

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.

ÜBER DIE ULTRASCHALLORIENTIERUNG DER HUFEISEN-
NASEN (CHIROPTERA-RHINOLOPHINAE).

Von

FRANZ PETER MÖHRES.

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. August 1952.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung und Fragestellung	547
II. Material und Methodik	548
III. Grundlegende Unterschiede des Orientierungsverhaltens der Vesper- tilioniden und Rhinolophiden	550
IV. Die Orientierungslaute der Hufeisennasen und ihre Eigenart	551
1. Dauer der Impulse	551
2. Gestalt der Impulse	553
3. Häufigkeit der Impulse	554
4. Intensität der Impulse	556
5. Frequenz der Impulse	557
V. Ursprung und Ausstrahlung der Orientierungslaute	559
1. Die morphologischen Charaktere des Kehlkopfes von <i>Rhinolophus</i> und ihre funktionelle Bedeutung	559
2. Der Kehlkopfaufsatz von <i>Rhinolophus</i> und seine Bedeutung für die Ultraschall-Leitung	562
3. Der Nasenaufsatz und seine Bedeutung für die Ausstrahlung des Ultraschalls	564
VI. Die Reichweite der Ultraschallorientierung	573
VII. Das Abtasten des Raumes durch Bewegung des Ultraschallkegels	576
VIII. Der Mechanismus der Gegenstandswahrnehmung durch Ultraschall	577
1. Gestalt der Ohrmuscheln und Ohrbewegungen	577
2. Ausschaltungsversuche	580
3. Die Gegenstandswahrnehmung der Hufeisennasen als Intensitäts- wahrnehmung	583
Zusammenfassung	587
Literatur	588

I. Einleitung und Fragestellung.

In der Unterordnung der *Microchiroptera* finden wir bekanntlich eine außerordentliche, systematisch sehr schwer zu ordnende Mannigfaltigkeit. Durch besonders auffällige anatomische Eigentümlichkeiten ist dabei die von WEBER (1928) mit der Familie der *Megadermatidae* zum Tribus *Rhinolophoidea* vereinigte Familie der *Rhinolophidae* ausgezeichnet. Innerhalb dieser Familie ist es wieder die das Genus *Rhinolophus* umfassende Unterfamilie der *Rhinolophinae*, der Hufeisennasen in engerem Sinne, die sehr ausgeprägte, stark aus dem Rahmen fallende

Charaktere auf sich vereint: die besonders reich entwickelten Nasenaufsätze, die durch Wölbung der Nasalia stark nach oben erweiterte Nasenhöhle (GROSSER 1902), die des Tragus entbehrenden, ungemein beweglichen Ohren, die von WEBER (1928) als „monströs groß“ bezeichnete Cochlea, die besondere Gestaltung des Kehlkopfes (ELIAS 1907) u. a. m. — Nachdem durch die Untersuchungen von GRIFFIN und GALAMBOS (1941, 1942), sowie von DIJKGRAAF (1943) die Ultraschall-Orientierung der Fledermäuse in Einklang mit der von HARTRIDGE (1920) entwickelten Theorie durch das Experiment erschlossen worden war, erschienen die erwähnten anatomischen Eigentümlichkeiten der *Rhinolophinae* in einem neuen Lichte und mußten zu einer Untersuchung der Orientierungsweise dieser, auf die Alte Welt beschränkten Gruppe besonders herausfordern, zumal die bisherigen Untersuchungen über die Ultraschallorientierung (GRIFFIN und GALAMBOS, DIJKGRAAF) sich samt und sonders nur auf Arten einer einzigen Fledermausfamilie, der *Vespertilionidae*, erstreckt hatten, die den *Rhinolophinae* systematisch sehr fernstehen. Hinzu kam, daß ich bei früheren Versuchen anderer Richtung (MÖHRES und zu OETTINGEN-SPIELBERG 1949) im Orientierungsverhalten der Hufeisennasen genügend Hinweise gefunden hatte, daß bei diesen Arten abweichende Verhältnisse gegeben sind. Eine Prüfung der Ultraschallorientierung der Hufeisennasen ergab zunächst, daß bei diesen Arten Ultraschall *nur* durch die Nasenlöcher, nicht wie bei den bisher untersuchten *Vespertilioniden* durch das Maul, ausgesendet wird (MÖHRES 1950). Das schließliche Ergebnis der Untersuchung übertraf meine Erwartungen. Wie erstmalig kurz auf dem Deutschen Zoologenkongreß in Wilhelmshaven 1951 (MÖHRES 1951a) dargelegt wurde, repräsentieren die *Rhinolophinae* einen *zweiten*, vom bisher (GRIFFIN und GALAMBOS, DIJKGRAAF) beschriebenen *Vespertilionidentypus* fast in jeder Hinsicht verschiedenen Typus der Ultraschallorientierung. Dieser Typus soll im folgenden kurz als *Rhinolophidentypus*¹ bezeichnet werden.

II. Material und Methodik.

Die Versuche wurden vor allem mit der in wärmeren Gebieten Deutschlands vorkommenden Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrum-equinum* SCHREB.), zu einem geringen Teil mit der Kleinen Hufeisennase (*Rh. hipposideros* BECHST.) gemacht. Die Tiere wurden teils im Winterquartier, teils im Sommerquartier gefangen. Die Kleine Hufeisennase ist zwar ungleich häufiger und weit verbreitet, aber ihre Kleinheit und Empfindlichkeit macht sie zu einem äußerst schwierigen Versuchstier. Bei der großen Hufeisennase ließen sich die Haltungsschwierigkeiten

¹ Wenn auch bisher nur Vertreter der Unterfamilie *Rhinolophinae* untersucht werden konnten, so ist doch wahrscheinlich, daß die *Hipposiderinae* dem gleichen Typ angehören. Daher wurde die Bezeichnung: *Rhinolophidentyp*, die sprachlich besser mit *Vespertilionidentyp* zusammenklingt, an Stelle der Bezeichnung *Rhinolophinentyp* gewählt.

überwinden. Sie ist gut zu Versuchen geeignet. Nähere Angaben über die Haltung von Fledermäusen habe ich an anderer Stelle gemacht (MÖHRES 1951 b). — In Deutschland stehen alle Fledermäuse unter Naturschutz. Dies und die Tatsache, daß die Große Hufeisennase bei uns eine recht seltene Art ist, machten es notwendig, die Versuche so auszuwählen, daß dazu nur verhältnismäßig wenige Tiere benötigt wurden. Schwierige Eingriffe, bei denen vor einem Erfolg der Verlust zahlreicher Tiere in Kauf zu nehmen gewesen wäre, mußten daher unterbleiben, auch wenn sie zur Klärung mancher Einzelfrage dienlich gewesen wären. Manche der so entstandenen Lücken konnten schließlich doch auf einem Umweg geschlossen werden, manche mußten auch bleiben. Ich hoffe, daß ich diese Lücken bei einer folgenden Untersuchung über den *feineren* Mechanismus der Ultraschallorientierung bei den Hufeisennasen unter günstigeren Materialverhältnissen schließen kann. — Die Versuchsmethodik war entsprechend der Vielzahl der Einzelfragen sehr wechselnd und muß daher am entsprechenden Ort angegeben werden. In einem ersten Zeitabschnitt der Arbeit wurde das Orientierungsverhalten der Hufeisennasen unter wechselnden Bedingungen und bei abwechselnder Blockierung von Mund-, Nasen- und Ohröffnungen studiert. Die Interpretation dieser Versuche war, da nichts über die Eigenart des Ultraschalls der Hufeisennasen und die Bedingungen, unter denen sie ihn aussenden, bekannt war, recht schwierig und oft erst nach vielfacher Wiederholung und Abänderung ein und desselben Versuches einigermaßen möglich, zumal Raum- und Beschaffungsschwierigkeiten der Nachkriegszeit manche wünschenswerte Vereinfachung der Versuchsanordnung unmöglich machten. Eine großzügige Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglichte mir dann den Aufbau einer Apparatur zum Nachweis und zur Analyse des ausgesandten Ultraschalls¹.

Diese Apparatur, für deren technischen Aufbau ich Herrn Dipl.-Ing. ANTON MÜSCHK, München, zu großem Dank verpflichtet bin, hat folgenden Aufbau (Abb. 1): Die Ultraschallimpulse² werden von einem Kristallmikrophon aufgenommen, in einem Breitbandverstärker besonderer Konstruktion verstärkt und dann mit Hilfe eines Kathodenstrahl-Oszillographen sichtbar gemacht. Als Mikrophonkristalle wurden Seignettesalzkristalle verwendet, die nach unseren Angaben von der Firma Steeg und Reuter, Bad Homburg, hergestellt wurden. Sie garantierten eine ordnungsgemäße Aufnahme im Bereich von 20—100 kHz. Die Kristalle wurden in einem Plexiglas-Rähmchen elastisch aufgehängt, das seinerseits in einem zur elektrischen Abschirmung dienenden, auf der Vorderseite zur Schallaufnahme durchlöcherten, geerdeten Aluminiumkästchen montiert wurde. Da die am Kristall zu erwartenden Spannungswerte nur sehr klein sein konnten, wurde die Leitung zum Verstärker äußerst kurz bemessen, d. h. das Mikrophon unmittelbar am Verstärker befestigt. Es erwies sich als notwendig, das Mikrophonegehäuse bis auf die der Schallaufnahme dienenden Löcher völlig in 3 mm starken Schwammgummi

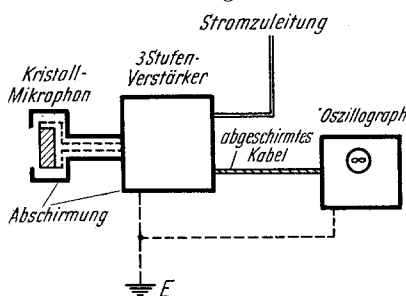


Abb. 1. Schema des Aufbaues der zum Nachweis der Orientierungslaute verwendeten Apparatur.

¹ Für diese Unterstützung, die es erst ermöglichte, die vorliegende Arbeit abzuschließen, sage ich meinen herzlichsten Dank.

² Die Fledermäuse senden den Ultraschall *stoßweise* aus. Diese Ultraschallstöße werden im folgenden kurz als *Impulse* bezeichnet.

einzuschließen. Ohne diese Vorsichtsmaßnahme sprach das Mikrophon zu stark auf reflektierten Ultraschall an, der von seitlich oder hinter dem Mikrophon gelegenen Gegenständen zurückgeworfen wurde. — Der Verstärker wies eine hinreichend gleichmäßige Verstärkung sämtlicher Frequenzwerte zwischen 10 und 120 kHz auf. Er hatte maximal einen Verstärkungsgrad von 1:50 000, der in drei Verstärkungsstufen erreicht wurde. Die Verstärkung war regelbar. Störungen im Hörfrequenzgebiet wurden durch geeignete Schaltmaßnahmen im Verstärker (Beschneidung des Frequenzbandes) beseitigt. Als Oszillograph wurde der Philips Kathograph GM 3152 C benutzt. Die Kontrolle der Ultraschallimpulse erfolgte teils durch subjektive Beobachtung, teils durch photographische Einzelaufnahmen, teils durch Filmaufnahmen. Letztere dienten vor allem dazu, die Dauer und zeitliche Folge der Ultraschallimpulse zu ermitteln.

III. Grundlegende Unterschiede des Orientierungsverhaltens der *Vespertilioniden* und *Rhinolophiden*.

Die *Vespertilioniden* zeigen bei der Ultraschallorientierung kennzeichnende Haltung und Bewegungen. Das kann man besonders gut bei einem Tier sehen, das sich — an einer Wand hängend — zum Abflug anschickt. Bei weit geöffnetem Maul und leicht vibrierenden Kiefern wird der erhobene Kopf suchend hin- und herbewegt. Die Ohren bleiben dabei relativ zum Kopf in der Regel völlig in Ruhe. Auch bei der Orientierung im Fluge halten die untersuchten *Vespertilioniden* das Maul weit offen, wofür GRIFFIN (1946, S. 118) einen ausgezeichneten photographischen Beleg bringt. Durch Zubinden des Maules (GRIFFIN und GALAMBOS 1941) oder Aufsetzen eines vorne geschlossenen, lockeren Maulkorbes (DIJKGRAAF 1943) wurde nachgewiesen, daß bei diesen Arten der Ultraschall nur durch das Maul ausgesendet wird.

Sich orientierende Hufeisennasen bieten dagegen ein ganz anderes Bild (MÖHRES 1950). Das Maul bleibt ganz oder fast ganz geschlossen. Nicht das Maul, sondern die vom Hufeisen umschlossenen Nasenlöcher werden dem zu prüfenden Gegenstand zugewendet, wobei die freien Ränder des Hufeisens zeitweise lebhaft vibrieren. Die suchenden Bewegungen des Kopfes sind weit rascher und energischer. Besonders auffällig aber sind die überaus lebhaften, rhythmischen Bewegungen der Ohrmuscheln. Im Fluge bleibt das Maul geschlossen, in der Bewegungsrichtung nach vorne zeigen die vom Hufeisen umgebenen Nasenlöcher. Die Kopfhaltung ist, worauf schon GROSSER (1902) hingewiesen hat, im Fluge bei beiden Gruppen verschieden: Bei den *Vespertilioniden* wird der Kopf vorgestreckt, bei den *Rhinolophiden* stark abgebeugt. Zubinden des Maules oder Aufsetzen eines vorne geschlossenen, über den Nasenlöchern offenen, papierenen Maulkorbes beeinträchtigt die Orientierungsmöglichkeit *nicht*. Wird dagegen über die Schnauze eine nach vorne offene Röhre gestülpt, welche die Nasenlöcher nach oben hin abschirmt, dann erlischt die Fähigkeit, herannahende Gegenstände wahrzunehmen oder aber im Fluge Hindernissen auszuweichen. Die Tiere zeigen dann

ausgesprochene Flugscheu, fliegen mit eigentümlich klappenden Flügelschlägen und prallen plump selbst gegen sehr ausgedehnte Hindernisse. Die kennzeichnenden, schallortenden Bewegungen der Ohren bleiben aus, sie stehen also in engstem Zusammenhang mit der Ultraschallorientierung und haben mit den sonst bei vielen Säugetieren zu beobachtenden, auf Fremdgeräusche bezogenen, schallortenden Bewegungen der Ohren nichts oder nicht viel zu tun. — Wollen wir also den Unterschied im Orientierungsverhalten beider Gruppen kurz zusammenfassen, so können wir sagen: Die *Vespertilioniden* senden den zur Orientierung dienenden Ultraschall durch das weitgeöffnete Maul aus¹, die Orientierung ist mit suchenden Bewegungen des Kopfes, nicht aber mit nennenswerten und regelmäßigen Ohrbewegungen verknüpft. Die Hufeisennasen senden den Ultraschall nur durch die Nase aus, die Orientierung ist mit kennzeichnenden Ohrbewegungen verbunden.

IV. Die Orientierungslaute der Hufeisennasen und ihre Eigenart.

Der zur Orientierung ausgesandte Ultraschall der Hufeisennasen ist nach Gestalt, Dauer und Folge der einzelnen Impulse, nach Höhe und Veränderlichkeit der auftretenden Frequenzen von dem der *Vespertilioniden* verschieden. Über die physikalische Beschaffenheit der *Vespertilioniden*-Impulse hat GRIFFIN (1950) eine gründliche und ausführliche Studie vorgelegt. Seine Angaben kann ich, soweit meine apparativen Möglichkeiten mir die Feststellung erlaubten, für die häufigeren in Deutschland vorkommenden Arten nur bestätigen.

1. Dauer der Impulse.

Die Impulse der *Vespertilioniden* sind sehr kurz. Für *Myotis lucifugus lucifugus* gibt GRIFFIN 2,32 msec, für *Eptesicus fuscus fuscus* 2,67 msec Dauer als Durchschnittswert an². In Tabelle 1 stelle ich die von GRIFFIN gewonnenen Werte den von mir bei *Rhinolophus ferrum-equinum* ermittelten gegenüber.

Die Bestimmung der Dauer der Impulse erfolgte nach Filmaufnahmen des Oszillogramms. Dabei wurde die sekundliche Bildzahl der Kamera und die Zeit-

¹ Es scheint, daß einige wenige *Vespertilioniden*arten im Zusammenhang mit anderen Spezialisierungen ebenfalls zur wenigstens zeitweisen Aussendung des Ultraschalls durch die Nasenlöcher übergegangen sind. Meine Versuche darüber sind noch nicht beendet, zeigen jedoch bereits klar, daß diese Ausnahmen die Unterscheidung der beiden Typen nicht berühren.

² GRIFFIN wählt, da manchmal Beginn und Ende des Impulses schwer klar festzulegen sind, als Vergleichsmaß auch wohl die Impulslänge, innerhalb derer die Amplitude oberhalb von $\frac{1}{10}$ der Spitzenamplitude liegt, und kommt so zu den niedrigeren Mittelwerten von 1,76 msec für *M. lucif. lucif.* und 2,24 msec für *Ept. fusc. fusc.* Ich wähle aber zum Vergleich die von GRIFFIN angegebenen Mittelwerte für die ganze Impulsdauer.

ablenkung des Oszillographen so aufeinander abgestimmt, daß ein Hin- und Herlauf des Kathodenstrahls in der Waagerechten in 2—5 Einzelaufnahmen zerlegt wurde. Aus der bekannten sekundlichen Bildzahl, aus der Breite des Oszillogramms auf dem Film ließ sich die Dauer eines Hin- und Hergangs des Kathodenstrahls, daraus und aus der Breite des Impulsbildes die Dauer des Impulses berechnen. Dabei konnten angesichts der langen Dauer der Impulse die relativ kurzen Zeiten des Rücklaufes und des Bildvorschubs im allgemeinen vernachlässigt werden.

