

Das Ortungsprinzip bei Fledermäusen

VON ANTON KOLB

Biologisches Institut Hochschule Bamberg

Eingang des Ms. 27. 5. 1970

1. Einleitung

Unter den Chiropteren besitzen insbesondere die Microchiropteren ein höchstentwickeltes Ortungssystem, das ihnen die Möglichkeit gibt, sich auch bei völliger Dunkelheit mit absoluter Sicherheit zu orientieren. Durch die Forschungen von GRIFFIN (1941, 1942) und GALAMBOS, sowie DIJKGRAAF (1946) haben wir erstmals erfahren, daß Fledermäuse Ultraschalllaute ausstoßen, deren Echo sie mit den Ohren aufnehmen und so in die Lage versetzt werden, im Fluge Hindernisse zu vermeiden und Nahrung zu orten. Durch weitere Untersuchungen der Ultraschallorientierung dieser Tiere konnten in bezug auf die Aussendung der Ultraschalllaute drei Typen festgestellt werden:

1. Der Vespertilioniden-Typ, der wirkungsvoll Ultraschalllaute nur durch das Maul ausstoßen kann. Er wurde von GRIFFIN und GALAMBOS in Amerika, und von DIJKGRAAF in Holland entdeckt und beschrieben.
2. Der Rhinolophiden-Typ, der funktionstüchtige Ultraschalllaute nur durch die Nase auszustößen vermag, wurde von MÖHRES (1953) erforscht. Ihm dient der hufeisenförmige Nasenaufsatz als Reflektor, womit die Impulse gerichtet werden.
3. Der Plecotus-Typ, der in der Lage ist, die Aussendung der Ultraschalllaute wahlweise durch das Maul oder durch die Nase zu vollziehen. Dieser wurde vom Verfasser (KOLB 1965) bei der Untersuchung der Schallemission beim Fressen während des Fluges entdeckt und bisher nur bei den beiden Arten *Plecotus auritus* und *Barbastella barbastella* festgestellt. Die beiden Arten sind zudem durch das gemeinsame morphologische Merkmal der verwachsenen Ohrmuscheln ausgezeichnet.

Ohne auf die verschiedenen gearteten Impulse zwischen Vespertilioniden und Rhinolophiden und deren unterschiedliche Reichweite einzugehen, kann ganz allgemein festgestellt werden, daß das Echo der ausgesandten Ultraschalllaute den Fledermäusen eine sehr genaue Ortung von nahegelegenen Objekten erlaubt, was durch eine Reihe verschiedenartiger Versuche nachgewiesen werden konnte. Die Frage jedoch, wie die Ortung der Objekte durch die Ortungsorgane vor sich geht, bzw. wer oder was hierbei die Hauptrolle spielt, konnte bisher nicht vollständig geklärt werden, weshalb mehrere Theorien zur Erklärung der bestehenden Beobachtungen und Verhaltensweisen dieser Tiere existieren.

Die *Distanztheorie* von HARTRIDGE (1945) besagt, daß die Fledermäuse die Entfernung der Objekte dadurch bestimmen, daß sie die Zeit messen, die zwischen der Aussendung des Ultraschalllautes und der Rückkehr desselben als Echo vergeht. Die Feststellung der Richtung aber, aus der das Echo kommt, geschieht mit Hilfe der Ohren, die die Zeitdifferenz registrieren, mit der das Echo an jedes der beiden Ohren gelangt.

Die *Intensitätstheorie*, die von MÖHRES (1953) für die Rhinolophiden vertreten wird, beruht auf der Beobachtung, daß die Ultraschall-Impulse dieser Tiergruppe sehr lang sind, keine Energiespitzen aufweisen, in langsamer Folge erzeugt werden und sich somit nicht gut zur Zeitdifferenzbestimmung eignen. Die Bestimmung der Rich-

ung des Echos erfolgt durch die Einstellung des Tieres auf maximale Intensität. Das Maß der Entfernung wird durch Drehung der Ohren gegeben, die notwendig ist, um den Widerhall maximal zu percipieren.

Die *Schwebungstheorie* wurde von PYE (1961) aufgestellt, und zwar auf Grund der Überlegung, daß ein Schwebungston entsteht, wenn die Erzeugung der Impulse so schnell hintereinander erfolgt, daß die Echos zurückkehren, bevor die Impulserzeugung beendet ist. Dadurch kommt es zu einer Überdeckung von Impuls und Echo, wodurch ein Schwebungston entsteht, den die Fledermäuse hören und zur Ortung verwenden. Bei den Impulsen mit wechselnder Frequenz charakterisiert die Frequenz der Schwebungen den Echoverzug, wodurch die Entfernung des Objektes festgelegt wird.

2. Fragestellung und Methodik

Auf Grund einer großen Zahl von Versuchen, die hauptsächlich zur Erforschung der Sinnesleistungen bei der Nahrungsaufnahme durchgeführt wurden, können die bisherigen Vorstellungen über den Vorgang der Ortung von Hindernissen und Nahrungstieren größtenteils nicht bestätigt werden. Diese Versuche geben Veranlassung, den Vorgang der Ortung erneut zu überprüfen und die bei den Versuchen aufgetretenen Beobachtungen zur Klärung dieses Vorganges heranzuziehen.

Eine große Schwierigkeit bei der Klärung des Ortungsvorganges bildet die Tatsache, daß das Echo nicht vom ausgesandten Ultraschallaut getrennt werden kann. Aus diesem Grunde scheint die so wichtige Frage, ob Fledermäuse zur Ortung auch den Zeitpunkt der Aussendung des Ultraschallautes oder nur den reflektierten Laut, also das Echo, heranziehen, schier unlösbar zu sein. Denn zur Entstehung eines Echos ist die Abgabe eines Lautes eine unerläßliche Voraussetzung. Verhindert man das eine, so unterbleibt das andere. Doch läßt sich ohne getrennte Beobachtung der beiden Komponenten, ausgesandter Laut und Echo, die gestellte Frage nicht beantworten. Gerade diese Schwierigkeit konnten jedoch die bereits genannten Versuche über die Sinnesleistungen dieser Tiere bei der Nahrungsaufnahme überbrücken, weil sich zeigte, daß Fledermäuse die Geräusche bzw. Laute, die von Beutetieren verursacht oder künstlich erzeugt werden, genau so sicher zu orten vermögen, wie die Echos ihrer Ultraschallaute. Daher sollten mit steigender Komplikation diejenigen Versuche kurz geschildert werden, die dieses Verhalten der Tiere zeigen und somit die Grundlage zur Beantwortung der gestellten Frage aufzuzeigen geeignet sind.

Als Versuchstier wurde vor allem *Myotis myotis* (Borkh.) herangezogen, weil diese Art auf einem nahegelegenen Kirchboden jederzeit greifbar war und sich außerdem als Versuchstier bestens eignet. Im geringen Umfang fand auch *Eptesicus serotinus* (Schreb.) Verwendung. Sie hat gegenüber *Myotis myotis* den Vor-



Abb. 1. Versuchsraum mit Futterfeld und Leinwand; diese dient zur Verhinderung eines direkten Anfluges



Abb. 2. Handraschel-Apparat mit Gabel. Mit ihm kann an jeder beliebigen Stelle im Raum ein Geräusch erzeugt werden

Außerdem fand bei den Versuchen ein Handraschel-Gerät Verwendung, das wir selbst herstellten. Dieses besteht (Abb. 2) aus einem etwa 45 cm langen Stiel mit einer darauf angebrachten, umrandeten, runden Plattform, die einen Durchmesser von etwa 7 cm hat. Am Stiel ist seitlich ein beweglicher Draht befestigt, der durch ein Loch in der Plattform auf deren Oberseite führt. Dort ist er umgebogen und erzeugt mit dem daran aufgespießten Laub ein Raschelgeräusch, wenn man ihn bewegt. Außerdem sind noch zwei gabelartig gebogene Drähte seitlich an der Plattform befestigt, die als Hindernis beim Anflug wirken sollen. Mit diesem Gerät war es möglich, an jeder beliebigen Stelle im Raum ein Geräusch zu erzeugen, das den Versuchstieren einen krabbelnden Käfer vortäuschte.

