

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München, dem Zoophysiologicalen Institut der Universität Tübingen und dem Department of Medical Zoology der U.S. Naval Medical Research Unit 3, Kairo

ÜBER DIE ORIENTIERUNG DER FLUGHUNDE (*CHIROPTERA* — *PTEROPODIDAE*)*

Von

F. P. MÖHRES und E. KULZER

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. September 1955)

Inhalt	Seite
I. Einleitung und Fragestellung	1
II. Material und Haltung.	2
III. Die Orientierung von Flughunden der Gattung <i>Pteropus</i> (BRISSON 1762)	4
1. Die Frage der akustischen Orientierung.	4
2. Die Frage der optischen Orientierung.	6
IV. Die Orientierung von Flughunden der Gattung <i>Rousettus</i> (GRAY 1821)	9
1. Die Frage der akustischen Orientierung.	9
2. Die Frage der optischen Orientierung.	18
3. Die Frage der geruchlichen Orientierung	20
V. Allgemeine Bedeutung der zur Frage der Orientierung der Flughunde gewonnenen Erkenntnisse	27
Zusammenfassung	28
Literatur	29

I. Einleitung und Fragestellung

Die fruchtfressenden Flughunde (Familie *Pteropodidae*) unterscheiden sich von den vorwiegend insektenfressenden anderen Chiropterenfamilien in einer Reihe von körperbaulichen Merkmalen (WEBER 1928, JANSEN-EISENTRAUT 1944) derart, daß die Familie als Unterordnung *Megachiroptera* den übrigen in der Unterordnung *Microchiroptera* vereinigten Familien gegenübergestellt wird. Fassen wir die Sinnesorgane ins Auge, so fällt uns schon äußerlich der markante Unterschied in der Ausbildung der Augen und in der Ausdehnung der Nasenregion auf. Während die Augen der *Microchiroptera*, mannigfacher Größenunterschiede bei den Arten und einzelnen systematischen Gruppen ungeachtet, klein sind, fallen bei den *Megachiroptera* die großen, kugelig vorspringenden Augen auf, die schon OKEN veranlaßten, die Flughunde in seiner Naturgeschichte als „Augenfledermäuse“ zu kennzeichnen. Die gegenüber den *Microchiroptera* stark ausgeprägte und ausgedehnte Nasenregion gibt dem Kopf der *Pteropodidae* eine unverkennbare Hundeähnlichkeit: daher der Name „Flughunde“.

* Prof. Dr. ALFRED KÜHN, Tübingen, zum 70. Geburtstag herzlich gewidmet.

Es überrascht, daß diese markanten, selbst in der Benennung der Tiere zum Ausdruck kommenden Unterschiede zwar festgestellt, zum Teil auch anatomisch eingehend untersucht (KOLMER 1924, GERARD und ROCHON-DUVIGNEAUD 1930, ROCHON-DUVIGNEAUD 1943), physiologisch aber, soweit wir feststellen konnten, niemals auf ihre funktionelle Bedeutung hin ins Auge gefaßt worden sind. Die Entdeckung der Ultraschallpeilung der Fledermäuse (GRIFFIN und GALAMBOS 1941, 1942, DIJKGRAAF 1943, 1946) und ihrer verschiedenen Ausprägungstypen (MÖHRES 1953a, MÖHRES und KULZER 1955a) mußte aber naturgemäß diese Frage in den Vordergrund rücken. Zunächst wurde vielfach die Vermutung laut, daß diese neuartige Sinnesleistung der Wiederhallpeilung¹ den insektenfressenden *Microchiroptera* vorbehalten sei. So bildete die Frage, ob es bei den Flughunden auch eine Ultraschallorientierung gäbe, den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen. Zwangsläufig mußten dann aber neben dem Gehörsinn auch die anderen, für eine Orientierung im Fluge in Frage kommenden Sinne mit in Betracht gezogen werden. Der wechselvolle Verlauf der Untersuchungen spiegelt sich in 2 vorausgegangenen Mitteilungen (MÖHRES 1952, 1953b), deren erste, wenn auch mit Vorbehalt, die Vermutung aussprach, daß den *Megachiropteren* allgemein die Ultraschallpeilung fehle, während die zweite das Vorhandensein einer wohl ausgebildeten Ultraschallorientierung bei den Kleinflughunden der Gattung *Rousettus* mitteilte².

II. Material und Haltung

Die Untersuchungen wurden durchgeführt an Flughunden zweier Gattungen: Vertretern der in der Hauptsache indo-australischen Gattung *Pteropus* und der über Afrika, Südasien und die indo-malayische Inselwelt ausgedehnten Gattung *Rousettus*. Von der ersten Gattung standen der große indische Flughund *Pteropus giganteus* und der kleinere australische Flughund *Pteropus poliocephalus*, von der zweiten Gattung *Rousettus aegyptiacus*, der Nilflughund, zur Verfügung³. Diese Art konnten wir 1954 in Ägypten auch im Freileben ausgiebig kennenlernen.

¹ GRIFFIN hat für die Ultraschallpeilung der Fledermäuse und verwandte Formen akustischer Orientierung die Bezeichnung „echolocation“ eingeführt. Er betont dabei ausdrücklich, daß mit dieser Bezeichnung nichts darüber ausgesagt sein soll, nach welchem Prinzip (Zeitdifferenz- oder Intensitätsprinzip) die Peilung erfolgt. Im Deutschen hat nun aber das Wort „Echo“ eine festgeprägte Bedeutung, die das Auftreten einer Zeitdifferenz einschließt. Ich möchte daher GRIFFINS „echolocation“ mit *Widerhallpeilung* übersetzen (MÖHRES).

² Die Arbeiten wurden gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft, Prof. K. v. FRISCH, München, der uns mit den ihm zur Verfügung stehenden Mitteln der Rockefeller-Foundation half, wo er nur konnte, und durch das große Entgegenkommen der U. S. Naval Medical Research Unit 3, Kairo (Captain J. GALLOWAY, Dr. H. HOOGSTRAAL). Allen sagen wir herzlichen Dank!

³ Für die Beschaffung lebender Flughunde sind wir Prof. K. KOSSWIG, damals Istanbul, dem Münchener Tierpark Hellabrunn, den Zoologischen Gärten Basel und Frankfurt a. M. zu großem Dank verpflichtet.

Die Haltung der Flughunde in der Gefangenschaft bereitet, auch über Jahre hinweg, keine besonderen Schwierigkeiten, wenn für ausreichende Temperatur und geeignete Fruchtnahrung gesorgt wird.

Von besonderer Wichtigkeit ist ausreichende Fluggelegenheit. Sie kann wegen der Größe der Tiere (unsere *Pteropus* hatten bis 130 cm Flügelspannweite, unsere *Rousettus* bis 60 cm) nicht in Käfigen ermöglicht werden. Für die *Pteropus* bot in München nur der 16 × 18 m messende Große Kurssaal einigermaßen ausreichenden Luftraum, für *Rousettus* reichten lange Gänge aus: In München stand ein Kellergang von 2,20 m Höhe, 2,40 m Breite und 20 m Länge zur Verfügung, in Tübingen benutzten wir den 2,7 m hohen, 1,6 m breiten und 31 m langen Institutsflur, der sich am einen Ende in einen etwas höheren und breiteren rechtwinklig zum Hauptflur liegenden 9 m langen Seitengang fortsetzt. Die fast allabendlichen, in der Regel mehrstündigen Versuche gaben den Tieren genügend Gelegenheit zum Fliegen. Die sonst in Gefangenschaft so häufig auftretende Schwellung und Versteifung der Gelenke (SIGGEL 1883) blieb bei so gehaltenen Tieren aus. Nach mehr als 2 Jahren erfreuen sich z. B. unsere *Rousettus* noch ihrer vollen Fluggewandtheit. Mehr noch: Es gelang, einen *Rousettus* und mehrere *Pteropus*, die, als wir sie erhielten, infolge längerer Käfighaltung ohne Flugmöglichkeit nicht fliegen konnten, wieder zum Fliegen zu bringen. Nur im voll flugfähigen Zustand waren die Tiere ja für unsere Orientierungsversuche verwendbar.

Wir hielten die Tiere einzeln in Käfigen, die für die *Pteropus* 50 × 60 × 120 cm, für die *Rousettus* 50 × 60 × 40 cm maßen. Torfmull diente als saugfähige Bodestreue zum Auffangen der ziemlich reichlichen Entleerungen. Einzelhaltung war einmal für unsere Versuche vorzuziehen, damit man beim Herausnehmen eines Tieres nicht immer alle anderen beunruhigen mußte, sie empfiehlt sich aber auch sonst, trotz der geselligen Neigungen der Flughunde, in manchen Fällen. Einzelne Individuen erweisen sich gegeneinander als unverträglich, durch Schlagen mit ihren langen Daumenkrallen bekämpfen sie einander unter Umständen so heftig, daß sie lange Rißwunden davontragen. Eine Kampfnacht kann genügen, das unterlegene Tier unrettbar dem Untergang zu weihen. Besonders bei *Pteropus*-Arten sind solche Feindseligkeiten, deren ethologische Bedeutung noch nicht klar ist, nicht selten.

Die im Freileben den Tag über in der Regel auf Bäumen frei im Lichte hängenden *Pteropus* sind dem Licht gegenüber ziemlich gleichgültig. *Rousettus aegyptiacus* ist außerordentlichlichtscheu; es empfiehlt sich, den Käfig weitgehend zu verdunkeln, damit die Tiere zur Ruhe kommen. Die *Rousettus*-Arten sind durchweg Höhlenbewohner (JANSSEN-EISENTRAUT 1944).

Zur Fütterung von Flughunden scheint von den bei uns erhältlichen Früchten auf die Dauer gesehen nur die Banane voll geeignet zu sein. Süße Kirschen, Birnen und Äpfel werden zwar genommen, haben aber einen zu geringen Nährwert, um als alleiniges Futter in Frage zu kommen. Man kann sie verwenden, wenn man einen mit etwas Rohrzucker gesüßten und mit feingeriebenen Früchten versetzten Brei aus Milch und Haferflocken als Zukost verwendet. Bananen haben sich auch bei alleiniger Verfütterung gut bewährt, sind allerdings ziemlich kostspielig, da man für einen *Rousettus* je Tag mindestens 1 Stück, für einen *Pteropus* mindestens 2 Stück braucht. Unsere im Zusammenhang mit den Versuchen 2 Jahre lang ausschließlich mit Bananen gefütterten *Rousettus* waren stets bei bester Gesundheit.

