

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

E 1838/1975

Glossophaga soricina (Phyllostomatidae)
Flug auf der Stelle

Mit 6 Abbildungen

GÖTTINGEN 1975

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Glossophaga soricina (Phyllostomatidae) **Flug auf der Stelle**

DAGMAR und O. v. HELVERSEN

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Blumenfledermäuse und Fledermausblumen

Bei allen Blütenpflanzen muß der Pollen, wenn Fremdbestäubung erreicht werden soll, über eine gewisse Distanz zu den Narben anderer Blüten gelangen. Aus dieser Notwendigkeit entwickelte sich ein ganzes System von Symbiosen zwischen Pflanzen und Tieren: Tiere übernehmen den Transport des Pollens, dafür werden sie von den Pflanzen, vor allem durch Nektar, beköstigt. Hochspezialisierte Blütenbesucher entwickelten sich nicht nur unter den Insekten und Vögeln: In den Tropen der alten und der neuen Welt entstand — offenbar zweimal unabhängig voneinander — ein Blüten-Ökosystem aus „Fledermausblumen“ und „Blumenfledermäusen“.

In den neuweltlichen Tropen sind es vor allem die Blumenvampire (Glossophaginae), eine Unterfamilie der Blattnasenfledermäuse (Phyllostomatidae), die sich ganz auf den Blütenbesuch spezialisiert haben. Rund 35 Glossophaginen-Arten leben in Süd- und Mittelamerika, nördlich bis Arizona, südlich bis an den Rio de la Plata vordringend. Ihr Verbreitungs-Schwerpunkt liegt in den circumaequatorialen Regenwäldern. In wechselseitiger Anpassung haben sich in der neotropischen Flora vermutlich über 500 verschiedene Arten von Blütenpflanzen aus rund 30 Pflanzenfamilien zu Fledermausblumen entwickelt (VOGEL [13]).

Bestäuber und Blüten besitzen spezifische Anpassungen aneinander, die im Falle der Fledermausblütigkeit besonders deutlich hervortreten.

Die Anpassungen der Blumenfledermäuse liegen, wie zu erwarten, vor allem im Bereich der Nahrungsaufnahme: eine langgestreckte Schnauze,

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 17.

reduzierte Bezahnung der Kiefer, eine außerordentlich lange Zunge, die mit haarförmigen, rückwärts gerichteten Papillen besetzt ist. Außerdem können die Blumenfledermäuse — ähnlich Kolibris, wenn auch nicht so perfekt — im Schwirrfly für einige Sekunden vor einer Blüte rütteln, wenn sie mit ihrer langen Zunge den Nektar lecken.

Die Fledermausblumen zeigen entsprechende Anpassungen an die Ansprüche ihrer Bestäuber: Sie haben relativ große Blüten, die ungewöhnlich viel Nektar (bis zu mehreren Kubikzentimetern) erzeugen und dementsprechend sehr große Nektarien besitzen. Die meisten Fledermausblumen sind nur in der Nacht geöffnet: viele erblühen erst nach Eintritt der Abenddämmerung und schließen sich bereits vor Morgengrauen wieder. Charakteristisch für die Fledermausblumen ist ein intensiver, etwas süßlich-muffiger, manchmal für den Menschen unangenehmer Duft. Die Blütenfarbe ist fast immer unauffällig, oft trübe braun oder grünlich: denn für die Fledermäuse, die kein Farbsehen besitzen, ist sie ohne Belang. Die Blüten sind frei exponiert, um den Fledermäusen einen von Zweigen ungehinderten Anflug zu ermöglichen. Fast alle Fledermausblumen haben eine mehrere Wochen oder gar Monate lange Blühperiode, so daß die Blumenfledermäuse, die über ein sehr gutes Ortsgedächtnis verfügen, sich den Standort einer Pflanze einprägen können.

Die im Film gezeigte *Vriesea gladioliflora* (Bromeliaceae) ist eine typische Glossophaginen-Blume, die nur im Schwirrfly ausgebeutet werden kann. Solche Blumen müssen dafür sorgen, daß der für den Flügelschlag benötigte Raum frei von Hindernissen bleibt. Die chiroptero-philien *Vriesea*-Arten gehören dem „Kurzglocken-Typus“ der Fledermausblume (VOGEL [13]) an. Eingestäubt wird bei *Vriesea gladioliflora* nur die Stirn der Fledermaus. Andere Fledermausblumen können großen Pinseln von Staubgefäßen gleichen und stäuben dann die gesamte Unterseite der Fledermaus mit Pollen ein, oder es sind große Becher, an und auf denen die Fledermäuse landen können.

Grundsätzliches zur Aerodynamik des Fledermausfluges

Wenn sich eine dünne Platte, z. B. der Flügel einer Fledermaus oder eines Vogels, relativ zur umgebenden Luft bewegt (Abb. 1a), so greifen an diesem Flügel 1. eine Kraft und 2. (bei fast allen Anstellwinkeln) ein Drehmoment an.

Die Kraft wird als Luftkraft L bezeichnet. Sie läßt sich (nach der Regel vom Parallelogramm der Kräfte) in Komponenten zerlegen, so z. B. zweckmäßigerweise in eine Komponente parallel zur Anströmrichtung, den Widerstand W des Flügels, und in eine Komponente senkrecht dazu, die man am besten als Quertrieb Q bezeichnet. Die Größe und Richtung der auftretenden Luftkraft hängt von den Eigenschaften des Flügels

(Profil, Oberflächenrauigkeit, Flächengröße usw.), von der Bewegungsgeschwindigkeit und vom Anstellwinkel α ab. Der Anstellwinkel beeinflusst verständlicherweise vor allem die Richtung der Luftkraft, und damit das Verhältnis von Widerstand und Querkraft.