Tabelle 1.

Art	Zahl der ausgewerteten Impulse	Dauer der Impulse		
		Mittelwert msec	Maximum msec	Minimum msec
<i>Myotis lucifugus</i> (GRIFFIN) . . .	47	2,32	4,5	1,0
<i>Eptesicus fuscus</i> (GRIFFIN) . . .	20	2,67	3,8	1,2
<i>Rhinolophus ferrum-equinum</i> . . .	168	65,3	138,8	24,2 ¹

¹ Der Minimalwert 24,2 trat ganz isoliert auf, und zwar nur ein einziges Mal.

Die in Tabelle 1 dargestellten Impulsdauern sind, ebenso wie GRIFFINs Messungen von in der Hand gehaltenen Tieren gewonnen. Die Impulse *fliegender* Tiere sind im allgemeinen noch etwas länger, wie sich aus der subjektiven Beobachtung und aus Filmaufnahmen ergibt. Aus 25 von einer gemächlich, mit 200—250 m/min Geschwindigkeit dahinfliegenden Hufeisennase gewonnenen Impulsaufnahmen berechnete ich einen Mittelwert von 90 msec. Jedoch hat dieser Wert nur den Charakter eines Anhaltspunktes. Einmal ist es auch bei wohldressierten Tieren sehr schwierig eine genügende Zahl von Impulsen im Fluge aufzunehmen. Man muß mit einem hohen Filmverbrauch rechnen; der Kosten wegen mußten solche Aufnahmen beschränkt bleiben. Zweitens ist aber auch die Auswertung solcher Aufnahmen schwierig. Durch die mit der Annäherung an das Mikrophon oder mit dem Wegfliegen verbundene rasche Veränderung der vom Mikrophon aufgenommenen Impulsintensität ist die genaue Längenbestimmung sehr erschwert. Es ist daher damit zu rechnen, daß die Impulse im Flug noch etwas länger als 90 msec sind.

Auf jeden Fall darf gesagt werden, daß die Impulse der Großen Hufeisennase mindestens 5—6mal länger sind als der längste von GRIFFIN angegebene *Vespertilioniden*-Impuls und daß sie im Durchschnitt die 20fache Dauer, im Fluge noch mehr, erreichen. (Bei der Kleinen Hufeisennase habe ich die Impulse nicht filmen, sondern nur subjektiv beobachten und ihre Länge mit Hilfe der Stoppuhr schätzen können. Aus der Größenordnung fallende Unterschiede ergaben sich nicht.) Als ersten durchgreifenden Unterschied können wir also die beträchtliche Länge der *Rhinolophiden*-Impulse herausstellen. Über die Konsequenzen schon dieses ersten Unterschiedes wird später (S. 584) im Zusammenhang gesprochen werden.

2. Gestalt der Impulse.

Die beiden Typen sind aber auch der Impulsgestalt (envelope form GRIFFIN) nach auf den ersten Blick zu unterscheiden. Die *Vespertilioniden*-Impulse sind *zackenförmig* (GRIFFIN 1950, S. 249, Abb. 5). Sie beginnen mit geringer, langsam ansteigender Amplitude, dann erfolgt ein jäher Anstieg zu einem (oder mehreren) hohen Gipfel, ein jäher Abfall, an den sich ein langsames Abklingen anschließt. Die *Rhinolophiden*-Impulse haben demgegenüber *Band-Charakter*. Man kann ihren sanft gerundeten, gleichmäßigen Amplitudenverlauf nicht besser kennzeichnen, als indem man sagt, daß sie aus der Nulllinie

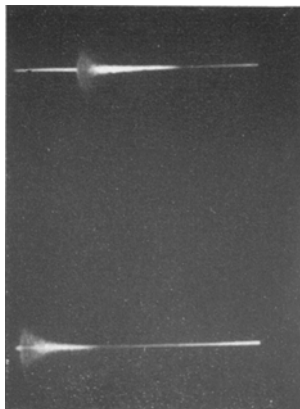


Abb. 2.

Abb. 2. Zwei unmittelbar nacheinander von einem fliegenden Abendsegler (*Nyctalus noctula* SCHREB.) ausgesandte Orientierungslaute. Jedes der beiden aufeinanderfolgenden Filmbilder umfaßt einen Zeitraum von rund 12 msec.



Abb. 3.

Abb. 3. Orientierungslaut einer fliegenden Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum* SCHREB.). Das Filmbild umfaßt einen Zeitraum von rund 170 msec.

herausquellen, wie „Pasta aus einer Tube“. Abb. 2 zeigt einen im Fluge aufgenommenen Impuls des Abendseglers (*Nyctalus noctula* SCHREB.), Abb. 3 einen ebenfalls im Fluge aufgenommenen Impuls der großen Hufeisennase. Dabei mußte im zweiten Falle die Zeitablenkung des Oszillographen viel niedriger gewählt werden, um überhaupt einmal *inen ganzen* Impuls auf die Aufnahme zu bekommen. Abb. 4 zeigt die ersten beiden Drittel eines mit höherer Zeitablenkung von einem in der Hand gehaltenen Tier aufgenommenen Impulses. Oft genug ändert der Impuls im größten Teil seiner Dauer seine Amplitude nicht nennenswert, obere und untere Grenze des Oszillogramms verlaufen dann parallel.

Manche Impulse bieten zunächst sehr überraschende Bilder: sie weisen eigentümliche, als mehr oder weniger regelmäßige Kannelierungen erscheinende Amplitudenschwankungen auf. Davon gibt Abb. 5 eine Vorstellung. Diese Profilierungen haben jedoch mit der Grundgestalt des Impulses nichts zu tun. Nimmt man die Impulse von einer in der Hand gehaltenen, durch geeigneten Griff an seitlichen Kopfbewegungen gehinderten — oder aber einer ruhig geradeaus fliegenden Hufeisennase

auf, dann fehlen diese Profilierungen. Sie kommen also nicht dem Orientierungslaut an sich zu, sondern entstehen durch die Bewegung des Kopfes in Verbindung mit der später zu behandelnden Richtstrahlerwirkung. Sie treten sofort auf, wenn das Tier seinen Kopf zu bewegen beginnt. Schon eine geringe Winkeldrehung des Kopfes läßt, wie später gezeigt wird, die das Mikrophon treffende Schallenergie stark absinken. Der Anfang, seltener auch der Schluß des Impulses, kann von einer

zackenförmigen Amplitudenvergrößerung markiert sein. Diese Zacken sind oft sehr auffällig, erweisen sich jedoch nicht als ein wesentliches Kennzeichen der



Abb. 4.

Abb. 4. Anfang und Mittelstück eines Orientierungslautes der Großen Hufeisennase. Jedes Filmbild umfaßt einen Zeitraum von rund 40 msec.

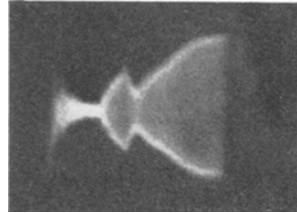


Abb. 5.

Abb. 5. Teilstück eines Orientierungslautes der Großen Hufeisennase mit kennzeichnenden Amplitudenveränderungen, welche durch die Bewegungen des Kopfes in Verbindung mit der ausgesprochenen Richtstrahlerwirkung des aussendenden Apparates zustande kommen.

Rhinolphidenimpulse, da sie meist — vor allem beim ruhig sendenden Tier fehlen. Solche Zacken sind als Einschwingvorgänge beim stärkeren Anblasen von Pfeifen ja durchaus bekannt.

Gelegentlich treten bei einzelnen Tieren rhythmische Amplitudenveränderungen auf; diese sind, wie die Analyse zeigt, als Schwebungserscheinungen bei unreiner Tonbildung zu verstehen. Sie traten besonders bei geschwächten Tieren auf.

Die wesentlichen Unterschiede der Impulsgestalt bei *Vespertilioniden* und *Rhinolphiden* lassen sich daher so zusammenfassen: Die *Vespertilioniden* erzeugen zackenförmige Impulse mit großer und schneller Amplitudenänderung, die *Rhinolphiden* bandförmige mit sehr geringer und langsamer Amplitudenänderung, im Normalfall bieten die Impulse das Bild ungedämpfter Wellenzüge.

3. Häufigkeit der Impulse.

Unter Impulshäufigkeit (GRIFFINs repetition rate) wird die Zahl der Impulse (I) je Sekunde verstanden. Die Häufigkeit der Impulse schwankt bei den Hufeisennasen nicht in dem Maße wie bei den von GRIFFIN und

DIJKGRAAF untersuchten Vespertilioniden. Allerdings hat sich GRIFFIN (1950) neuerdings veranlaßt gesehen, die Schwankungsbreite der Häufigkeit gegenüber den früheren Angaben und denen von DIJKGRAAF (1946) erheblich einzuschränken. Bei seiner früheren, unvollkommeneren Apparatur kamen nur die Amplitudenspitzen zur Darstellung. Da manche Impulse mehrgipfelig sind, wurde eine größere Zahl von Impulsen vortäuscht. Die früher angegebene obere Häufigkeitsgrenze von 130 I/sec bei *Eptesicus fuscus* und DIJKGRAAFs Angabe von 170 I/sec bei *Myotis emarginatus* hält GRIFFIN für weitaus zu hoch. Für das sitzende, mit Peilbewegungen des Kopfes seine Umgebung abtastende Tier gibt GRIFFIN jetzt 5—10 I/sec an. Im Flug werden 20 bis 30 I/sec erreicht und nur ausnahmsweise, für Sekundenbruchteile, treten Häufigkeitswerte der Größenordnung 50-60 I/sec auf. Die Impulshäufigkeit ist bei den Hufeisennasen, wie nach der beträchtlichen Länge der Einzelimpulse zu erwarten, weit geringer. In der Ruhe beträgt die Impulshäufigkeit im Durchschnitt 4 I/sec, mehr als 5—6 I/sec werden auch im Fluge selten hervorgebracht. Die Zahl der Impulse ist größenordnungsmäßig identisch mit der Zahl der Atemzüge. Jeder Atemzug kann einen Impuls liefern. Beim ruhenden, in der Hand gehaltenen Tier läßt sich die Parallelität der Impulse mit der Phase der Ausatmung unmittelbar kontrollieren. Legt man einen Finger auf den Bauch des Tieres und beobachtet gleichzeitig auf dem Oszillographenschirm den Ablauf der Impulse, dann sieht man, daß Impuls und Ausatmung gleichlaufen. Das bedeutet nun nicht, daß jede Ausatmung einen Impuls ergeben muß, das Tier kann auch ohne jede Tonerzeugung atmen. Allerdings kommt das selten vor. Die Hufeisennasen quittieren jede geringste Veränderung in der Umgebung mit der Ausendung von Impulsen und senden daher, sofern sie wach sind, fast ununterbrochen. — Die Übereinstimmung von Atemfrequenz und Impulshäufigkeit läßt sich auch für das fliegende Tier bestätigen. Die Atemzüge erfolgen im Fluge gleichlaufend mit dem Flügelschlag, wie v. SAALFELD (1938) für *Vespertilioniden* gezeigt hat und wie ich es für die Hufeisennasen bestätigt fand. Bei einem in einem langen Gang hin- und herfliegenden Tier wurde nun abwechselnd die Zahl der Flügelschläge und die Zahl der ausgesandten Impulse in der Zeiteinheit ermittelt. Gleichzeitige Bestimmung war nicht möglich. Ich erhielt so eine durchschnittliche Flügelschlagfrequenz von 3,46/sec und eine durchschnittliche Impulshäufigkeit von 2,5/sec. Die größenordnungsmäßige Übereinstimmung beider Werte ist deutlich. Daß die ermittelte Flügelschlagfrequenz über der Impulshäufigkeit liegt, kann nicht überraschen. Denn einmal liefert nicht jeder Atemzug einen Impuls, andererseits können beim fliegenden Tier einzelne Impulse übersehen werden, wenn das Tier sich weit vom Mikrophon entfernt befindet. Wichtig ist die

Feststellung, daß nicht mehr Impulse ausgesendet werden als Expirationen stattfinden; ein weiterer wichtiger Unterschied gegenüber den *Vespertilioniden*, die hinsichtlich der Atemfrequenz (etwa gleiche Körpergröße vorausgesetzt!) mit den Hufeisennasen ziemlich übereinstimmen (*Myotis myotis* BORKH, langsamer Flug 3—6/sec, v. SAALFELD 1938).

4. Intensität der Impulse.

GRIFFIN (1950) konnte mit einem geeichten Aufnahmesystem den Schalldruck bei der verhältnismäßig kleinen *Myotis lucifugus* bestimmen. 5—10 cm vom Maul entfernt erhielt er einen Schalldruck von durchschnittlich $60 \text{ dyn/cm}^2 = 109$ Dezibel. Das ist eine sehr hohe Schallintensität, wenn wir bedenken, daß der Lärm in einer voll arbeitenden Kesselschmiede etwa 25 dyn/cm^2 erreicht. Das Maximum des Schalldruckes wurde mit $173 \text{ dyn/cm}^2 = 118$ Dezibel bestimmt. Leider standen mir keine Eichgeräte zur Messung des Schalldruckes bei den Hufeisennasen zur Verfügung. Jedoch erlaubt schon der Vergleich der im Oszillographen beobachteten Amplituden eine Aussage. Die von mir benutzte Apparatur zeigte die *Vespertilioniden*-Impulse erkennbar nur bis etwa 80—100 cm Abstand vom Mikrophon an (*Myotis*arten, einschließlich der fast das doppelte Gewicht der Großen Hufeisennase erreichenden *Myotis myotis* BORKH, *Eptesicus serotinus* SCHREB.). Aus dem Rahmen fiel nur der Abendsegler *Nyctalus noctula* SCHREB., dessen Impulse bei auffällig niedriger Häufigkeit (beim sitzenden, ein Futterobjekt anpeilenden Tier 2/sec) eine überraschende Intensität aufwies, so daß sie noch bis 2,30 m erkennbar blieben. Es scheint, daß der Abendsegler als schwalbenschnell fliegende Form hinsichtlich der Ultraschallorientierung eine noch näher zu untersuchende Spezialisierung darstellt.

Sehen wir vom Abendsegler ab, so übertreffen die Hufeisennasen die *Vespertilioniden* an Reichweite außerordentlich. Konnte ich doch die Impulse der Großen Hufeisennase noch bis zu etwa 8—9 m nachweisen, eine Distanz, hinter der auch der Abendsegler weit zurückbleibt. Wichtiger als dieses Verhältnis der Reichweiten erscheint mir jedoch die Feststellung, daß die Hufeisennasen die Intensität der Impulse der Entfernung des anzupeilenden Gegenstandes anzupassen wissen. Das läßt sich durch folgenden Versuch nachweisen: Das Mikrophon wurde auf 1 m Abstand einer frei an einem Draht hängenden, das Futter erwartenden Hufeisennase gegenübergestellt. Das Tier drehte den Kopf suchend nach allen Richtungen und bestrich des öfteren auch den Ort des Mikrophons. Ein Schnalzen mit der Zunge (dieser Laut wurde sonst zur Futterdressur verwendet!) in der Nähe des Mikrophons erwies ich als gut geeignet, die Aufmerksamkeit des Tieres des öfteren dorthin zu lenken. Die am Oszillographen beobachteten Impulse zeigten keine höheren Amplitudenwerte

als 2—3 cm. Schnalzte ich nun in 6 m Abstand vom Tier, in der Verlängerung der Linie Tier—Mikrophon stehend mit der Zunge, dann stiegen die Amplitudenhöchstwerte auf 8—9 cm. Das Tier sendete nun also mit höherer Energie. — Entfernte ich mich mit langsamen Schritten auf der verlängerten Linie Tier—Mikrophon, so war im Schirmbild eine mit der Entfernung fortschreitende Amplitudenvergrößerung zu erkennen.

Daß diese Vergrößerung der Reichweite nicht nur auf das Konto der später zu behandelnden Richtwirkung des aussendenden Apparates geht, sondern auch auf verstärkte Schallerzeugung zurückzuführen ist, lehrt folgende Beobachtung: Hält man das sendende Tier bei den vorstehenden Versuchen in der *Hand* und kontrolliert durch Anlegen des Fingers an die Bauchwand die Atemtätigkeit, so läßt sich leicht verfolgen, daß stärkere Ultraschallimpulse mit vertieften und besonders energischen Ausatembewegungen parallel laufen. Dabei wird, während sonst die Ultraschallaussendung bei den Hufeisennasen praktisch ohne hörbare Nebengeräusche (Ratterlaut *DIJKGRAAFS*) erfolgt, ein deutliches, allerdings nur etwa 50—60 cm weit hörbares, tiefes *Schnurren* wahrnehmbar, über dessen Ursachen ich noch nichts sagen kann.