Verglichen mit der Haltung von Fledermäusen (MÖHRES 1951) ist die Haltung von Flughunden leicht. Schwierig dagegen ist es, mit Flughunden Versuche durchzuführen. Das Haupthindernis liegt darin, daß die Flughunde, wohl im Zusammenhang mit ihrer Lebensweise, außerordentlich störungsempfindlich sind und bleiben. Bei *Rousettus* kommt noch die Lichtscheu hinzu; mit ihnen kann man nur bei stark

abgedämpfter Beleuchtung arbeiten. Erfordern schon Versuche mit Fledermäusen Geduld, so verlangt das Arbeiten mit Flughunden große Geduld. Fledermäuse werden, wenn sie einmal eingewöhnt sind, erstaunlich gleichgültig gegenüber Geräuschen, Licht u. dgl. Dieser Zustand wird bei den Flughunden kaum jemals erreicht. Ein unbeabsichtigtes Knistern, eine zu feste Berührung, eine hastige Bewegung läßt selbst bei langgewöhnten Tieren jäh wieder eine wilde Fluchtbereitschaft aufflammen und kann die Arbeit von Tagen zunichte machen.

Eine zweite Schwierigkeit, welche sich Orientierungsversuchen mit Flughunden in den Weg stellt, wurde schon gestreift: sie liegt in der Größe der Tiere und der damit erforderlichen Größe der Versuchsräume. Ein normales Laboratorium reicht für Orientierungsversuche mit Fledermäusen aus, Flughunde zeigen in solch beengten Räumen kein normales Verhalten. Große, einigermaßen geeignete Räume lassen sich zwar finden, dienen aber in der Regel anderen Zwecken und stehen daher nur zeitweise zur Verfügung.

Das alles macht sinnesphysiologische Versuche mit diesen Tieren recht mühsam und zeitraubend. Daran muß man denken, wenn man in diesem oder jenem Punkte noch genauere oder ausgedehntere Ergebnisse für wünschenswert halten möchte.

Entsprechend der Verschiedenheit der Einzelprobleme war, abgesehen von den vorstehend geschilderten allgemeinen Voraussetzungen der Versuche mit Flughunden überhaupt, die angewandte Methodik sehr verschieden. Die Methodik kann daher an dieser Stelle nicht im Zusammenhang, sondern nur jeweils bei Erörterung der Einzelfragen dargestellt werden.

III. Die Orientierung von Flughunden der Gattung *Pteropus* (BRISSON 1762)

1. Die Frage der akustischen Orientierung

Die Frage, ob die Flughunde ebenso wie die Fledermäuse eine auf Ultraschallpeilung beruhende Wahrnehmungsfähigkeit besitzen, stellte sich nicht nur mittelbar, durch die Zusammengehörigkeit beider Gruppen innerhalb der Ordnung der *Chiroptera*, sie ergab sich auch unmittelbar aus der Beobachtung lebender *Pteropus*. Wenn auch die Betrachtung der großen lebhaft spielenden Augen (Abb. 1), mit ihrer je nach der Beleuchtung in weiter Skala wechselnden Pupillenweite, den Gedanken an eine vorwiegend optische Orientierung nahelegten, so ließen doch die auffälligen, an das Ohrenspiel der Hufeisennasen erinnernden, wenn auch deren Schnelligkeit nicht erreichenden Ohrenbewegungen der Flughunde durchaus an die Möglichkeit einer akustischen Gegenstandswahrnehmung denken.

Die erste, zur Klärung des Sachverhalts zu beantwortende Teilfrage war die, ob mit diesen auf die jeweils interessierenden Gegenstände gerichteten Ohrbewegungen eine Produktion zur Peilung, zur akustischen Gegenstandswahrnehmung, geeigneter Laute verbunden wäre. Dabei war nicht nur an Ultraschalllaute zu denken, sondern auch an Laute des menschlichen Hörbereiches. Hat doch GRIFFIN (1953 b) beim Ölvogel *Steatornis caripensis* eine Orientierung durch hörbare, im Frequenzbereich von etwa 7 kHz liegende Laute nachweisen können.

Vor das Ultraschallmikrophon gehaltene oder diesem an der Hand hängend langsam oder schnell genäherte *Pteropus* interessierten sich zwar lebhaft für dieses Gerät, was sich in Schnuppern, Betrachten und Ohrenspiel ausdrückte — aber die Ultraschallanzeigegeräte zeigten keinerlei im Ultraschallbereich liegende Lautäußerungen an. Gelegentlich produzierten die Tiere hörbare Laute. Das geschah vor allem dann, wenn ihnen die Lage nicht behagte und sie Neigung zeigten, sich davon-zumachen. Diese Lautäußerungen, die den Umständen nach nur als Erregungslaute verstanden werden konnten, waren zweifacher Art. Bei mäßiger Erregung wurden tiefe, wiederholte, wie „muck muck muck“ klingende, tuckernde Laute hervorgebracht. Bei sehr starker Erregung stießen die Tiere eigentümlich schrille, fast papageienhaft anmutende Schreie aus.

Daß diese beiden Lautäußerungen, das Tuckern und die „Papageien-schreie“ nichts mit Orientierung zu tun haben konnten, war bald klar. Einmal war der Zusammenhang mit dem Erregungszustand der Tiere offensichtlich. Dann aber standen auch diese Lautäußerungen in keinem zeitlichen Zusammenhang mit den geschilderten Ohrbewegungen. Während letztere fast dauernd zu beobachten waren, traten die Lautäußerungen nur selten auf. Schließlich fehlten die Lautäußerungen ganz

in Situationen, die das Tier zur Orientierung zwingen mußten, wenn es z. B. in eine neue, ihm bisher unbekannte Umgebung gebracht wurde u. ä.

Das alles sprach nun wenig für das Vorhandensein einer Schallpeilung. Immerhin mußte auch die Möglichkeit ins Auge gefaßt werden, daß eine Schallpeilung, falls sie vorhanden wäre, nur im *Fluge* — und zwar vorwiegend bei eingeschränkter optischer Wahrnehmung — also z. B. in der Dämmerung benutzt würde (vgl. MÖHRES und KULZER 1955 b). So mußte also versucht werden, die Lautäußerung freifliegender Tiere zu kontrollieren. Daß beim fliegenden Tier außer dem Flügel-

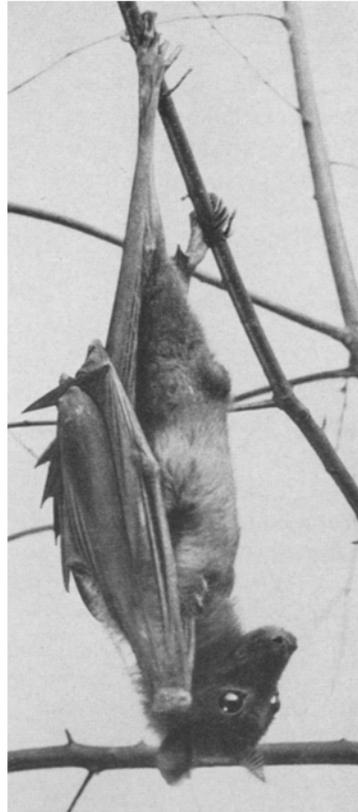


Abb. 1. *Pteropus giganteus* — Indischer Flughund

schlaggeräusch keine *hörbaren* Laute festzustellen waren, wurde schon nach den ersten Flugbeobachtungen klar. Schwieriger war die Entscheidung, ob während des Fluges für unser Ohr unhörbare Laute, Ultraschalllaute ausgeschiedt würden. Flogen doch die *Pteropus* in dem einzigen, damals verfügbaren Versuchsraum, dem Kurssaal des Münchener Instituts, ihre Kreise meist ziemlich nahe unter der Decke, also in etwa 7 m Höhe! Falls die Tiere wirklich Ultraschalllaute erzeugten, bestand unter diesen Umständen Gefahr, daß diese Laute unsere Apparatur gar nicht erreichen konnten. Wegen der mit steigender Frequenz im Ultraschallgebiet zunehmend linearer werdenden Ausbreitung des Ultraschalles kommt es wesentlich darauf an, daß das Mikrophon der Nachweisapparatur so aufgestellt wird, daß das Tier darauf zufliegt.

Aber obwohl wir uns bemühten, das Mikrophon samt dem Vorverstärker möglichst nahe an die Bahn des freifliegenden Tieres heranzubringen, ergaben sich doch niemals Anzeichen einer Erzeugung von Ultraschalllauten.

Um nun völlig sicherzugehen und auch die Möglichkeit auszuschalten, daß etwa die Wahrnehmung des Widerhalles der eigenen Flügelgeräusche den Tieren eine akustische Gegenstandswahrnehmung ermöglichte, wurde nun geprüft, ob die Flugsicherheit der Tiere durch Verschuß der Ohren beeinträchtigt wird. Um einen weitgehenden Ohrverschluß zu sichern, wurde den Tieren zuerst ein Wattebausch in den Gehörgang gedrückt, sodann der ganze Gang mit niedrig schmelzendem Paraffin-Wachs-Gemisch ausgegossen. Das Hörvermögen war durch diesen Verschuß stark herabgesetzt, wie das Verhalten der sonst stets sehr geräuschempfindlichen Tiere z. B. gegenüber Schnalzlauten, die stets heftiges Erschrecken auslösen, bewies. Ließ man die so vorbereiteten Tiere fliegen, so zeigte sich, daß ihre Fähigkeit, im Hellen oder in der Dämmerung orientiert zu fliegen, durch den Ohrverschluß nicht merklich beeinträchtigt war.

2. Die Frage der optischen Orientierung

Aus den geschilderten Ergebnissen konnte nun nur der Schluß gezogen werden, daß die *Pteropus*-Flughunde sich nicht akustisch durch Widerhallpeilung orientieren. Dieser Schluß wurde in überzeugender Weise durch die Versuche zur Ausschaltung optischer Orientierung bestätigt. Die Sehkraft wurde in zweifacher Weise ausgeschaltet. Einmal durch Überdecken der Augen mit lichtdichten Kappen, zweitens durch Flugversuche im völlig verdunkelten Raum. Der zweite Weg war der bessere. Die Augenkappen veranlaßten die Tiere oft, ihre ganze Initiative auf deren Herunterkratzen zu konzentrieren. Es war dann schwer möglich zu entscheiden, ob die Tiere nicht abflogen, weil sie sich nicht orientieren konnten oder weil sie nur bestrebt waren, die

Kappen loszuwerden. Außerdem boten die Flugversuche im verdunkelten Raum die Möglichkeit, Übergänge des Orientierungsverhaltens von tiefer Dämmerung bis zu völliger Dunkelheit festzustellen. (Leider fehlte damals die Möglichkeit, sehr geringe Helligkeiten zu messen. Die Untersuchung der Leistungen des Gesichtssinnes der Flughunde ist Gegenstand einer besonderen Untersuchung.)