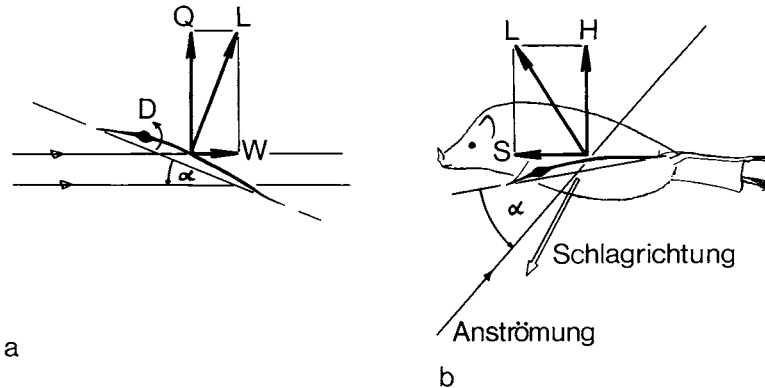


Abb. 1. Schema der Luftkrafterzeugung bei einem Fledermausflug. Kraft-erzeugung (a) an einem isolierten, von vorn angeströmten Flügel, (b) in der Mitte des Abschlages beim horizontalen Geradeausflug

Das Drehmoment (bez. einer Längsachse des Flügels, z.B. des Unterarmes) kann zur Kippung des Körpers um die Querachse führen: normalerweise wird es aber durch entgegengesetzte Drehmomente anderer Herkunft kompensiert und wird dann entweder vom „Tragwerk“ aus Flügelknochen, -sehnen und -muskeln aufgefangen, oder es führt zu einer passiven Verdrehung des Flügels, die mit einer Verwindung des Flügels entlang seiner Längsachse verbunden sein kann.

Beim Abschlag des Flügels während eines normalen, horizontalen Geradeausfluges kann man daher — nur im Prinzip allerdings — die auftretenden Kräfte angeben (Abb. 1b). Für jedes Flächenelement des Flügels ergibt sich die Anströmung aus der Vektorsumme des Fahrtwindes und der (negativen) Bewegungsgeschwindigkeit des Flächenelementes (in einem körperfesten Koordinaten-System betrachtet). Sowohl die Größe der Anströmung, wie auch ihre Richtung, also der Anstellwinkel, sind daher vom Rumpfabstand des betrachteten Flügelabschnittes abhängig — außerdem sind sie periodische Zeitfunktionen. Beim Abschlag des Flügels ist die Luftkraft, wie in Abb. 1b veranschaulicht, nach vorne-oben gerichtet. Man kann sie entweder (wie in Abb. 1a) in Querkraft und Widerstand zerlegen, oder — hier interessanter — in eine Komponente in Flugrichtung und eine zweite senkrecht dazu, die der Schwerkraft entgegengerichtet ist. Die erste Komponente

wird als Schub S (oder als Vortrieb) bezeichnet, die zweite als Hub H (oder als Auftrieb¹). Beim Aufschlag des Flügels wird vermutlich — wie bei Vögeln (OEHME [10]) — mit Hilfe eines veränderten Anstellwinkels eine leicht nach hinten geneigte, sonst aber nach oben gerichtete Luftkraft (also Hub und etwas Rücktrieb) erzeugt. Im stationären, unbeschleunigten, horizontalen Geradeausflug müssen die Summe des Hubs über eine Flügelschlagperiode natürlich gleich dem Gewicht der Fledermaus (oder des Vogels) und die Summe des Schubs gleich dem Luftwiderstand des gesamten Tieres sein.

Der Flug auf der Stelle scheint auf den ersten Blick leieliter verständlich, da er einer noch einfacheren Gleichgewichtsbedingung gehorcht: Im Mittel muß der Schub gleich Null und der Hub gleich dem Körpergewicht sein. Um in der Luft an der Stelle stehen bleiben zu können, muß die Fledermaus (oder der rüttelnde Vogel) eine Luftsäule nach unten beschleunigen, so daß die dabei — wegen der Konstanz des Gesamtimpulses — an ihm selbst angreifende Stoßkraft umgekehrt gleich der Schwerkraft ist. Diese Stoßkraft ist gleich dem Produkt von sekundlich beschleunigter Luftmasse und der ihr erteilten Geschwindigkeitszunahme. Eine auf der Stelle fliegende Fledermaus fliegt daher in einem von ihr selbst erzeugten, nach unten gerichteten Luftstrom. Dieser Abwind ist allerdings sicherlich nicht homogen: er kann zusätzliche Komponenten in horizontaler Richtung aufweisen, die sich während des Flügelschlagzyklus verändern. Daher ist die aerodynamische Analyse des Fluges auf der Stelle noch schwieriger als die des Geradeausfluges.

Wenn eine Fledermaus (oder ein Vogel) vom Horizontalflug in den Flug auf der Stelle übergeht, dann muß also der im Mittel erzeugte Hub derselbe bleiben, der Vortrieb aber zu Null werden. Maximaler Auftrieb läßt sich dabei — im Prinzip — auf zwei Weisen erreichen: (1) Die Schlagbahn der Flügel könnte mehr oder weniger vertikal gerichtet werden und der Anstellwinkel des Flügels relativ zur Schlagbahn sehr groß eingestellt werden, so daß im wesentlichen die Widerstandskomponente der Luftkraft nach oben gerichtet wird. Die Gefahr des Abreißen der Strömung wäre dann außerordentlich groß, wenn nicht unvermeidlich. (2) Eine andere Möglichkeit ist daher, die Schlagbahn mehr oder weniger horizontal zu stellen, und damit nicht den Widerstand, sondern die Querkraft nach oben zu richten. Dieser Weg scheint der energiesparendere zu sein, der bei allen gut rüttelnden Vögeln eingeschlagen wurde. Zu höchster Perfektion haben die Kolibris dieses Verfahren entwickelt: Sie „hängen beim Flug auf der Stelle an ihrem Vortrieb“, wie v. HOLST [3] es ausdrückte. Der Film E 1617 (KOENIG [15]) zeigt dieses

¹ In Anlehnung an die Windkanaltechnik, bei der ein Profil stets horizontal angeströmt wird, wird leider in der technischen Literatur auch die Querkraft häufig als „Auftrieb“ bezeichnet.