Zur Erzeugung von Tönen im Ultraschall-Bereich stand uns ein Ultraschall-Gerät (RC Summer, Rohde-Schwarz, Type SRV)¹ zur Verfügung, das eine stufenlose Steigerung der Schwingungen vom Hörbereich bis zu 200 kHz erlaubte. Über eine Morsetaste wurde dieses Gerät mit einem kleinen Lautsprecher verbunden, der sich leicht an verschiedenen Stellen im Moos des Futterfeldes verstecken ließ. Die Apparatur gestattete eine beliebige Variation der Ultraschalltöne.

Die Ultraschalllaute der Versuchstiere wurden mit einem Ultraschall-Mikrophon aufgenommen, das über einen Verstärker mit einem Philips-Oszillographen verbunden war. Von den dort sichtbar gemachten Ultraschalllauten wurden mehrere Oszillogramme mit einem Photoapparat aufgenommen.

Um die Echos der von den Versuchstieren ausgestoßenen Ultraschalllaute untersuchen zu

teil, daß sie verhältnismäßig langsam reagiert, wodurch die Einzelheiten des Verhaltens leichter zu verfolgen sind. Im übrigen stimmt ihr Verhalten, was die hier aufgeworfene Problematik betrifft, jedoch mit dem von *Myotis myotis* überein. Außerdem wurde zur Untersuchung der Ortung bei den Rhinolophiden die Große Hufeisennase, *Rhinolophus ferrum equinum* (Schreb.) herangezogen, während die kleine Hufeisennase, *Rhinolophus hipposideros* (Bechst.) nur ausnahmsweise Verwendung fand.

Für alle Versuche, bei denen die Tiere frei flogen, diente ein Zimmer von der Größenordnung 5,20×3,50 m als Versuchsraum. Normale Deckenbeleuchtung oder Rotlicht konnte je nach Bedarf eingeschaltet werden. Als Ruheplatz standen den Tieren mehrere Möglichkeiten im Raum zur Verfügung.

Zu den Versuchen wurden verschiedene z. T. auch einfache Apparaturen verwendet. Eine bereits bei früheren Versuchen bewährte Apparatur, ein Tisch mit einer Waldbodenimitation aus Laub und Moos (Abb. 1), in die eine Zielflugvorrichtung eingebaut war, fand auch hier wieder Verwendung.

Um gegebenenfalls einen direkten Anflug auf das Futterfeld verhindern und prüfen zu können, ob auch auf indirektem Weg die Sicherheit des Anfluges unverändert bleibt, wurde ein Hindernis in Form einer mobilen Leinwand (Abb. 1) gesetzt. Diese Leinwand konnte an Schnüren, die durch Ösen von Ringschrauben liefen, die in die Decke eingeschraubt waren, jederzeit hochgezogen und abgelassen werden. Auf diese Weise war eine schnelle Veränderung der Raumverhältnisse leicht möglich.

¹ Herrn Prof. Dr. KEIDEL, Erlangen, danke ich für die Überlassung dieses Gerätes.

können, wurde auf einem Tisch eine Glasplatte (44 × 64 cm) bzw. ein ebenso großes Holz- oder Drahtgitter (Abb. 3) aufgestellt. Die Tiere wurden hier bei den Versuchen in der Hand gehalten, und zwar so, daß ihr Kopf auf das Hindernis gerichtet war und somit die ausgestoßenen Laute von diesem reflektiert wurden. Die Echos wurden mit dem Mikrophon aufgefangen und mit Hilfe des Oszillographen sichtbar gemacht. Mit dieser Apparatur war es möglich, die Reichweite der Echos und die Gestaltsveränderung der Oszillogramme der reflektierten gegenüber den ausgestoßenen Ultraschalllauten zu untersuchen. Auch bei diesen Versuchen wurden photographische Aufnahmen von Oszillogrammen gemacht.

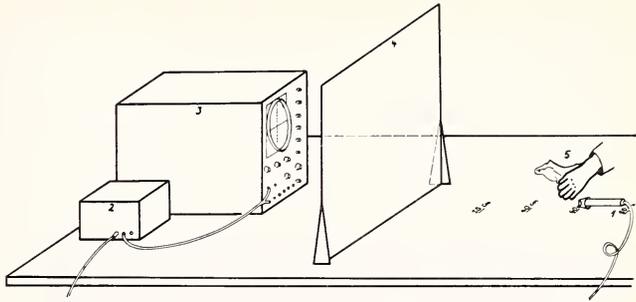


Abb. 3. Apparatur zur Messung der Reichweite des Echos — 1 = Ultraschallmikrophon mit 2 Muscheln, 2 = Verstärker, 3 = Philipsoszillograph, 4 = Reflektor, 5 = Versuchstier (in der Hand gehalten)

3. Versuche zum Problem der Ortung

Bei den hier angeführten Versuchen flogen die Tiere frei im Versuchsraum. Sie kamen spontan am Spätnachmittag oder am Abend zur Nahrungssuche. Die Versuche wurden meist bei Rot- oder Dämmerlicht durchgeführt.

Bei den ersten Versuchen wurden verschiedene Käfer (Carabiden, Silphiden, Coprophagenen) in das Versuchsfeld gesetzt. Kaum hatten diese etwas zu krabbeln begonnen, als auch schon die Versuchstiere (*Myotis myotis* bzw. *Eptesicus serotinus*) anflogen, sich genau bei den einzelnen Käfern niederließen, sie ergriffen und entweder an Ort und Stelle verzehrten oder mit ihnen abflogen. Die Tiere flogen so lange mit absoluter Sicherheit an, bis auch der letzte Käfer verzehrt war.

Auch künstlich mit einem Stöckchen durch Rascheln im Laub hervorgerufene Geräusche wurden zielsicher angefliegen; die Tiere landeten genau mit der Schnauze an der Spitze des Stöckchens. Streifte man mit dem Stöckchen durch das Laub des Versuchsfeldes, so wurde das Ende dieses Streifzuges angefliegen. Dies ist ein Beweis dafür, daß es einzig und allein das Geräusch ist, das von den Tieren geortet wird und zugleich, daß sie der wandernden Geräuschquelle folgen können.

Während bei den geschilderten Versuchen die Geräuschquelle eine längere Zeitspanne hindurch tätig war, wurde bei den folgenden Versuchen ein einmaliges, möglichst kurzes Geräusch mit einem Stöckchen bzw. mit der Zielflugvorrichtung erzeugt. Doch auch die kurze, mitunter nur Bruchteile von Sekunden tätige Geräuschquelle wurde von den Versuchstieren genauestens geortet und zielsicher angefliegen. Dabei lag bisweilen ein erheblich großer Zeitraum zwischen dem Ende des Geräusches und dem Zeitpunkt des Anfluges. Bei zahlreichen Versuchen wurde mit Hilfe einer Stoppuhr eine Zeitspanne von 1–13 sek., am häufigsten 5–11 sek., gemessen, die zwischen dem Zeitpunkt des Rascheln und dem des Anfluges lag.

Weitere Versuche zeigten, daß *Myotis myotis* eine Raschelstelle auch dann eindeutig zu orten vermag, wenn sich zwischen ihrem Ruheplatz und der Raschelstelle ein Hindernis befindet. So wurde eine Leinwand zwischen dem Ruheplatz und dem Futterfeld aufgezogen (Abb. 1) und trotzdem waren die Tiere in der Lage, jede Raschelstelle genauestens zu orten. Sie flogen seitlich um die Leinwand herum und landeten zielsicher an der Stelle des Rascheln. Auch eine Bretterwand in Form einer Tür (2,00 ×

1,05 m), die an Stelle der Leinwand zwischen dem Ruheplatz und dem Futterfeld aufgestellt wurde, änderte nichts an der Sicherheit des Anfluges der Versuchstiere.