Die Versuche zeigten, daß die *Pteropus* sicher flogen, solange noch eine, wenn auch außerordentlich schwache, Helligkeit vorhanden war. Der Versuchsraum hatte Verdunklungsrollen, die nur am unteren Rand etwas Licht einließen. Die Versuche wurden am späten Abend gemacht. Der geringe Widerschein der Straßenbeleuchtung, der durch die etwa 1 m über dem Boden gelegenen Spalten eindrang, genügte den 5—7 m höher, nahe der Decke fliegenden Flughunden, um sich zurechtzufinden! Sie flogen, unter diesen Umständen für das menschliche Auge nicht zu erkennen, mit dem Ohr aber durch das Geräusch ihrer Flügelschläge zu lokalisieren, lebhaft hin und her. In völliger Dunkelheit dagegen brach der Flugverkehr jäh ab. An der Hand hängende Tiere, die man, wie üblich, durch Senken des Armes zum Abfliegen zu bringen versuchte, sträubten sich heftig, den Halt loszulassen und klammerten die Krallen ihrer Füße schmerzhaft in die haltende Hand ein.

Wurden die Tiere zum Abfliegen gezwungen, dann landeten sie meist schnell am Boden. Sofern sie überhaupt weiterflogen, prallten sie gegen die Wände und rutschten an diesen, ohne Halt zu finden, zu Boden. Nur gelegentlich und zufällig gelang es einem Tier unter diesen Umständen, sich irgendwo anzuklammern.

Nach diesen Ergebnissen war nicht mehr daran zu zweifeln, daß die Flughunde der Gattung *Pteropus* sich im Fluge mit Hilfe des Gesichtssinnes orientieren und daß ihnen im Gegensatz zu den Fledermäusen eine akustische Gegenstandswahrnehmung durch Widerhallpeilung fehlt.

Zum gleichen Ergebnis führte eine andere Versuchsreihe, die zeitlich vor den vorstehend geschilderten Versuchen durchgeführt wurde, wobei als Testreaktion nicht der sichere oder unsichere Flug, sondern eine orientierte Abwehrreaktion benutzt wurde. Die *Pteropus* haben, wenn sie sich bedroht fühlen, eine sehr kennzeichnende und wirkungsvolle Art der Abwehr: sie schlagen mit ihren sehr langen, gekrümmten Daumenkrallen nach dem Angreifer oder Störenfried. Gelegentlich beißen sie wohl auch, in der Regel aber beschränken sie sich auf das Hacken mit den Daumenkrallen. Hierbei zeigen sie eine außerordentliche Treffsicherheit und genaue Entfernungsschätzung. Man kann diese Schlagbewegung der Flügel leicht durch Annähern der Hand an das hängende Tier auslösen. Sie nimmt je nach dem Erregungszustand des Tieres verschiedene Heftigkeit an. Vom leisen, die Abwehr nur andeutenden Antippen des sich annähernden Gegenstandes bis zum mit

voller Wucht geführten Hieb, der, wenn er Hand oder Gesicht trifft, lange Rißwunden verursachen kann.

Die Treffsicherheit dieser Schlagbewegung wurde zur Prüfung der Frage benutzt, wieweit neben dem Gesichtssinn noch weitere Sinne an der Orientierung dieser Bewegung teilnehmen. Daß der Gesichtssinn die Hauptrolle spielt, ist nach der Beobachtung des lebenden Tieres unverkennbar und offensichtlich. Alle Flughunde, auch die der Gattung *Pteropus*, haben Augen, die mehr frontal als lateral stehen (Abb. 1). Binokulares Fixieren herannahender Gegenstände ist ohne weiteres zu beobachten. Geprüft wurde 1. die Auslösbarkeit der Schlagreaktion bei bis zu völliger Dunkelheit abnehmender Beleuchtung, 2. wieweit die Lokalisation durch eine zwischen Tier und herannahenden Gegenstand gebrachte Glasscheibe verändert wird.

Die erste Versuchsgruppe erbrachte folgendes Ergebnis. Noch bis zu geringsten Beleuchtungsintensitäten konnte der Schlag durch Annähern der Hand ausgelöst werden. Erst bei völliger Verdunkelung des Raumes blieb eine Reaktion aus. Damit der Beobachter das Verhalten des Tieres kontrollieren konnte, wurden kleine Leuchtfarbmärken an den Ohrspitzen und am Flügelbug so angebracht, daß sie das Versuchstier weder blenden, noch ihm das herannahende Objekt beleuchten konnten. Dieses Verfahren erwies sich als notwendig, da die *Pteropus* noch bei so geringen Helligkeiten reagierten, bei denen auch dem adaptierten menschlichen Auge eine Beobachtung unmöglich wird.

In völliger Finsternis löste selbst ein Berühren des Kopfes nur noch Tendenz zum Wegklettern, aber keine Abwehr mehr aus. Lautäußerungen im Schall- oder Ultraschallbereich, die man mit der Ortung hätte verknüpfen können, waren weder in der Dämmerung noch im Finstern zu beobachten.

Die 2. Versuchsreihe ergab ein übereinstimmendes Bild. Hierbei wurde die Verteidigungsreaktion durch Glasplatten auszulösen versucht. Undurchsichtige Glasplatten lösten die Reaktion aus, durchsichtige so gut wie nie. Wurde hinter einer vor das Tier geschobenen Glasplatte die Hand angenähert, so erfolgte ein Schlag. Daß hier optische Wahrnehmung allein im Spiele ist, liegt auf der Hand. Die Glasscheibe blieb während des Versuches unverändert. Der Flügel knallte bei diesem Versuch in auffälligem Kontrast zur sonstigen Treffsicherheit des Schlages heftig gegen die Glasplatte, offenkundig deshalb, weil der Schlag nicht auf die nahe gelegene Glasscheibe, sondern auf die dahinter sich annähernde Hand gezielt wurde.

Fassen wir die bei *Pteropus* erzielten Ergebnisse zusammen: Die Tatsache, daß mit der Orientierung keine regelmäßigen Lautäußerungen verbunden sind, die Feststellung, daß die Orientierung durch Verschuß der Ohren nicht beeinträchtigt wird, weiterhin die Beobachtung, daß

schallreflektierende, aber Licht wenig reflektierende Objekte (klarweiße Glasscheibe) bei der Ortung nicht berücksichtigt werden, das alles zwingt uns zu der Erkenntnis, daß bei Flughunden der Gattung *Pteropus* keine Schall- oder Ultraschallpeilung gegeben ist. Vielmehr spricht alles, vor allem aber das völlige Versagen der Orientierungsfähigkeit in der Finsternis, dafür, daß der die Orientierung leitende Sinn dieser Tiere der *Gesichtssinn* ist, dessen hohe Leistungsfähigkeit sowohl hinsichtlich der Entfernungsschätzung, wie auch hinsichtlich des Dämmerungssehens besonders beeindruckt.

Ergänzend sei bemerkt, daß die Versuche mit *Pteropus* reichlich Anhaltspunkte dafür erbrachten, daß bei diesen Flughunden — wie nach der Fruchtnahrung an sich zu erwarten — auch der Geruchssinn bei der Orientierung eine wichtige Rolle spielt. Systematische Versuche zur geruchlichen Orientierung konnten wir mit *Pteropus* nicht durchführen, da kein dafür geeigneter Raum zur Verfügung stand. Jedoch darf in diesem Zusammenhang auf die später behandelten Geruchsversuche mit *Rousettus* verwiesen werden.

Abschließend muß noch die Frage erörtert werden, welche Bedeutung denn den eingangs erwähnten, gerichteten Ohrbewegungen zukommt, wenn sie nicht zur Gegenstandswahrnehmung gehören. Aus den geschilderten Versuchen ist klar geworden, daß hier die Ohrbewegungen im Gegensatz zu den Hufeisennasen nichts mit einer Widerhallpeilung zu tun haben. Längere Beobachtung zeigt deutlich, daß diese Ohrbewegungen der Lokalisierung von Fremdgeräuschen dienen, die in der Umgebung des Tieres auftreten. Besonders knisternde, krachende oder knirschende Geräusche — auch wenn sie sehr leise sind — lassen diese Ohrbewegungen ausgeprägt in Erscheinung treten. Ihre biologische Bedeutung liegt auf der Hand: Wahrnehmung kletternder Raubtiere, vielleicht auch Schlangen (vgl. auch MÖHRES 1952, S. 279, und SCHLEIDT 1948, 1951).

IV. Die Orientierung von Flughunden der Gattung *Rousettus* (GRAY 1821)

1. Die Frage der akustischen Orientierung

a) *Allgemeines.* Die *Megachiroptera* weisen eine so weitgehende Übereinstimmung im Körperbau auf, daß die zoologische Systematik der Unterordnung *Megachiroptera* nur eine einzige Familie, die der *Pteropodidae*, zuordnet (WEBER 1928, ANDERSEN 1912, SIMPSON 1945). Sämtliche Vertreter sind, was ihre Ausstattung mit Sinnesorganen angeht, dadurch gekennzeichnet, daß sie *große* wohlausgebildete Augen von, soweit untersucht, im wesentlichen übereinstimmendem Bau besitzen (KOLMER 1924, GERARD-ROCHON-DUVIGNEAUD 1930). Nachdem bei den *Pteropus*-Arten die überragende Bedeutung des Gesichtssinnes für die Orientierung überzeugend klargestellt war, lag es nahe, eine

gleich führende Rolle des Gesichtssinnes auch für die anderen Gattungen der Familie *Pteropodidae* anzunehmen und zugleich die dort für die Gattung *Pteropus* gemachte Feststellung, daß hier eine akustische Gegenstandswahrnehmung durch Widerhallpeilung fehlt, zu verallgemeinern. Jedoch gab es 2 Hinweise, die zur Vorsicht mahnen mußten: einmal wohnt eine Anzahl vor allem kleinerer Flughundarten im Gegensatz zu den fast ausschließlich baumbewohnenden *Pteropus* in Höhlen. Das gilt vor allem für die Vertreter der Gattung *Rousettus*. *Rousettus aegyptiacus* macht (JANSEN-EISENTRAUT 1944) keinen Unterschied zwischen natürlichen und künstlichen Höhlen, geht also z. B. auch in dunkle Gebäude. Leider fehlen in den Berichten über Fundplätze fast durchwegs genügend genaue Angaben über den dort herrschenden Grad von Dunkelheit, ob die Tiere etwa soweit in die Höhlensysteme hineinfliegen, daß eine bloß optische Orientierung unwahrscheinlich oder gar unmöglich wird¹.