Verhalten sehr anschaulich. — Bei den Fledermäusen scheint der Rüttelflug eher mit einer intermediären Technik zwischen den beiden gedanklichen Extremen (1) und (2) erreicht worden zu sein, wie der vorliegende Film und die folgende Beschreibung zeigen.

Flugtypen bei Fledermäusen

Auch unter den Fledermäusen gibt es wie unter den Vögeln verschiedene Flugtypen, die sich zu einer Reihe anordnen lassen, an deren einem Ende die schmalflügeligen, schnellfliegenden Arten und an deren anderem Ende die breitflügeligen, sehr manövrierfähigen Flieger stehen. Die reißend schnell und hoch fliegenden, schmalflügeligen Bulldogfledermäuse (Molossiden) wären etwa Seglern unter den Vögeln vergleichbar, während die auf eher langsamen, aber extrem wendigen Flug spezialisierten Arten, wie z. B. die Großohrfledermaus *Plecotus*, in ihrem Flugverhalten eher einem Rotschwanz (oder unter den Greifvögeln: einem Sperber) ähneln. Die Blumenfledermäuse würden in einer solchen Reihe etwa in der Mitte stehen: Ihre Flächenbelastung liegt bei rund $0,12\text{--}0,15\text{ p/cm}^2$ (und damit in der gleichen Größenordnung wie bei Kolibris (vgl. KOENIG [15]) und bei leichten Singvögeln (Rauchschwalbe, Gartenrotschwanz: $0,16\text{ p/cm}^2$, vgl. OEHME [9])). Bei andern kleinen Fledermäusen (Größenklasse $\leq 20\text{ g}$) liegt die Flächenbelastung zwischen $0,08\text{ p/cm}^2$ (bei *Saccopteryx*, einem sehr wendigen Flieger) und $0,25\text{ p/cm}^2$ (bei *Molossus*, einer pfeilschnell und hoch jagenden Art; vgl. HARTMAN [2]).

Zur Entstehung des Films

Der Film zeigt Flugaufnahmen eines Männchens von *Glossophaga soricina* (PALLAS 1776). Das Tier war im Dezember 1970 im Küstenurwald bei Linhares, Espirito Santo, Brasilien, beim Blütenbesuch lebend gefangen worden. Es lebte etwa ein Jahr lang in Gefangenschaft: während dieser Zeit entstanden die Aufnahmen in Freiburg i. Br. und in Göttingen. Die Maße des Tieres waren: Kopfrumpflänge 50 mm, Unterarmlänge 35 mm, Flügelspannweite ca. 25 cm, Flügelfläche (einschließlich der relativ kleinen Schwanzflughaut) ca. 75 cm^2 , Körpergewicht zur Zeit der Aufnahme 10,1 g, Flächenbelastung daher ca. $0,13\text{ p/cm}^2$. Für die Filmaufnahmen war die Fledermaus darauf dressiert, Honigwasser von der Spitze einer langen Glaspipette zu lecken, während sie im Schwirrfly vor dieser Pipette rüttelte. Die Aufnahmen von oben erfolgten über einen Spiegel. Zusätzlich wurden Anflüge an einer natürlichen Fledermausblume aufgenommen¹. Die Zeitlupenaufnahmen wur-

¹ Herr Gartenoberinspektor H. Lehmann stellte uns freundlicherweise ein blühendes Exemplar von *Trieisea gladioliflora* (WENDL.) ANT. 1880 (Bromeliaceae) aus dem Botanischen Garten der Universität Heidelberg zur Verfügung.

den mit einer Hochfrequenz-Drehspiegelkamera (Fastax 16 mm) hergestellt.

Beschreibung des Schwirrfluges

Unter den Fledermäusen sind anscheinend nur relativ wenige Arten zum Rüttelflug auf der Stelle fähig, vor allem kleine, besonders wendige Insektenjäger, wie z. B. Hufeisennasen (*Rhinolophus*) (s. EISENTRAUT [1]), kleine Phyllostominen wie *Micronycteris* und *Macrotus*, und die Großohrfledermäuse (*Plecotus*). Nur der Rüttelflug von *Plecotus auritus* ist bereits näher untersucht (EISENTRAUT [1], NORBERG [7]).

Wie man bereits aus Einzelaufnahmen geeigneter Flugphasen von Blumenfledermäusen entnehmen kann, ist der Schwirrflug der Glossophaginen weiter entwickelt, besonders hinsichtlich des Rückschlages, als der vermutlich aller andern Fledermäuse. Der Rüttelflug der Blumenfledermäuse stellt damit eine Parallele zum — aus demselben ökologischen Grund entwickelten — Schwirrflug der Kolibris dar, wenn er auch noch weit unvollkommener und daher eher dem Rüttelflug der Nektarvögel zu vergleichen ist (ZIMMER [14]).

Der Film zeigt (nicht-synchrone) Aufnahmen aus drei Raumrichtungen (von der Seite, von oben und von vorn), außerdem eine synchrone Aufnahme, deren Bildqualität allerdings des geringen Abbildungs-Maßstabes wegen geringer ist. Eine quantitative Auswertung (dieser und weiterer, synchroner Aufnahmen aus zwei Raumrichtungen) ist geplant, die folgende Beschreibung gibt vor allem qualitative Ergebnisse wieder.