GRIFFIN (1950) betont lediglich die große Variabilität der Impulsintensität, über eine Abhängigkeit der Intensität von der Entfernung des anzupeilenden Gegenstandes macht er keine Angaben. Meine Beobachtungen bei *Vespertilioniden* erlauben noch kein bündiges oder vorläufiges Urteil. Bei der außerordentlichen Kürze und schnellen Folge der *Vespertilioniden*impulse kann man nur mit einer Filmaufnahme der mit einer geeichten Apparatur dargestellten Impulse eine Klärung versuchen. Selbst dann wird diese Klärung bei der viel unregelmäßigeren Sendeweise der *Vespertilioniden* noch auf erhebliche Schwierigkeiten stoßen. Vorbereitungen zur Messung der Intensität der Orientierungslaute werden gegenwärtig getroffen. Vorerst können wir zur Frage eines Vergleiches der Ultraschallintensitäten bei *Vespertilioniden* und *Rhinolophiden* nur sagen, daß die Impulse der *Rhinolophiden* sich auf ein Mehrfaches der Entfernung nachweisen lassen, bei der die *Vespertilioniden*impulse (je nach den Arten verschieden!) unerkennbar werden.

5. Frequenz der Impulse.

GRIFFIN macht über die Frequenz der Impulse folgende Angaben (GRIFFIN 1950):

Bei den untersuchten *Vespertilioniden* (*Myotis lucifugus lucifugus*, *Eptesicus fuscus fuscus*) liegt die Frequenz im allgemeinen zwischen 30 und 70 kHz, mit einem Energiemaximum bei etwa 50 kHz. In einigen Fällen wurden sehr hohe Frequenzen ermittelt (z. B. 120 kHz bei einer *Myotis lucifugus*!). Mit diesen Angaben stimmt die Feststellung von

GALAMBOS (1942), daß die Cochlearpotentiale Maximalwerte im Frequenzbereich von 50—60 kHz erreichen, gut zusammen. Wichtig ist die von GRIFFIN ermittelte Tatsache, daß die Frequenz sich innerhalb des Impulses stark ändert, sie fällt vom Anfang des Impulses bis zum Ende in der Regel um eine Oktave. Die Laute haben also den Charakter schnell absinkender und zugleich leiser werdender Töne. Im Hörbereich würde man derartige Lautgebilde als kläffende oder peitschende, knallartige Laute empfinden. Obertöne sind nach GRIFFIN häufig festzustellen, sie gehören anscheinend zum Teil nicht der harmonischen Reihe an

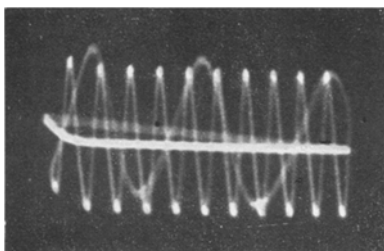


Abb. 6. Orientierungslaut der Großen Hufeisennase durch hohe Zeitablenkungsgeschwindigkeit stark auseinandergezogen. Der verwendete Oszillograph unterdrückte den Kathodenstrahl beim Rücklauf nicht. Von Bedeutung ist nur die Welle höherer Frequenz; die niederfrequente Welle entsteht durch die schnellere Strahlbewegung beim Rücklauf. Die Schärfe des Bildes beweist die Frequenzkonstanz. Da der Strahl des Oszillographen während des Ablaufes eines Impulses mehrmals von links nach rechts wandert, wird die Kurve mehrmals übereinandergezeichnet. Jede Frequenzänderung müßte das Kurvenbild unscharf machen.

und rufen asymmetrische Überlagerungen hervor. Der Toncharakter der *Vespertilioniden*-Impulse dürfte daher zum Geräuschhaften tendieren. Demgegenüber zeigen die Impulse der *Rhinolophiden* ein ganz anderes Frequenzgepräge. Schon die Betrachtung der Impulse bei schwacher Zeitablenkung des Oszillographen läßt aus der wie eine regelmäßige Reihe von Lichtpunkten erscheinenden Verteilung der Umkehrstellen des schwingenden Strahles auf eine relativ einheitliche Frequenzstruktur schließen. Bei hoher Zeitablenkung bestätigt sich das in überraschender Weise: Der Impuls wird in eine klare, fast sinusförmige Kurve auseinandergezogen, die

sich mit Hilfe der Gleichlaufzwangseinrichtung des Oszillographen in eine stehende Welle verwandeln läßt (Abb. 6). Das Kurvenbild zeigt, daß den Hufeisennasen-Impulsen die für die *Vespertilioniden* so kennzeichnende Frequenzmodulation, d. h. das Absinken der Frequenz innerhalb des Impulses fehlt. Hier bleibt die Frequenz innerhalb des Impulses und auch in der Folge der Impulse unverändert, wenn man von den Einschwingzacken absieht, die oft Anfang und Schluß des Impulses markieren. Mit Hilfe eines Eichoszillators konnte die Frequenz des Orientierungslautes der Hufeisennasen ermittelt werden, indem eine mit der Impulswelle längengleiche Eichwelle erzeugt wurde. Die Frequenz konnte dann an der Skala des Oszillators abgelesen werden. Sie ergab sich für die Große Hufeisennase mit etwa 80 kHz, für die Kleine Hufeisennase mit etwa 100 kHz. Die Schwingung ist in der Regel sehr rein, gelegentlich durch noch nicht

näher zu bestimmende Nebenschwingungen getrübt, was vor allem bei solchen Tieren auftritt, die nicht in bestem Zustande sind. Im letzteren Fall kann man dann auch bei einzelnen Tieren kennzeichnende rhythmische Amplitudenschwankungen des Impulses beobachten, welche der Analyse nach als Schwebungsphänomen bei unreiner Tongebung zu verstehen sind.

V. Ursprung und Ausstrahlung der Orientierungslaute.

GALAMBOS (1943) führte durch Nervendurchtrennung den Nachweis, daß die Orientierungslaute der *Vespertilioniden* im Kehlkopf entstehen. Ich habe diesen Versuch bei den Hufeisennasen bisher aus den eingangs erwähnten Gründen noch nicht wiederholt. Ich möchte ihn erst durchführen, wenn die apparativen Voraussetzungen dafür geschaffen sind, einen solchen Eingriff auch voll für die Klärung des Mechanismus der Tonerzeugung auszuwerten. Daß auch bei den *Rhinolophiden* der Kehlkopf die Quelle des Ultraschalls ist, ist ohnehin durch genügend Hinweise belegt. Einmal geht aus den Feststellungen über die Abhängigkeit der Impulse von der Ausatemphase, sowie über die Parallelität zwischen Impulsintensität und Intensität der Atembewegungen zur Genüge hervor, daß der Ultraschallerzeuger durch die Atemluft betrieben wird, also im Zuge der Luftwege liegen muß. Zweitens gibt es im Verlauf des gesamten trachealen, pharyngealen und nasalen Luftweges außer dem Kehlkopf nach den morphologischen Untersuchungen von GROSSER (1902) und eigener Nachprüfung keine Struktur, die mit einiger physikalischer Berechtigung als Ultraschallerzeuger verantwortlich gemacht werden könnte. Drittens erweist sich der Rhinolophidenkehlkopf seiner besonderen Gestaltung nach als hervorragend geeignet zur Erzeugung von Ultraschall der hier gegebenen Beschaffenheit. Schließlich ist bei den Hufeisennasen eine besonders innige Verbindung zwischen Kehlkopf und nasalem Luftweg gegeben, die funktionell sinnvoll nur als zuverlässige Ultraschall-Leitung vom produzierenden Kehlkopf zum ausstrahlenden Nasenaufsatz zu verstehen ist.

1. Die morphologischen Charaktere des Kehlkopfes von *Rhinolophus* und ihre funktionelle Bedeutung.

Bei den Orientierungslauten der Hufeisennasen handelt es sich um sehr hohe, sehr reine und gleichmäßige Töne. Wir werden uns also fragen müssen, ob der Tonapparat der *Rhinolophiden* der Erzeugung derartig beschaffener Töne angepaßt erscheint. Die Kehlköpfe einer Reihe von Fledermausarten, darunter auch der Großen und Kleinen Hufeisennase, wurden von ROBIN (1881) und noch eingehender von ELIAS (1908) untersucht; sie stellten fest, daß der Larynx von *Rhinolophus* sich in wesentlichen Stücken von dem der *Vespertilioniden*

unterscheidet. Fallen die Kehlköpfe der Fledermäuse gegenüber denen der übrigen Säuger schon allgemein durch ihre Mächtigkeit, Festigkeit (weitgehende Verknöcherung) und gute Ausstattung mit Muskulatur auf, so gilt das in besonderer Steigerung für die Gattung *Rhinolophus*.

Die in unserem Zusammenhang wichtigen Eigentümlichkeiten lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Der Kehlkopf der *Rhinolophiden* ist verglichen mit dem der *Vespertilioniden* auffällig kurz, und zwar durch starke Rückbildung der Region der MORGAGNischen Taschen. Die Plicae ventriculares sind nur angedeutet, die bei den Vespertilioniden gut entwickelten Membranae ventriculares fehlen völlig. Die Cartilagine arytaenoidei sind sehr groß, dorsal miteinander verwachsen. Infolge der Größenentwicklung der Aryknorpel ist die Glottis vocalis sehr kurz, sie nimmt nur $\frac{2}{5}$ des Innendurchmessers des Cavum laryngis ein. Die Glottis vocalis kann durch die Musculi thyreo-arytaenoidei verschlossen werden. Die Glottis respiratoria scheint sich infolge der dorsalen Verschmelzung der Aryknorpel, des Faserverlaufes des M. cricoarytaenoideus nie völlig zu schließen. Die Membrana vocalis ist durch eine saitenartige Anhäufung elastischer Fasern, die sog. Chorda vocalis, am freien Rand verstärkt. Der M. vocalis ist auffallend schwach. Ausbildung der Muskulatur und Exkursionsfähigkeit der Gelenke scheinen auf den ersten Blick in einem krassen Mißverhältnis zu stehen. Die Gelenkflächen sind klein und die engen Gelenkkapseln erlauben nur geringe Bewegung. Das gilt besonders für das Cricoid-Arytaenoidgelenk. Bei dieser Sachlage kann die Bedeutung der mächtigen Muskeln nicht darin gesehen werden, daß sie größere Bewegungen ermöglichen, sondern nur darin, daß sie eine hohe Stimmbandspannung erzeugen können.

Alle besonders stark entwickelten Muskeln (M. cricothyreoideus, Mm. crico-arytaenoidei posteriores, Mm. crico-arytaenoidei laterales, Mm. thyreo-arytaenoidei laterales) dienen als Stimmbandspanner, bzw. Glottisverengerer. Die morphologischen Besonderheiten, insbesondere die relative Massigkeit des Schild- und Ringknorpels verstehen sich leicht aus der Notwendigkeit, einer so mächtigen Muskulatur Insertionsflächen und Widerlager zu bieten. Angesichts der geschilderten anatomischen Bedingungen wird man ELIAS recht geben, wenn er sagt, daß bei *Rhinolophus* „zwei Faktoren für das Zustandekommen eines hohen Tones schon aus dem anatomischen Bilde abzulesen sind“. Da ist einmal die außerordentliche Kürze des schwingenden Elementes, des Stimmbandes, da ist zweitens der erstaunliche Apparat der stimmbandspannenden Muskeln, welche für die zur Erzielung eines so hohen Tones notwendige starke Spannung des schwingenden Elementes sorgt. Wir werden des weiteren kaum fehl gehen, wenn wir die Chorda vocalis zu einem Teil für die Reinheit des Tones verantwortlich machen. Dieses sehnartige Gebilde, das wir in vergleichbarer Ausbildung sonst nur bei guten

Sängern antreffen, wird unter der Wirkung des Spannapparates eher in einen schwingfähigen, gespannten Zustand kommen als der übrige, zartere Teil der Membrana vocalis. Daß ein Tonapparat wie der der Hufeisennasen zur Erzeugung frequenzkonstanter Töne gut geeignet ist, bedarf keiner ausführlichen Darlegung¹.

Der, wie ELLAS sich ausdrückt, „mit Rücksicht auf die Stimmbildung auffallend mangelhafte Verschuß“ der Glottis respiratoria mag für den die Hufeisennasen-Impulse in der Regel so kennzeichnenden stoßlosen („gehauchten“) Einsatz der Impulse verantwortlich sein. — Eine morphologisch streng genommen nicht zum Kehlkopf zu rechnende, funktionell aber zweifellos dazu gehörige, innerhalb der Säuger soweit bisher bekannt nur den Rhinolophiden zukommende Bildung muß hier noch ins Auge gefaßt werden: die drei teils knorpeligen, teils knöchernen Trachealampullen. Diese als Differenzierungen der oberen Trachealringe aufzufassenden Gebilde liegen auf der Dorsalseite der Trachea unmittelbar caudal vom Kehlkopf und stehen durch relativ weite Öffnungen mit der Trachea in Verbindung. Angrenzend an den Kehlkopf liegen die zwei paarigen Blasen symmetrisch rechts und links, caudal davon die unpaare Blase median. Die paarigen Blasen sind je etwa doppelt so groß wie die unpaare, alle drei haben ellipsoide Gestalt. ELLAS hat diese Gebilde als Resonatoren gedeutet. Ihre HELMHOLTZschen Resonatoren durchaus entsprechende Gestalt könnte für die außerordentliche Reinheit des Tones mitverantwortlich sein, denn HELMHOLTZsche Resonatoren haben ja den Vorzug weitgehender Obertonfreiheit, da die in ihnen möglichen Obertöne nicht der harmonischen Reihe angehören.

Die Frage ist, ob diese Gebilde ihrer Dimension nach zur Verstärkung des Frequenzbereiches um 80 kHz geeignet erscheinen. Prof. LOTHAR CREMER² war so freundlich, die Eigenschwingung der unpaaren Ampulle zu berechnen. Sie ergab einen Näherungswert von rund 40 kHz, also größenordnungsmäßig immerhin eine Nachbarschaft zu der experimentell bestimmten Frequenz von 80 kHz. Bei der Berechnung blieb die Frage

¹ In weit höherem Maße als die Frequenzkonstanz der *Rhinolophiden*impulse fordert die Frequenzmodulation der *Vespertilioniden*impulse eine Erklärung. Nach meinen, noch nicht völlig abgeschlossenen Versuchen handelt es sich bei letzteren Impulsen um *Sprenglaute*, die durch intermittierende Aufstauung des Atemluftstromes und nachfolgende Aufsprengung des Verschlusses entstehen. Diese Entstehungsweise erklärt die Impulsgestalt wie auch den Frequenzabfall innerhalb des Impulses: Die Stimmbandpfeife wird durch die mit der Stauung verbundene Drucksteigerung zunächst *überblasen* und bringt so den Oktavton der beim Absinken des Druckes erklingenden Grundschwingung hervor. Von anderer Seite sind bisher noch keine Angaben über die Entstehungsweise der *Vespertilioniden*impulse gemacht worden.

² Ich möchte Herrn Prof. L. CREMER, München, für seine Hilfe recht herzlich danken.

offen, ob die Resonatoren einzeln oder zusammen wirksam werden. Letztere Komplikation entzieht sich zunächst einer Berechnung, sie ist nur messend am Modell zu erschließen.

Es muß noch betont werden, daß ein solches Resonatorensystem eventuell auch für sich allein zur Erzeugung von Ultraschall geeignet sein könnte (BERGMANN 1949). Was hier in Wirklichkeit vorliegt, kann nur eine spezielle experimentelle Analyse lehren, die auch die übrigen aus den morphologischen Sachverhalten im vorstehenden entwickelten funktionellen Zuordnungen, die zunächst nur Wahrscheinlichkeit haben, auf Stichhaltigkeit zu prüfen hat.

2. Der Kehlkopfaufsatz von *Rhinolophus* und seine Bedeutung für die Ultraschall-Leitung.

Die Feststellung, daß bei den Hufeisennasen der Ultraschall durch die Nase — und nur durch die Nase — ausgesendet wird, wirft die Frage auf, wie der im Kehlkopf produzierte Ultraschall dem nasalen Luftweg zugeleitet wird, und wie es kommt, daß beim Öffnen des Maules kein Ultraschall durch dieses ausgesendet wird. Eine schematische Darstellung der anatomischen Verhältnisse ist in Abb. 7 versucht worden. Schon GROSSER (1902) hat darauf hingewiesen, daß die Epiglottis von *Rhinolophus* besonders gut zur dichten Einfügung in die Gaumenöffnung des Nasopharynx adaptiert ist. ELIAS (1908) hat den Bau der Epiglottis genauer beschrieben. Die Epiglottis ist ringförmig. Die Plicae aryepiglotticae sind hoch und gehen an der dorsalen Seite des Kehlkopfeinganges kontinuierlich ineinander über. Nur ein ganz kurzes Stück des schornsteinförmig vorspringenden Randes bleibt ohne Knorpelstütze, denn die Seitenteile des Epiglottisknorpels reichen weit dorsal bis fast zu den Aryknorpeln. Das freibleibende Randstück ist durch die WRISBERGSchen Knorpel und einen prall gefüllten Venensinus versteift. Den Kehlkopf zu verschließen, ist dieser Kehlkopfaufsatz denkbar ungeeignet, um so besser aber, eine sichere Verbindung zur Nasenhöhle zu gewährleisten. GROSSER glaubte sogar, daß diese Verbindung *dauernd* bestehbleibe. Er schildert, daß bei allen seinen Präparaten, „auch wenn der Kopf nach dem Tode zur Erleichterung makroskopischer Injektion maximal gestreckt wurde, der gesamte Aditus ad laryngem in den Nasopharyngealraum ziemlich tief eingeschoben war“. Der freie Rand des weichen Gaumens und die darin eingelagerten, nach unten falzförmig vorgezogenen Arcus palatopharyngei, die sich an der hinteren Pharynxwand verbinden, umgreifen den Kehlkopfeingang ringsum. Die beiden Mm. palatopharyngei durchflechten sich wie im Gaumensegel auch hinten in dem Verbindungsstück der Arcus und bilden einen geschlossenen Sphinkter. Auf diese Weise bildet der Gaumen eine kontraktile Manschette, die den Kehlkopfeingang umschließend einen vollständigen

Abschluß des tracheo-nasalen Luftweges gegen die Mundhöhle gewährleistet.

