jahr weite Wanderungen zurück. Natürlich konzentrieren sich die meisten Arten in den äquatorialen Regionen, aber im Sommer kann man sogar im Südwesten Alaskas auf die Art *Selasphorus rufus* (Fuchskolibri) treffen, der im Vergleich zu seiner Größe eine der längsten Wanderung in der Vogelwelt macht. Insgesamt legt er bei seinen Wanderungen zwischen seinem Sommerquartier Alaska und seinem Winterquartier Mexiko eine Strecke von 3.000 Kilometer und somit etwa 784.500 Körperlängen zurück.

Angeichts der Tatsache, dass Kolibris schon alleine für das Aufrechterhalten ihrer Körpertemperatur und für den Schwirrflug einen immensen Energiehaushalt betreiben, ist dies eine erstaunliche Leistung, welche nur möglich ist, weil sie in vor ihren Wanderungen riesige Fettdepots anlegen, sodass ihr ursprüngliches Gewicht schon einmal verdoppelt werden kann.

Sie stellen nämlich bei ihre Nahrungssuche ihre Energiequelle von Fett auf Kohlenhydraten um. Der Grund dafür ist, dass Kolibris ihre Fettdepots für die Wanderung aufbauen müssen, indem sie Fettsäuren aus dem Zucker synthetisieren, den sie mit dem Nektar zu sich genommen haben. Denn Fette haben bekanntlich einen höheren Verbrennungswert als Kohlenhydrate. Daher greifen sie bei ihrer Nahrungssuche auf die vorhandenen Kohlenhydratreserven zurück, um die Fettdepots für ihre Reise aufzuheben. Allerdings enthalten die Leber und Flugmuskulatur nur genügend Glykogen, die Speicherform von Glucosemoleküle, um für ungefähr fünf Minuten zu fliegen. Deswegen versuchen Kolibris ihre kraftraubende Nahrungssuche auf kurze Flugperioden zu beschränken, wodurch sie ihre Glykogenreserven durch den bei der Nahrungssuche zu sich nehmenden Nektarzucker ständig nachtanken können und gleichzeitig ihre Fettdepots aufsparen beziehungsweise erweitern können. Diese Umstellung ermöglicht eine Vielzahl von Enzymen.

In anderen Worten bedeutet das, dass Kolibris während ihrer Nahrungssuche auf Kohlenhydratenreserven zurückgreifen, die sie direkt mit dem Nektar wieder auffüllen, und während ihren Wanderungen greifen sie hauptsächlich auf Fettsäuren zurück, die mit 9,3 Kilokalorien pro Gramm einen höheren Verbrennungswert als die Kohlenhydrate mit 4,1 Kilokalorien pro Gramm besitzen.

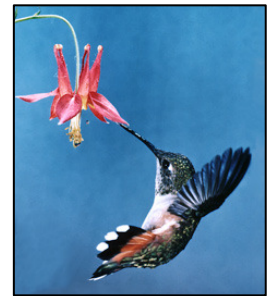


Abb.13: Weiblicher
Fuchskolibri
(*Selasphorus rufus*)

Dieser Wechsel zwischen zwei Energiequellen ermöglicht den Kolibris solche langen Wanderungen. Allerdings kühlen die Nächte in solchen hohen Breitengraden oder im Hochgebirge der Anden sehr stark ab, wodurch es den Kolibris unmöglich ist, ihre Körpertemperatur konstant zu halten.

Deswegen besitzen Kolibris eine weitere stoffwechselphysiologische Anpassung an ihren energievereschlingenden Lebensstil. An besonders kalten Nächten oder auch Tagen verfallen viele Kolibriarten in eine Art Kältestarre, dem Torpor, der auch bei einigen anderen kleinen Vogelarten zu beobachten ist, wie zum Beispiel den nahe verwandten Mausvögeln Afrikas (Coliiformes). Beim Torpor handelt es sich um eine Art Kältestarre, bei der, durch die geringen Außentemperaturen geregelt, aktiv die Körpertemperatur abgesenkt wird. Unter normalen Bedingungen liegt die Körpertemperatur zwischen 37° und 43°C. Doch mittels dem Torpor kann der Energiestoffwechsel bis auf ein Fünzigstel der Normalrate herabgesetzt werden, wobei die Atmung für längere Perioden aussetzen kann. Die Körpertemperatur sinkt dabei normalerweise um bis zu 20° auf ungefähr 18°C und die Herzschlagfrequenz, die bei einer Außentemperatur von circa 30°C 500 im Ruhezustand und bei Aktivität bis zu 1200 Schlägen pro Minute beträgt, sinkt auf etwa 36 Schlägen pro Minute. Da für die neuerliche aktive Erhöhung des Stoffwechsel aber eine gewisse Mindestenergie zur Verfügung stehen muss, können torpide Kolibris nur dann in den Normalstoffwechselbetrieb umschalten, wenn tagsüber ausreichende Energiereserven angelegt wurden. Unter diesen Umständen können sogar Individuen, deren Temperatur kurzzeitig auf 10°C oder darunter gefallen ist, wieder aus der Starre erwachen, allerdings nur bei externer Wärmezufuhr. Die nächtliche Starre dauert je nach Jahreszeit sieben bis zehn Stunden und das Erwachen dauert in der Regel 20 bis 90 Minuten und bei entsprechend ausreichender Ernährung scheint Torpor unbegrenzt oft möglich zu sein. Wie lange ein Individuum in der Starre überleben kann, ist noch ungewiss.