Die Flügelstellungen während eines Flügelschlag-Zyklus sind in den Abb. 2–4 dargestellt. Zur Beschreibung sei von der Position (Abb. 2d) ausgegangen, in der die Flügel V-förmig nach oben gestreckt sind und die Flughäute etwa in zwei Ebenen senkrecht zur Transversalebene liegen. Das ist die Ausgangsstellung für den Abschlag: Die Flügel werden weit ausgebreitet und gestreckt von oben-hinten nach vorn-unten bewegt (Abb. 2, 3, 4 — jeweils d–f). Die Schlagbahn ist dabei etwa 150° zur Horizontalen geneigt, damit etwa 45° zur Körperlängsachse (Abb. 5). In der Mitte des Abschlages wird die Flügelfläche mit sehr hohem Anstellwinkel angeströmt: Die Sehne, etwa beim 5. Finger genommen, bildet einen Winkel von etwa 50° zur Schlagrichtung (Abb. 5). Vermutlich darf man beim Flug auf der Stelle zu diesem Zeitpunkt der kraftvollen Abwärtsbewegung des Flügels (Geschwindigkeit der Flügelspitze: ca. 10 m/s) die Anströmrichtung ungefähr der (negativen) Bewegungsrichtung gleichsetzen: (der aerodynamische Anstellwinkel dürfte jedenfalls kaum mehr als $5\text{--}10^\circ$ kleiner sein). Der Flügel erzeugt daher in dieser Phase des Abschlages eine im wesentlichen nach oben, vielleicht etwas nach hinten-oben gerichtete Luftkraft, deren Hauptanteil vom Widerstand W des Flügels (vgl. Abb. 1 a) gebildet wird. Ob ein so hoher Anstellwinkel zum Abreißen der Strömung führt, eventuell auch nur

zum teilweisen und kurzfristigen Abreißen, ist kaum zu entscheiden. Wenn ein Abreißen vermieden werden sollte, dann wäre das — neben einer günstigen Bahnführung — nur der außerordentlich kurzen Dauer jeder Flugphase zu verdanken. Die scharfe Flügelkante könnte als Turbulenzgenerator wirken (eventuell auch die über die Flügelober-

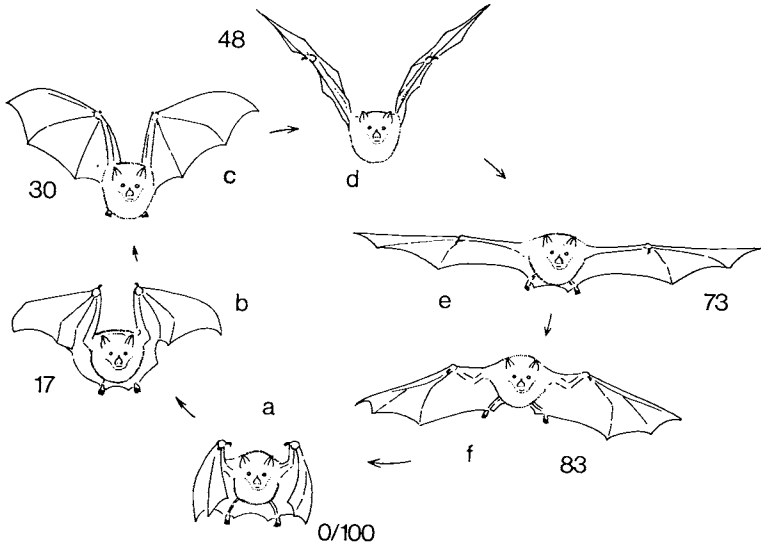


Abb. 2

fläche vorragenden Finger- und Armknochen; vgl. auch NORBERG [8]). Die Verwindung des Flügels während des Abschlages ist gering (vgl. z. B. Abb. 2e); auf manchen Aufnahmen ist eine leichte pronatorische Verwindung zu erkennen, (was einer Anpassung an die höhere Geschwindigkeit der Flügelspitze entsprechen würde). Das konkave Profil lenkt die Luftströmung an der Hinterkante noch mehr nach unten ab.

Die Flügel werden im Verlauf des Abschlages auf einer Halbkreisbahn weit nach vorn geführt, bis sie — am Ende des Abschlages — einander parallel gerade nach vorn gestreckt sind (Abb. 2, 3, 4 — jeweils a). In der Endphase des Abschlages dürften die von den beiden Flügeln erzeugten Luftkräfte folglich nach außen-oben gerichtet sein, wobei sich die jeweils lateralen Komponenten beider Flügel aufheben.

Auf diese Weise ist die Ausgangsstellung für den Rückschlag erreicht, der völlig anders ausgeführt wird als der Abschlag. Der Flügel wird zunächst mit dem Anstellwinkel 0° (in einer sagittalen Ebene, parallel zur Projektionsebene bei Seitenansicht) — also mit ganz geringem

Widerstand — nach oben geführt. Dadurch bleibt die Bewegung „rund“ und es ist kein abruptes Bremsen notwendig. Gleichzeitig mit der Aufwärtsbewegung der Flügelspitze tritt schon sehr bald eine Supination der Spitzen-Region ein (in Abb. 3a eben angedeutet). Von diesem Zeitpunkt der Rückwärtsbewegung an tritt eine funktionelle Zweiteilung