Während bei den bisher geschilderten Versuchen die Tiere an ihrem Ruheplatz hingen, also selbst festsaßen zum Zeitpunkt des Ortens eines Geräusches, wurde bei weiteren Experimenten untersucht, ob die Tiere auch Geräusche zu orten vermögen, die während ihres Fluges auftreten, also zu einem Zeitpunkt an dem sie selbst eine Ortsveränderung vornehmen. Als ein Tier seine Kreise im Zimmer zog, wurde kurz im Futterfeld geraschelt. Sofort stieß es herunter und ließ sich an der Raschelstelle nieder wo ein toter Käfer deponiert war. Doch nicht jedesmal flogen die Tiere sofort an. Mitunter drehten sie auch einige Runden, um dann zielsicher zu landen. Noch höhere Anforderungen an das Ortungsvermögen wurden dadurch gestellt, daß der Zeitpunkt des Rascheln so gewählt wurde, daß das Versuchstier das Futterfeld bereits überflogen hatte, also die Geräusche nur von hinten an die Ohren des Tieres gelangen konnten. Trotzdem war die Ortung äußerst genau. Das Tier drehte sofort um und landete zielsicher an der Raschelstelle. Bei einem der weiteren Versuche drehte ein Tier sogar noch drei Runden nach dem vorher geschilderten Rascheln, wozu es 13 sek. benötigte und landete anschließend zielsicher.

Bei den Versuchen mit dem Handraschelapparat wurde nur ganz kurz geraschelt und dabei der Ort des Rascheln laufend gewechselt. Die Versuchstiere flogen jede Stelle, ob hoch oder tief, ob auf der einen oder auf der anderen Seite des Raumes gelegen, mit absoluter Sicherheit an, ließen sich auf der Plattform des Raschelapparates nieder, ergriffen den jeweils dort deponierten toten Käfer und flogen wieder ab.

Um untersuchen zu können, ob *Myotis myotis* auch in der Lage ist, nicht nur Laute des menschlichen Hörbereiches zu orten, sondern auch Töne des Ultraschallbereiches, wurde ein Ultraschallmikrofon unter Moos im Versuchsfeld versteckt, und zugleich an der Stelle ein toter Käfer deponiert. Bei den Versuchen wurden mehrere Morsezeichen anfangs im Hörbereich, dann von 30 kHz gegeben und im Verlauf der Versuche bis auf 200 kHz gesteigert. Dabei zeigte es sich, daß die Versuchstiere ohne Schwierigkeit den Ultraschalllautsprecher zu orten vermochten. Sie flogen an und ergriffen den am Mikrophon deponierten toten Mistkäfer. Doch muß einschränkend erwähnt werden, daß die Versuchstiere im unteren bis mittleren Ultraschall-Bereich, etwa zwischen 30 bis 100 kHz bedeutend eifriger anfliegen als in den Bereichen zwischen 100 bis 200 kHz. Die Töne gegen 200 kHz wurden, wie an den Reaktionen der Tiere zu erkennen war, zwar sofort perzipiert, doch erfolgte nur selten ein Anflug. Dies hängt

wohl damit zusammen, daß derartig hohe Frequenzen biologisch inhaltlos sind, da Beutetiere wohl kaum so hohe Lauf- oder Eigengeräusche produzieren.

Schließlich wurde noch mit Insekten, die Fluggeräusche erzeugen, wie Maikäfer und Totengräber, experimentiert und als Versuchstiere auch noch *Rhinolophus ferrum equinum* herangezogen. Es konnte festgestellt werden, daß die von Insekten erzeugten Flug-Geräusche, die von verschiedenen Käfern z. T. schon unmittelbar vor dem Auf-fliegen abgegeben werden, sofort geortet und von *Rhinolophus* unmittelbar nach dem Auffliegen er-



Abb. 4. Oszillogramm des Echos von *Myotis myotis* in 40 cm Entfernung vom Reflektor (Glasplatte)

griffen wurden, während *Myotis myotis* und *Eptesicus serotinus* mit dem Fangen des Insektes etwas später begannen. Doch konnten hierbei keine Ultraschalllaute der Versuchstiere konstatiert werden, was ein Hinweis dafür sein dürfte, daß die Fledermäuse lediglich durch die von den Beutetieren erzeugten Laute gelenkt werden.

Abschließende Versuche wurden mit der bereits geschilderten Echo-Apparatur (Abb. 3) durchgeführt, um die Reichweite des Echos zu untersuchen. Dabei waren Mikrophon und Tier in etwa gleicher Entfernung vom Reflektor. Da beides in der Hand gehalten wurde, konnte der Abstand zwischen dem Reflektor und dem Versuchstier sowie dem Mikrophon laufend geändert werden. Das Mikrophon wurde jedoch immer etwas hinter den Kopf gehalten, um die Aufnahme direkter Laute zu verhindern. Die Intensität des von der Glasplatte reflektierten Ultraschall-Echos von *Myotis myotis* nahm mit der Vergrößerung des Abstandes immer mehr ab (Abb. 4), doch waren die Laute in einer Entfernung von 75 cm vom Reflektor noch gut erkennbar. Die Amplituden des Oszillogramms wiesen nur etwa ein Zehntel der Höhe einer direkten Aufnahme auf. Wurde eine Sperrholzplatte als Reflektor eingesetzt, so war das Echo noch in einer Entfernung von 60 cm registrierbar und bei der Verwendung eines Drahtgitters (Einzelstab ϕ 2 mm) oder eines Tuches als Reflektor war der Nachweis des Echos nur in einer Entfernung von etwa 50 cm möglich.

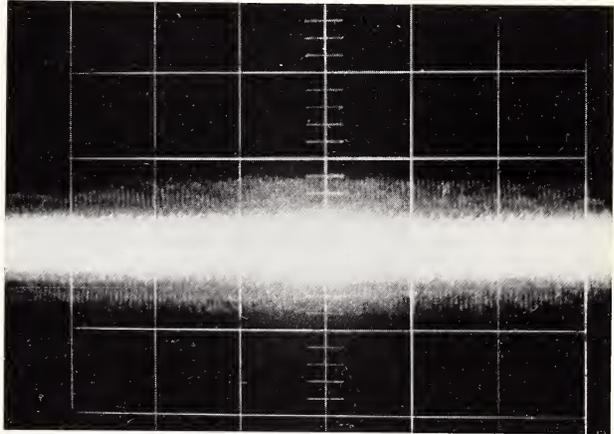


Abb. 5. Oszillogramm des Echos von *Rhinolophus ferrum equinum* in 40 cm Abstand vom Reflektor (Glasplatte)

Öfter wurde das Mikrophon auch unmittelbar über den Kopf des Versuchstieres gehalten, doch konnte ein Schwebeton, der nach PYE durch das Zusammentreffen von Impuls und Echo auftreten sollte, nicht festgestellt werden. Doch sagt dies nicht unbedingt etwas über seine Existenz aus, da ein Schwebeton mit seiner niedrigen Frequenz und geringen Intensität von der Apparatur wahrscheinlich nicht registriert worden wäre.

Dieselben Untersuchungen wurden auch mit *Rhinolophus ferrum equinum* durchgeführt, wobei sich zeigte, daß die registrierbare Reichweite des Echos bedeutend größer ist als die von *Myotis myotis*. Noch in einer Entfernung von etwa 2,20 m mit einer Glasplatte als Reflektor ließ sich das Echo deutlich erkennen. Das Oszillogramm desselben ist, wie das des direkt aufgenommenen Impulses, durch konstante Frequenz und gleichbleibende Intensität (Abb. 5) gekennzeichnet. Auch der Streukegel des Echos wurde gemessen und festgestellt, daß bei einem Abstand von 60 cm vom Reflektor (Glasplatte) noch etwa 70 cm seitlich vom schallenden Tier das Echo registrierbar war.