Generell kann der Torpor bei allen Kolibriarten nachgewiesen werden, vor allem bei Nahrungsmangel, der vor allem bei Nacht eintritt. Nichts desto trotz wenden ihn vor allem Arten an, die in kälteren Regionen leben.

Diese Eigenschaft ist notwendig, da bei normalem Energiestoffwechsel eine nächtliche Abkühlung oder Schlechtwetterperioden die Möglichkeit einer Nahrungssuche stark einschränken würde und sicherlich einen raschen Tod mit sich bringen würde. Denn im Hochgebirge der Anden herrschen oft extreme Witterungsbedingungen, bei denen die Temperatur nachts schon einmal um 20°C fallen kann. Der Torpor ist somit bei Kälte oder bei Nahrungsmangel in der Nacht unumgänglich.

Kolibris vermeiden die Kältestarre aber eher, weil das Erwachen wieder eine enorme Energieleistung erfordert, was nur mit genügend Reservestoffen funktioniert, und weil sie in der Starre für ihre Feinde ein gefundenes Fressen sind. Daher nutzen zum Beispiel die Arten der Anden Höhlen und Felsspalten, in denen sie vor den schlimmsten Wetterumstürze geschützt sind als im Freien.

Somit stellen die oft wechselnden Umweltbedingungen in gewisser Weise Regulatoren dar, die den Stoffwechsel beziehungsweise Energiehaushalt sowie die Körpertemperatur beeinflussen können.

Diese schwache Temperaturabhängigkeit erinnert sehr an die wechselwarmen (poikilothermen) Lebewesen dieser Erde. Mit hoher Wahrscheinlichkeit liegt die Bienenelfe (*Mellisuga helenae*), neben der Schweinsnasenfledermaus (*Craseonycteris thonglongyai*) oder der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus*), mit einem Gewicht von knapp 2 Gramm ziemlich nahe an der Grenze der möglichen Homoiothermie (Gleichwarmblütigkeit).



Abb.14: Die drei kleinsten endotherme Wirbeltiere der Welt im Größenvergleich.

Links: *Mellisuga helenae*; mitte: *Craseonycteris thonglongyai*; rechts: *Suncus etruscus*

Daher ist allein diese Tatsache, dass sich unter den Kolibris eines der kleinsten gleichwarmen Lebewesen dieser Erde befindet, eine bemerkenswerte Angelegenheit. Aber dass dazu noch die unter Wirbeltieren einzigartige Fähigkeit zum Schwirrflug kommt, dessen Flugmechanismen den Insekten gleicht, aber doch durch winzige Abwandlungen wiederum einzigartig in der Tierwelt ist, macht die Kolibris sowohl mit ihrem ästhetischen und eleganten Flugstil als auch mit ihren meistens anmutig schillerndem Federkleidern und ihrer kuriosen Lebensweise zu bemerkenswerten und erstaunlichen Geschöpfen der Natur.

Übersicht: Was Kolibris (Trochilidae) so einzigartig macht

Flugmechanik der Kolibris (Trochilidae):

- Bewegung der Flügelspitzen in einer mehr oder weniger horizontal liegenden Acht
- Richtungsänderung durch Änderung der Flügelschlagebene
- Flügel bleiben starr
- Bewegung kommt aus dem Schultergelenk, das dank seines speziellen Kugelgelenks 180° drehbar ist
- Distale Flügelteil aufgrund weniger ansetzender Muskelmasse stärker zur Supination und Pronation fähig als proximale Flügelteil
- Auftrieberzeugung zu 75% beim Abschlag und zu 25% beim Aufschlag
- Flügelschlagfrequenz ungefähr 80 Schläge/Minute, bei Balztänze bis zu 200 Schläge/Minute