GROSSERS Ansicht, daß bei *Rhinolophus* der Kehlkopfaufsatz nicht aus der Gaumenöffnung entfernt werden kann, trifft nicht zu. Wäre das so, dann müßte eine Hufeisennase bei Verstopfen der Nasenlöcher ersticken. Daß das nicht stimmt, hat bereits SPALLANZANI erfahren. Man kann, während man das Tier an der Nasenatmung hindert, das Verhalten des Kehlkopfes beobachten. Dazu wird das Maul einer Hufeisennase mit einem Knebel aus Plexiglas aufgesperrt. Unter dem Binokular kann man dann bei geeigneter Beleuchtung den Schlund gut kontrollieren. Hält

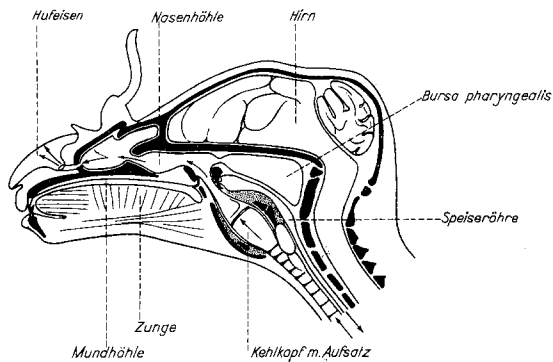


Abb. 7. Schematischer Längsschnitt des Kopfes einer Hufeisennase.

man nun die Nasenlöcher zu, so sieht man, daß der Kehlkopfaufsatz gesenkt und aus der Gaumenöffnung herausgezogen wird. Sobald man die Nasenlöcher wieder freigibt, schnellert der Aufsatz wieder hoch. Kontrolliert man gleichzeitig die Aussendung der Impulse, so findet man die früher bei den Maulkorbversuchen gewonnene Feststellung, daß Ultraschall nur durch die Nase ausgesendet wird, bestätigt. Impulse werden nur gesendet, wenn der Kehlkopfaufsatz in die Gaumenöffnung eingefügt ist. Bei tiefgestelltem Kehlkopf kann das Tier zwar noch mit seinem hörbaren, schrillen Schrei gegen die schlechte Behandlung protestieren, aber keinen Orientierungslaut mehr hervorbringen. Ob das rein mechanisch dadurch bedingt ist, daß nur bei hochgestelltem Kehlkopf die maximale Spannung der Stimmbänder möglich ist — oder ob dafür Innervationsverhältnisse verantwortlich sind, kann ich noch nicht beantworten.

Eines darf wohl gesagt werden: Die bei den Hufeisennasen vollzogene Trennung des Ultraschallweges vom Speiseweg bietet einen wichtigen Vorteil. Das Tier kann sich seiner Orientierungsapparatur jederzeit uneingeschränkt bedienen, auch wenn es gerade einen großen Bissen im Maul hat und ihn zerkaut. Selbst bei weit aufgesperrtem Rachen

braucht der Kehlkopfaufsatz nicht aus der Gaumenöffnung gelöst zu werden. Zum Schlucken der Nahrung braucht der Aufsatz nicht niedergelegt zu werden. Die beiderseits gelegenen Fauces sind so geräumig, daß auch große Speiseklumpen rechts und links passieren können.

3. *Der Nasenaufsatz und seine Bedeutung für die Ausstrahlung des Ultraschalls.*

Die Weiterleitung des Ultraschalls durch die Nasenhöhle geht unbehindert vor sich. Am Boden der Nasenhöhle bleibt ein geradlinig bis



Abb. 8. Nasenaufsatz der Großen Hufeisennase.

zu den Nasenlöchern verlaufender, durch Wandvorsprünge kaum verstellter Gang frei, der hinten unpaarig beginnt, nach vorne durch das Nasenseptum zweigeteilt wird. Die Regio olfactoria der Hufeisennasen ist auffällig kurz und das Riechepithel auf einen sehr kleinen Raum beschränkt. Die Turbinalia sind nur winklig gebogen, aber nicht eingerollt. Zählen die Fledermäuse schon allgemein zu den mikrosmaten Säugetieren, so zeigen die Hufeisennasen eine besonders weitgehende Reduktion des Geruchsorgans. Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes fehlen noch. Jedoch kann man immer wieder Beobachtungen machen, welche zeigen, daß der Geruchssinn für die Hufeisennasen bei der Nahrungsaufnahme noch geringere Rolle spielt als bei anderen Fledermäusen. Sie fressen auch Insekten mit Stinkdrüsen (z. B. Küchenschaben), die von Mausohren (*Myotis myotis* BORKH.) in der Regel abgelehnt werden.

Die beiden Nasenlöcher münden dicht nebeneinander. Ihr Abstand, der, wie wir noch sehen werden, für die Ausstrahlung des Ultraschalls

wichtig ist, beträgt bei der Großen Hufeisennase rund 2,1 mm, bei der Kleinen Hufeisennase 1,4—1,5 mm. Die Nasenlöcher öffnen sich (Abb. 8) mitten in dem für die Hufeisennasen so kennzeichnenden und ihnen den Namen verleihenden Hufeisen des Nasenaufsatzes. Die Gestalt des Nasenaufsatzes ist ja von altersher bekannt, wenn auch die bisher veröffentlichten Zeichnungen fast alle in Einzelheiten unrichtig sind. Genauer beschrieben wurde der Aufsatz von LEYDIG (1859), später von REDTEL (1873). REDTEL schildert auch die Bewegungen dieses Aufsatzes.

Es erscheint zweckmäßig, die Gestaltung des Aufsatzes hier kurz zu skizzieren. Der Aufsatz läßt sich in folgende drei Hauptabschnitte gliedern: 1. Die obengelegene *Lanzette*, bei der Großen Hufeisennase mit einer oberen, unpaaren, sehr in die Breite gezogenen, in der Mitte andeutungsweise unterteilten Zelle und je zwei seitlichen Zellen, bei der Kleinen Hufeisennase mit 3 paarigen Zellen; 2. das bis zur Oberlippe sich erstreckende, die Nasenlöcher umgebende, muldenförmig eingetieftete *Hufeisen*; 3. den medianen, Lanzette und Hufeisen verbindenden, wie ein Felsgrat steil vorspringenden *Kamm*, der schnauzenwärts jäh abfällt und sich vor seinem oralen Ende noch zu dem, durch eine ovale, seicht eingetieftete Grube markierten Sattel erweitert. Der Sattel läuft zwischen den Nasenlöchern in Form einer niedrigen Leiste aus. Die Nasenlöcher münden, nach vorne gerichtet, in zwei länglich bogenförmigen Gruben, die bei der erwähnten medianen Leiste eng und tief eingesenkt beginnen und sich in Richtung der Augen allmählich verbreitern und verflachen.

Der ganze Aufsatz stellt eine Hautduplikatur dar, die histologisch, abgesehen von der Haararmut, wenig von der übrigen Körperhaut verschieden ist. Die Formbeständigkeit ist in den zentralen Teilen durch Knorpel, im übrigen durch elastisches Bindegewebe und turgeszentes Fettgewebe gewährleistet. Tastkörperchen fehlen, wie schon LEYDIG feststellen konnte. Der gesamte Aufsatz ist von einem doppelten Kranz besonders kräftig entwickelter Sinushaare umstellt. Die Haarbälge in der Nachbarschaft des Aufsatzes sind mit gut ausgebildeten Talgdrüsen verbunden. Der Aufsatz selber ist ziemlich arm an Talgdrüsen. Schweißdrüsen finden sich häufiger nur im Zellenteil der Lanzette. Auf die Muskulatur komme ich unten im Zusammenhang mit den Bewegungen des Nasenaufsatzes zu sprechen.

Am Nasenaufsatz der Hufeisennasen kann man häufig vibrierende, schnell ablaufende Bewegungen beobachten. REDTEL (1873) hat diese Bewegungen für die Kleine Hufeisennase (damals *Rh. hippocrepis* genannt) beschrieben. Jedoch fand ich seine Beschreibung nicht ganz zutreffend. Nach REDTELS Schilderung ist nicht an allen Stellen klar, was eigentlich gemeint ist. Ich lasse daher seine Darstellung im Wortlaut folgen: „1. Die ganze vordere Hälfte der Schnauze und das ihr aufsitzende Hufeisen rücken nach hinten, die ganze Schnauze wird breiter und flacher, besonders in ihrem zentralen Teil; der Sattel wird flacher und tritt tiefer; gleichzeitig nimmt der Radius der Krümmung des Hufeisens zu und wird die spaltförmige Grube zwischen Sattel und Hufeisen breiter, die Nasenlöcher weiter. — Diese Bewegungen geschehen sämtlich gleichzeitig, gehen sehr schnell, fast ruckweise vor sich und lassen sogleich wieder nach, um auch sogleich wieder von vorne zu beginnen; und indem so die Schnauze zurück- und wieder vorrückt, entsteht dieselbe

Bewegung, die man an den Schnauzen so vieler Tiere, z. B. der Maus, beobachtet und als „Schnuppern“ bezeichnet. — 2. Die beiden seitlichen Blätter des Hufeisens klappen auf- und nieder, indem sie sich gleichzeitig um ihre Längsachse nach innen drehen. — 3. Die ganze Schnauze wird in querer Richtung schmaler und ihre freien unteren Ränder kippen leicht nach oben und außen auf, gleichzeitig wird der Radius der Krümmung des Hufeisens kleiner, die Grube zwischen Sattel und Hufeisen schmaler, die Nasenlöcher enger. — Die zweite und dritte Bewegung sind seltener und dann meist kombiniert zu sehen. Niemals gelang es mir, irgendeine Bewegung an Nasenblatt (Lanzette) und Längskamm wahrzunehmen, während der Sattel der Abflachung des zentralen Teiles folgt.“

Ich habe trotz genauester Beobachtung und auch an Zeitlupenaufnahmen (50 Bilder je Sekunde) keine Verschiebung des Hufeisens oder der Schnauze nach vorne oder hinten wahrnehmen können. Ich beobachtete lediglich eine abwechselnde stärkere oder schwächere Eintiefung der Muschel des Hufeisens, sowie ein gleichlaufendes Verengern und Erweitern der bogenförmigen Gruben, in denen die Nasenlöcher münden. REDTEL betont, daß er nie eine Vorwärts- oder Rückwärtsbewegung der Lanzette und des Kammes wahrnehmen konnte. Es ist bei dem innigen Zusammenhang der einzelnen Teile des Nasenaufsatzes kaum vorzustellen, wie das Hufeisen nach vorne oder hinten verschoben werden könnte, ohne daß sich auch der obere Teil des Aufsatzes mitbewegte. Entscheidender ist, daß es beim lebenden Tier nicht möglich ist, das Hufeisen nennenswert vor oder zurück zu verschieben. Da ich sowohl bei der von REDTEL untersuchten Kleinen Hufeisennase, wie auch bei der für die Beobachtung wegen ihrer Größe weit günstigeren Großen Hufeisennase trotz immer wiederholter Prüfung nie eine Vorwärts-Rückwärtsverschiebung des Hufeisens feststellen konnte, muß ich annehmen, daß REDTEL einer Sinnestäuschung durch die kräftigen Vorwärts-Rückwärtsbewegungen der Ohren zum Opfer fiel. Bei der Kleinheit der Gebilde bei der Kleinen Hufeisennase und der Schnelligkeit der Bewegungen wäre ein solcher Irrtum immerhin begreiflich.

Wir wollen also festhalten, daß sich die Bewegungen des Nasenaufsatzes auf Wölbungsänderungen des Hufeisens und Verengerungen bzw. Erweiterungen der bogenförmigen Gruben, in deren Tiefe die Nasenlöcher münden, beschränken. Da die freien Ränder des Hufeisens sich an der Wölbungsänderung beteiligen, wird gerade diese Bewegung recht auffällig. Die geschilderten Bewegungen wiederholen sich in rascher Folge, ungefähr im Tempo der Impulserzeugung; dadurch entsteht der Eindruck eines Vibrierens des gesamten Hufeisens. Es ist nun durchaus nicht so, daß die Hufeisenbewegungen einfach immer mit der Aussendung von Ultraschallimpulsen verbunden wären. Die Hufeisennasen können längere Zeit Impulse aussenden, ohne daß eine Änderung am Hufeisen zu sehen wäre. Das Spiel der Hufeisenbewegungen ist vielmehr ein Zeichen besonders intensiven Sendens. Es setzt ein, wenn das Interesse des Tieres besonders erregt und vorzugsweise auf einen bestimmten Gegenstand gerichtet wird. Das früher bei der Besprechung der Intensität der Impulse als Zeichen besonders intensiver Ultraschallproduktion erwähnte, schwach hörbare Schnurren ist immer von lebhaften Hufeisenbewegungen begleitet.

Die Bewegungen des Nasenaufsatzes werden durch eine verwickelt gebaute, vielfältig verflochtene Muskulatur ermöglicht, von deren Anordnung Abb. 9 eine

Vorstellung gibt. Eine schematisierte Übersicht über dieses Muskelsystem hat REDTEL (1873) gegeben und den Verlauf der Muskelzüge mit den von ihm postulierten Bewegungen des Nasenaufsatzes in Verbindung gebracht. Die Wirkungsweise des Fasersystems, welches er der von ihm beschriebenen Vor- und Zurückbewegung der „ganzen vorderen Hälfte der Schnauze und des ihr aufsitzenden Hufeisens“ zuordnet, hat er ganz offensichtlich falsch interpretiert. Dieses System

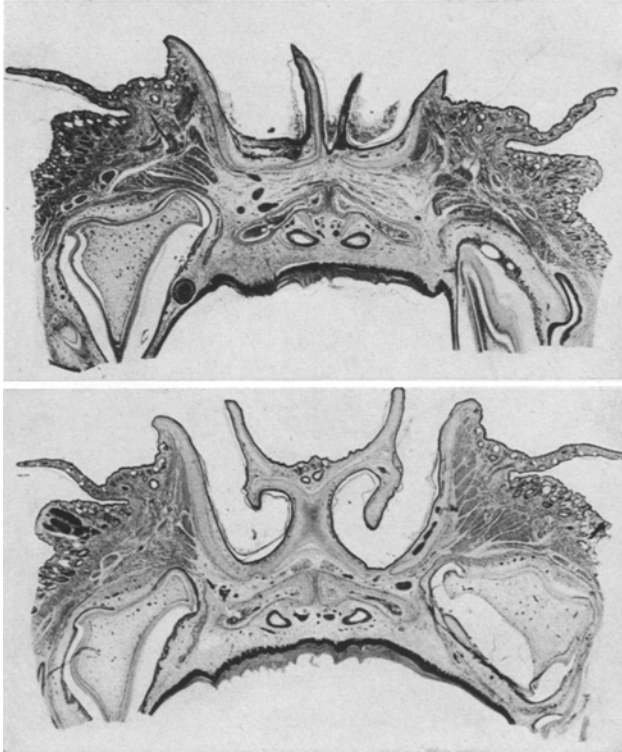


Abb. 9. Querschnitt durch den Nasenaufsatz der Großen Hufeisennase, oben unmittelbar vor den Nasenlöchern, unten dicht hinter den Nasenlöchern. Die Flügel des Hufeisens sind gegenüber dem Lebendzustand stark nach unten gezogen. (Kontraktion der Muskulatur.)

bewirkt lediglich ein Hochziehen der Lefzen, wie man aus den Insertionsorten erschließen und bei einer in der Hand gehaltenen, beißlustigen Hufeisennase auch direkt beobachten kann.

Über die *Funktion der Nasenaufsätze der Rhinolophiden* (und die vergleichbaren, oft abenteuerlichen Gebilde bei anderen Chiropteren) sind mancherlei Vermutungen angestellt worden. Immer wieder, bis in die neuere Zeit, hat man sie als höchstempfindliche Tastorgane angesehen. Dabei haben schon die Untersuchungen LEYDIGS (1859) und REDTELS (1873) gezeigt, daß der Nasenaufsatz der Hufeisennasen nur mangelhaft mit Tastrezeptoren versehen ist. Auch beim Betasten mit einem

Reizhaar läßt sich keine besonders ausgeprägte Tastempfindlichkeit erkennen. Tastempfindlich im hohen Grade sind die Sinushaare, die den Aufsatz umstellen. Berührt man sie, so erfolgt in der Regel eine gutgezielte Schnappbewegung.