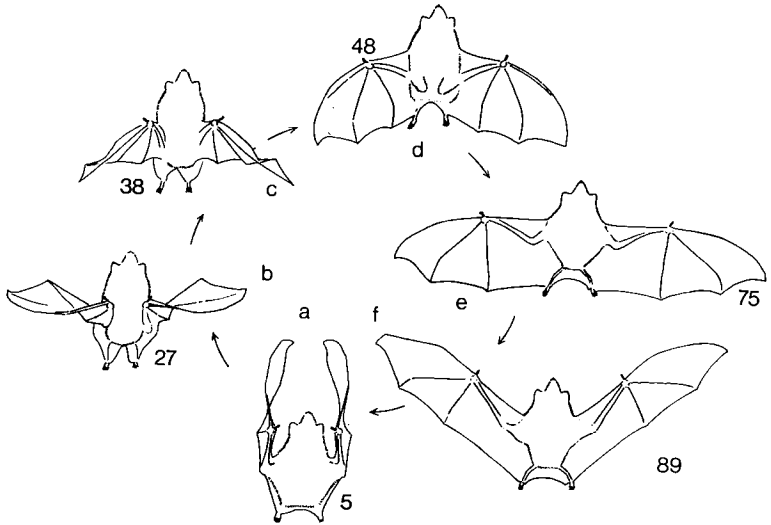


Abb. 3

des Flügels auf: Da der Unterarm weiterhin in der Sagittal-Ebene nach oben geführt wird (Abb. 2b. c), bis er annähernd senkrecht nach oben zeigt (Abb. 3b), bleibt die vom 5. Finger geraffte Armflughaut körpernah und erzeugt keinen wesentlichen Widerstand (Abb. 6). Der Handteil des Flügels, das Dactylopatagium, hingegen (insbesondere der Bereich zwischen Flügel-Vorderkante und 4. Finger) wird so weit supiniert, daß seine morphologische Oberseite nach unten gekehrt wird und einen positiven Anstellwinkel zur Bewegungsrichtung erhält. Dieser stark supinierte Handbereich ist am besten bei der Ansicht von oben zu erkennen (Abb. 3b). Da 4. und 5. Finger in der Bewegung gegenüber der Flügelspitze etwas zurückbleiben, tritt ein Knick in der Flughaut in der Achse des 4. (und des 5.) Fingers auf (Abb. 3b, 4c und vor allem Abb. 6). Der Anstellwinkel der Profilversehne im Handbereich beträgt, wie man anhand der Aufnahmen von oben und von der Seite abschätzen kann, im optimalen Bereich rund 45° (Abb. 5) relativ zur Schlagbahn. (Relativ zur Anströmrichtung ist er sicherlich etwas kleiner, da die

Fledermaus, wie erwähnt, in einem von ihr selbst erzeugten Abwind fliegt.) Auf jeden Fall wird der Flügel aber von unten (aber von der morphologischen Oberseite her) angeströmt. Die resultierende Luftkraft dürfte daher schräg nach vorn-oben gerichtet sein und daher etwas Hub und (vermutlich etwas mehr) Schub erzeugen.

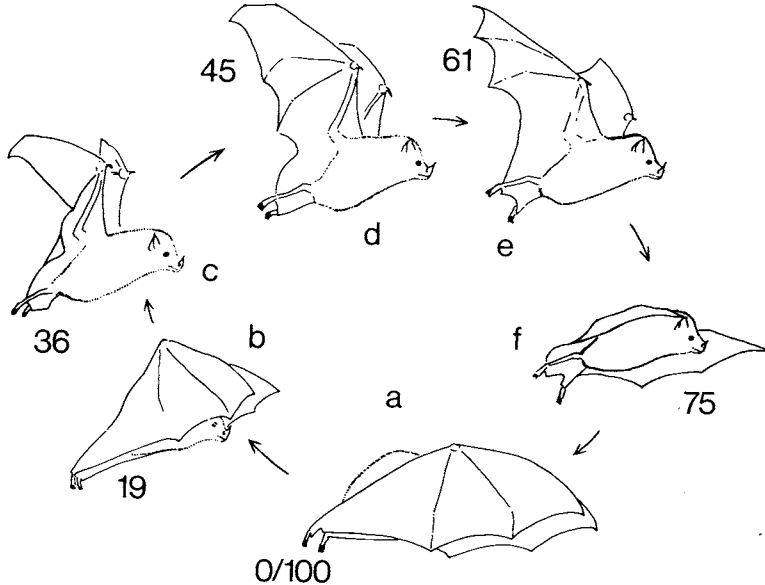


Abb. (2. 3) 4. Zyklus der Flugbewegung beim Schwirrflug einer Blumenfledermaus (*Glossophaga soricina*): Einzelbilder in Ansicht von vorn (2), von oben (3) und von der Seite (4). Die jeweils mit a, b, ... f bezeichneten Bilder geben für die jeweilige Ansicht charakteristische Flugstellungen wieder (entsprechen sich aber nicht beim Vergleich der drei Blickrichtungen). Wenn man die Zeitdauer T eines Zyklus (rund 60 ms) in 100 Intervalle aufteilt (und von der Stellung, in der die Flügel am weitesten nach vorn gestreckt werden, zu zählen beginnt), so gibt die bei jedem Einzelbild eingetragene Nummer den Zeitpunkt der zugehörigen Stellung an

Sobald die Flügel weit genug nach hinten geführt sind (und der Unterarm in seiner fast nach oben gerichteten Endstellung angelangt ist), klappt sich der Flügel wieder auf, die Hand wird in einer Pronation gewendet, und der 5. Finger strafft die Armflughaut wieder. Man erkennt in Abb. 5 bei Vergleich der Zeitmarken deutlich, daß der Bewegungsumkehrpunkt der Flügelspitze zeitlich vor dem von 4. und 5. Finger liegt: Die Flügelvorderkante beginnt also schon mit dem Ab-

schlag, während die Armflughaut sich noch ausbreitet und sich wie ein Segel mit Luft füllt. Dabei verschwindet der Knick, der zuvor in der Region des 5. Fingers die Flughaut teilte, und als Ergebnis dieser Bewegung wird wieder die Ausgangslage für den Abschlag erreicht.