Ein weiterer Hinweis ergab sich — allerdings für eine Gattung, für die im allgemeinen kein Leben in Höhlen angegeben wird — durch eine Bemerkung des Afrikaforschers BÖHM (zitiert nach MATSCHIE 1895). BÖHM spricht über einen kleinen Epaulettenflughund (Gattung *Epomophorus* BENNETT 1836) und sagt: „Dieser kleine Flughund besucht die Mrumbabäume und Sykomoren, welche er mit eigentümlich metallischen Lauten umschwirrt!“ Es bestand kein Grund, an der Richtigkeit dieser Beobachtung zu zweifeln. Andererseits mußte es einem, der mit den Fluggeräuschen der Chiropteren etwas vertraut war, unwahrscheinlich vorkommen, daß es sich bei diesen „eigentümlich metallischen“ Lauten einfach um Flügelschlaggeräusche handeln sollte. Die Vermutung drängte sich vielmehr auf, daß die metallisch klirrenden, merkwürdigerweise sonst nirgendwo erwähnten Laute in Beziehung zu einer akustischen Gegenstandswahrnehmung stehen könnten. Diese These galt es nun zu prüfen. Da *Epomophorus* nicht zugänglich war, wurden Versuche mit *Rousettus aegyptiacus* unternommen.

b) *Die Lautäußerungen von Rousettus aegyptiacus*. Obwohl *Rousettus aegyptiacus* und auch andere *Rousettus*-Arten mehrfach und auch in neuester Zeit in der Gefangenschaft gehalten worden sind, hat man über Lautäußerungen nichts berichtet. Das ist überraschend, denn nichts fällt einem bei der ersten Begegnung mit Tieren dieser Gattung mehr auf, als daß jedes Ansetzen zum Flug, jeder Start und in noch ausgeprägterem

¹ Einem Gespräch mit Herrn Prof. THEODOR, Jerusalem, im Winter 1953/54 verdanke ich die erste klare Auskunft über die Lichtverhältnisse in einer palästinensischen Wohnhöhle von *Rousettus aegyptiacus*, aus der hervorging, daß diese Art im Freileben bis in völlig finstere Höhlenteile hineinfliegt, also unmöglich nur optisch sich zurechtfinden kann. Damals war die erste Mitteilung über die Orientierung von *Rousettus* (MÖHRES 1953b) bereits erschienen.

Maße der Flug selber von rhythmischen Lauten begleitet ist, die man nicht besser in ihrem Klangcharakter bezeichnen kann, als daß man die Böhmsche Formulierung „eigentümlich metallische Laute“ übernimmt. Werden sie schwach hervorgebracht, so erinnern sie an ein Ticken. Im Fluge dagegen, wenn sie mit voller Intensität erzeugt werden, nehmen sie einen klirrenden Klangcharakter an. Wir wollen sie im folgenden als Ticklaute bezeichnen. Diese Ticklaute sind keine Begleitgeräusche des Flügelschlages, obwohl sie, wie später ausgeführt wird, zeitlich weitgehend mit dem Flügelschlag koordiniert erscheinen können. Sie können auch erzeugt werden, ohne daß der Flügel bewegt wird. Die Ticklaute sind keine Ausdruckslaute, sondern werden unabhängig von diesen erzeugt. Das Inventar der Ausdruckslaute von *Rousettus aegyptiacus* entspricht im wesentlichen dem von *Pteropus*, d. h. es umfaßt länger sich wiederholende tiefe „tuckernde“ Laute und kurze, schrille „Papa-geien“-schreie. Natürlich sind Tonhöhe und Klangfarbe, dem Größenunterschied der beiden Gattungen entsprechend, verschieden.

c) *Die Bedeutung der Ticklaute für die Orientierung.* Daß es sich bei den Ticklauten um Orientierungslaute handelt, darüber konnte vom ersten Augenblick an kein Zweifel aufkommen. Sie werden im Flug und beim Start zum Flug, dagegen nur selten vom ruhenden Tier hervorgebracht. Bei der Annäherung an Gegenstände oder Hindernisse, auch bei der Begegnung zweier Tiere im Flug, beschleunigt sich der Rhythmus der Aufeinanderfolge der Einzellaute, und ihre Intensität nimmt zu. Sehr auffällig ist die Abhängigkeit der Lautintensität von der herrschenden Helligkeit. Je dunkler es wird, um so deutlicher werden die Ticklaute hörbar. Ja, es genügt das Licht auszulöschen, um eine prompte und intensive Lautäußerung auszulösen.

Das alles deutet nachdrücklich darauf hin, daß die Ticklaute der Orientierung dienen. Diese Vermutung läßt sich ohne Schwierigkeit zur Gewißheit erheben, einerseits durch Versuche mit Tieren, denen die Möglichkeit einer optischen Orientierung genommen ist, andererseits durch Versuche mit Tieren, denen die Möglichkeit akustischer Orientierung versagt bleibt. Im Gegensatz zu den in völliger Dunkelheit hilflosen *Pteropus* behalten die *Rousettus* im Finstern ihre volle Flugsicherheit. Aufstellen von zueinander versetzten Sperrwänden, die die Breite der Flugbahn teilweise blockieren, und die nur im Zickzackflug genommen werden können, ändert daran nichts. Auch Errichten von aus 4 mm-Drähten bestehenden Gitterhindernissen führt nicht zum Anprall. Aber nicht nur Hindernisse, sondern auch zum Landen geeignete Plätze werden zielsicher angesteuert. Selbst waagrecht gespannte Bindfäden werden wahrgenommen und als Aufhängegelegenheit benutzt. Verschließt man den Tieren die Ohren mit Pfropfen aus paraffinierter Watte, dann ist es damit aus. Wenn die Tiere nicht hören können, dann geht

ihre Flugsicherheit im Dunkeln völlig verloren; sie gleichen dann in ihrem Verhalten ganz und gar den *Pteropus*, wollen nicht starten, lassen sich zu Boden fallen und prallen gegen Hindernisse. Das gilt jedoch wohlverstanden nur bei völliger Finsternis. Bei Beleuchtung, auch wenn sie nur schwach ist, merkt man den Tieren, abgesehen davon, daß sie besonders laut ticken, nichts von Flugunsicherheit an. Wir werden auf diesen Punkt noch zurückkommen.

d) *Die physikalischen Charaktere der Orientierungslaute.* Zeigen die geschilderten Versuche, daß die Flughunde der Gattung *Rousettus* eine akustische, auf Widerhallpeilung beruhende Orientierungsfähigkeit besitzen, wie sie uns allgemein von den Fledermäusen her bekannt ist, so erlaubt uns die Untersuchung der physikalischen Eigenarten der Ticklaute eine genauere Zuordnung zu den bei den Fledermäusen zu findenden Orientierungstypen (GRIFFIN und GALAMBOS 1941, 1942, DIJKGRAAF 1943/46, MÖHRES 1952, 1953 a, MÖHRES und KULZER 1955 a).

Zur Prüfung der physikalischen Charaktere der Orientierungslaute wurden diese einerseits wie früher (MÖHRES 1953 a) nach Aufnahme mit einem Kristallmikrophon und nachfolgender Verstärkung in einem 3stufigen Röhrenverstärker auf dem Schirm eines Elektronenstrahl-Oszillographen (Philips GM 5654) sichtbar gemacht. Andererseits wurde aber auch ein Verfahren benutzt, welches es erlaubte, die Laute abzu hören. Zu diesem Zweck wurde ein Überlagerungsgerät verwendet, in dem die aus dem Mikrophonverstärker kommenden, den Orientierungslauten entsprechenden Schwingungen mit einer geeigneten, elektronisch erzeugten Ultraschallfrequenz überlagert werden. Für den Aufbau des Gerätes haben wir wieder Herrn Dipl.-Ingenieur ANTON MUSCHIK in München zu danken.

Die Oszillographenbilder wurden mit der Philips-Voigtländer-Registrierkamera gefilmt, die Überlagerungstöne mit einem Grundig Reporter Tonbandgerät auf Tonband fixiert. Beide Verfahren, das Sichtbarmachen wie das Hörbarmachen der Orientierungslaute haben ihre Vorteile und ergänzen sich sehr gut. Zur Frequenzanalyse benutzten wir den Frequenzanalysator von PIMONOW in Verbindung mit je einem für den Hörschallbereich bzw. den Ultraschallbereich adjustierten Mikrophon und Vorverstärker. Die Frequenzanalyse sehr kurzer, nicht streng regelmäßig sich wiederholender, stark ultraschallhaltiger Tierlaute bereitet methodisch erhebliche Schwierigkeiten. Es würde zu weit führen, diese hier im einzelnen zu erörtern.

Das oszillographische Bild der Ticklaute von *Rousettus* (Abb. 2) entspricht dem der Fledermausorientierungslaute vom *Vespertilioniden*-typ. Das Oszillogramm zeigt Zackengestalt: Jäher Anstieg der Amplitude am Anfang, etwas weniger steiler Abfall zum Ende hin, unregelmäßiger Amplitudenverlauf im ganzen. Die Art der Gliederung des

Oszillogramms läßt auf einen stark geräuschhaften Charakter schließen. Das kommt auch beim Abhören der überlagerten Laute sehr deutlich heraus. Die Ticklaute haben den Charakter von weit in den Ultraschallbereich hinaufreichenden Knalllauten. Daß wir sie als metallische Laute hören, hängt mit ihrem *Frequenzaufbau* zusammen. Sie umfassen ein Frequenzgemisch, das einen außerordentlich weiten Frequenzbereich umspannt, aber nur zu einem kleinen Anteil im menschlichen Hörbereich liegt. Das Spektrogramm läßt Frequenzen von 6,5 bis nahezu 100 kHz erkennen. Dem hörbaren Ticklaut entspricht ein zwischen 6,5 und 8 kHz liegendes Maximum. Ein wenig ausgeprägtes Maximum liegt bei 15 bis

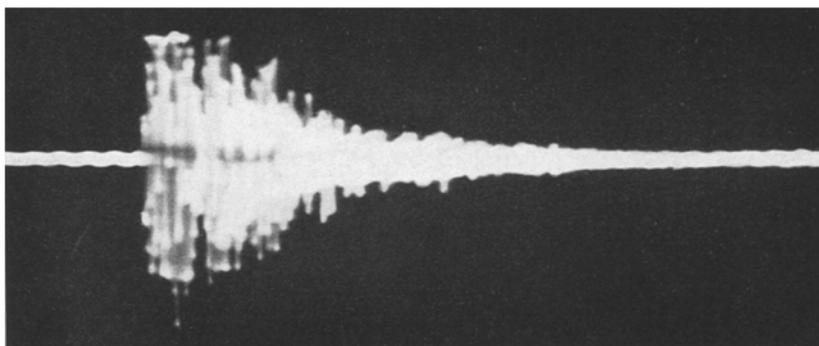


Abb. 2. Orientierungslaut von *Roussettus aegyptiacus* (Frequenzen unter 10 kHz weggefiltert)

20 kHz, ein besonders kräftiges bei 30—40 kHz. Es besteht wenig Zweifel, daß der hörbare Ticklaut als Begleitlaut der Ultraschallerzeugung aufzufassen ist, da er im Vergleich zum Ultraschallanteil wenig intensiv ist¹.

Die *Dauer* der Laute beläuft sich auf 5,5 msec (Mittelwert aus 34 Messungen) beim startenden Tier. Sie sind also im ganzen etwas länger als die von Vespertilioniden unter vergleichbaren Umständen.