4. Ergebnis der Versuche

Überblicken wir die geschilderten Versuche, so können wir feststellen, daß die zu Anfang angeführten Experimente mit aller Deutlichkeit zeigen, daß die Versuchstiere

in der Lage waren, alle Lauf- und Fluggeräusche von Beutetieren bzw. alle künstlich hervorgerufenen Geräusche oder Töne mit absoluter Sicherheit, und zwar auf den Quadratzentimeter genau, zu orten. Außerdem zeigte es sich, daß der Weg einer sich bewegendes Geräuschquelle genau verfolgt und das Ende desselben zielsicher angefliegen werden kann. Diese Fähigkeit kommt noch stärker zum Ausdruck bei den Versuchen mit dem Handraschelapparat. Dabei konnte die Raschelquelle schnell nach allen Richtungen im Raum versetzt werden, und trotzdem tat dies der Sicherheit der Ortung keinen Abbruch. Daß die Mausohren beim Anflug an diesen Apparat nicht schallten, konnte dadurch nachgewiesen werden, daß an die Apparatur mitunter in Gabelform zwei Drähte mit einem Durchmesser von 1,2 mm angebracht wurden, gegen die dann die Tiere beim Anflug stießen. Auch die Tatsache, daß eine Geräuschquelle manchmal nicht sofort, sondern erst 1 bis 13 Sekunden nach Einstellung der Lauterzeugung angefliegen wurde, ist sehr bedeutsam, weil in der Zwischenzeit kein Geräusch oder irgend etwas anderes die Stelle kennzeichnete, noch für die Versuchstiere die Möglichkeit bestand, durch ausgesandte Ultraschalllaute etwa eine erneute Ortung durchzuführen. Es muß also den Versuchstieren die einmal geortete Stelle genauestens im Gedächtnis verhaftet geblieben sein, da ihnen die Möglichkeit fehlte, sich auf andere Weise an diese „heranzutasten“. Dies gilt insbesondere für die Experimente, bei denen eine Leinwand oder eine Bretterwand wahrscheinlich die direkte Ortung, sicher jedoch den direkten Anflug verhinderte und nur das Gedächtnis den anfliegenden Tieren den Weg zur Raschelstelle weisen konnte. Hier kommt vielleicht die Ortung, höchstwahrscheinlich jedoch der Anflug an die Raschelstelle nach der Art eines Billard-Spieles zustande. Dort wird eine Kugel, die auf direktem Wege nicht zu erreichen ist, ebenfalls auf indirektem erreicht durch das Stoßen einer weiteren Kugel an den Rahmen des Spieltisches. Auch die Ortung einer Geräuschquelle könnte auf indirektem Wege dadurch zustande kommen, daß die Schallwellen von den Zimmerwänden reflektiert an die Ohren des Tieres gelangen.

Bedeutend komplizierter jedoch wird es bei der Betrachtung derjenigen Versuche, bei denen die Tiere flogen, also sich selbst in permanenter Ortsveränderung befanden, und dabei eine Ortung vornahmen. Flogen sie hierbei in die Richtung der Raschelstelle, so konnten sie diese direkt anfliegen. Doch taten sie das nicht immer, sondern drehten mitunter erst eine oder mehrere Runden.

Als das Schwierigste und damit die höchste Leistung des Ortungssystems darf es wohl betrachtet werden, wenn der Zeitpunkt des Raschelns so gewählt wurde, daß die Tiere den Bereich des Raschelns, also das Futterfeld, bereits überflogen hatten und somit die Schallwellen nur von hinten an die Ohren gelangen konnten. Denn hierbei war es den Tieren völlig unmöglich, etwa den Kopf in die Richtung zur Geräuschquelle zu bringen oder einen direkten Anflug durchzuführen. Sie mußten auf jeden Fall umkehren, also mindestens eine halbe Runde drehen, um die Geräuschquelle anfliegen zu können. Wenn sie mitunter auch bei diesen Versuchen mehrere Runden drehten und dennoch sicher landeten, so ist dies der deutlichste Beweis dafür, daß *Myotis myotis* auch den Ausgangspunkt der von hinten an sie herantretenden Schallwellen genauestens zu orten und im Gedächtnis zu halten vermag. Mit welcher großer Sicherheit eine solche Ortung vor sich geht, möge die Tatsache aufzeigen, daß bei all den geschilderten Experimenten nicht eine einzige Fehlleistung eines Tieres zu verzeichnen war. Hatten die Tiere sich soweit eingewöhnt, daß sie auf Geräusche anfliegen, so landeten sie mit absoluter Sicherheit.

Die Versuche mit Insekten, die beim Fliegen Geräusche erzeugen, zeigen noch prägnanter als dies beim Streifzug mit einem Stock durch das Laub des Futterfeldes zum Ausdruck kommt, daß die Versuchstiere, und hier auch *Rhinolophus ferrum equinum*, die sich bewegendes Geräuschquelle auch im Raum verfolgen und genau zu orten vermögen. Hierbei stoßen die Fledermäuse selbst nur selten Ultraschalllaute aus,

was zugleich einen Hinweis auf die Funktion des ausgesandten Ultraschalllautes gibt. Da bei allen mir bekannten Untersuchungen nur immer der direkte Ultraschall laut registriert wurde, nahmen wir auch das Echo auf. Denn es ist nicht von der Reichweite des ausgesandten Ultraschalllautes abhängig, auf welche Entfernung ein Gegenstand geortet werden kann, sondern von der Reichweite des Echos. Diese aber ist nicht nur von der Intensität des Ultraschall-Lautes, sondern auch von der Beschaffenheit des als Reflektor fungierenden Objektes abhängig. Die Versuche haben eindeutig gezeigt, daß bei *Myotis myotis* die registrierbare Reichweite des Echos etwa 75 cm beträgt, wenn man eine Glasplatte als Reflektor (Abb. 4) benutzt, daß jedoch die Reichweite des Echos wesentlich abnimmt, wenn als Reflektor etwa ein Tuch verwandt wird. Das läßt deutlich erkennen, daß es von der Beschaffenheit des Reflektors abhängig ist, wie weit ein Echo reicht und damit, auf welche Entfernung es geortet werden kann. In diesem Zusammenhang kommt z. B. der Behaarung der Nachtschmetterlinge eine wichtige Rolle zu, da diese schallschluckend wirkt und damit für die Fledermäuse ortungser schwerend. Auf die Überlebenschance der Schmetterlinge wirkt sich diese positiv aus, da diese nicht nur den Ultraschall der Fledermäuse hören (SCHALLER u. TIMM, 1949) und sich durch Flucht der Ortung entziehen können, sondern zugleich schlechte Reflektoren darstellen, die nur auf kurze Entfernung geortet werden können.

Doch sagen auch die angegebenen Meßwerte der Echos, die mit unserer Apparatur aufgenommen werden konnten, nichts Endgültiges darüber aus, wie weit die Fledermäuse ihre Ultraschall-Echos zu perzipieren vermögen. Denn die Sensibilität der Fledermäuse stimmt nicht mit der Empfindlichkeit unserer Apparatur überein, wie Vergleiche mit der Entfernung der Ortung von künstlichen Geräuschen zeigen. Im dünnen Laub erzeugte Raschelgeräusche wiesen in einer Entfernung von 40 cm von der Raschelstelle etwa dieselbe Amplitudenhöhe auf, wie die Echos von *Myotis myotis* bei gleicher Entfernung vom Reflektor (Abb. 5, 6). Die Grenze der registrierbaren Entfernung dieser Raschelgeräusche beträgt etwa 75 cm bei gleicher Einstellung des Oszillographen (1 V/cm, $2,5 \times 2$ msek/cm). Sie stimmt also mit den Meßwerten des Echos der Ultraschalllaute in etwa überein. Das Mausohr vermag jedoch die Quelle dieser Geräusche auf eine Entfernung von etwa 4,5 m bestens zu orten. Auch für den Menschen sind diese Geräusche bei der gleichen Entfernung noch wahrnehmbar. Dies zeigt, daß die Sensibilität der Tiere etwa 6mal so groß ist wie die der Apparatur. Wahrscheinlich dürfte dies auch die maximale Entfernung sein, bei der *Myotis myotis*

noch eine Ortung durchführen kann. Da die Intensität des Echos und die des Raschelgeräusches etwa gleich groß ist, hat also *Myotis myotis* die Möglichkeit, einen Gegenstand bis zu einer Entfernung von 4,5 m zu orten, gleichgültig, ob er sich als Reflektor von Ultraschalllauten oder durch die Produktion eigener Laute bemerkbar macht. Wenn man bisher *Myotis myotis* nur eine Wahrnehmung eines Gegenstandes auf eine Entfernung von 75–80 cm zu-

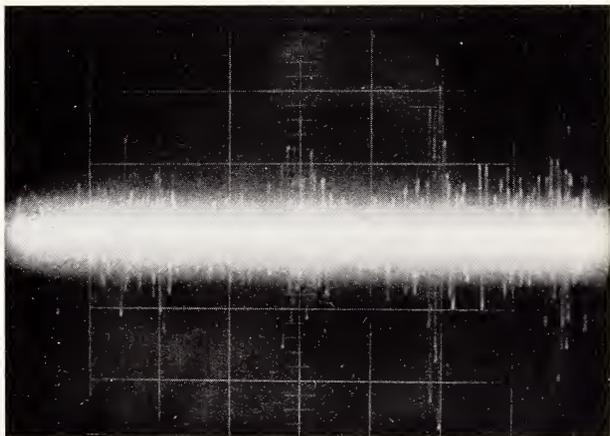


Abb. 6. Oszillogramm eines Raschellautes in 40 cm Entfernung von der Raschelstelle

schrrieb, so beruht dies wohl darauf, daß nicht die geeigneten Untersuchungsmethoden zur Anwendung kamen.