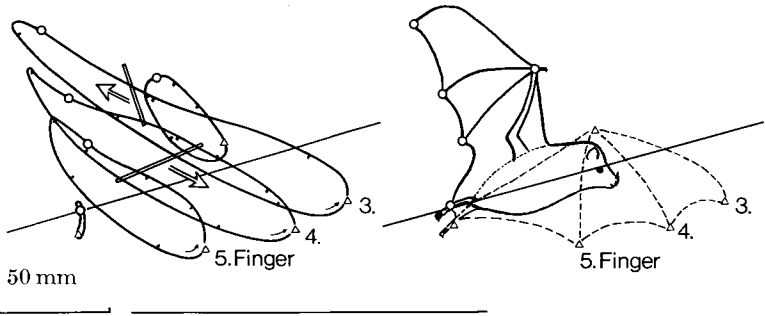


Abb. 5. Bahnkurven wichtiger Flügelpunkte beim Schwirrflug von *Glossophaga soricina* Seitenansicht. Eingezeichnet sind die Bewegungskurven des rechten Handgelenkes, der rechten Flügelspitze (= Ende des 3. Fingers), der Endpunkte von 4. und 5. Finger und der Ferse. Der rechte Teil der Abbildung veranschaulicht die Lage der Bezugspunkte; die Punkte bei Beginn (Δ) und Ende (\circ) des Aufschlages entsprechen sich im linken und rechten Abbildungsteil. Als Zeitmarke ist die Stellung der Bezugspunkte für jedes 5. Filmbild (Zeitabstand ca. 9 ms) eingetragen (\circ und Δ sind ebenfalls Zeitmarken). Im linken Teil der Abbildung ist zusätzlich der ungefähre Anstellwinkel der Schne des Flügelprofils eingezeichnet, und zwar in der Mitte des Abschlages (unterer Balken) und während des Rückschlages (hierbei nur Handflügel berücksichtigt) (oberer Balken). Winkel der Schlagbahn zur Horizontalen: ca. 150° , zur Körperlängsachse: ca. 45° . Winkel der Körperachse zur Horizontalen: ca. $15-17^\circ$

Zusammenfassend kann man die vermutliche Wirkungsweise der Flügelschlagbewegung folgendermaßen beschreiben: Beim Abschlag der gestreckten Flügel wird mit einer großen Flügelfläche der wesentliche Auftrieb (und etwas Rücktrieb) erzeugt. Beim Aufschlag erfährt der Flügel eine funktionelle Zweiteilung: Die Armflughaut wird vom 5. Finger gerafft und möglichst körpernah in der Ebene der Bewegung geführt, während der distale Teil der Handflughaut so weit supiniert wird, daß seine morphologische Oberseite einen positiven Anstellwinkel zur Anströmung erhält. Von dieser relativ kleinen Fläche wird daher auch beim Rückschlag Hub gewonnen, daneben Vortrieb erzeugt.

Über eine Flügelschlagperiode könnten sich so der beim Abschlag entstehende Rücktrieb und der beim Aufschlag auftretende Vortrieb die Waage halten, während sich der Hub insgesamt addiert. Da die Größe des Hubes sich im Verlauf der Schlagperiode aber sehr stark ändert,

muß die Frequenz der Flügelschläge genügend hoch sein, um ein auffälliges Schwanken des Schwerpunktes zu vermeiden. Im Mittel aus 8 genau ausgemessenen Schlagperioden ergab sich für die Periodendauer ein Wert von $T = 62 \pm 2$ ms: das entspricht einer Flügelschlagfrequenz von 16/s. Wie eine Großaufnahme im Film zeigt, wird die Schnauzenspitze trotz des leichten Schwankens des Schwerpunktes mit größter Präzision vor der Pipettenöffnung am Ort gehalten.

Die Schwanzflughaut scheint beim Schwirrflug kaum eine Funktion zu haben. (Das macht die Reduktion der Schwanzflughaut bei einer Reihe von Glossophaginen verständlich.) Die Beine bleiben relativ locker nach hinten gestreckt. Sie führen eine im wesentlichen Flügelschlag-synchrone Pendelbewegung durch, die aber wahrscheinlich passiv erfolgt: Die Armflughaut zieht vermutlich beim Auf- und Abschlag die Beine etwas mit; außerdem könnten die leichten Auf- und Abbewegungen des Körpers, demgegenüber die Beine etwas zurückbleiben, eine Rolle spielen.

Vergleich mit dem Rüttelflug von Vögeln

Am Ort fliegende Vögel wenden, je nach Art, zwei völlig verschiedene Flugtechniken an, die sich vor allem in der Art und Weise des Aufschlages unterscheiden (OEHME [10], [11]): Schmalflügelige Arten, wie der Turmfalk, setzen vor allem ihren Handflügel ein, indem sie den Flügel im Handgelenk stark abknicken. „Die Gebrauchsstellung beim Rüttelflug ist ein gebeugter Arm“, wie LORENZ [5] es ausdrückte. Der Rückschlag gleicht in der Zerteilung der Funktion von Arm- und Hand-Teil dem der Blumenfledermäuse. Denselben Typ des Aufschlages beschrieb OEHME für den Bremsflug der Taube [10]. Bei den Kolibris ist der Flügel „in der Gebrauchsstellung des gebeugten Arms erstarrt“, ihr Rüttelflug, bei dem Vor- und Rückschlag fast mit gleicher Wirkung Auftrieb erzeugen, erreicht die höchste für Wirbeltiere mögliche Perfektion und ähnelt in mancher Hinsicht bereits dem Insektenflug. — Eine völlig andere Technik wenden viele Kleinvögel, wie die Nektarvögel (ZIMMER [14]) oder der Gartenrotschwanz (OEHME [11]) an. Sie schlagen beim Flug auf der Stelle mit weit ausgebreiteten Flügeln unter hohem Anstellwinkel nach vorn-unten und führen die Flügel möglichst eng angelegt zurück. Infolge eines nach unten gerichteten Knicks in der Schlagbahn am Ende des Abschlages durchläuft die Flügelspitze ihre — von der Seite gesehen — ovale Bahn im umgekehrten Sinn wie bei den Fledermäusen (OEHME [11]).