Auch die *Wiederholungshäufigkeit* (repetition rate GRIFFINS) ist niedriger als von den Vespertilioniden berichtet wird (GRIFFIN und GALAMBOS 1941, 1942, GRIFFIN 1953, DIJKGRAAF 1946). Sie beträgt beim startenden Tier 6,9 Laute je Sekunde (Mittelwert aus 58 Messungen), steigt auch im Fluge nicht wesentlich darüber an, ja, kann sogar

¹ Völlig zweifelsfrei könnte diese Frage natürlich nur durch Prüfung der relativen Empfindlichkeit des Roussettesohres für die einzelnen Frequenzbereiche beantwortet werden. Diese Untersuchung steht noch aus. Die im folgenden noch zu behandelnde Tatsache, daß bei Steigerung der Intensität der Lautproduktion der Ultraschallanteil der Laute sich mehr verstärkt als der hörbare, spricht sehr dafür, daß wir hier mit einer wirklichen Ultraschallpeilung, nicht nur mit einer Schallpeilung zu tun haben.

bis auf 4 je Sekunde absinken. Der Anstieg der Wiederholungshäufigkeit bei Annäherung an einen Gegenstand oder beim Begegnen mit einem Artgenossen wurde schon erwähnt. Hierüber sind noch spezielle Versuche im Gang.

Beim fliegenden Tier zeigen die Orientierungslaute eine gewisse Synchronisierung mit dem Flügelschlag. Die Koppelung ist keineswegs automatisch. Die Produktion von Lauten kann auch unterdrückt werden. Im Mittel ergaben sich bei einem Versuch mit einem längs einer abgesteckten Strecke von 12 m fliegenden Tier je Flügelschlag 1,8 Orientierungslaute (Mittelwert aus 10 Registrierungen) (Methodik von MÖHRES 1953a).

Folgen die Laute einer Serie sehr schnell hintereinander, so verschmelzen für das menschliche Ohr die zugehörigen Ticklaute miteinander, wodurch sich eine Änderung des Klangcharakters ergibt.

Wir haben keine Absolutmessungen der *Intensität* der Orientierungslaute durchgeführt. Jedoch läßt ein Vergleich der Reichweite, bis zu der die Orientierungslaute von unserer Aufnahmeapparatur noch registriert werden konnten, erkennen, daß die Intensität der Orientierungslaute von *Rousettus* etwa der von Vespertilioniden mit besonders kräftiger Lautproduktion (*Nyctalus noctula*, Abendsegler, oder *Lasiurus borealis*, geprüft an einem aus Amerika bezogenen Exemplar) entspricht. Von besonderem Interesse erscheint die schon vorher kurz erwähnte *Abhängigkeit der Lautintensität von der herrschenden Helligkeit*, die nicht nur für den dem menschlichen Ohr hörbaren Anteil, sondern noch ausgeprägter für den Ultraschallanteil gilt. Besonders auffällig ist die Zunahme der Lautintensität beim Übergang von schwacher Helligkeit zu völliger Dunkelheit.

Die Tiere wurden einzeln, abwechselnd in schwacher Beleuchtung oder völliger Dunkelheit, in einem 20 m langen Gang fliegen gelassen. Die Beleuchtung bestand aus 5 60-W-Glühbirnen, die soweit von lichtundurchlässigen Schirmen umschlossen waren, daß nur auf den grauen Zementfußboden direktes Licht fiel, alle anderen Teile des Raumes aber nur durch den vom Boden herkommenden Widerschein schwach erhellt waren. In dem Flugweg war das Mikrophon der Ultraschallnachweissapparatur so aufgestellt, daß die durch den Gang fliegenden Tiere im nahen Abstand daran vorbeipassierten. Die Maximalablenkung des Oszillographenstrahls wurde als relatives Maß für die vom Mikrophon bei größter Annäherung des Tieres aufgenommene Schallenergie gewertet. Die Zufälligkeiten, die dadurch gegeben sind, daß das Tier nicht immer in gleichem Abstand am Mikrophon vorbeifliegt bzw. nicht immer im Augenblick größter Annäherung einen Orientierungslaut produziert, bestehen für „Dämmerflug und Dunkelflug“ in gleicher Weise; außerdem lassen sie sich durch öftere Wiederholung des Versuchs einengen. Die

Tabelle 1 gibt einen Überblick über die in einer Versuchsgruppe erzielten Ergebnisse.

Tabelle 1

Versuchsfolge: Übergang von	Tier 1, ♂		Tier 2, ♂		Tier 3, ♂
	Du→Dä	Dä→Du	Du→Dä	Dä→Du	Du→Dä
Lautintensität im Dämmerlicht	0,75	0,45	0,8	0,67	0,8
in Dunkelheit	1,75	1,75	2,7	2,85	1,8

Du→Dä, d. h. erst Versuch in völliger Dunkelheit, dann in Dämmerlicht (Mittelwerte aus je 10 Flügen).

Aus diesen und anderen Versuchen ergab sich, daß die Intensität der Lautproduktion beim Übergang zu völliger Dunkelheit auf das Doppelte bis Siebenfache des bei Dämmerlicht beobachteten Wertes ansteigt. Zu dieser überraschenden Abhängigkeit der Lautproduktion von der herrschenden Helligkeit gibt es bei den Fledermäusen, nach den bisher vorliegenden Untersuchungen, keine Parallele. [Beim Ölvogel *Steatornis* fand GRIFFIN (1953 b), Entsprechendes.] Diese Abhängigkeit kann nur so verstanden werden, daß bei *Rousettus* die akustische Orientierung mit abnehmender Helligkeit stärker in den Vordergrund tritt, eine Tatsache, die uns erst durch die später folgenden Darlegungen über die optische Orientierung voll verständlich werden wird.

e) *Ursprung und Ausstrahlung der Orientierungslaute.* Es liegt nahe, anzunehmen, daß die Orientierungslaute von *Rousettus* im Kehlkopf erzeugt werden. Obwohl die Orientierungslaute dem Vespertilionidentyp entsprechen, weist doch der Kehlkopf von *Rousettus* einen anderen Bau als die Kehlköpfe der Vespertilioniden (ELIAS 1907) auf. Eine anatomische Untersuchung fehlte bislang¹.

Bei der Beobachtung startender und fliegender *Rousettus* fiel uns auf, daß beim Aussenden der Orientierungslaute das Maul nicht oder nicht nennenswert geöffnet wird. Das steht im Gegensatz zu dem, was man in der Regel bei den Vespertilioniden beobachtet: Dort beginnt die Ultraschallorientierung ja damit, daß das Maul aufgesperrt wird. Damit stellte sich die Frage, ob nicht bei *Rousettus* die Ausstrahlung der Orientierungslaute vielleicht auch durch die Nase erfolgt, wie es bei den Rhinolophiden geschieht (MÖHRES 1953).

Die Beantwortung dieser Frage wurde von verschiedenen Seiten her versucht.

¹ E. KULZER untersucht im Zusammenhang mit der Frage der Physiologie der Ultraschallerzeugung auch die Anatomie des Kehlkopfes von *Rousettus*. Der Veröffentlichung seiner Studien soll hier nicht vorgegriffen werden.

Der Versuch, durch wechselweisen Verschuß von Nase bzw. Mund die Entscheidung über den Ausstrahlungsweg zu fällen, stößt auf besondere Schwierigkeiten. Auch wenn man noch so gut gearbeitete Kappen verwendet und sie sorgfältig aufsetzt, gelingt es den Tieren während des ersten Fluges meist wieder, sie zu lockern oder zu verschieben. Immerhin ergaben sich durch diese Versuche Hinweise darauf, daß die Aussendung durch die Nase erfolgen könnte. Ein zweiter Weg zur Beantwortung der Frage bestand darin, Elektronenblitzaufnahmen im Dunkeln fliegender Tiere zu machen. Es ist naturgemäß mit bloßem Auge nur annähernd möglich, bei einem mit einer Geschwindigkeit von 3—4 m/sec vorüberhuschenden Flughund mit bloßem Auge Feststel-



Abb. 3. Im Dunkeln fliegender *Rousettus aegyptiacus*. Elektrisch ausgelöste Elektronenblitzaufnahme

lungen darüber zu treffen, ob das Maul geschlossen ist oder nicht. Zudem braucht man zum Sehen Licht — und da, wie wir gesehen haben, bei *Rousettus* die Ultraschallorientierung erst mit zunehmender Dunkelheit in steigendem Maße einsetzt, sind bei Licht gewonnene Beobachtungen über Offen- oder Geschlossenhalten des Mundes nicht übermäßig beweiskräftig. Hier konnten also nur Blitzaufnahmen der in völliger Dunkelheit fliegenden Tiere weiterführen.

Der Verschuß der auf einen bestimmten Bereich der Flugstrecke eingestellten Kamera blieb dauernd offen. Der Blitz wurde durch ein elektronisches Gerät in dem Augenblick ausgelöst, in welchem der Flughund den Schärfbereich der Kamera durchflog.

Die so gewonnenen Aufnahmen, von denen Abb. 3 eine Probe gibt, zeigten übereinstimmend, daß *Rousettus* auch bei vollausgenutzter Ultraschallpeilung mit fast völlig geschlossenem Maule fliegt. Allerdings fällt auf manchen Bildern auf, daß die Mundwinkel dabei spaltförmig auseinandergesogen erscheinen. Welche Bedeutung das hat, ist noch nicht klar.