Bei *Rhinolophus ferrum equinum* ist die registrierbare Reichweite des Echos bedeutend größer als bei *Myotis myotis* und beträgt beinahe das 3fache, etwas über 2 m. Leider lassen sich die Versuchsmethoden, die bei *Myotis myotis* Verwendung finden, hier nicht anwenden, da diese Art sich beim Nahrungserwerb absolut nicht auf den Boden niederläßt, ja sogar eher verhungert, als daß sie vom Boden Nahrung aufnimmt, ohne wenigstens mit einem Bein an einem senkrecht stehenden Gegenstand zu hängen. Somit haben Raschelgeräusche für diese Art nicht den gleichen biologischen Inhalt; sie fliegt ein derartiges Geräusch auch nicht an, selbst wenn sie darauf reagiert. Doch konnte durch Versuche mit Insekten festgestellt werden, daß auch diese Art von weit größerer Entfernung als die registrierbare Reichweite des Echos solche Geräusche zu orten vermag.

Aus der Reichweite des Ultraschallechos und den angestellten Versuchen darf geschlossen werden, daß die Ortung auf eine bedeutend größere Entfernung möglich ist, als bei *Myotis myotis*. Legt man die dort errechnete Verhältniszahl (6) der registrierbaren Reichweite des Ultraschallechos und der tatsächlichen Entfernung, bei der noch eine präzise Ortung durchgeführt werden kann, auch dieser Berechnung zugrunde, so würde dies $6 \times 2 \text{ m} = 12 \text{ m}$ ergeben, aus der *Rhinolophus ferrum equinum* noch zu orten vermag. Dies übertrifft die von MÖHRES (1953) angegebenen Maße, doch läßt er selbst offen, daß die Wahrnehmungsgrenze noch höher liegen könnte. Auf Kirchböden kann man die Beobachtung machen, daß Rhinolophiden auf Geräusche aus mehr als 10 m Entfernung mit Ortungsbewegungen reagieren.

Die *Vespertilioniden* stehen also den *Rhinolophiden* in der Reichweite ihrer Ultraschallortung erheblich nach, in der Präzision der Ortung jedoch nicht.

Diskussion

5. Der Vorgang der Ortung

Alle Kenntnisse, die wir über die Ultraschallortung besitzen, zeigen übereinstimmend, gleichgültig, ob es sich um insekten- oder fischfressende (SUTHERS 1967) Fledermäuse handelt, daß nur dann ein Hindernis oder ein Beutetier geortet werden kann, wenn die ausgesandten Ultraschalllaute von dem betreffenden Objekt reflektiert werden. Die angeführten Versuche lassen zudem erkennen, daß Objekte auch auf Grund von Eigenlauten, seien es Flug- bzw. Laufgeräusche oder auch künstlich erzeugte Laute, genau so sicher geortet werden können. Daß die Ortung von Eigenlauten nicht nur im Hör-, sondern auch im Ultraschallbereich erfolgen kann, haben uns die Versuche ebenfalls gezeigt. Somit ist der, von einem Objekt (Lebewesen oder Apparatur) selbst hervorgebrachte Laut dem reflektierten Laut, also dem Echo des Ultraschalllautes, funktionsmäßig gleichzusetzen. Gegenüber dem normalen Ortungsvorgang dieser Tiere — Aussendung des Ultraschalllautes, Reflektion desselben durch ein Hindernis oder fliegendes Objekt, Wahrnehmung mit den Ohren — entfällt also hier der erste Vorgang, die Aussendung des Ultraschalllautes. Das Objekt, an dem sich bei einem vollständigen Vorgang die Echobildung vollzieht, übernimmt hier selbst die Erzeugung des Lautes. Wenn ein solches Objekt trotzdem genauestens geortet wird, so ist dies ein Beweis dafür, daß es für die Ortung völlig belanglos ist, wie die Erzeugung der von einem Objekt ausgehenden Laute zustande kommt, ob durch Eigenproduktion oder durch Echobildung. Zugleich kommt damit klar zum Ausdruck, daß die Funktion des ausgestoßenen Ultraschalllautes lediglich darin besteht, „stumme“ Objekte durch die Bildung des Echos zum Schallen zu bringen, was auch MÖHRES (1953) für die *Rhinolophiden* annimmt. Die

Versuchsergebnisse erlauben daher, auch zu den bestehenden Theorien des Ortungsvorgangs Stellung zu nehmen.

Wenn wir uns klar vor Augen halten, daß ein Objekt mit derselben Genauigkeit geortet wird, gleichgültig, ob es aktiv, durch Eigenlaute, oder passiv, durch Echobildung, Laute erzeugt, so kann der Zeitpunkt des Aussendens des Ultraschalllautes durch eine Fledermaus keinen Einfluß auf die Ortung haben, da dieser Zeitpunkt für alle Eigenlaute produzierende Objekte nicht existiert. Somit kann die *Distanztheorie*, die diesen Zeitpunkt zur Feststellung der Entfernung eines Objektes verwendet, nicht richtig sein. Zur Feststellung der Entfernung eines Objektes dienen allen untersuchten Vespertilioniden nur die von einem Objekt ausgehenden Laute, gleichgültig, ob es sich um Echos oder Eigenlaute handelt, oder ob diese Laute im Hör- oder Ultraschallbereich liegen. Höchstunwahrscheinlich ist es jedoch, daß zweierlei Systeme zur Ortung existieren, eines für Ultraschall-Echos und ein zweites für Fremdlaute, da hierfür keinerlei Anhaltspunkte vorhanden sind.

Die Versuchsergebnisse lassen jedoch auch die *Schwebetheorie* als nicht zutreffend erscheinen. Bei allen Objekten, die auf Grund ihrer Eigenlaute geortet werden, ist die Bildung eines Schwebetons völlig unmöglich. Hierzu fehlen die zwei sich treffenden Laute, da ja nur einer, und zwar der vom Objekt erzeugte, existiert. Sollte man jedoch annehmen wollen, daß eine Fledermaus bei der Wahrnehmung eines Fremdlautes sofort Eigenlaute, ggf. frequenz-ähnliche, ausstoßen und so einen Schwebeton zwischen dem Fremd- und Eigenlaut erzeugen würde, so zeigen gerade jene Versuche, die eine Ortung der von hinten an fliegende Tiere dringenden Laute beschreiben, daß diese Überlegungen unrealistisch sind. Denn selbst mit von der Schallquelle abgewandtem Kopf bei gleichzeitiger Ortsveränderung (Flug), vermag z. B. *Myotis myotis* eine ganz genaue Ortung durchzuführen. Außerdem weisen GRIFFIN u. a. darauf hin, daß manche Fledermausarten bei der Annäherung an ein Hindernis die Zahl ihrer Impulse erhöhen, ihre Länge jedoch verringern, was darauf hindeutet, daß die Tiere bestrebt sind, eine Überlappung zu vermeiden. Auch SUTHERS (1967) berichtet von der fischfressenden Fledermaus, *Nocilio leporinus*, daß die Impulslängen von dieser Art laufend verkürzt werden, wenn sie sich einem 1 cm großem Stück Fischfleisch nähert. Selbst wenn es zu partiellen Überlappungen kommt, wie dies u. a. SUTHERS für die genannte Art und *Pizonyx vivesi* bei der Vermeidung von Drahthindernissen annimmt, und sich damit ein Unterschied in der Ortung von Hindernissen und der von Nahrung ergibt, muß in diesem Zusammenhang die von SUTHERS aufgeworfene Frage, „ob die Impuls-Echo-Überdeckung wirklich von der Fledermaus benutzt wird oder nicht“, wenigstens auf größere Entfernung negativ beantwortet werden. Denn die als Echo zurückkehrenden Impulse werden wohl niemals vollständig überdeckt, so daß immer wenigstens ein Teil derselben unverändert an die Ohren der Fledermaus dringt. Absolut unzutreffend ist es jedoch, daß Einzelechos, wie PYE (1961) annimmt, keine genaue Information übermitteln. Die durchgeführten Versuche zeigen, daß selbst ganz kurze, künstlich erzeugte Laute von *Myotis myotis* genauestens geortet werden. Sollte also ein gelegentlich auftretender Schwebeton von einer Fledermaus zur Ortung herangezogen werden, so kann er höchstens auf ganz kurze Distanz eine Rolle spielen.