Anatomische und physiologische Besonderheiten

- Schultergelenk als Kugelgelenk
- Verkürzte Armknochen, verlängerte Handknochen
- Riesige Flugmuskulatur, die am vergrößerten Brustbein ansetzt
- Flugstil ist mit einem hohen Energieverbrauch verbunden
 - Körpergröße sehr klein und zuckerreichen Nektar als Nahrung
- Unterschiedliche Energiequellen beim Nahrungsflug und Wanderungsflügen: Kohlenhydrate und Fett
- Muskulatur besitzt sehr viele Mitochondrien
- Vergrößertes Herz und vergrößerte Lunge
 - Große Anzahl von Erythrozyten im Blut für die Sauerstoffversorgung des Gewebes

Literatur

- Warrick, Douglas R. et. al. (23 June 2005), „*Aerodynamics of the hovering hummingbird*“, Fachzeitschrift *Nature*, Seite 1094-1097, Vol. 435
- Diamond, Jared M. (29 November 1990), „*How to fuel a hummingbird*“, Fachzeitschrift *Nature*, Seite 392, Vol. 348
- Zapanta-LeGeros, Racquel (24 April 1965), „*Morphology and Physiology of the Pectoral Muscles of humming-birds*“, Fachzeitschrift *Nature*, Seite 404, Vol. 206
- Williamson, Sheri L., „*A field guide to hummingbirds of North America*“, The Peterson field guides series®, 10. Ausgabe, 2002
- Alexander, David E., „*Nature’s flyers – Birds, Insects and the Biomechanics of flight*“, The Johns Hopkins University Press, 2004
- Weller, André-Alexander (Oktober 1999), „*Schillerfarben und Schwirrflug – Faszination Kolibris*“, Studium Integrale Journal, 6. Jahrgang / Heft 1, Seite 8-13, Heft 2, Seite 69- 76
- Lavers, Chris, „*Why Elephants have big ears. Nature’s engines and the order of life*“, Orion Books Ltd., 2000, übersetzt aus dem Englischen von Kamphuis, Andrea, „*Warum Elefanten große Ohren haben*“, Gustav Lübbe Verlag, 2001
- http://www.birds.cornell.edu/AllAboutBirds/BirdGuide/Rufous_Hummingbird.html
- <http://www.wildvogelhilfe.org/sonderbeitraege/grundwissen/vogelflug.html#Schwirrflug>
- <http://www.stern.de/wissenschaft/natur/:Kolibris-Kleine-Flugk%FCnstler/542211.html>
- <http://www.rubythroat.org/RTHUAnatomyMain.html>
- <http://www.hummingbirds.net/about.html>
- <http://www.mschloe.com/hummer/huminfo.htm>

Bildnachweis

Abbildung 1: <http://www.markuskappeler.ch/tex/texts/bienenelfe.html>

Abbildung 2: Slater Museum of Natural History, <http://www.ups.edu/x6260.xml>

Abbildung 3: Alexander, David E., *“Nature’s flyers – Birds, Insects and the Biomechanics of flight”*, The Johns Hopkins University Press, 2004, Seite 21

Abbildung 4: turkawka.kaywa.ch/files/Fliegen.ppt

Abbildung 5: Lavers, Chris, *“Why Elephants have big ears. Nature’s engines and the order of life”*, Orion Books Ltd., übersetzt aus dem Englischen von Kamphuis, Andrea, *„Warum Elefanten große Ohren haben“*, Gustav Lübbe Verlag, 2001, Seite 17

Abbildung 6: Alexander, David E., *“Nature’s flyers – Birds, Insects and the Biomechanics of flight”*, The Johns Hopkins University Press, 2004, Seite 100

Abbildung 7: Slater Museum of Natural History, <http://www.ups.edu/x6260.xml>

Abbildung 8: Slater Museum of Natural History, <http://www.ups.edu/x6260.xml>

Abbildung 9: <http://www.natur-lexikon.com/Texte/WAS/001/00002/WAS00002.html>

Abbildung 10: Warrick, Douglas R. et. al. (23 June 2005), *„Aerodynamics of the hovering hummingbird”*, Fachzeitschrift *Nature*, Seite 1095, Vol. 435

Abbildung 11: <http://www.youtube.com/watch?v=l3XT6qoNMMQ>

Abbildung 12: <http://www.mschloe.com/hummer/huminfo.htm#flight>

Abbildung 13: http://www.birds.cornell.edu/AllAboutBirds/BirdGuide/Rufous_Hummingbird.html

Abbildung 14: <http://www.naturehaven.com/Hummingbird/hummer4.jpg>
<http://www.pragas.com.br/pragaskids/pragas/especial/images/olimpiadas04.jpg>
<http://www.apus.ru/im.xp/049056054124052057050050053054.jpg>