Um dem Abreißen der Strömung an den steil angestellten Flügeln entgegenzuwirken, können Vögel bessere Hochauftriebshilfen als die Fledermäuse einsetzen: Einen vom Daumenfittich gebildeten Vorflügel und die als Spaltflügel wirkenden Handschwingenspitzen. Beide Möglichkeiten sind den Fledermäusen verschlossen, bei denen nur die

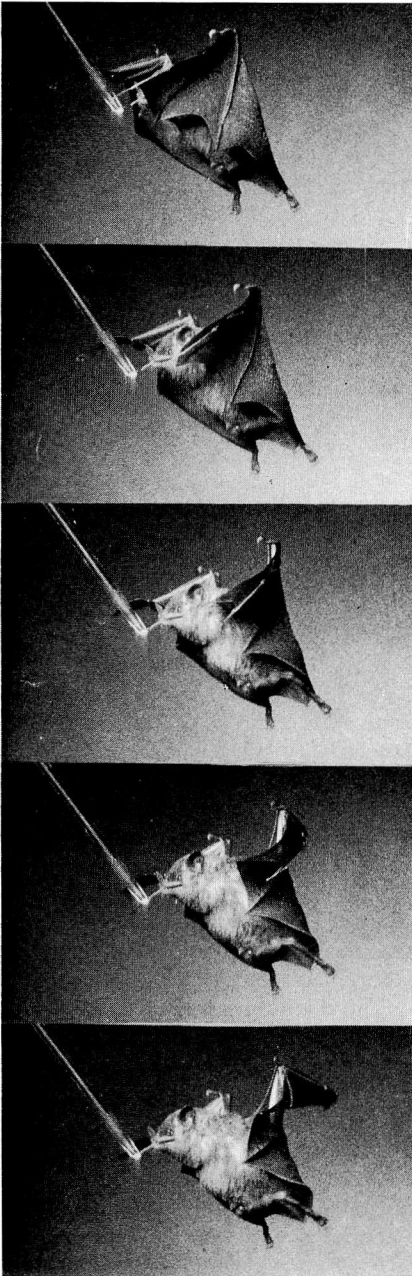


Abb. 6. Einzelbilder vom Flügelrückschlag während des Abfluges von der Pipette. Die Aufnahmeserie gibt nicht genau den Bewegungsablauf beim stationären Schwirrflug wieder, zeigt aber besonders gut die vom 5. Finger körpernah geführte Armflughaut und die enorme Supination der Flügelspitze. Abstand der Einzelbilder: 1,67ms; Reihenfolge: von oben nach unten.

(Aufnahme mit Trommelkamera und stroboskopischer Blitzbeleuchtung: IWF)

scharfe Flügelvorderkante als Turbulenzgenerator eingesetzt werden dürfte (NORBERG [8]). Ebenso sind die Fledermäuse beim Rückschlag in einer ungünstigeren Lage: Der Vogelflügel kann durch Drehen der Einzelfedern durchlässig werden, die Flughaut kann das nicht. Außerdem können, wie bei Rauchschwalbe (OEHME [9]) und Gartenrotschwanz (RÜPPELL [12]) wahrscheinlich gemacht, die Einzelfedern durch diese Drehung einen günstigeren Anstellwinkel zur Anströmung erhalten. Der Schwirrflug der Blumenfledermäuse ähnelt nach den bisherigen Kenntnissen wohl am meisten dem Bremsflug der Taube (OEHME [10]): Der Abschlag erfolgt mit voll ausgebreiteten Flügeln, beim Aufschlag aber wird der Arm gebeugt, und die funktionelle Zweiteilung erlaubt eine Erzeugung von Hub und Schub. Allerdings ist bei den Blumenfledermäusen der aerodynamische Anstellwinkel des Flügels beim Abschlag sehr viel größer als bei der Taube. Das ähnelt mehr dem Nektarvogel-Typus. Die Körperlängsachse der Blumenfledermäuse bleibt — verglichen mit allen rüttelfliegenden Vögeln — erstaunlich waagrecht (ihr Winkel zur Horizontalen beträgt nur 15–20°, vgl. Abb. 5). Der Rüttelflug der Großohrfledermaus (EISENTRAUT [1], NORBERG [7]) erscheint in dieser Sicht wie eine Vorstufe für die Technik der Blumenfledermäuse. Die Zweiteilung des Flügels während des Rückschlages ist bei *Plecotus* nur angedeutet. Bei Flughunden (KULZER [4]) scheint der Flügelaufschlag einer völlig andersartigen Bewegungsweise zu folgen, bei der die weit eingeknickte Flügelspitze sich zu Ende des Aufschlages förmlich ausrollt.

Filmbeschreibung¹

24 B/s

1. Vier Anflüge an die Pipette, von deren Spitze die Blumenfledermaus Honigwasser lecken kann. Seitenansicht. Natürliche Geschwindigkeit.

600 bis 1600 B/s

2. Großaufnahme des Leckens. Man beachte, wie exakt die Schnauze am Ort bleibt, obwohl der Schwerpunkt im Verlauf jeder Flügelschlagperiode etwas auf und ab schwankt.

3. Ein Anflug an eine natürliche Fledermausblume (einen Blütenstand der Bromeliaceae *Vriesea gladioliflora*). Die Pflanze kommt dem Schwirrflug entgegen, insofern, als das Zusammenschlagen der Flügel weder oben noch vorn behindert ist.