Mit der *Intensitätstheorie* stimmen die eigenen Ergebnisse in der Ansicht überein, daß nur das Echo zur Ortung herangezogen wird. Die Einstellung auf maximale Intensität des Echos trifft jedoch für die Vespertilioniden nicht zu. Bei den *Rhinolophiden*, auf die MÖHRES mit Recht die *Intensitätstheorie* beschränkt, lassen sich alle Phasen der Bewegung des Kopfes und der Ohren genau verfolgen. Ein hängendes Tier dieses Typs bewegt auf ein Geräusch hin den Kopf lebhaft im Kreise, hebt und senkt ihn im dorsalen und ventralen Bereich, während es im lateralen Bereich seitliche Kopfbewegungen (Abb. 7) durchführt. Ohrenbewegungen erfolgen zusätzlich und unabhängig sowohl voneinander wie auch von den Kopfbewegungen (MÖHRES 1953); sie tendieren jedoch

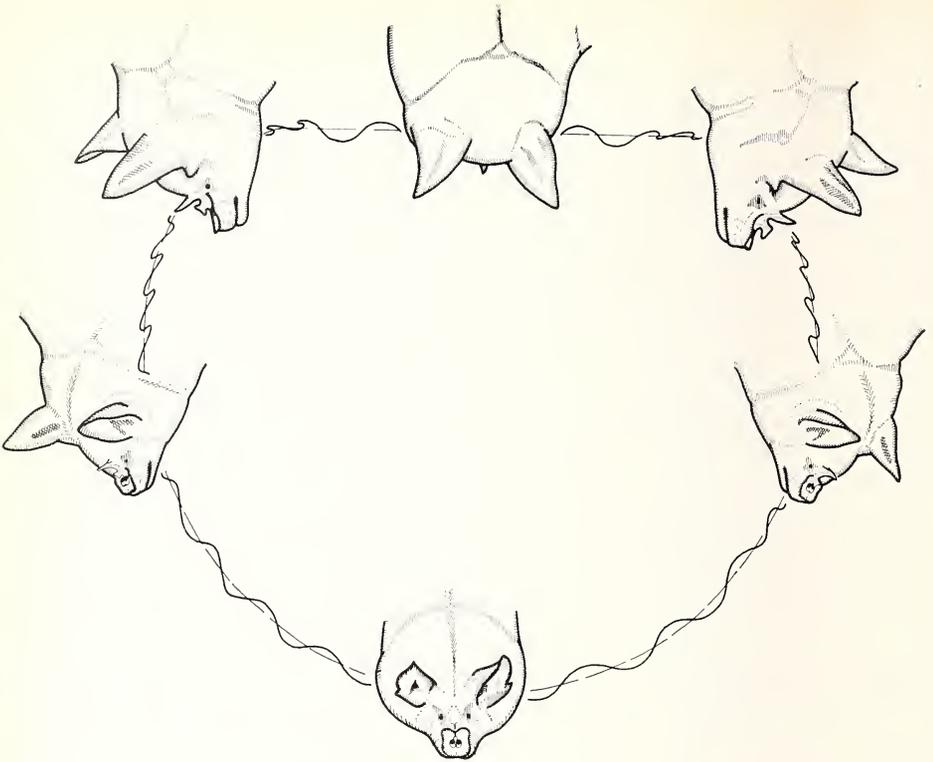


Abb. 7. Schema der Kopf- und Ohrbewegungen von *Rhinolophus ferrum equinum*

zur Synchronisation mit der Aussendung der Ultraschalllaute (GRIFFIN 1962). Wird die Bewegung der Ohren ausgeschaltet (MÖHRES 1960), so verliert ein solches Tier anfangs die Flugsicherheit, lernt jedoch allmählich diesen Verlust durch stärkeres Bewegen des Kopfes zu kompensieren und gewinnt so ihr Orientierungsvermögen teilweise zurück. Bei den *Vespertilioniden* läßt sich hierbei höchstens ein Zucken beobachten. In diesem so unterschiedlichen Verhalten spiegeln sich die völlig anders gearteten Vorgänge der Ortung wider, weshalb die *Intensitätstheorie* auf die *Vespertilioniden* nicht anwendbar ist.

Es muß jedoch betont werden, daß sich die drei genannten Theorien nur mit der Erklärung der Ortungsvorgänge von Ultraschalllaute reflektierenden Objekten befassen, nicht aber mit der Ortung einer Schallquelle im dreidimensionalen Raum. Da die Ultraschallechos nur aus einem engbegrenzten Bereich von vorne an die Tiere dringen können, ist dieser Ortungsvorgang verhältnismäßig einfach. Die *Vespertilioniden* vermögen jedoch jede Schallquelle im Raum zu orten, weshalb man dieser Fähigkeit Rechnung tragen und ihnen die Erfassung aller hierzu nötigen Meßwerte zugestehen muß.

Zur Fixierung eines Objektes im Raum bedarf es einer dreidimensionalen Ortung. Neben der Bestimmung von Richtung und Entfernung in der Horizontalen, wozu auch die Bestimmung von vorne und hinten gehört, bedarf es auch der Erfassung des Winkels in der Vertikalen, also der Bestimmung von oben und unten.

Beim Menschen beruht nach KLENSCH (1949) die Feststellung der Richtung einer Schallquelle in der Horizontalen auf einem Binauraleffekt, der dadurch zustande kommt, daß die zeitliche Differenz, mit der ein Schall bei einer seitlich liegenden Schallquelle das zugewandte Ohr früher

erreicht als das abgewandte. Bei der Zeitdifferenz 0 liegt somit die Schallquelle in der Mitte. Die geringste noch verwertbare Schallrichtungsänderung beträgt etwa 3 Grad.

Die Erfassung der Entfernung einer Schallquelle beruht auf der Schallqualität, die je nach Entfernung variiert. Auch die Annäherung und Entfernung einer Schallquelle vom Ohr, allerdings nur bei geringer Distanz, und damit die Zu- und Abnahme der Schallintensität, vermittelt einen Rückschluß auf die Entfernung.

Eine einwandfreie Vorn-Hinten-Unterscheidung kommt nur zustande, wenn beim Auftreten eines Schalles zugleich eine Kopfdrehung in der Horizontalen erfolgt. Die Schallquelle liegt dann vorne, wenn sich bei der Rechtsdrehung des Kopfes die Schallquelle nach links verschiebt und dann hinten, wenn hierbei die Schallquelle nach rechts wandert. Zu dieser Feststellung reicht jedoch eine einmalige reflektorische Kopfdrehung auf einen unerwarteten Schallreiz völlig aus. Die Kopfdrehung kann auch durch eine Körperdrehung ersetzt werden.

Die Fixierung einer Schallquelle in der Vertikalen erfolgt ähnlich wie die Vorne-Hinten-Unterscheidung, indem wir den Kopf mit der Wirbelsäule nach vorne oder hinten neigen und eine Drehung um die Wirbelsäule ausführen. Hierbei wird das eine Ohr nach unten, das andere nach oben bewegt, wodurch das Vorne und Hinten in ein Oben und Unten gewandelt wird.

Auf Grund der Übereinstimmung mancher Verhaltensweisen zwischen Menschen und *Vespertilioniden* bei der Ortung und den Untersuchungsergebnissen erscheint es nicht unangebracht, die Ortungsvorgänge bei diesen Tieren analog zu den entsprechenden Vorgängen beim Menschen zu deuten.