Nachdem die Ultraschallpeilung als wichtigste Sinnesfunktion der Fledermäuse erkannt worden war, lag es nahe, die merkwürdigen und bisher in ihrer Bedeutung unerklärten Nasenaufsätze mit dieser Funktion in Verbindung zu bringen. HARTLEDGE (1945, 1946) dachte daran, daß sie die Ohren gegen das direkte Eindringen von Ultraschall abschirmen könnten, was für die Wahrnehmung des reflektierten Ultraschalls zweifellos wichtig sein kann. DIJKGRAAF (1946) gab neben dieser Möglichkeit noch die zweite zu bedenken, daß die Nasenaufsätze eine Rolle beim *Empfang* des reflektierten Ultraschalls spielen. Die gleiche Vermutung äußerten neuerdings auch KAHMANN und OSTERMANN (1951) und kündigten Versuche in dieser Richtung an. Mir schien nach früheren Beobachtungen eine Bedeutung des Nasenaufsatzes für den Empfang wenig wahrscheinlich. Vielmehr brachten der morphologische Befund und die Feststellung, daß der Ultraschall nur durch die Nase ausgesendet wird, mich zu der Vermutung, daß der Aufsatz als *Richtstrahler* des Ultraschallsenders fungiere. Diese Vermutung versuchte ich zu prüfen. Dabei ergab sich zunächst, daß der *obere* Teil des Nasenaufsatzes, die Lanzette mit ihren Zellen, sowie Kamm und Sattel, für die Gegenstandswahrnehmung durch Ultraschallpeilung keine Rolle spielt. Abdecken dieses Teiles verursacht keinerlei Beschränkung der erwähnten Fähigkeit¹.

Von Einfluß auf die Aussendung des Ultraschalls und damit auf die Gegenstandswahrnehmung mit seiner Hilfe ist nur das Hufeisen. Mit einem solchen Einfluß ist nach Gestaltung und Lagebeziehungen schon physikalisch zu rechnen. Einmal bedingt die Tatsache, daß der Ultraschall hier durch die Nasenlöcher, d. h. *zwei dicht beieinanderliegende Öffnungen ausgestrahlt wird, eine starke Richtwirkung* in der Ausstrahlung des Ultraschalls (BERGMANN 1949). Die von den beiden Nasenlöchern ausgehenden Kugelwellen überlagern einander in der Vorausrichtung additiv, d. h. in der Sagittalebene wird die Amplitude stark vergrößert, annähernd verdoppelt. In Abb. 10 sind die Bedingungen für die Große

¹ Nach Gestalt und Feinbau dieses Teiles wird die Vermutung nahegelegt, daß er im Dienste der bei den Fledermäusen so auffällig entwickelten Wahrnehmungsfähigkeit für Luftströmungen steht. Damit stehen meine bisherigen Versuche in gutem Einklang. Hufeisennasen lassen sich gut auf Luftströmungen dressieren. Man kann zeigen, daß der wichtigste Perzeptionsort am Kopfe liegen muß. Es war unmöglich, diese Versuche gleichzeitig mit der vorliegenden Arbeit durchzuführen. Die Dressur ist, da sie entgegen der Spontantendenz, Luftzug zu vermeiden, erfolgen muß, ziemlich langwierig. Zudem sind noch andere Körperabschnitte empfindlich für Luftströmungen, deren Ausschaltung mit Rücksicht auf die übrigen Versuche nicht ratsam war. Die Untersuchung soll jedoch fortgeführt werden.

Hufeisennase maßgerecht dargestellt. Bei einer Frequenz von 80 khz errechnet sich eine Wellenlänge von 4,25 mm. Der Abstand der Nasenlöcher bei der Großen Hufeisennase beträgt als Mittelwert mehrerer Messungen 2,1 mm. Die Figur läßt erkennen, daß gerade dieses Verhältnis von Wellenlänge und Abstand der Nasenlöcher besonders günstige Bedingungen schafft. Da die Nasenlöcher um eine halbe Wellenlänge voneinander entfernt sind, überlagern sich die beiden Kugelwellen nach den Seiten hin mit einer Phasendifferenz einer halben Wellenlänge, d. h. nach den Seiten hin kommt es zu einer maximalen gegenseitigen

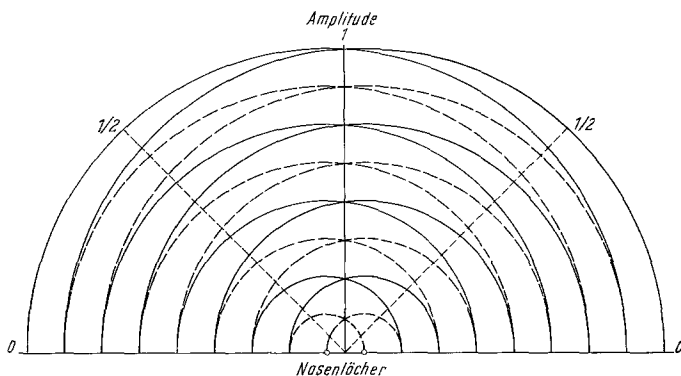


Abb. 10. Schema der Interferenz der von den beiden Nasenlöchern der Hufeisennase ausgehenden Ultraschallwellen. Erläuterung im Text. Wellenberge ausgezogen, Wellentäler gestrichelt.

Auslöschung. Die von HARTRIDGE vermutete Abschirmung der Ohren gegen direkten Ultraschall dürfte zu einem Teil also bereits so gewährleistet sein. — Die gestrichelten Linien der Abb. 10 begrenzen den Sektor, innerhalb dessen die Ultraschallintensität vom Maximum in der Mittellinie auf den Halbwert absinkt. In den Punkten dieser Geraden sind die Wellenzüge um ein Drittel Wellenlänge gegeneinander verschoben; hier hat, wie mathematisch zu erschließen, die Interferenzwelle die Amplitude einer Einzelwelle, d. h. ungefähr die halbe Amplitude der Interferenzwelle in der Mittellinie. Wäre der Abstand der Nasenlöcher kleiner, z. B. ein Drittel Wellenlänge, dann würde der Abfall der Intensität auf den Halbwert auf einen ungefähr doppelt so großen Winkel ausgedehnt. Wäre der Abstand der Nasenlöcher größer, dann würde das mediane Intensitätsmaximum sich, je nach Abstand, in eine bestimmte Zahl von Interferenzzonen auflösen. Für die Kleine Hufeisennase ließ sich das gleiche Verhältnis von Wellenlänge und Nasenlochabstand feststellen. Einem mittleren Nasenlochabstand von 1,6 mm entspricht hier eine Wellenlänge von 3,4 mm. Eine Untersuchung weiterer Rhinolophusarten wäre hier von großem Wert.

Dieses Überlagerungsphänomen bedingt eine Vergrößerung der Reichweite nach vorne. Jedoch ist das nur eine Konsequenz, wichtiger erscheint mir, daß dadurch der Ultraschallkegel den Charakter einer Zielvorrichtung bekommen muß. Ein Gegenstand muß eine maximale Reflexion ergeben, wenn er sich mitten vor dem Kopf befindet. Kleine Hin- und Herbewegungen des Kopfes und damit des Schallkegels, werden bei dem steilen Intensitätsgefälle innerhalb des Kegels zu einem Ab- und Anschwellen des Widerhalles führen, das nach unseren Erfahrungen im Hörbereich eine Ortung sehr erleichtert. Das Tier kann auf diese Weise einen Gegenstand „aufs Korn nehmen“, eine Möglichkeit, welche bei Ausstrahlung des Ultraschalles nur durch *eine* Öffnung von der *Senderseite* her nicht in dem Maß gegeben wäre und nur durch eine *Richtempfangswirkung* der Ohrmuscheln in etwa ersetzt sein könnte. Wir werden auf diese Fragen später zurückkommen müssen.

Zu diesem, durch das Vorhandensein von *zwei* Ultraschallquellen bedingten Richtstrahlerphänomen kommt eine weitere Richtwirkung hinzu. Die Lage der Nasenlöcher in der Tiefe der Hufeisenmulde, ja, mehr noch, in der Tiefe der engen, bogenförmigen Gruben, bedingt eine Schalltrichterwirkung, die bei der linearen Ausbreitungsweise des Ultraschalls im vorliegenden Frequenzgebiet sehr ausgeprägt sein muß. Wir haben damit zu rechnen, daß der Öffnungswinkel des Schallkegels durch diesen Schalltrichter auf einen Wert begrenzt wird, der sich durch Ausmessen von Schnitten mit einiger Genauigkeit festlegen lassen sollte. Durch eine solche Ausmessung ergab sich für die Große Hufeisennase ein Öffnungswinkel des Schallkegels von etwa 40—50°. — Dabei muß man nun aber wohl im Auge behalten, daß Nasengrube und Hufeisenmulde im Wölbungsgrad verändert werden können. Tiefere Einwölbung des Hufeisens und Verengung der Nasengruben verkleinert, Abflachung bzw. Erweiterung vergrößert die Streuung des Schallkegels. Wir dürfen daher die bei verstärkter Ultraschallerzeugung auftretenden rhythmischen Einwölbungen des Hufeisens im Sinne einer stärkeren Bündelung des Ultraschalls verstehen. Die Voraussetzungen für einen direkten Beweis (synchrone kinematographische Aufnahme der Hufeisenbewegungen und der Impulse, Messung des Öffnungswinkels des Schallkegels im Verlauf der Hufeisenbewegungen bzw. bei Ausschaltung einzelner Teile des Aufsatzes) sind kaum zu schaffen.

Es fragt sich nun, ob und wie weit es gelingt, die aus den anatomischen Verhältnissen und den physikalischen Gesetzmäßigkeiten zwar nicht mit aller Genauigkeit, aber doch in den großen Zügen zu folgender Charakteristik der Ultraschallausbreitung beim lebenden Tier auch *messend* zu erfassen. Dieser Versuch wäre bei einem Vertreter der *Vespertilioniden*, etwa *Myotis myotis*, apparativ ein sehr schwieriges, wenn nicht unmögliches Unterfangen gewesen. Da bei den *Vespertilioniden* die Aussendung

der Impulse nur selten längere Zeit mit gleichbleibender Amplitude erfolgt, wäre nur eine *gleichzeitige* Messung der räumlichen Intensitätsverteilung mit mehreren, halbkreisförmig um das Tier angeordneten Mikrophenen sinnvoll. Eine genaue Abgleichung der Mikrophone aufeinander wäre Voraussetzung. GRIFFIN (1950) kann daher über die Ausbreitungscharakteristik des Ultraschalls bei den von ihm untersuchten Arten nicht viel sagen. Er beschränkt sich auf die Feststellung: „Dieser Punkt verlangt noch beträchtliche Untersuchungen. Der Vollständigkeit halber könnte man sagen, daß die vom Mikrophon aufgenommene Intensität stark herabgesetzt erscheint, wenn der Kopf der Fledermaus um 45° oder mehr von der normalen Richtung zum Mikrophon hin gedreht ist“. GRIFFIN betont die Schwierigkeit, den Kopf des Tieres hinreichend zu fixieren. Eine festgehaltene *Myotis* sendet nicht mehr normal und regelmäßig, sondern bricht in schrille hörbare Protestschreie aus, die eine Ultraschallmessung unmöglich machen, da sie weit ins Ultraschallgebiet hineinreichen.

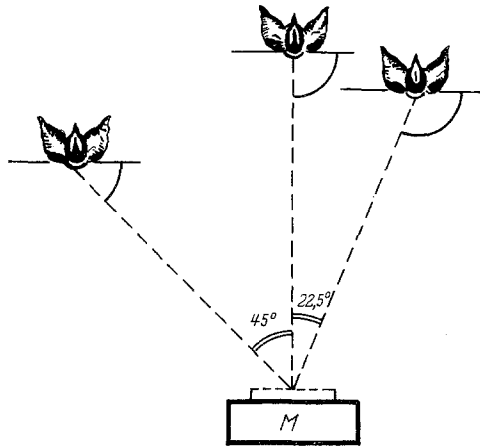


Abb. 11. Messung der Ultraschallausbreitung vor dem Kopf der Hufeisennase. Erläuterung im Text.

Eine vorsichtig in der Hand gehaltene Hufeisennase dagegen sendet, wenn sie sich erst einmal beruhigt hat, längere Zeit mit genügend gleichmäßiger Intensität. So ist eine sukzessive Ausmessung des Schallfeldes möglich. Es erwies sich dabei als zweckmäßig, nicht das Mikrophon im Kreis um das Tier, sondern das Tier im Kreis um das Mikrophon herumzuführen. Dabei mußte natürlich die Richtung der Längsachse des Tieres unverändert bleiben (Abb. 11). Die Intensitätsmessung erfolgte jeweils in der Mittelstellung, dann rechts und links in verschiedenen Winkeln und in verschiedenem Abstand vom Mikrophon. Zeitablenkung und Gleichlaufzwang des Oszillographen wurden so eingestellt, daß die Impulse als stehende Wellen erschienen, deren Amplitude an einer senkrechten Zentimeterteilung abgelesen werden konnte. In jeder Stellung wurden so 30—40 Impulse durchgemessen und der Mittelwert der Amplitude berechnet. In jeder Stellung wurden, um die Richtempfangswirkung des Mikrophones erfassen und eliminieren zu können, jeweils auch einige Messungen gemacht, bei denen der Kopf des Tieres dem Mikrophon zugewendet war. Natürlich handelt es sich bei den

vorgenommenen Messungen nicht um Präzisionsmessungen. Daß aber mit diesem Verfahren bei den Hufeisennasen vergleichbare Ergebnisse zu erzielen sind, lehrt uns Abb. 12. Hier ist für zwei wahllos herausgegriffene Tiere der Intensitätsabfall in der Geradeausrichtung mit zunehmender Entfernung dargestellt. Eines der beiden Tiere sendete mit spürbar stärkerer Intensität, seine Kurvenwerte liegen für alle

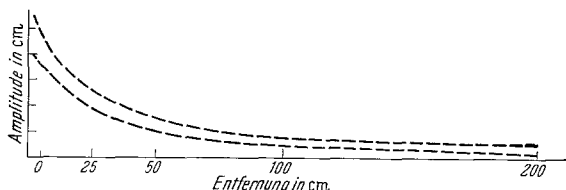


Abb. 12. Abnahme der Ultraschallintensität zweier Hufeisennasen median vor dem Hufeisen mit zunehmender Entfernung.

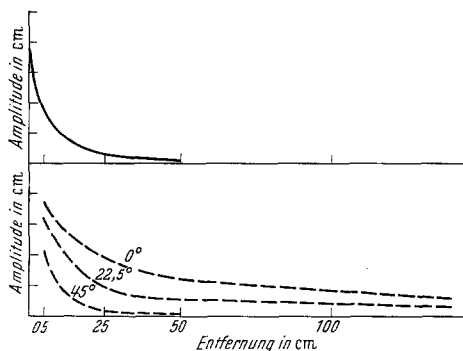


Abb. 13. Messung des seitlichen Intensitätsabfalles im Ultraschallbündel einer Hufeisennase. Oben: Theoretische Kurve des Intensitätsabfalles nach dem Quadratgesetz. (Absorptionswirkung der Luft nicht berücksichtigt.) Unten: Kurven des Intensitätsabfalles im Ultraschallkegel in verschiedenen Winkeln von der Mediane. Mediane = 0° .

gemessenen Entfernungen über denen des anderen Tieres, die Kurven verlaufen ziemlich parallel. Die Kurvengestalt läßt im übrigen erkennen, daß der Intensitätsabfall langsamer erfolgt als nach dem Quadratgesetz der Intensitätsabnahme zu erwarten wäre. Wir finden also hier einen ersten Hinweis auf die Schalltrichterwirkung des Nasenaufsatzes.

Klarer kommt das in Abb. 13 heraus. In dieser Abbildung ist die theoretische Kurve der Intensitätsabnahme nach dem Quadrat der Entfernung den im Versuch ermittelten Kurven für die Geradeausrichtung und für $22,5^\circ$ bzw. 45° Seitlichkeit gegenübergestellt. Über 45° hinaus konnte ich mit meiner Apparatur keine deutlichen Impulse mehr aufnehmen. Wir sehen, daß nur die Kurve für 45° in etwa der theoretischen Abnahmekurve nahekommt, während die Kurve für $22,5^\circ$ und noch mehr die Geradeauskurve einen flacheren Verlauf aufweisen. Dieser flachere

Verlauf des Intensitätsabfalles kann nicht allein aus dem früher dargelegten Überlagerungsphänomen begründet werden (auch eine Kurve mit doppelter Ausgangsintensität zeigt einen steileren Verlauf!), sondern muß als Beweis für die aus den anatomischen Verhältnissen erschlossene Schalltrichterwirkung gewertet werden. Die Existenz des Überlagerungsphänomens kann aus dem Kurvenverlauf insofern abgelesen werden, als die Kurve der Geradeausintensität klar über der der Intensität in einem Winkel von $22,5^\circ$ liegt, was bei Ausbreitung von *einer* Öffnung aus nicht zu erwarten wäre.

Es ist schade, daß man diesen Kurven noch keine auf die *Vespertilioniden* bezogenen Vergleichskurven gegenüberstellen kann. Eine gewisse, wenn auch in ihrem Ausmaß schwer abzuschätzende Schalltrichterwirkung, ist auch hier zu erwarten. Bei der weitgespaltenen Mundöffnung der *Mikrochiropteren* kann sie nach rechts und links nicht sehr ausgeprägt sein. Dafür spricht auch, daß ich im Gegensatz zu GRIFFIN beim Abendsegler auch bei extrem seitlicher Aufstellung des Mikrophons noch erstaunlich intensive Impulsbilder erhielt. Eine ausgesprochene Zuschärfung der Intensitätskurve in der Mediane ist bei den *Vespertilioniden* nicht zu erwarten.