Klärung der Gestalt, Lagerung und Wirkungsweise des Kehlkopfaufsatzes schien schließlich die Entscheidung zu bringen. Wie bei den Rhinolophiden erwies sich auch bei *Rousettus* das Kehlkopfaufsatzrohr so weit vorgezogen und der Oberrand des Kehlkopfaufsatzes anatomisch so der Gestalt der Gaumenöffnung angepaßt, daß eine feste Verbindung zwischen Kehlkopf und Nasenhöhle gewährleistet erscheint. Eine leicht

schematisierte Darstellung der Verhältnisse gibt Abb. 4, die nach einem medianen Sagittalschnitt des Kopfes von *Rousettus* gezeichnet ist. Daß die so ermöglichte Kehlkopfnasenverbindung nicht nur für den Schluckakt, sondern auch für die Aussendung der Orientierungslaute von Bedeutung zu sein scheint, lehrt die Untersuchung des lebenden Tieres. Öffnet man einem *Rousettus* das Maul, so daß der Schlund dem Blick zugänglich wird, so sieht man im Hintergrund der Schlundröhre die Epiglottis als medianes, senkrecht stehendes Rohr, das ständig fest in die Gaumenöffnung eingefügt erscheint. Nur durch Verschließen der Nasenlöcher kann man eine vorübergehende Lösung dieser Verbindung

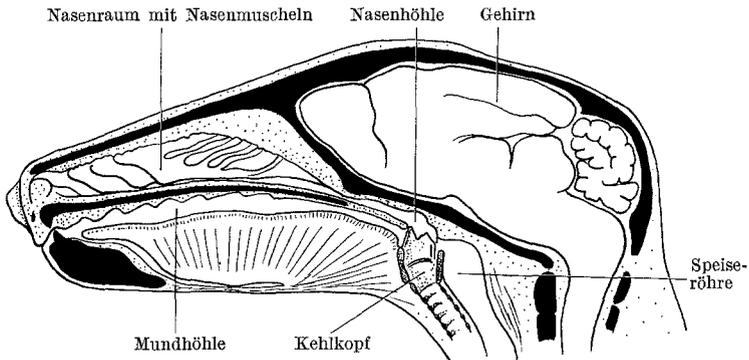


Abb. 4. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf von *Rousettus*, leicht schematisiert

durch Senken des Kehlkopfes und Heraustreten des Epiglottisrandes aus der Gaumenöffnung erzwingen. Mehr noch: Orientierungslaute treten nur auf, wenn der Kehlkopfaufsatz fest in die Gaumenöffnung eingefügt ist. Damit liegen anscheinend funktionell bei *Rousettus* die gleichen Verhältnisse vor wie bei *Rhinolophus* (MÖHRES 1953a), wenn auch der anatomische Bau der an der Kehlkopf-Nasen-Verbindung beteiligten Strukturen anders beschaffen ist.

Zusammenfassend können wir sagen: Die geschilderten Versuche legen die Annahme nahe, daß auch bei *Rousettus* die Orientierungslaute wie bei *Rhinolophus* nur durch die Nase ausgesendet werden. Für eine endgültige Antwort auf diese Frage reichen die Ergebnisse jedoch noch nicht aus. Weitere Versuche sind im Gange.

Überblicken wir die zur Frage der akustischen Orientierung von *Rousettus* gewonnenen Ergebnisse, so ergibt sich folgendes Bild. Die Flughunde der Gattung *Rousettus* verfügen im Gegensatz zu den Flughunden der Gattung *Pteropus* über eine wohlentwickelte und leistungsfähige akustische Orientierung durch Widerhallpeilung. Sie benutzen dazu Ultraschalllaute vom Vespertilionidentypus, die mit einem für das menschliche Ohr hörbaren Ticklaut verknüpft sind.

2. Die Frage der optischen Orientierung

KOLMER (1924) hat im Rahmen seiner Untersuchungen über die Augen der Chiropteren zwar nicht die Augen von *Rousettus aegyptiacus*, wohl aber die von *Rousettus (Pterocyon) stramineus*, dem Palmenflughund, untersucht. Er fand weitgehende Übereinstimmung mit den übrigen Megachiropteren, insbesondere auch — was in unserem Zusammenhang wichtig erscheint — mit den Augen verschiedener



Abb. 5. *Rousettus aegyptiacus*, an der Wand hängend und die Umgebung betrachtend

Pteropus-Arten. Man durfte daher auch für *Rousettus aegyptiacus* ein ebensogut entwickeltes Sehvermögen erwarten und annehmen, daß auch hier die optische Wahrnehmung eine wichtige Rolle bei der Orientierung spielt. Daß ein wohlentwickeltes Sehvermögen vorhanden ist, lehrt schon die einfache Beobachtung des lebhaften Spiels der großen Augen (Abb. 5), mit ihren klar auf die Gegenstände — auch kleine — bezogenen Fixierbewegungen. Weiter spricht dafür der ausgeprägte, der jeweiligen Beleuchtung in weiter Skala gut und schnell sich anpassende Wechsel der Pupillenweite. Die Pupillarreflexe fallen bei *Rousettus aegyptiacus* dadurch besonders ins Auge, daß diese Art ein sehr kräftig reflektierendes orangefarbiges Tapetum besitzt. Besonders eindrucksvoll war die Iristätigkeit an den Schlafplätzen der Tiere in Ägypten zu beobachten. Leuchtete man die hoch oben an der Decke in dichten Massen hängenden

Flughunde von unten her mit einem Taschenscheinwerfer an, so glühten einem aus der schwarzen Masse der Tiere die Augen wie ein Mosaik von paarweise gekoppelten, leicht hin und her zuckenden, hell orange leuchtenden Rückstrahlern entgegen. Aber nur für kurze Augenblicke! Dann beendete der reflektorische Schluß der Pupillen das phantastische Schauspiel eines Himmels mit ungezählten, apfelsinenfarbigen Sternen.

Was die Frage nach der Bedeutung des Gesichtssinnes für die Orientierung angeht, so könnte man vielleicht geneigt sein, schon in dem ausgeprägten negativ phototaktischen Verhalten, welches, wie schon erwähnt, *Rousettus* im Gegensatz zu *Pteropus* kennzeichnet, einen deutlichen Hinweis darauf zu erblicken, daß auch bei *Rousettus* der optischen Orientierung eine wichtige Rolle zukommt. Aber ein solcher Schluß ist nicht zwingend. Auch die *Mikrochiroptera*, die Fledermäuse, zeigen ja eine sehr ausgeprägte Lichtflucht. Aber in diesem Fall beschränkt sich der Beitrag des Gesichtssinnes zur Orientierung tatsächlich auf die Auslösung dieser, die Tiere in ihre Schlupfwinkel leitenden und ihre Aktivitätsperiodik koordinierenden Verhaltensform. Fledermäuse sind, wenn man ihnen die akustische Orientierung unmöglich macht, hilflos. Ihre Augen bewahren sie kaum jemals davor, einem Hindernis im Fluge auszuweichen.

Bei der Behandlung der akustischen Orientierung von *Rousettus* wurde bereits darauf hingewiesen, daß der klassische Versuch des Nachweises einer akustischen Orientierung durch Verschließen der Ohren in völliger Dunkelheit durchgeführt werden muß. Bei Licht — und sei es auch nur ein schwaches Dämmerlicht — sind *Rousettus*, denen man die Ohren verschlossen hat, keineswegs hilflos. Im Gegenteil — sie fliegen mit unverminderter Gewandheit und Sicherheit umher und beweisen so, daß sie nicht nur auf die akustische Orientierung angewiesen sind. Erst wenn man ihnen außer den Ohren auch noch die Augen verschließt, oder das letzte Licht löscht, erst dann werden die *Rousettus* hilflos, unfähig, Hindernissen auszuweichen oder Landemöglichkeiten wahrzunehmen.

Nach diesen Ergebnissen besteht nun kein Zweifel, daß *Rousettus* sinnesmäßig in doppelter Weise für den Nachtflug gerüstet ist: einmal durch den Besitz leistungsfähiger, zum Dämmerungssehen bis zu schwächsten Helligkeiten geeigneter Augen, zweitens durch den Besitz einer wohlfunktionierenden akustischen Orientierung durch Widerhallpeilung. Was wir bei den Flughunden der Gattung *Pteropus* einerseits, bei den Mikrochiropteren andererseits als Orientierungsmöglichkeiten *getrennt* finden, tritt uns bei *Rousettus* *vereinigt* entgegen. Von hier aus wird uns nun auch die Abhängigkeit der Intensität der Orientierungslaute von der herrschenden Helligkeit verständlich. Die Verstärkung

der Lautproduktion mit zunehmender Dunkelheit bedeutet nichts anderes als die allmähliche Umschaltung von optischer auf akustische Orientierung.

3. Die Frage der geruchlichen Orientierung

a) *Die Bedeutung des Geruchssinnes für die Futtersuche.* Die bisher geschilderten Versuche geben uns eine Antwort auf die Frage, wie die *Rousettus*-Flughunde ihren Weg im Dunkel der Nacht oder der Höhlen finden. Offen ist aber noch die Frage, wie die *Rousettus* in der Nacht ihre Nahrung finden. Die Tiere verlassen ihre Tagesschlafquartiere erst nach Einbruch völliger Dunkelheit. Abgesehen von Mondnächten werden die Möglichkeiten optischen Nahrungsfindens im Freileben beschränkt sein. Da die den *Rousettus* als Nahrung dienenden Früchte sich durch ausgeprägten, auch der menschlichen Nase gut wahrnehmbaren Duft auszeichnen, liegt es nahe, eine maßgebende Rolle des Geruchssinns bei der Nahrungssuche dieser Flughunde anzunehmen. Zudem unterscheiden sich die Flughunde ja allgemein, wie schon früher betont, von den Fledermäusen durch die größere Ausdehnung der Nasenregion, die ihren Köpfen das hundeartige Aussehen verleiht. Die Angaben über den feineren Bau des Riechorgans sind leider spärlich, Untersuchungen über seine Leistung fehlen ganz.

Wir fütterten unsere *Rousettus* fast ausschließlich mit Bananen, die geschält und in Stücke gebrochen in Glasschalen im Flugraum aufgestellt wurden. Die Schalen standen, damit die Tiere leichter beim Futter landen konnten, auf Wandbrettchen. Von diesen Futterplätzen holten sich die *Rousettus* die Fruchtstücke, flogen damit zu ihren Ruheplätzen an den dunkelsten Stellen des Raumes und verzehrten sie dort. Es fiel uns nun auf, daß die Tiere das Futter immer sehr schnell fanden, auch wenn es an immer wechselnden Stellen geboten wurde. Wenn sie an der gefüllten Futterschale vorüberflogen, gingen sie zu kurzem Rüttelflug über, um bei der nächsten Flugschleife auf dem Wandbrett zu landen. Dieses Verhalten festigte in uns die Vermutung, daß der Geruchssinn beim Futterfinden eine führende Rolle spielen müsse. Wir nahmen daraufhin eine systematische Untersuchung des Geruchssinnes von *Rousettus* und seiner Bedeutung für die Futtersuche in Angriff.

Durch Vorversuche wurde zunächst einmal Klarheit darüber geschaffen, welche Rolle der Geruchssinn tatsächlich spielt und in welcher Rangordnung zu den anderen in Frage kommenden Sinnen er bei der Futtersuche mitwirkt. Zu diesem Zweck wurde eine Anzahl ganz gleich aussehender Futterbretter an verschiedenen Stellen des Raumes angebracht. Auf allen Plätzen befanden sich mit sauberem Filterpapier umhüllte Glasschalen. Aber nur eine Schale enthielt jeweils Bananenstückchen, deren Duft durch die Filterpapierhülle für die menschliche Nase nur äußerst schwach und aus nächster Nähe wahrzunehmen war.