4. Anflug von der Seite gesehen. (Die Blumenfledermaus schwirrt etwa eine Sekunde lang vor der Pipette.)

5. Anflug von oben gesehen.

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

6. Anflug von vorn gesehen. (Die Fledermaus steht fast drei Sekunden lang im Schwirrflug vor der Pipette.)
7. Aufnahme eines Anflugs, synchron aus drei zu einander senkrechten Raumrichtungen.

Literatur und Filmveröffentlichung

- [1] EISENTRAUT, M.: Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. Z. wiss. Zool. **148** (1936), 159—188.
 - [2] HARTMAN, F. A.: Some flight mechanisms of bats. Ohio Journal of Science **63** (1963), 59—65.
 - [3] HOLST, E. v.: Über künstliche Vögel als Mittel zum Studium des Vogelfluges. J. Orn. **91** (1943), 406—447.
 - [4] KULZER, E.: Der Flug des afrikanischen Flughundes Eidolon helvum. Natur und Museum, **98** (1968), 181—194.
 - [5] LORENZ, K.: Beobachtetes über das Fliegen der Vögel. J. Orn. **81** (1933), 107—136.
 - [6] NACHTIGALL, W.: Biophysik des Tierflugs. Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften, Vorträge N 236 (1974), 73—152.
 - [7] NORBERG, U. M.: Hovering flight of Plecotus auritus L. Bijdragen tot de Dierk. **40** (1970), 62—66.
 - [8] NORBERG, U. M.: Bat Wing Structures Important for Aerodynamics and Rigidity (Mammalia, Chiroptera). Z. Morph. Tiere **73** (1972), 45—61.
 - [9] OEHME, H.: Untersuchungen über den Flug und Flügelbau von Kleinvögeln. J. Orn. **100** (1959), 363—396.
 - [10] OEHME, H.: Der Kraftflug der Vögel. Vogelwelt **89** (1968), 20—42.
 - [11] OEHME, H.: Der Rüttelflug des Gartenrotschwanzes (Phoenicurus phoenicurus L.). Beitr. Vogelkde. **15** (1970), 417—433.
 - [12] RÜPPELL, G.: Flugmanöver des Gartenrotschwanzes (Phoenicurus phoenicurus L.). Z. vergl. Physiol. **71** (1971), 190—200.
 - [13] VOGEL, S.: Chiropterophilie in der neotropischen Flora, III. Flora, Abt. B., **158** (1969), 289—323.
 - [14] ZIMMER, K.: Der Flug des Nectarvogels. J. Orn. **91** (1943), 371—387.
-
- [15] KOENIG, O.: Chlorostilbon melanorhynchus (Trochilidae), Flug auf der Stelle. Film E 1617 der Enc.Cin., Göttingen 1971. Begleitveröffentlichung von G. RÜPPELL: Publ. Wiss. Film. **5**, 4 (1972), 345—354.
-

Anschrift der Verfasser:

Dr. DAGMAR und Dr. O. von HELVERSEN, Biologisches Institut I (Zoologie) der Albert-Ludwigs-Universität, D-7800 Freiburg i.Br., Katharinenstr. 20.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1975 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 82 m, 7 $\frac{1}{2}$ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1971. Veröffentlichung aus dem Biologischen Institut I (Zoologie) der Universität Freiburg, Dr. DAGMAR von HELVERSEN, Dr. O. von HELVERSEN, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Aufnahme und Schnitt: R. DRÖSCHER.

Inhalt des Films

Der Film zeigt Zeitlupenaufnahmen vom Schwirrflug einer Blumenfledermaus, die vor einer Pipette im Rüttelflug auf der Stelle steht, um Honigwasser zu lecken. Aus Aufnahmen von der Seite, von oben und von vorn läßt sich die Kinematik des Schwirrfluges ersehen. Der Flügel-Abschlag erfolgt mit gestreckten, ausgebreiteten Schwingen unter großem Anstellwinkel zur Anströmung, während beim Aufschlag eine funktionelle Zweiteilung des Flügels auftritt: Der Armteil wird gerafft und mit kleinem Luftwiderstand hochgeführt, der Handteil wird stark gedreht, so daß seine morphologische Oberseite einen positiven Anstellwinkel gegenüber der Anströmrichtung erhält. Auf diese Weise dürfte sowohl beim Ab- wie beim Aufschlag Auftrieb erzeugt werden.

Summary of the Film

The film shows slow motion takes of the hovering flight of a glossoplagine bat whirring on the spot while lapping honey water from a pipette. The kinematics of the hovering flight can be observed in takes from the side, from above and from the front. The downward beat of the wings takes place with out-stretched, spread wings with a considerable inclination to the airflow. During the upward sweep a functional division of the wings takes place: the arm part is gathered and led up with little air resistance, the hand is turned sharply so that its morphological upper side receives a positive inclination angle relative to the oncoming airflow. In this way lift may be produced in the upward as well as the downward movements.

Résumé du Film

Le film montre des prises de vues au ralenti du vol frémissant d'une chauve-souris visiteuse de fleurs qui se maintient sur place, en agitant les ailes, devant une pipette en verre, pour lécher de l'eau additionnée de miel. Des prises de vues de profil, de dessus et de face font apparaître la cinématique du vol frémissant. Lors de l'abaissement des ailes, celles-ci sont étendues et déployées au maximum et l'angle d'incidence avec le souffle d'air est grand, tandis que lors de l'élévation intervient une flexion en deux fonctionnelle des ailes: la partie du bras est ramenée et élevée en offrant une faible résistance à l'air, la partie de la main est fortement pivotée, si bien que la partie morphologique supérieure a un angle d'incidence positif par rapport à la direction du souffle d'air. Ce battement devrait engendrer une force ascensionnelle tant lors de l'abaissement que lors de l'élévation des ailes.