VI. Die Reichweite der Ultraschallorientierung.

In der kurzen Mitteilung (MÖHRES 1950) wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Hufeisennasen die *Vespertilioniden* in der Reichweite der Ultraschallorientierung übertreffen. Über die Distanz, innerhalb derer Gegenstände durch Peilung von Fledermäusen wahrgenommen werden können, liegen bisher nur sehr wenige Angaben vor. Das liegt u. a. an den methodischen Schwierigkeiten. DIJKGRAAF (1946) äußert sich: „Die maximale Distanz ... dürfte nicht weit über $\frac{1}{2}$ —1 m herausgehen, ja diesen Betrag vielleicht kaum erreichen ... Zuverlässige Ausweichreaktionen wurden nie in größerer Entfernung gesehen.“ In gleichem Sinne äußerte sich DIJKGRAAF Ende 1950 mündlich. Meine Beobachtungen stimmen damit überein. Dressierte *Myotis myotis* BORKH pflegten der futterspendenden Hand entgegenzuzufiegen, wenn diese sich langsam näherte. Nach Verzehren jedes Futterbrockens peilten sie intensiv und aufgeregt, ob die Hand nicht erneut näherkäme. Aus der Intensität der Kopfbewegungen und dem ganzen Verhalten war deutlich abzulesen, wann die Hand in den Wahrnehmungsbereich hineinkam. Das Starten zum Abflug auf die Hand habe ich nie auf größere Entfernung als 50—60 cm beobachtet. Aus der Veränderung der Peilintensität könnte gelegentlich noch bis auf 75—80 cm auf Wahrnehmung geschlossen werden. In gleichem Bereich liegen die Werte, die man bei der Flucht vor *geräuschlos* genäherten Gegenständen bei undressierten Tieren erhält. Freilich sind diese Feststellungen nicht völlig vergleichbar,

da Fluchtdistanz und Wahrnehmungsdistanz ja nur bei verängstigten Tieren wirklich übereinstimmen. Trotz dieser Einschränkung ist aber bei der Fluchtdistanz besonders deutlich, daß die Hufeisennasen aus dem Rahmen fallen. Wer schon einmal versucht hat, Hufeisennasen außerhalb des Schlafes zu fangen, weiß, daß das viel, viel schwieriger ist, als andere Fledermäuse zu fangen. Die Hufeisennasen weichen auch der geräuscharmen Annäherung des Menschen schon auf mehrere Meter Entfernung aus. Dieses Verhalten könnte an und für sich auch so gedeutet werden, daß diese Arten mit ihrem feinen Gehör auch noch die leisesten Geräusche wahrnehmen, die der sich anschleichende Mensch verursacht. Das heftige Spiel der Ohren könnte in diesem Sinne gedeutet werden. Jedoch weist die wiederholte Beobachtung, daß die Tiere viel intensivere Geräusche in weiterer Entfernung nur mit einem Peilen in der fraglichen Richtung, nicht aber mit Wegfliegen beantworten, eher auf eine Wahrnehmung des sich nähernden Menschen durch Ultraschallpeilung. Diese Beobachtung bildete auch den Ausgangspunkt meiner Untersuchung.

Wie schon bei Besprechung der Impulsintensität erwähnt, ließen sich die Ultraschallimpulse der Hufeisennasen erstaunlich weit mit Hilfe meiner Apparatur nachweisen. Bei *Vespertilioniden* verschiedener Arten ließen sich die Impulse nur bis etwa 80—100 cm Abstand verfolgen. Eine Ausnahme machte, wie erinnerlich, nur der schnellfliegende Abendsegler. Die Impulse der Großen Hufeisennase ließen sich auch bei einer Entfernung von 8—9 m noch erkennen, besonders dann, wenn das Interesse des Tieres durch Geräusch (Schnalzen!) in die entsprechende Richtung gelenkt wurde. Wir haben früher gesehen, daß diese Steigerung der Reichweite mit intensivierten Atembewegungen einhergeht. Daneben vollzieht sich eine schärfere Zusammenfassung des Schallbündels durch Verengerung und Einwölbung der Hufeisenmulde.

Der Unterschied in der Nachweisbarkeit des Ultraschalles auf größere Entfernung, den wir für die im Gewicht und in der Größe einander nahekommenden Arten Mausohr (*Myotis myotis* BORKH., 25—30 g) und Große Hufeisennase (*Rhin. ferrum-equinum* SCHREB. 18—23 g), die auch in Fluggeschwindigkeit einander ähneln, mit etwa 1:8 bis 1:10 angeben können, ist natürlich nicht identisch mit dem Unterschied in der Reichweite der Orientierungsfähigkeit selber. Um festzustellen, bis zu welcher Distanz die Gegenstandswahrnehmung der Hufeisennasen reicht, ist das vorher beim Mausohr geschilderte Verfahren nicht brauchbar. Die Hufeisennasen sind bei der Fütterung viel fluglustiger, sie warten die Annäherung der fütternden Hand bzw. Person gar nicht erst ab, sondern gehen auf die Suche nach ihr. Auf größere Entfernung sind dann auch die Peilbewegungen zu schwer zu sehen und zu kontrollieren. Ein in die Nähe des Tieres gesetzter Versuchshelfer, der die Peilbewegungen kon-

trollieren könnte, stört die ganze Versuchsanordnung, da er das Interesse des Tieres auf sich zieht.

Ein anderer Weg erwies sich schließlich als gangbar. Bei der Eingewöhnung neu eingefangener Tiere spielte die Dressur auf selbständigen Heimflug in den Käfig eine wichtige Rolle (MÖHRES 1951b). Dazu wurden die Tiere nach dem Füttern etwa 10—30 cm vor die 20×20 cm messende Türöffnung des Wohnkäfigs gehalten. Nachdem sie einige Augenblicke Gelegenheit hatten, die Türöffnung anzupeilen, wurden sie durch vorsichtiges Anblasen zum Abflug vom haltenden Finger veranlaßt. Hatten die Tiere nun einmal die Türöffnung als solche erkannt und sich eingepreßt, dann wurden sie im nun folgenden Versuch mit einem Drahtbügel oder einer Pinzettenspitze vorsichtig von dem Draht, an dem sie sich zum Füttern aufzuhängen pflegten, abgehoben. Wurde der Bügel genügend vorsichtig unter die Krallen geschoben, dann flogen die Tiere nicht ab; sie blieben auch hängen, wenn sie nun, am Bügel hängend, im Schneckentempo der Käfigtür entgegengeführt wurden. Dabei peilten die Tiere ihrer Gewohnheit entsprechend nach allen Seiten. Das Erkennen der Käfigtür gab sich durch Einspielen der Peilbewegungen in diese Richtung, verstärkte Tätigkeit von Hufeisen und Ohren — und Start zum sofortigen Einflug zu erkennen. Das bei Fledermäusen so ausgeprägte Ortsgedächtnis wurde dadurch ausgeschaltet, daß der Käfig für diese Einflugsversuche an wechselnden Orten aufgestellt wurde. Dem Einwand, daß die Tiere nicht die 20×20 cm große Türöffnung, sondern die wesentlich größere (50×60 cm) Kontur der Stirnseite des Käfigs wahrgenommen hätten, ließ sich leicht durch Versuche begegnen, bei denen die Käfigtür geschlossen blieb. Auf diesem Wege konnte ich also feststellen, daß ein 20×20 cm großer Gegenstand (sofern man eine Öffnung als Gegenstand gelten lassen will!) auf 6,40 m noch wahrgenommen werden kann. Es mag sein, daß damit die Wahrnehmungsgrenze noch nicht erreicht war. Jedoch stand mir kein größerer Raum für diese etwas langwierigen Versuche zur Verfügung. Immerhin war bei dieser Entfernung schon zu merken, daß die Wahrnehmung schwieriger wurde: Die Tiere peilten ziemlich lange in Türrichtung, bis sie sich zum Einflug entschlossen.

Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß bei einer Gegenstandswahrnehmung auf 6,40 m Entfernung, der Weg des als Echo zurückkehrenden Ultraschalles sich auf fast 13 m beläuft, wenn wir uns vor Augen halten, daß nach BERGMANN (1949) Ultraschall der hier vorliegenden Frequenz auch als „paralleles Bündel“ bei einem Weg von 16—18 m durch die Absorptionswirkung der Luft bereits auf den Halbwert der Intensität reduziert wird und schließlich daran denken, daß bei aller Richtwirkung hier kein paralleles Bündel, sondern ein divergenter Schallkegel vorliegt, dessen Energie nur zu einem geringen Teil von einem Gegenstand der

angegebenen Größe und Entfernung zu der Fledermaus reflektiert wird, dann wird es uns nicht überraschen, daß bei 6—7 m auch für die *Rhinolophiden* die Leistungsgrenze der gegenüber den *Vespertilioniden* immerhin beträchtlich gesteigerten Ultraschallpeilfähigkeit erreicht sein mag.

Es ist schade, daß die hier beschriebene Einflugmethode für die meisten *Vespertilioniden* nicht besonders geeignet ist. Bei ihnen kann man beim Abflug von der Hand nicht so deutlich aus dem Verhalten ablesen, wie sie sich orientiert haben, auch starten sie oft einfach ins Blaue.

VII. Das Abtasten des Raumes durch Bewegung des Ultraschallkegels.

Die volle Ausnutzung eines so weitreichenden Schallwerfers ist erst gewährleistet durch die Möglichkeit, den Schallkegel schnell nach allen Richtungen zu bewegen. Auch in dieser Hinsicht stellen die Hufeisennasen die anderen Fledermäuse in den Schatten. Man darf sagen, daß bei ihnen der ganze Körperbau darauf abgestimmt ist, eine allseitige, rasche Suchbewegung des Schallwerfers zu ermöglichen. Ein sinnreiches Zusammenspiel von verschiedenen Bewegungen erlaubt selbst der an einem Ruheplatz hängenden Hufeisennase, den gesamten umgebenden Raum abzutasten. Diese Kopf- und Körperbewegungen sollen im folgenden der Kürze halber als Peilbewegungen bezeichnet werden.

Solche Peilbewegungen fehlen auch den *Vespertilioniden* nicht. Wenn diese vor dem Start ihre Orientierungsimpulse auszusenden beginnen, dann bewegen sie bei geöffnetem Maul den Kopf lebhaft hin und her. Jedoch ist der so erschlossene Raumausschnitt auf den vor dem Tier gelegenen Bereich beschränkt. Will das Tier den übrigen Raum abtasten, so muß es sich von der Unterlage mit den Vordergliedmaßen abspreizen oder auf der Unterlage krabbelnd sich herumdrehen. Nur selten hängen die *Vespertilioniden* — meist in völliger Ruhe — ganz frei von der Decke des Raumes oder dergleichen herab. Meist hängen sie an mehr oder weniger senkrechten Flächen mit allen Vieren angekrallt. Bei den Hufeisennasen aber ist das freie Hängen an den Hinterbeinen die Normalstellung. So hängend machen sie lebhaftige Bewegungen nach allen Seiten. Bei diesen Peilbewegungen können wir Bewegungen des Kopfes und des Körpers unterscheiden. Die Kopfbewegungen sind in der Hauptsache Drehungen um die Vertikalachse, d. h. der Kopf wird in rascher Folge nach rechts und nach links gedreht. Diese Drehbewegungen werden mit einiger Regelmäßigkeit, meist in der Mittelstellung des Kopfes, von einer Nickbewegung überlagert. Diese kombinierten Nick- und Drehbewegungen erlauben es dem Tier bereits, einen großen Raumabschnitt mit dem Schallkegel zu erreichen. Die Peilbewegungen des Kopfes greifen meist auch auf den Rumpf über. Reicht der Bewegungsspielraum des Atlas in der Sagittalebene nicht aus, so wird

er durch Beugung der Wirbelsäule oder Einknicken der Knie ergänzt. So kann in dieser Ebene eine Schwenkung des Schallkegels um mehr als 180° erreicht werden.

In der Horizontalebene wird eine Drehung, die den vollen Umkreis von 360° umfaßt, durch Drehung des Rumpfes um die Längsachse bei festgehaltenen Aufhängepunkten der Beine ermöglicht. Dabei werden die Beine überkreuzt, was durch die beträchtliche Länge der Hinterbeine

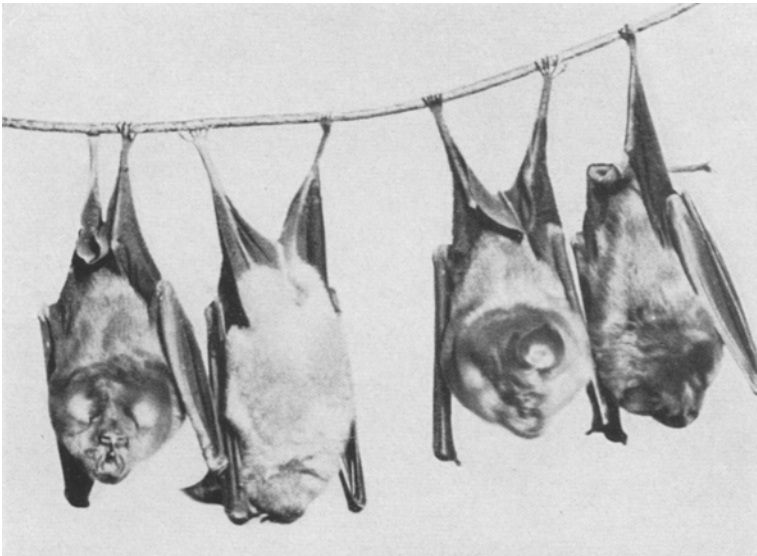


Abb. 14. Peilende Große Hufeisennasen. Belichtungszeit $\frac{1}{50}$ sec. Man beachte die Bewegungsunschärfe der Ohren, welche durch die schnellen Ohrbewegungen bedingt ist.

und die überraschende Exkursionsfähigkeit des Fußgelenkes keine Schwierigkeiten bereitet. Gelegentlich hängen sich die Hufeisennasen auch nur an einem Bein auf und vermögen auch dann die geschilderten Rumpfbewegungen durchzuführen. Diese eigentümlichen, lebhaft hin- und herkreisenden Körperbewegungen (Abb. 14) haben immer wieder die Aufmerksamkeit der Beobachter erregt.

Die Kombination der geschilderten Peilbewegungen des Kopfes und des Rumpfes setzt die Hufeisennase in Stand, blitzschnell den ganzen umgebenden Raum abzutasten. Das frei an der Decke hängende Tier beherrscht so wahrnehmungsmäßig mindestens 6 m im Umkreis.

VIII. Der Mechanismus der Gegenstandswahrnehmung durch Ultraschall.

1. Gestalt der Ohrmuscheln und Ohrbewegungen.

Wenn wir uns nun von der *Senderseite* des Ultraschall-Peilgerätes der Hufeisennase der *Empfängerseite*, den Ohren, zuwenden, dann begegnet

uns sogleich ein sehr eindrucksvoller und sinnfälliger Unterschied zwischen *Vespertilioniden* und *Rhinolophiden*: die *Ohrbewegungen*, die wir in dieser Form nur bei den *Rhinolophiden* treffen. Bevor wir jedoch diese Bewegungen genauer betrachten, müssen wir noch auf die morphologischen Eigentümlichkeiten der *Rhinolophiden*-Ohrmuschel hinweisen. Bekanntlich fehlt den *Rhinolophiden*, ähnlich wie den *Megachiropteren*, der für die Fledermäuse sonst so kennzeichnende *Tragus*. Die Muschel hat ausgesprochen Spitztütengestalt. Die Außenkante verläuft von der Spitze aus in der Ruhelage annähernd senkrecht und gerade abwärts, die Innenkante beschreibt dagegen einen wohlgerundeten Bogen, dessen Schenkel etwa einen Winkel von 110—120° einschließen. Ein Umknicken der Muschel ist durch in der Lateralwand gelegene quere Rippen erschwert. Von Interesse ist vor allem noch die Gestaltung der vorderen Ohrmuschelbasis. Auf den ersten Blick scheint nämlich die Muschel mit einem völlig geschlossenen Ring am Kopf anzusetzen, wie wir ihn ähnlich bei Flughunden finden. Genauere Betrachtung lehrt, daß dieser Eindruck dadurch entsteht, daß der Außenrand der Ohrmuschel im unteren Drittel seines Verlaufs scharf rechtwinklig nach innen abgebogen ist und annähernd waagrecht verlaufend der Basis des Innenrandes zustrebt, mit dieser durch eine Art Falzverbindung Kontakt aufnehmend, aber nicht mit ihr verwachsen. Auf diese Weise wird die Ohrmuschelöffnung nach unten durch eine breite Hautfalte begrenzt, die vergleichend-anatomisch als *Antitragus* [in der Terminologie von BOAS (1934) als *Posteron* 5] anzusehen ist. Als Teil der Ohrmuschel nimmt der *Antitragus* an den Bewegungen der Muschel teil. Ein solches, mit einem breiten Unterrand versehenes Ohr muß bei Ultraschall eine ausgezeichnete Richtempfangswirkung insbesondere bei Vorwärts-Rückwärtsbewegungen der Ohrmuschel haben. Ist das Ohr steil aufrecht oder gar rückwärts gestellt, dann schirmt der Unterrand wie eine Barriere den Gehörgang gegen von vorne kommenden Ultraschall weitgehend ab. Wir werden später auf diesen Punkt noch einmal zurückgreifen.