Die Richtung einer Schallquelle eines echoerzeugenden Objektes dürften auch die *Vespertilioniden* mit Hilfe der Zeitdifferenz feststellen, mit der ein Schall das näherliegende Ohr früher erreicht als das entferntere. Dabei mag auch die Intensitätsdifferenz eine Rolle spielen, die jedoch nach KEIDEL (1970) nur dadurch vom Organismus verwertet werden kann, daß er sie in eine Zeitdifferenz umwandelt. Die Ausrichtung der Tiere auf maximale Intensität, wie sie MÖHRES (1953) für die Ortungsvorgänge der *Rhinolophiden* annimmt, ist nicht notwendig. Dies wäre auch unmöglich gewesen bei all den Versuchen, wo Laute von hinten an fliegende Tiere drangen. Selbstverständlich ist eine solche Einstellung immer möglich, wenn die Schallquelle öfter oder längere Zeit tätig ist, oder wenn ein Objekt im Anflug geortet wird. Zur Feststellung der Richtung ist somit die Erfassung des Winkels des an die Ohren treffenden Schalles nötig.

Zugleich wird die Entfernung festgestellt, die sich trigonometrisch aus dem Dreieck, bestehend aus einer Seite (Abstand der Ohren) und zwei Winkeln (an beiden Ohren), ergibt. Der Präzision des Anfluges wegen ist kaum anzunehmen, daß etwa die beim Menschen nach KLENSCH je nach Entfernung variierende Schallqualität mehr als eine unterstützende Rolle spielen kann, da es nicht vorstellbar ist, daß mit einer unbekanntenen Schallqualität eine genaue Entfernungsmessung zustandekommen könnte. Vielmehr muß angenommen werden, daß Fledermäuse im Gegensatz zum Menschen weniger als 3° einer Richtungsänderung zu perzipieren vermögen, da sonst ein Anflug auf einen cm^2 genau (weniger ist nicht feststellbar, da die Schnauze zu groß ist) aus einer Entfernung von etwa 4 m nicht möglich wäre. Denn schon bei einer Abweichung um 1° würde dies auf eine Entfernung von 4 m etwa 7 cm ausmachen. Für die Richtigkeit der Annahme, daß nur mit Hilfe beider Ohren eine genaue Richtungs- und Entfernungsfeststellung getroffen werden kann, dürften die schon oft wiederholten Versuche sprechen, daß durch die Verstopfung eines Ohres die Orientierung dieser Tiere sehr stark beeinträchtigt wird.

Die Unterscheidung von Vorne und Hinten spielt bei den Fledermäusen während des Jagdfluges kaum eine Rolle, wenn sie sich hierbei lediglich nach ihren Ultraschallechos orientieren, da diese nur von vorne kommen können. Sobald sie aber auch Lauf- oder Fluggeräusche von Beutetieren bzw. künstlich erzeugte Laute orten, ist die Unterscheidung von Vorne und Hinten auch für sie wichtig und notwendig, weil diese aus jeder Richtung kommen können. Wenn nun beim Menschen hierzu eine gewisse Kopf- bzw. Körperbewegung notwendig ist, so dürfte diese bei Fledermäusen mit dem Fluge ohnehin gegeben sein. Nur bei einem hängenden Tier verläuft eine Kopfbewegung um

die Achse der Wirbelsäule im gleichen Sinne wie beim Menschen. Denn ein fliegendes bzw. laufendes Tier nimmt eine horizontale Körperlage ein und eine Kopfdrehung um die Achse der Wirbelsäule verursacht nicht eine Verlagerung der Ohren in der Horizontalen, sondern in der Vertikalen. Eine Verlagerung der Ohren in der Horizontalen erfolgt vielmehr im Laufen oder Fliegen durch eine seitliche Kopfbewegung. Außerdem ist zu bedenken, daß die zu- bzw. abnehmende Intensität einer Schallquelle, womit für das fliegende Tier Vorne und Hinten gekennzeichnet wird, als allgemeine Feststellung zu erfassen, keine besonderen Anforderungen darstellt. Denn mehr als einer allgemeinen Erfassung von Vorne und Hinten bedarf es nicht, da die genaue Erfassung von Richtung und Entfernung auf die bereits geschilderte Art und Weise erfolgt, gleichgültig, ob sich die Schallquelle vor oder hinter dem Tier befindet. Ein hängendes Tier sieht man auf ein Geräusch hin förmlich zusammenzucken, eine Bewegung, die KLENSCH für den Menschen als ausreichend für die Unterscheidung von Vorne und Hinten bezeichnet und die auch hängenden Fledermäusen genügen dürfte. Dadurch also, daß Fledermäuse fliegend entweder die zu- bzw. abnehmende Schallintensität perzipieren, bzw. hängend eine leichte Kopfbewegung durchführen, wobei die Zu- bzw. Abnahme der Schallintensität auf einem bestimmten Ohr richtungsweisend ist, treffen sie die allgemeine Richtungsfeststellung von Vorne oder Hinten.

Die Fixierung einer Schallquelle in der Vertikalen muß im Gegensatz zur Festlegung von Vorne und Hinten eine ebenso genaue sein, wie die in der Horizontalen, da ohne eine genaue Erfassung der Abweichung in der Vertikalen ein zielsicherer Anflug auf eine Schallquelle im Raum unmöglich wäre. So muß auch hier angenommen werden, daß die Winkel des an die Ohren dringenden Schalles in der Vertikalen ebenfalls mit Hilfe der Zeit- bzw. Intensitätsdifferenz erfaßt werden können, wie dies in der Horizontalen geschieht. Durch eine leichte Drehung des Kopfes um die Achse der Wirbelsäule kann jederzeit ein sich in der Horizontalen befindendes Tier eine auf der Zeit- bzw. Intensitätsdifferenz fußende Erfassung der Abweichung von der Horizontalen durchführen. Physikalische Überlegungen lassen die genaue Fixierung einer Schallquelle auch nicht unmöglich erscheinen. Der Mensch vermag, wie bereits dargelegt, die seitliche Verlagerung einer Schallquelle um 3° festzustellen. Bei einer Frequenz von 1 kHz und der Schallgeschwindigkeit von 340 m/sek berechnet sich die Zeitdifferenz, mit der ein Schall das eine Ohr früher erreicht als das andere, mit $3 \cdot 10^{-5}$ sek. Dem Problem angemessener dürfte es sein, diese Zeiten nicht in Sekunden, sondern in Bruchteilen einer Periode auszudrücken. Dann bedeutet Obiges, daß der Mensch die seitliche Lage einer Schallquelle zu erkennen vermag, wenn die Ohren mit einer Phasendifferenz von $1/32$ einer Periode erregt werden.

Wenn wir nun annehmen, daß Fledermäuse die gleiche Sensibilität aufweisen wie der Mensch, was keineswegs zu hoch gegriffen sein dürfte, also auch eine Phasenverschiebung von $1/32$ einer Periode zu perzipieren vermögen, so berechnet sich hieraus, daß sie ein echoerzeugendes Objekt (Insekt, Hindernis) mit einer Abweichung von 10 Winkelminuten bei 120 kHz oder von 20 Winkelminuten bei 60 kHz orten können müßten. Als Maß für die Peilgenauigkeit wirkt das Verhältnis „Ohrenabstand : Wellenlänge“. Dieses beträgt bei Menschen 0,6, bei Fledermäusen 5 bis 10 (ihr Ohrenabstand schwankt je nach Art zwischen 16 und 38 mm). Ist jedoch die Sensibilität der Fledermäuse größer als die des Menschen, was nicht unwahrscheinlich ist, so haben sie sogar die Möglichkeit, noch geringere Abweichungen wahrzunehmen.

Physiologische Untersuchungen, die von GRINNEL (1963) und SUGA (1963, 1964) durchgeführt wurden, zeigen, daß das Gehirn der Fledermäuse ebenfalls solch hohen Anforderungen gewachsen ist. Mit feinen Elektroden konnte die Reaktion einzelner Nervenzellen auf Ultraschalllaute untersucht und dabei festgestellt werden, daß diese jeweils nur auf einen kleinen Frequenzbereich ansprechen. Vorausgesetzt nun, daß die Ohren harmonische Ultraschall-Laute bzw. Geräusche dem Gehirn zu übermitteln ver-

mögen, besteht demnach die Möglichkeit, ihre Beute bzw. Hindernisse gleichzeitig mit verschiedenen Wellenlängen zu orten. Auch die Eigenheiten mancher Zellen, sich nicht entsprechend der Schallintensität zu verhalten, und nicht auf einen lauten, sondern nur auf einen leisen Schall anzusprechen, ist von erheblicher Bedeutung. Insbesondere dürfte auch die Fähigkeit, auf zwei, nur $\frac{1}{10000}$ sek. auseinanderliegende Laute zu reagieren, die Tiere in die Lage versetzen, den hohen Anforderungen, die im Zusammenhang mit der Vorstellung über die Ortungsvorgänge an das Gehör und das Nervenzentrum gestellt werden müssen, gerecht zu werden.