Es zeigte sich, daß die Tiere schon nach wenigen Hin- und Herflügen den mit Bananen versehenen Futterplatz auffanden, dort landeten und versuchten, an die Früchte heranzugelangen. Da Ortsdressur durch regellosen Wechsel des Futterplatzes vermieden war, da auch eine optische oder akustische Unterscheidung zwischen leeren und mit Futter versehenen Plätzen unmöglich war, stand mit dem Ausgang dieser Versuche fest, daß der Geruchssinn allein für die Futtersuche ausreicht.

b) *Die Mitwirkung des Gesichtssinnes bei der Futtersuche.* Eine weitere Versuchsserie diente zur Beantwortung der Frage, wieweit mit der

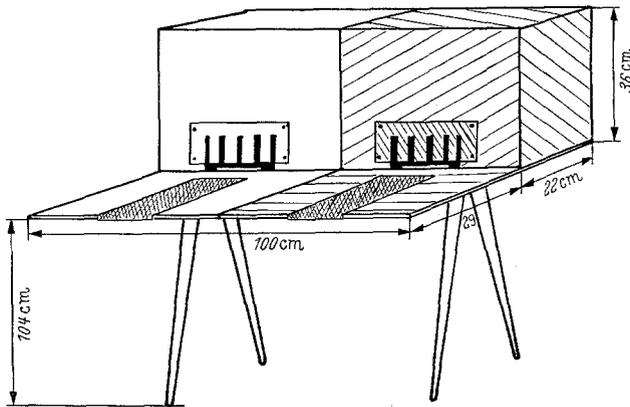


Abb. 6. Versuchsanordnung zur Dressur auf Schwarz und Weiß. Erklärung im Text

Mitwirkung anderer Sinne bei der Futtersuche zu rechnen ist. Wir versuchten hierbei, die *Rousettus* auf eine Unterscheidung eines Helligkeitsmerkmals, nämlich auf die Unterscheidung von schwarz und weiß, zu dressieren, ähnlich wie dies EISENTRAUT (1950) bei Fledermäusen unternommen hat. Unsere Versuchsanordnung ist in Abb. 6 dargestellt.

Das Futter wurde in paarweise aufgestellten Futterkästen untergebracht, die mit einem Anflugbrett versehen und ganz mit schwarzem bzw. weißem Papier umkleidet waren. Auf dem Anflugbrett wurde zur Erleichterung des Landens ein Streifen Drahtgeflecht befestigt, um den Tieren einen besseren Halt zu geben. Das Futter, Bananenstückchen, befand sich in einer Nische des Kastens, die zum Anflugbrett hin mit einem Vorhang aus fransenartig eingeschnittenem Papier so abgeschlossen war, daß man nicht hineinsehen konnte. Wohl aber konnten die auf dem Anflugbrett landenden Tiere durch den Fransenvorhang in das Innere der Nische krabbeln und zum Futter gelangen. Für jeden Versuch wurden die Futterkästen vertauscht, mit frischem Papier überzogen und neue Drahtgitter auf der Landefläche angebracht. Flughunde haben einen starken Eigengeruch, dessen an der Versuchsanordnung haftende Spuren den Versuchsverlauf hätten beeinträchtigen können. Die

Versuche wurden sämtlich spät abends durchgeführt, wenn die Tiere in voller Aktivität waren. Um ihnen jede Scheu zu nehmen, wurde für möglichste Ruhe im Versuchsraum gesorgt und der Flugraum nur mit schwachem Dämmerlicht beleuchtet, das eben noch zur Beobachtung ausreichte. Beide Futterplätze, der schwarze und der weiße, waren mit der gleichen Menge Bananen versehen. Jedoch konnten die *Rousettus* nur, je nach Versuch *entweder* im schwarzen *oder* im weißen Kasten an die Früchte gelangen; im anderen Kasten war der Zugang zu den Bananen durch ein hinter dem Fransenvorhang gelegenes, von außen nicht erkennbares Gitter versperrt.

Nach 18 Versuchsnächten mit Dressur auf *Weiß* interessierten sich die *Rousettus* fast nur noch für den weißen Futterplatz, die Anflüge auf schwarz wurden immer seltener. Ein überraschendes Ergebnis brachte der Kontrollversuch, bei dem beide Futterkästen unbekütert blieben. Nun standen also die Flughunde vor der Aufgabe, die adressierte Helligkeit aufzusuchen, ohne daß ein Duft sie lockte. Der bisher bevorzugte *weiße* Futterplatz interessierte sie aber nicht mehr; nach einigen Hin- und Herflügen stellten die Tiere die Futtersuche überhaupt ein. Der Versuch einer Dressur auf Schwarz endete mit demselben Ergebnis.

Wurden nach Dressur auf *Weiß* nur im *schwarzen* Kasten Bananen geboten, während der weiße Futterkasten leer blieb, so wendeten sich die Tiere unverzüglich dem schwarzen Kasten zu und suchten nur dort. In einem Versuch hatten die Tiere 25 Nächte hindurch nur in dem weißen Kasten Früchte holen können und sich ganz darauf eingestellt. Nun aber, wo dem gewohnten Kasten kein Bananenduft entströmte, kümmerten sie sich kaum mehr um ihn und ließen sich vom Duft zum schwarzen Kasten locken. Der Gegenversuch mit Dressur auf Schwarz verlief ganz entsprechend.

Diese Ergebnisse machen klar, daß optische Merkmale bei der Futtersuche mitverwertet werden, daß aber dem Geruchssinn die weitübertragende Rolle zukommt. Es muß noch betont werden, daß das Verhalten der Tiere klar erkennen läßt, daß sie sich zunächst unentschieden dem Versuchskastenpaar nähern und daß die Entscheidung, welchem der beiden Kästen sie sich zuwenden, fällt, während die Tiere im Rüttelflug vor der Versuchsanordnung schweben.

c) *Rieschschärfeuntersuchungen.* Die erstaunliche Sicherheit, welche die *Rousettus* beim Riechen ihrer Nahrung zeigten, veranlaßte uns, Versuche anzustellen, um zu ermitteln, wo die untere Grenze der Rieschschärfe dieser Tiere liegt. Es lag dabei nahe, vom *natürlichen Duft der Nahrung* auszugehen. Zwar ist dieser nach Stärke und Charakter von Sorte und Reifungsgrad der Bananen abhängig und daher nur unvollkommen quantitativ zu fassen; eine Schwierigkeit, die bei künstlichen

Duftstoffen weniger ins Gewicht fällt. Jedoch besitzt der natürliche Duftstoff der Nahrung für das Tier primär eine wesentlich stärkere Lockwirkung. Davon wird weiter unten noch die Rede sein.

Die zur Riechschärfebestimmung verwendete Versuchsanordnung ist in Abb. 7 dargestellt. In einem langen Gang wurden 4 Futterkästen der vorher beschriebenen Art in Abständen von 4 m längs der Flugbahn

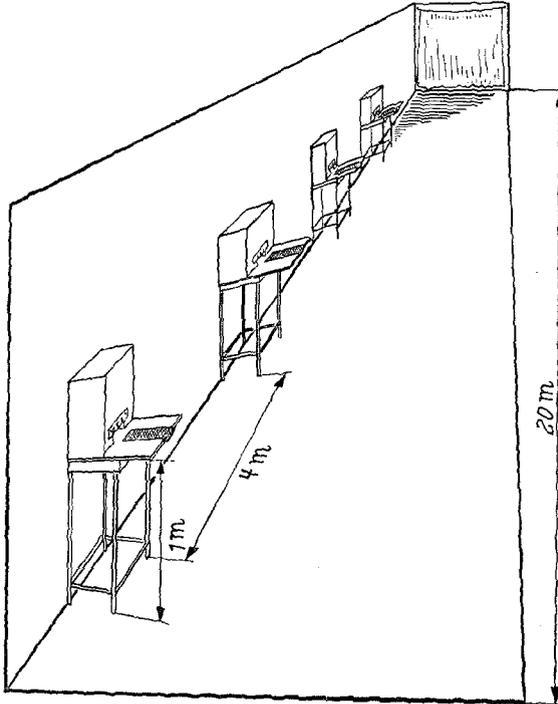


Abb. 7. Versuchsanordnung zu den Riechschärfe- und Geruchsunterscheidungsversuchen. Erläuterung im Text

aufgestellt. In diesem Versuch waren die Kästen alle mit weißem, nach jedem Versuch erneuerten Filterpapier umkleidet. Schwache Dämmerbeleuchtung ermöglichte die Beobachtung. Damit die Tiere nicht gestört wurden, saß der Beobachter in einer Kabine. Das Futter wurde jeweils nur in einem der Futterkästen, in regelloser Folge wechselnd, geboten. Die Bananen, möglichst von übereinstimmendem Reifezustand, wurden in feine Scheibchen geschnitten, zerstampft und in Uhrschälchen gewogen. Das alles geschah in einem Nebenraum. Alle verwendeten Glassachen wurden in Chromschwefelsäure gereinigt, anschließend mehrere Stunden unter fließendem Wasser gespült. Kontrollversuche ergaben, daß diese Reinigung ausreichend war. Das mit Futter beschickte Schälchen wurde sofort nach dem Auswiegen in den Futter-

kasten gebracht. In Versuchen, in denen 2 g oder weniger Bananensubstanz im Schälchen war, erhielten die Tiere sofort nach dem richtigen Auffinden des Schälchens am gleichen Futterplatz ein reichliches Bananenstück, um zu verhindern, daß der Sucheifer erlahmte.

Ein Protokollauszug und eine tabellarische Darstellung der Ergebnisse des Versuchs Nr. 12 der Versuchsreihe 8 mögen den Verlauf einer derartigen Riechschärfepfung veranschaulichen.

26. 7. 54: Uhrzeit 20²²—20⁴⁵, Raumtemperatur 16° C, Bananemenge 100 mg auf Futterplatz 2, 3 Versuchstiere. Zwei Minuten nach Versuchsbeginn setzt eine rege Flugsätigkeit ein. Ein Tier rüttelt nach 7 Flugschleifen vor Futterplatz 2; es landet sofort, kriecht in die Nische des Futterkastens, verbleibt dort wenige Sekunden und fliegt wieder ab. Weitere Anflüge und Landungen am selben Futterplatz erfolgen rasch hintereinander; die 3 anderen Futterplätze bleiben unberücksichtigt. Während

des Fliegens stoßen die Tiere oft den „Papageienschrei“ aus, am häufigsten, wenn sie — vom Duft angelockt — nur eine geringe Futtermenge vorfinden. Wiederholt kommt es zu heftigem Streit unter den Tieren, wenn zwei zugleich auf dem Anflugbrett landen und in die Nische des Futterkastens kriechen wollen.