Die oben erwähnte Falzverbindung zwischen Unterrand und Innenrand der Ohrmuschel ist basalwärts keineswegs bis an den Schädel fortgesetzt, vielmehr weichen die beiden Ohrränder unterhalb der Falzverbindung wieder etwas auseinander. So entsteht eine zweite, nach vorne gerichtete Ohröffnung, ein durch die erwähnte Falzverbindung fast völlig abgetrennter *Aditus inferior*, wie er in dieser Ausbildung mir von keinem anderen Tier bekannt ist. Wir haben also bei den Hufeisennasen zwei Schalltrichter: einen kleinen, etwa in Richtung parallel zur Sagittalachse nach vorne sich öffnenden, relativ zum Kopf unbeweglichen, und einen großen, von der Tüte der Ohrmuschel umgrenzten, nach unten durch den Unterrand abgegrenzten, sehr beweglichen Trichter, dessen Hauptempfangsrichtung in der Ruhelage nach oben

seitlich gewendet erscheint. Abb. 15 läßt die beiden Ohreingänge durch starkes Seitenlicht gut hervortreten, normalerweise fällt der kleine, vordere Schalltrichter weniger auf, da er durch die Gesichtsbehaarung etwas versteckt wird.

Die *Ohrbewegungen* der Hufeisennasen sind trotz ihrer Auffälligkeit bisher nicht näher beschrieben worden. Das mag seine Ursache darin haben, daß diese Bewegungen etwas verwickelt sind und ziemlich schnell



Abb. 15. Kopf der Großen Hufeisennase. Die beiden Ohröffnungen sind durch Pfeile deutlich gemacht.

ablaufen, so daß man sie mit bloßer Beobachtung nicht analysieren kann. Die Unschärfen der Ohrkonturen der mit $\frac{1}{50}$ sec aufgenommenen Abb. 14 geben eine Vorstellung von der Schnelligkeit des Ablaufes. Man muß die unmittelbare Beobachtung durch Auswertung von Zeitlupenaufnahmen unterstützen. Auf diese Weise ließen sich drei Komponenten der Ohrbewegungen unterscheiden: 1. Drehbewegungen der Ohrmuschel nach links und rechts, 2. langsame, und 3. schnelle Vorwärts-Rückwärtsbewegungen der Ohrmuscheln.

Die Drehbewegungen und langsamen Vorwärts-Rückwärtsbewegungen der Ohren erfolgen in der Regel für beide Ohren gleichsinnig. Sie sind mit den früher beschriebenen Peilbewegungen des Kopfes so koordiniert, daß sie mit ihnen gleichsinnig verlaufen, ihnen oft im Ausmaß der Bewegung vorauslaufen. Ob dieses Vorauslaufen auch ein zeitliches ist,

d. h. ob die Ohrbewegung vor der Kopfbewegung einsetzt, kann ich nicht entscheiden. Auf jeden Fall verhalten die Ohren sich so, wie ideale Autoscheinwerfer es tun sollten, sie gehen bei Drehung in die Kurve. Seltener drehen die Ohren sich im Gegensinn, d. h. voneinander weg oder zueinander. Es scheint, daß das letztere vor allem dann erfolgt, wenn ein Gegenstand sich nahe vor dem Kopf befindet, jedoch bedarf das noch genauere Prüfung. Besonderes Interesse beanspruchen die *schnellen* Vorwärts-Rückwärtsbewegungen der Ohren. Sie erfolgen im Gegensatz zu den langsamen Bewegungen nach meinen bisherigen Feststellungen stets *alternierend*, d. h. während das eine Ohr nach vorne geht, bewegt sich das andere nach rückwärts. Diese Bewegungen erfolgen sehr schnell. Bei der Großen Hufeisennase war nach Filmaufnahmen ein Auf- und Abschlag kürzer als $\frac{1}{50}$ sec. Auf eine langsame Drehbewegung von rechts nach links wurden 3—7 schnelle Nickbewegungen der Ohrmuschel beobachtet. Dabei kann sich die Folge beim lebhaft peilenden Tier noch steigern. Diese drei geschilderten Bewegungskomponenten überlagern einander in der Weise, daß in den Ablauf der Rechts-Linksrotation zeitweise die langsame Vorwärts-Rückwärtsbewegung eingeschaltet erscheint. Die schnellen Bewegungen überlagern *beide* vorerwähnten Bewegungen. Während sich z. B. die Ohrmuschel im ganzen nach rückwärts neigt, führt sie gleichzeitig schnelle Vorwärts-Rückwärtsbewegungen aus.

Über die Beschaffenheit der Muskulatur, die dieses komplizierte Bewegungsspiel ermöglicht, kann ich noch keine Angaben machen. Die Kopfmuskulatur der *Mikrochiropteren* ist anscheinend noch niemals untersucht worden.

2. Ausschaltungsversuche.

JURINE (1798) und SPALLANZANI (1794) haben schon durch Verstopfen der Ohren die Bedeutung des Hörens für die Gegenstandswahrnehmung erkannt. Neuerdings sind derartige Versuche von GRIFFIN und GALAMBOS (1942) und DIJKGRAAF (1943) wiederholt worden. Dabei ergab sich übereinstimmend, daß ein beidseitiger fester Verschluss der Ohröffnungen, die Fähigkeit Hindernisse zu vermeiden und Gegenstände wahrzunehmen, aufhob. Das trifft auch für die Hufeisennasen zu. Die hörbehinderten Tiere scheuen das Abfliegen, man muß sie förmlich in die Luft werfen; im Flug prallen sie gegen Hindernisse an und fliegen auffällig geräuschvoll. Die Art des Ohrverschlusses ist dabei ohne Bedeutung. Nebenbei zeigen solche Versuche auch sehr eindrucksvoll, daß in der Rangordnung der Sinne in ihrer Bedeutung für die Orientierung die Ultraschallpeilung in weitem Abstand vor allen anderen Sinnesleistungen steht. Die Augen vermögen den Ausfall der Ultraschallpeilung keineswegs wettzumachen. Auch bei intakten Augen ist nach Ausschaltung der Ohren die Fähigkeit zur Gegenstandswahrnehmung völlig gestört. Nach den Untersuchungen von KOLMER (1924) über die Augen der Fledermäuse war keine allzu große Leistungsfähigkeit und Bedeutung des Gesichtssinnes zu erwarten. Daß aber der Gesichtssinn bei der Orientierung eine so geringe Rolle spielt, war doch ziemlich überraschend.

GRIFFIN und GALAMBOS, DIJKGRAAF, sowie TIMM (1950) haben auch die Wirkung einseitigen Ohrverschlusses geprüft. Alle diese Versuche erstreckten sich auf

Vespertilioniden. Die genannten Autoren stellten fest, daß die Gegenstands- und Hinderniswahrnehmung an das Zusammenwirken beider Ohren geknüpft ist. Mit einseitig verschlossenem Ohr fliegen die Tiere, wie auch ich an mehreren *Vespertilioniden*arten (*Myotis myotis* BORKH., *Plecotus auritus* L., *Barbastella barbastellus* SCHREB.) beobachten konnte, Kreise nach der Seite des intakten Ohres und prallen gegen Hindernisse. Dabei ist gegenüber Tieren mit Verschuß beider Ohren ein wichtiger Unterschied festzustellen. Die Tiere mit einseitigem Ohrverschuß drehen, wie auch GRIFFIN betont, manchmal vor ausgedehnten Hindernissen (Wänden u. dgl.) ab. Das ist bei völlig taubgemachten nicht zu beobachten. Gegenüber Gitterhindernissen sind einohrig hörende Fledermäuse genau so hilflos wie völlig taube, sie stoßen beim Durchflug fast genau so oft an.

TIMM (1950) berichtet über einen interessanten Versuch, bei dem die Ohröffnungen durch Einfügen von Papierröhrchen auf die Gegenseite verlegt wurden. Das Tier habe dann seitenverkehrt lokalisiert. Leider ist der Bericht so knapp gehalten, daß man sich kein Urteil bilden kann. Das berichtete Ergebnis: „sie flog gegen eine Wand, statt sich wie üblich von ihr zu entfernen“ ist nicht eindeutig. Es ist schwer, im voraus zu sagen, was die Fledermaus will: sich an der Wand anhängen oder von ihr wegstreben! Leider ist es mir nicht gelungen, diesen Versuch befriedigend zu wiederholen. Meine Tiere hatten nichts Dringenderes zu tun, als den lästigen Hörapparat zu zerkratzen und blieben auf dieses Bemühen so konzentriert, daß eine klare Änderung des Orientierungsverhaltens nicht festzustellen war.

Fassen wir die gesicherten Ergebnisse der Ohrausschaltung bei den *Vespertilioniden* zusammen, so können wir sagen, daß doppel- und einseitiger Ohrverschuß die Orientierungsfähigkeit entscheidend lahmlegen, daß einseitiger Ohrverschuß in der Regel ein Kreisfliegen nach der Seite des intakten Ohres hervorruft. Zu meiner Überraschung verhielten sich die Hufeisennasen auch in diesem Punkte anders. Von Kreisfliegen nach einseitigem Ohrverschuß war nicht die Rede, und auch die Wahrnehmung der Hindernisse schien nicht beeinträchtigt. Daß daran nicht etwa ein unvollständiger Verschuß der Ohröffnung schuld war, zeigte sich klar, wenn anschließend noch das zweite Ohr verschlossen wurde: Dann war die Hinderniswahrnehmung erloschen. Die Prüfung der Wahrnehmungsfähigkeit erfolgte in diesen Versuchen durch Aufstellung von Stabgittern und Glasscheiben an wechselnden Stellen des Raumes. Die von GRIFFIN angewandten an festem Platz befindlichen Stabgitter erwiesen sich in unseren Versuchen als wenig geeignet, da ich im Gegensatz zu Griffin mit lange in der Gefangenschaft gehaltenen, mit dem Raum vertrauten Tieren arbeitete, die den Platz eines ortsfesten Hindernisses sehr schnell zu meiden gelernt hätten. Einzelne Tiere waren nach Verschuß eines Ohres für wenige Augenblicke etwas ungeschickter und hastiger im Flug als die übrigen und die normalen Tiere. Aber diese Unsicherheit, die vielleicht auf Verängstigung durch das Verschließen der Ohren zurückgeht, war auch in diesen wenigen Fällen schnell behoben. Die Tiere waren dann von intakten nicht zu unterscheiden. Wir sehen uns also zu der Feststellung gezwungen, daß bei den Hufeisennasen die Gegenstandswahrnehmung nicht wie bei den *Vespertilioniden* eine Leistung beider Ohren ist, sondern bereits durch ein

Ohr gewährleistet ist und finden so die mannigfachen Unterschiede der beiden Typen in einem weiteren, sehr wesentlichen Punkte unterstrichen.

In weiteren Versuchen wurden obere und untere Eingänge beider Ohren getrennt verschlossen in der Hoffnung, auf diese Weise Aufschluß über die funktionelle Bedeutung dieser getrennten und richtungsverschiedenen Schalltrichter zu gewinnen.

Diese getrennten Ohreingänge legen zunächst den Gedanken an ein Interferenzphänomen zwischen direkt das Ohr erreichendem und an den Gegenständen reflektiertem Ultraschall nahe. Allerdings muß man angesichts der über die Richtstrahlerwirkung des Nasenaufsatzes gewonnenen Einsichten sagen, daß eine direkte Zuleitung des ausgesandten Ultraschalles durch die beiden kleinen, nach vorne gerichteten Schalltrichter nicht sehr wahrscheinlich ist. Aber selbst wenn das doch geschähe, könnte eine Interferenz phasenverschiedener Wellen dem Tier wohl nur die *Anwesenheit*, nicht aber *Richtung* und *Entfernung* eines Hindernisses ver raten. Eine vollständige Gegenstandswahrnehmung nur mit einem Ohr wäre so doch nur unter Mitbeteiligung einer Wahrnehmung räumlicher Intensitätsunterschiede des Widerhalles denkbar. Läge der Sinn der beiden getrennten Ohreingänge wirklich darin, eine Interferenz von direkt ankommendem und reflektiertem Ultraschall zu ermöglichen, und käme diesem Interferenzphänomen eine entscheidende Bedeutung für die Gegenstandswahrnehmung zu, dann sollte ein beidseitiger Verschluß der oberen — oder auch der unteren Ohröffnungen den Mechanismus der Gegenstandswahrnehmung völlig lahmlegen. Das ist aber nicht der Fall! Hinderniswahrnehmung bleibt in beiden Fällen möglich. Die Unterschiede liegen in der feineren Unterscheidungsfähigkeit. Wenn man die Präzision des Anhängens an Drähten oder dergleichen als Maßstab nimmt, dann scheint der Verschluß der beiden unteren Ohröffnungen die Genauigkeit der Wahrnehmung nur wenig zu beeinträchtigen. Dagegen ist bei Verschluß der oberen Ohröffnungen die Fähigkeit, sich präzise aufzuhängen, stark vermindert. Die sonst so minutiös gezielte Aufhängebewegung wird fahrig, die Tiere verfehlen den Draht oder zielen auch zu hoch. Ähnliche Feststellungen macht man bei Abtragen der Ohrmuscheln oder Fixieren der nach rückwärts umgeklappten Muscheln. Auch dann ist die Genauigkeit der Aufhängebewegung sehr beeinträchtigt. Man gewinnt den Eindruck, daß die unteren Ohröffnungen nur eine grobe, die oberen Ohröffnungen dagegen eine feine Gegenstandswahrnehmung ermöglichen, und daß bei der feinen Gegenstandswahrnehmung die beweglichen Ohrmuscheln eine wichtige Rolle spielen. Wir werden diese Möglichkeit im nächsten Abschnitt erörtern.

Es läßt sich bei Versuchen der geschilderten Art nicht mehr übersehen, daß man sich an der Grenze der bisherigen experimentellen Möglichkeiten befindet. Mit Versuchen über bloße Hindernisvermeidung oder

Veränderung der Präzision des Sich-Aufhängens ist hier nicht mehr viel weiterzukommen. Solche Versuche sind, wenn man Ortsdressur zuverlässig ausschalten will, zu langwierig. Vor allem aber macht sich schon bei der Beobachtung feinerer Verhaltensänderungen bemerkbar, daß das komplexe Gefüge von Sende-, Empfangs- und Ortungsvorgängen, als das sich die Ultraschallorientierung darstellt, für uns vorstellungsmäßig nicht mehr in genügendem Maße nachvollziehbar ist. Es erscheint daher zweckmäßig, diesen Komplex in weiteren Experimenten aufzuspalten. Besonders dringend wäre es, die Leistungsfähigkeit der akustischen Lokalisation durch Verwendung von Ultraschallquellen geringer Ausdehnung und veränderlicher Intensität zu analysieren. Auf diese Weise wäre durch Ausschaltungsversuche der Frage der Bedeutung der einzelnen Teile des Ohres zweifellos mit größerer Genauigkeit näherzukommen als es gegenwärtig möglich erscheint. Die technischen Voraussetzungen für derartige Versuche zum Problem der akustischen Lokalisation werden zur Zeit geschaffen.

3. Die Gegenstandswahrnehmung der Hufeisennasen als Intensitätswahrnehmung.

GRIFFIN (1944) und HARTRIDGE (1945, 1946) haben die Vorstellung entwickelt, daß die Gegenstandswahrnehmung bei der Ultraschallorientierung nach dem echten Echoprinzip erfolge. Aus der Zeitdifferenz zwischen der Aussendung des Impulses und seiner Rückkehr als Echo erschließe das Tier die Entfernung, aus der Zeitdifferenz des Eintreffens des Echos in den beiden Ohren die Richtung, in der der Gegenstand sich befindet. Für diese Deutung spricht das Ergebnis einseitigen Ohrverschlusses bei den *Vespertilioniden*, das zeigt, daß die Gegenstandswahrnehmung auf dem Zusammenwirken beider Ohren beruht. Von der Echotheorie her gewinnt die außerordentlich kurze Dauer der *Vespertilioniden*-impulse sowie die Abhängigkeit der Impulshäufigkeit von der Flugeschwindigkeit, bzw. von der Annäherung an die Gegenstände eine einleuchtende Begründung. Schließlich hat diese Theorie für sich, daß nach ihr die Gegenstandswahrnehmung der Fledermäuse prinzipiell in der gleichen Weise erfolgt wie bei unseren technischen Ortungsverfahren (Echolot, Radar).

Bis sich Möglichkeiten einer weiter eindringenden Analyse erschließen, wird die Zeitdifferenztheorie für die *Vespertilioniden* als begründete Erklärung gelten müssen. Dabei darf allerdings nicht übersehen werden, daß nach dem Ergebnis einseitiger Ohrausschaltung auch eine Intensitätswahrnehmung mit im Spiele zu sein scheint. Denn das Ausweichen vor größeren, gelegentlich auch vor kleineren Hindernissen, das man in diesem Fall manchmal beobachtet, ist ohne diese Annahme nicht verständlich.