Zusammenfassung

1. Die drei Typen der Ultraschall-Aussendung, der:
 - a. Vespertilioniden-Typ (Aussendung nur durch den Mund)
 - b. Rhinolophiden-Typ (Aussendung nur durch die Nase)
 - c. Plecotus-Typ (Aussendung wahlweise durch Mund oder Nase) werden dargelegt und die drei Theorien der Ortung:
 1. Distanz-Theorie
 2. Intensitäts-Theorie
 3. Schwebungs-Theorie
 mit ihren unterschiedlichen Vorstellungen über diesen Vorgang charakterisiert.
2. Die mit steigender Komplikation durchgeführten Versuche ergaben einen absolut sicheren Anflug auf eine Schallquelle, auch bei Verhinderung des direkten Weges. Die Echos von *Myotis myotis* konnten noch in einer Entfernung von 0,75 m und die von *Rhinolophus f. e.* von 2,20 m bei einer Glasplatte als Reflektor festgestellt werden. Die Streuung des Echos war sehr groß; in einer Entfernung von 60 cm vom Reflektor konnte dieses noch 70 cm seitlich vom Versuchstier festgestellt werden. Die Ortung eines Objektes kann von *Myotis myotis* auf eine Entfernung von etwa 4,50 m und bei *Rhinolophus f. e.* auf etwa 12 m erfolgen. An Genauigkeit der Ortung steht jedoch das Mausohr der Huifeisennase nicht nach.
3. Die Versuche erlaubten die Funktion des ausgesandten Lautes und die des Echos getrennt voneinander zu betrachten. Lauf- bzw. Fluggeräusche von Insekten oder künstlich erzeugte Laute, auch im Ultraschallbereich, wurden genau so sicher geortet wie Ultraschall-Echos, weshalb sie diesen funktionsmäßig gleichzusetzen sind.
4. Die Ultraschalllaute haben daher bei allen Fledermäusen lediglich die Aufgabe, „stumme“ Objekte zum Schallen zu bringen. Zur Ortung einer Schallquelle bzw. eines echoerzeugenden Objektes finden nur die von dort ausgehenden Laute Verwendung.
5. Die bestehenden Ortungstheorien sind zur Erklärung der Versuchsergebnisse entweder nicht geeignet oder nicht ausreichend. Es muß vielmehr angenommen werden, daß die Vespertilioniden eine dreidimensionale Ortung durchführen und hierzu, ähnlich wie der Mensch, alle notwendigen Meßwerte zu erfassen vermögen. Hierzu gehört die gekoppelte Feststellung von Richtung und Entfernung, die Erfassung der Abweichung von der Horizontalen und die von vorne und hinten.
6. Eine Fledermaus kann die seitliche Verlagerung einer Schallquelle um 10 Winkelminuten bei einem Laut von 120 kHz oder um 20 Winkelminuten bei einem solchen von 60 kHz erkennen, wenn sie die gleiche Sensibilität wie der Mensch besitzt.

Summary

Location in Bats

1. The three types of ultra-sound-emission:
 - a. Vespertilionid type (emission only through the mouth)
 - b. Rhinolophid type (emission only through the nose)
 - c. Plecotus type (emission alternatively through mouth or nose)
 were explained and the three theories of location:
 1. distance theory
 2. intensity theory
 3. beat theory
 with their different ideas of that process were characterized.
2. The experiments conducted with ever increasing complication showed an absolutely sure approach to a sound source, even after the direct approach had been prevented. On a glassplate used as a reflector, the echoes of *Myotis myotis* could still be stated at a distance

- of 0,75 m and those of *Rhinolophus f. e.* at 2,20 m. The spread of the echo was very large; at a distance of 60 cm from the reflector it could still be stated at 70 cm off the side of the test animal. An object is located by *Myotis myotis* at a distance of about 4,50 m and by *Rhinolophus f. e.* at about 12 m. As to the exactness of location, however, *Myotis myotis* is in no way inferior to *Rhinolophus f. e.*
3. The experiments permitted the function of the emitted sound and that of the echo to be observed separately from each other. Noises of running resp. flying insects or artificially produced sounds, even in the supersonic (ultra sound) frequency, were located as exactly as supersonic (ultra sound) echoes; that is why they must be compared in their functions with them.
 4. Thus the ultrasonics of all the bats have the only task of making „mute“ objects sound. For locating a sound source or an echo-producing object only those sounds are used which irradiate from there.
 5. For explaining the results of the experiments the existing theories of locating are either not suitable or not sufficient. On the contrary, it must be supposed that the Vespertilionids conduct a three-dimensional locating and, for this, like man are able to seize all the necessary data. The coupled statement of direction and distance, the seizing of the deviation from the horizontal line and that from the front and the back are connected with that fact.
 6. A bat is able to perceive the lateral dislocation of a sound source of ten angle — minutes at a sound of 120 kHz or of 20 angle-minutes at a sound of 60 kHz, if it has the same sensibility as a human being.

Literatur

- DIJKGRAAF, S. (1946): Die Sinneswelt der Fledermäuse. *Experimentia* 2, 11.
- GALAMBOS, R., and GRIFFIN, D. R. (1942): Obstacle avoidance by flying bats; the cries of bats. *J. of exper. Zool.* 89, 478.
- GRIFFIN, D. R., DUNNING, D. C., CAHLANDER, D. A., and WEBSTER, F. A. (1962): Correlated orientation sounds and ear movements of Horseshoe bats. *Nature*, 196, 1185.
- GRIFFIN, D. R., and GALAMBOS, R. (1941): The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats. *J. of exper. Zool.* 86, 481.
- GRINNEL, A. D., and GRIFFIN, D. R. (1963): The sensitivity of echolocation in bats. *J. Physiol.* 167, 38.
- HARTRIDGE, H. (1945): Acoustic control in the flight of bats. *Nature*, 156, 490.
- KEIDEL, W. D. (1970): *Lehrbuch der Physiologie*. Thieme Stuttgart.
- (1960): Die Funktionsweise des menschlichen Gehörs. *Die Umschau* 60, 73.
- KLENSCH, H. (1949): Die Lokalisation des Schalles im Raum. *Die Naturwissenschaften* 36, 145.
- KOLB, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. *Z. vergl. Physiol.* 44, 550.
- (1965): Über die Orientierung einheimischer Fledermäuse während des Fressens. *Z. vergl. Physiol.* 49, 412.
- MÖHRES, F. P. (1953): Über die Ultraschallorientierung der Huftisennasen. *Z. vergl. Physiol.* 34, 547.
- (1910): *Symp. Zool. Soc. Lond.* 3, 57.
- MÖHRES, F. P., und KULZER, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde. *Z. vergl. Physiol.* 32, 468.
- NEUWEILER, G., und MÖHRES, F. P. (1967): Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblattfledermaus, *Megaderma lyra*. *Z. vergl. Physiol.* 57, 147.
- PYE, J. D. (1961): Das Ortungswesen der Fledermäuse. *Endeavour* 20, 101.
- (1963): Mechanismus von Echolocation. *Ergebnisse der Biologie* 26, 13.
- SCHALLER, F., und TIMM, C. (1950): Das Hörvermögen der Nachtschmetterlinge. *Z. vergl. Physiol.* 32, 468.
- SUGA, N. (1964): Recovery Cycles and responses to frequency modulated tone pulses in auditory neurones of echo-locating bats. *J. Physiol.* 175, 50.
- (1965): Analysis of frequency-modulated sounds by auditory neurones of echo-locating bats. *J. Physiol.* 179, 26.
- SUTHERS, R. A. (1965): Acoustic orientation by fish-catching bats. *J. Exp. Zool.* 158, 319
- (1967): Comparative echolocation by fishing bats. *J. Mammalogy* 48, 79.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. A. Kolb, Biologisches Institut der Hochschule, 86 Bamberg, Jesuitenstraße 2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Kolb Anton

Artikel/Article: [Das Ortungsprinzip bei Fledermäusen 306-320](#)