Die bisher gewonnenen Einblicke in die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen aber zeigen klar, daß hier das Zeitdifferenzprinzip, d. h. das echte Echoprinzip, nicht zur Erklärung herangezogen werden kann. Denn sowohl die Eigenschaften des Orientierungslautes an sich, wie auch das Ergebnis einseitigen Ohrverschlusses lassen eine Erklärung nach diesem Prinzip nicht zu. Vor allem ist die große Länge der *Rhinolophiden*impulse ein unüberwindliches Hindernis für jeden mit Zeitdifferenzen arbeitenden Deutungsversuch. GRIFFIN (1944, 1950) hat sich mit der Schwierigkeit befaßt, die auch bei *Vespertilioniden* dadurch gegeben ist, daß bei kurzen Entfernungen (30 cm und weniger) Impuls und Echo zur zeitlichen Deckung kommen, also eine Erschwerung der Wahrnehmung eintreten sollte, während doch die Beobachtung zeigt, daß eine Gegenstandswahrnehmung auch auf kurze Entfernung durch Ultraschallpeilung möglich ist (DIJKGRAAF 1946). GRIFFIN weist darauf hin, daß die für die *Vespertilioniden*impulse so kennzeichnende Frequenzmodulation des Impulses geeignet erscheint, diese Schwierigkeit zu beheben. Ein teilweises zeitliches Zusammenfallen von Impuls und Echo macht so eine perzeptorische Trennung nicht unmöglich. Anders aber steht es bei den Hufeisennasen. Nehmen wir die Länge eines ihrer Impulse mit $\frac{1}{10}$ sec an, dann tritt die geschilderte Schwierigkeit des zeitlichen Überdeckens von Impuls und Echo schon bei Entfernungen unter 17 m auf! Eine Frequenzmodulation, die uns aus dieser Schwierigkeit retten könnte, ist bei den Impulsen der Hufeisennasen nicht gegeben. Eine weitere Schwierigkeit ist folgende: Bei dem Ausmaß und der Schnelligkeit der orientierenden Bewegungen des Kopfes kann ein *einzig*er Impuls ablaufen, während der Kopf, und mit ihm der Schallkegel, um 120° gedreht wird. Der Einsatz dieses einen Impulses ruft somit Echos aus verschiedenen Richtungen und Entfernungen hervor. Diese gehen beim Abtasten eines ausgedehnten Gegenstandes nicht akzentuiert, sondern kontinuierlich ineinander über. Schließlich hängt der Zeitpunkt des einsetzenden Echos in einem solchen Fall nicht bloß vom Zeitpunkt des Impulsbeginnes und von der Gegenstands Entfernung ab, sondern dazu noch von dem für das Tier völlig unvorhersehbaren Zeitpunkt, in dem, innerhalb eines Impulses, ein Gegenstand in den Schallkegel rückt. So machen also die Eigenschaften des Orientierungslautes selber, sozusagen schon von der Senderseite her, eine Ultraschall-Gegenstandswahrnehmung nach dem Zeitdifferenzprinzip unmöglich. Von der Empfängerseite wird diese Schlußfolgerung bestätigt dadurch, daß eine Gegenstandswahrnehmung auch schon mit *einem* Ohr möglich ist. Damit ist einer Zeitdifferenzvorstellung von beiden Seiten her jede Grundlage entzogen. Das gleiche Argument trifft auch eine Phasendifferenzvorstellung, auch sie ist monaural nicht zu denken. Wir sehen uns also zu der Feststellung gezwungen, daß *die Gegenstandswahrnehmung*

der Hufeisennasen auf der Wahrnehmung von Intensitätsunterschieden beruhen muß.

Eine Ortung nach diesem Prinzip ist uns von Horchgeräten, die zum Abhören von Flugzeuggeräuschen dienen, nicht unbekannt. Nach KLENSCH (1949) ist schon dem Menschen ohne Gerät, besonders bei hohen Frequenzen, ein Erkennen der Schallrichtung durch Einstellung auf maximale Intensität durch minimale Kopfbewegungen sowohl binaural als auch monaural möglich. Das beruht auf der bei hohen Frequenzen immer ausgeprägter in Erscheinung tretenden Schalltrichter- bzw. Schallschattenwirkung, anders gesagt, auf der in steigendem Maße linearen Ausbreitung von hochfrequentem Schall. Bewegliche Ohrmuscheln bedeuten für die Lokalisierung nach der Schallintensität eine wesentliche Erleichterung, ihr Fehlen kann aber durch Kopfbewegungen wettgemacht werden.

Bei den Hufeisennasen fällt immer wieder die außerordentliche Genauigkeit auf, mit der sie, irgendwo aufgehängt, das Summen einer Fliege oder eines anderen Insektes zu lokalisieren vermögen. Hier ist die Situation ja völlig unserem Abhören von Flugzeuggeräuschen zur Ortung zu vergleichen. Wir wissen, daß solche Lokalisierung der Beute nach dem Fluggeräusch eine wichtige, vielleicht die wichtigste Rolle, bei der Nahrungssuche der Fledermäuse spielt. Von einer solchen akustischen Ortung nach Eigengeräuschen des Gegenstandes bis zur Ultraschallpeilung ist, von der Empfängerseite gesehen, kein weiter Weg. Es muß ein Schallsender hinzukommen, der den stummen Gegenstand im Widerhall hörbar macht. Handelt es sich bei dieser Peilung, wie wir annehmen müssen, im wesentlichen um eine Einstellung des Empfängers auf maximale Intensität des von dem Gegenstand reflektierten Ultraschalls, so muß es als besonders zweckmäßig erscheinen, wenn der Sender einen *reinen, nichtmodulierten Dauerton* erzeugt. Frequenzmodulation wie auch ein Nebeneinander verschiedener Frequenzen würden eine Einstellung auf maximale Intensität nur erschweren. Man wird an dieser Stelle nun einwenden, daß mit einer solchen Einstellung eines beweglichen Schalltrichters auf maximale Intensität zunächst nur die Schallrichtung, nicht aber die Entfernung des reflektierenden Gegenstandes erkannt werden könne. Wenn wir uns nun aber daran erinnern, daß bei den Hufeisennasen der Ultraschallkegel einen steilen seitlichen Intensitätsabfall aufweist, dann wird klar, daß ein Gegenstand, der eine maximale Reflektion aufweist, immer mitten vor dem Kopf gelegen sein muß. Die Drehung des Ohres, die notwendig ist, um den Widerhall maximal zu perzipieren, gibt dann schon ein Maß für die Entfernung. Abb. 16 versucht das Prinzip zu erläutern.

Bei den Hufeisennasen scheinen nun die skizzierten Bedingungen einer Ortung durch Intensitätswahrnehmung in jeder Hinsicht gegeben:

Vom Echoprinzip (Zeitdifferenzprinzip) her gesehen ist hier ein kontinuierlicher Dauerton gegeben, dessen Unterbrechungen mehr technischer, d. h. durch den Antrieb des Ultraschallerzeugers mittels der Atemluft bedingter, als prinzipieller Natur sind. Dieser Dauerton ist rein und gleichmäßig, d. h. er zeigt weder Frequenzmischung noch Frequenzmodulation. Der Schallkegel weist ein ausgeprägtes zentrales Maximum auf. Gestalt und Bewegung der Ohren sind denkbar geeignet,

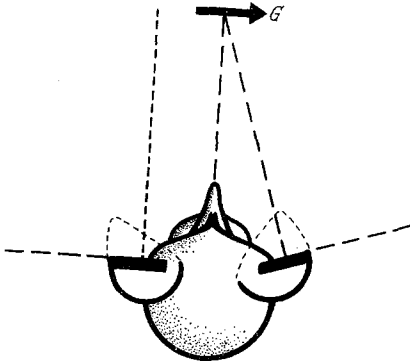


Abb. 16. Schema einer Entfernungsschätzung nach dem Intensitätsprinzip. Kopf der Hufeisennase von oben gesehen. Ohren und Nasenaufsatz schematisiert angegeben. Die mediane, gestrichelte Linie gibt die Zone maximaler Intensität innerhalb des Ultraschallkegels an. G ein darin auftauchender Gegenstand. Das linke Ohr in Ruhestellung, das rechte nach medianwärts, d. h. auf maximale Intensität des reflektierten Ultraschalls gedreht. Dick schwarz = Antitragus, welcher den Schalltrichter des Ohres nach unten begrenzt und als Bezugslinie der Richtempfangswirkung gewählt wurde.

eine Lokalisierung nach der Schallintensität zu ermöglichen. Vor allem müssen die schnellen Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen der Ohren, in Verbindung mit der Ausstattung der Ohrmuschel mit einem beweglichen Unterrand (Antitragus) eine sehr genaue Eingrenzung von Schallfeldern gewährleisten. Diese vibrierenden Hin- und Herbewegungen des Ohres und das mit ihnen verbundene schnelle An- und Abschwellen des Tones sollten eine Scharfeinstellung des Ohres auf maximale Intensität des reflektierten Ultraschalls sehr erleichtern.

Die Beweglichkeit des Ohres, die für die Ermittlung der Gegenstandsrichtung und Entfernung von so großem Wert ist, bringt infolge der bei so hohen Frequenzen so sehr ausgeprägten Richtempfangswirkung von Schalltrichtern,

auch einen Nachteil mit sich. Was im Augenblick nicht im Sektor des Schallkegels gelegen ist, kann überhört werden. Vielleicht bietet hier die scharfe Richtstrahlerwirkung des Senders eine Sicherung, vielleicht erklären sich so die *alternierenden* Bewegungen der Ohren und die lebhaften Kopfbewegungen. Vielleicht aber finden wir von hier aus eine Begründung für das Vorhandensein einer zweiten, gegen den Kopf nicht beweglichen und nach vorne gerichteten Schalltrichtergarnitur, mit deren Hilfe in Verbindung mit Kopfbewegungen eine ungefähre Übersicht über die in der Umgebung vorhandenen Gegenstände gewonnen wird, deren Feingliederung durch die beweglichen Schalltrichter erschlossen werden kann. Diese Auffassung der beiden Ohröffnungen als grundsätzlich gleichartig, aber verschieden genau arbeitender Richtempfänger würde eine Erklärung für das Ergebnis des Ausschaltungsversuches geben, bei dem grobe Hinderniswahrnehmung sowohl bei Ver-

schluß der oberen, wie der unteren Ohröffnungen möglich blieb, während die feinere Gegenstandswahrnehmung nach Verschuß der oberen Öffnungen stark beeinträchtigt erschien.

Wieweit der Orientierungsmechanismus der Hufeisennasen im einzelnen dem vorstehend skizzierten Bild entspricht, muß sich zeigen. Die Einzelzüge des Bildes stehen mit den bisher bekannten Tatsachen in Einklang, haben aber natürlich noch stark hypothetischen Einschlag. An der Tatsache aber, daß dieser Mechanismus vorwiegend auf dem Prinzip der Intensitätswahrnehmung beruht und sich in diesem Punkt wesentlich von dem der *Vespertilioniden* unterscheidet, ist nicht zu zweifeln. Da, wie gezeigt wurde, dieser verschiedenen Funktion und Ausstattung der Empfängerseite eine ebenso weitreichende Verschiedenheit der Senderseite in funktioneller und apparativer Hinsicht entspricht, erscheint es berechtigt von einem zweiten, selbständigen Typ der Ultraschallorientierung bei Fledermäusen, dem *Rhinolophidentyp*, wie ich ihn zum Unterschied vom bisher bekannten *Vespertilionidentyp* genannt habe, zu sprechen. Damit ist den mannigfachen und tiefgreifenden Unterschieden zwischen den beiden Familien, die GROSSER an einen diphyletischen Ursprung denken ließen, ein neuer wichtiger Unterschied angereicht worden. Beide Typen der Ultraschallorientierung stellen offenkundig Verwirklichungen zweier gegensätzlicher Prinzipien akustischer Ortung dar, die zunächst isoliert nebeneinanderstehen. Von besonderem Interesse wird nun die Untersuchung weiterer Chiropterenfamilien sein. Besonders dringend wäre zunächst die Untersuchung der nächstverwandten Gattungen *Hipposideros*, *Asellia*, *Triadenops* usw., sowie der Familie der *Megadermatidae*. Nach dem anatomischen Befund wäre hier, bei dem wechselnden Ausbildungsgrad der in Frage kommenden Strukturen, mancher Einblick in die funktionelle Bedeutung einzelner Teile des im Dienste der Ultraschallorientierung stehenden Apparates zu erhoffen.

Zusammenfassung.

1. Die *Rhinolophiden* repräsentieren einen besonderen Typus der Ultraschallorientierung, der sich vom bisher bekannten *Vespertilionidentyp* in mehrfacher Hinsicht unterscheidet.

2. Die Aussendung des Ultraschalles erfolgt bei den Hufeisennasen nicht wie bei den bisher untersuchten Fledermäusen durch den Mund, sondern *nur* durch die Nase.

3. Durch eine besondere Gestaltung des Kehlkopfaufsatzes und der Gaumenöffnung wird eine zuverlässige Verbindung zwischen dem schall-erzeugenden Kehlkopf und der schallausstrahlenden Nase gewährleistet.

4. Die Orientierungslaute der Hufeisennasen sind nach Dauer, Gestalt, Häufigkeit und Frequenzcharakter der einzelnen Impulse von denen der *Vespertilioniden* verschieden. Es sind fast reine Töne. Bei der Großen Hufeisennase beträgt die Frequenz etwa 80 kHz, bei der Kleinen etwa 100 kHz.

5. Der Kehlkopf der Hufeisennasen weist Eigentümlichkeiten des Baues auf, welche eine Zuordnung zu den kennzeichnenden Merkmalen der Orientierungslaute erkennen lassen.

6. Das Hufeisen des Nasenaufsatzes wirkt bei der Aussendung des Ultraschalls in doppelter Weise als Richtstrahler: einmal durch Schalltrichterwirkung, weiter durch Interferenz der von beiden Nasenlöchern ausgehenden Kugelwellen. Der Abstand der Nasenlöcher beträgt eine halbe Wellenlänge, dadurch wird eine maximale Richtwirkung erzielt.

7. Die Reichweite der Orientierung kann auf doppelte Weise erhöht werden, einmal durch Verengung des Schalltrichters, dann durch verstärkte Ultraschallproduktion.

8. Die Reichweite der Gegenstandswahrnehmung übertrifft die vergleichbarer *Vespertilioniden* um das 8—10fache.

9. Die allseitige Beweglichkeit des Schallkegels wird durch ein System koordinierter Bewegungen so gewährleistet, daß die Hufeisennasen augenblicklich jeden Punkt des umgebenden Raumes bis zu einer Entfernung von mindestens 6 m anpeilen können.

10. Die Ultraschallpeilung ist bei den Hufeisennasen mit kennzeichnenden ortenden Ohrbewegungen verknüpft, welche den *Vespertilioniden* fehlen. Der vermutliche Sinn dieser Bewegungen wird erörtert.

11. Die Gegenstandswahrnehmung der Hufeisennasen durch Ultraschallpeilung erfolgt nicht nach dem Zeitdifferenzprinzip, sondern durch Wahrnehmung der Intensitätsunterschiede des Widerhallfeldes.

Literatur.

- BERGMANN, L.: Der Ultraschall und seine Anwendung, 5. Aufl. Stuttgart 1949. — BOAS, J. E. V.: Äußeres Ohr. In BOLK, GÖPPERT, KALLIUS und LUBOSCH, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin-Wien 1934. — DIJKGRAAF, S.: Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Afd. Natuurk. **52**, 622 (1943). — *Experientia* (Basel) **2**, 1 (1946). — ELIAS, H.: *Morph. Jb.* **37**, 70 (1907). — GALAMBOS, R.: *J. Acoust. Soc. Amer.* **14**, 41 (1942). — *Sci. Monthly* **56**, 155 (1943). — GRIFFIN, D. R.: *J. Physics Amer.* **12**, 342 (1944). — *Nat. Geogr. Mag.* **1946**, 117. — *J. Acoust. Soc. Amer.* **22**, 247 (1950). — GRIFFIN, D. R., and R. GALAMBOS: *J. of Exper. Zool.* **86**, 481 (1941); **89**, 475 (1942). — GROSSER, O.: *Morph. Jb.* **29**, 1 (1902). — HART- RIDGE, H.: *J. of Physiol.* **54**, 54 (1920). — *Nature* (Lond.) **156**, 490, 692 (1945); **158**, 135 (1946). — JURINE, CH.: In J. J. PESCHIER, *Physique* **3**, 145 (1798). — KAHMANN, H., u. K. OSTERMANN: *Experientia* (Basel) **7**, 268 (1951). — KLENSCH, H.: *Naturwiss.* **36**, 145 (1949). — KOLMER, W.: *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* **74**, 29 (1924). — LEYDIG, F.: *Arch. Anat. Physiol.* **1859**, 733. — MÖHRES, F. P.: *Naturwiss.* **37**, 526 (1950). — (a) *Verh. dtsh. Zool., Zool. Anz. Suppl.* **16**, 179 (1951). — (b) *Zool. Gart. N. F.* **18**, 217 (1951). — MÖHRES, F. P., u. TH. ZU OETTINGEN-SPIELBERG: *Verh. dtsh. Zool.* **1949**, 248. — REDTEL, A.: *Z. wiss. Zool.* **23**, 254 (1873). — ROBIN, L. A.: *Ann. Sci. natur.*, VI. ser. **12** (1881). — SAALFELD, E. v.: *Z. vergl. Physiol.* **26**, 242 (1938). — SPALLANZANI, L. (1794): In *Le Opere di Spallanzani*, Bd. 3, S. 757—780. Milano 1934. — TIMM, C.: *Umschau* **50**, 204 (1950). — WEBER, M.: *Die Säugetiere*. Jena 1928.

Dr. FRANZ PETER MÖHRES, München, Zoologisches Institut.