Tabelle 2. Versuchstabelle

Zeit	Gesamtzahl der Flüge	Zahl der Anflüge auf die Futterplätze				Zahl der Landungen auf den Futterplätzen			
		1	2	3	4	1	2	3	4
20 ²² bis 20 ⁴⁵	73	0	7	0	0	0	3	0	0

Die Riechschärferversuche erbrachten folgendes Ergebnis: In 54 Versuchen mit Bananemengen zwischen 75 g und 20 mg zeigten die Tiere, daß sie, wenn das Futter nur wenige Minuten in den Schälchen stand, mit Sicherheit noch 100 mg Bananensubstanz auffinden konnten. Stand das Futter längere Zeit, so wurde — durch das Verfliegen des Duftes — die Leistung schlechter. In 5 Versuchen gelang es den Tieren sogar noch, 50 mg Bananensubstanz zu entdecken. Eine erstaunliche Leistung, wenn man sich vor Augen hält, daß die Wahrnehmung erfolgt, während die Tiere mit etwa 15 km Stundengeschwindigkeit vorüberfliegen!

Tabelle 3 gibt einen Überblick über das Ergebnis der Versuche, in denen die *Rousettus*-Flughunde Bananemengen von 500 mg und darunter fanden bzw. nicht mehr finden konnten. (Versuche sämtlich mit vor dem Versuchsbeginn unmittelbar frisch bereitetem Bananenbrei.)

Das Ergebnis wurde noch in einer anderen Weise überprüft: Am Boden des Flugraumes wurden in regelloser Anordnung 11 Glasschälchen aufgestellt. In eines davon wurden 100 mg Banane gefüllt. Die *Rousettus* umkreisten jedesmal das duftende Schälchen, wenn ihr Flug sie in die Nähe führte — gleichgültig an welcher Stelle es sich befand — und landeten sofort in nächster Nähe am Boden.

Um quantitativer arbeiten zu können als es aus den geschilderten Gründen unter Verwendung von Bananensubstanz möglich ist, ver-

suchten wir, die Riechschärfe-Experimente mit *synthetischem Bananenäther* durchzuführen. Wir verwendeten Bananenäther 1273 der Firma Dragoco, Holzminden. Zur Dosierung wurde der Äther mit einer Meßpipette auf Filterpapierscheiben aufgetropft, die vorher mit Paraffinöl getränkt wurden, um den Duft besser zu binden. Die im Versuch verwendeten Mengen des Bananenäthers lagen zwischen 0,1—0,003 cm³.

Die Ergebnisse dieser Versuche zeigen eine auffällige Schwankung. Wiederholt fanden die Tiere ohne Schwierigkeit eine Menge von 0,005 cm³, bei den darauffolgenden Versuchen wurden aber weit größere Mengen unbeachtet gelassen. Obwohl wir 57 Experimente durchführten, gelang es nicht, die Riechschärfe mit Bananenäther zu ermitteln. Der Grund dürfte darin zu suchen sein, daß der synthetische Bananenäther für die *Rousettus* wohl zunächst eine gewisse Ähnlichkeit mit dem natürlichen Duft ihrer Nahrung aufweist, daß er aber bei näherer Prüfung für die *Rousettus*-Nase zu wenig mit dem natürlichen Bananenduft übereinstimmt. Versuche, bei denen nach Bananenäther Bananensubstanz angeboten wurde, lassen keinen anderen Schluß zu.

Tabelle 3

Bananenmenge in mg	Zahl der positiven Versuche	Zahl der negativen Versuche
500	3	0
250	2	0
200	2	0
100	9	0
50	5	5
20	1	2
10	0	2

Das Protokoll eines solchen Versuchs sei im Auszug angeführt: Versuchsreihe 7. Versuch Nr. 13. Temperatur 16° C. 0,1 cm³ Bananenäther auf Futterplatz 2.

„ . . . um 20³⁵ Uhr läßt ein Tier erkennen, daß es den Duft des Bananenäthers bemerkt hat, es rüttelt im Flug, umkreist den Futterplatz, landet aber nicht. Um 20³⁹ Uhr wird der duftende Futterplatz erneut angefliegen, aber auch jetzt unterbleibt die Landung. Bis 20⁵⁸ wird der Duft-Futterplatz von dem hin und her fliegenden Tier überhaupt nicht mehr beachtet. 20⁵⁸ Uhr wird das Duftschälchen (der Duft ist noch wahrnehmbar!) gegen ein Schälchen mit 500 mg Bananensubstanz ausgetauscht. Beim nächsten Vorbeiflug rüttelt das Tier am Futterplatz. Kurz hintereinander erfolgen nun 9 Landungen und 6 Anflüge bis auf nächste Nähe!“

d) *Das geruchliche Unterscheidungsvermögen.* In weiteren Versuchen stellten wir den Flughunden synthetischen Bananenäther und natürlichen Bananenduft *nebeneinander* zur Wahl. Die Dosierung wurde so gewählt, daß der Duft der Bananenätherprobe für die menschliche Nase stärker wahrnehmbar war als der Duft der Bananensubstanz. Versuchspersonen, die wir an den Futterplätzen schnüffeln ließen, charakterisierten den mit Bananenäther versehenen Futterplatz als „deutlich nach Bananen duftend“, während sie am Futterplatz mit Bananensubstanz nichts wahrnehmen konnten. Zu unserer Überraschung ergaben aber die Versuche mit den *Rousettus*, daß die überwiegende Zahl der Anflüge und Landungen dem Futterplatz mit der Bananensubstanz galten.

Ein Ausschnitt aus den Versuchstabellen soll dieses Ergebnis veranschaulichen. (Tabelle 4).

Tabelle 4

Ver- such Nr.	Bananen- menge in g	Auf Futter- platz	Äther- menge in cm ³	Auf Futter- platz	Zahl der An- flüge bei Futterplatz				Zahl der Lan- dungen auf Futterplatz				
					1	2	3	4	1	2	3	4	
6	0,2	2	0,1	4	0	4	0	0	0	6	2	0	0
7	0,2	3	0,1	1	0	0	6	0	0	0	5	2	0
8	0,1	1	0,1	3	5	0	0	0	5	0	2	0	0
9	0,1	4	0,1	2	0	0	0	0	0	2	0	0	5

Schräge Ziffern: Anflüge bzw. Landungen beim Bananenäther.

Fette Ziffern: Anflüge bzw. Landungen bei Bananensubstanz.

Wir ließen in späteren Versuchen die *Rousettus* auch noch zwischen natürlichem Bananenduft und mehreren gleichzeitig dargebotenen Fruchtäthern wählen. Neben dem schon erwähnten Bananenäther 1273 wurde ein sog. Bananenkonzentrat (Dragoco V 605) und ein ähnlich duftender Birnenäther verwendet. Obwohl die Düfte für die menschliche Nase vor allem bei starker Verdünnung leicht zu verwechseln waren, fanden die Flughunde mit größter Sicherheit den Futterplatz mit der Bananensubstanz und landeten dort. Die Futterplätze mit den Fruchtäthern wurden zwar angefliegen, zur Landung kam es nie. Wurden anschließend die Duftproben so umgewechselt, daß ein Fruchtätherschälchen am bisherigen Bananensubstanzplatz stand, während das Substanzschälchen nun 8 m weiter in der Flugbahn lag, so dauerte es nur 1 min, bis die Tiere den Wechsel bemerkten und wiederum bei dem natürlichen Bananenduft landeten.

e) *Auffinden des Futterplatzes in völliger Dunkelheit.* In den bisherigen Versuchen war der Raum stets schwach beleuchtet. Während die Tiere sich von ihrem Geruchssinn leiten ließen, hatten sie gleichzeitig stets die Möglichkeit, sich optisch zu orientieren. In einer letzten Versuchsserie sollte geprüft werden, wie sich das Zusammenwirken von Geruchssinn und Ultraschallorientierung bei der Futtersuche gestaltet. Mit anderen Worten: ob die *Rousettus*-Flughunde imstande waren, duftendes Futter auch in völliger Finsternis zu finden. Die Beobachtungskabine war so angeordnet, daß man die Anflüge und Landungen an den 4 Futterplätzen mit dem Ohr gut unterscheiden konnte. Außerdem war jeweils bei dem mit Bananen versehenen Futterplatz ein Ultraschallmikrophon angebracht, das die Registrierung der intensiven Peillaute ermöglichte. Die Futterplätze befanden sich nicht wie bisher längs einer Wand in einer Reihe, sondern abwechselnd an den beiden Längswänden. Ihre Stellung wurde bei jedem der vier Versuche so

verändert, daß die Tiere sich jedesmal einer ganz anderen räumlichen Anordnung gegenüberfanden.

Die *Rousettus* fanden auch unter diesen Umständen das an wechselnden Plätzen gebotene Futter, landeten ohne Umstände und holten sich die Bananenstücke.

Fassen wir die Ergebnisse der Geruchsversuche zusammen, so dürfen wir feststellen: *Rousettus aegyptiacus* besitzt einen ausgezeichneten Geruchssinn, der den des Menschen an Schärfe und Unterscheidungsvermögen erheblich übertrifft. Bei der Futtersuche ist der Geruchssinn ohne Zweifel der führende Sinn, demgegenüber die anderen Sinne weit zurücktreten.

Es scheint, daß der Geruchssinn für *Rousettus* nicht nur bei der Futtersuche, sondern auch beim Wiederfinden der Schlafplätze und beim Finden der Artgenossen und Geschlechtspartner eine Rolle spielt. Unsere Untersuchungen zu diesen Punkten sind noch im Gang.

V. Allgemeine Bedeutung der zur Frage der Orientierung der Flughunde gewonnenen Erkenntnisse

Eine ganze Reihe sehr verschiedenartiger Fragenkreise ist durch den neu gewonnenen Einblick in das Orientierungsgefüge der Flughunde ins Licht gerückt worden. Ein größerer Teil von ihnen kann sinnvoll erst diskutiert werden, wenn das Bild durch Untersuchung weiterer Megachiropterengattungen mehr Vollständigkeit und innere Gliederung gewonnen hat. Das gilt insbesondere für die systematischen Konsequenzen, die sich aus dem Vorhandensein bzw. Fehlen eines so wichtigen, auch anatomisch sich dokumentierenden Funktionsgefüges wie der Ultraschallpeilung innerhalb der Familie der *Pteropodidae* ziemlich unausweichlich ergeben. Hat es doch nicht den Anschein, als ob der Besitz einer Ultraschallpeilung bei den Flughunden einfach mit dem Höhlenleben verknüpft wäre, also eine in erster Linie ökologisch zu deutende Anpassung darstellte.

Wenn auch Vertreter der nach den Berichten baumbewohnenden Gattung *Epomophorus* bisher noch nicht auf ihre Orientierung hin untersucht werden konnten, so legt doch die früher erwähnte Angabe BÖHMS über die „metallisch klingenden“ Laute einer *Epomophorus*art, die Vermutung sehr nahe, daß bei diesen baumlebenden Formen auch eine Ultraschallpeilung vorhanden ist wie bei *Rousettus*. Entsprechendes gilt, nach eigener Präparation der einschlägigen Strukturen, auch für einige andere Gattungen. Hier sollen weitere Untersuchungen ansetzen.

Ein Gedanke drängt sich einem bei der Übersicht über die gegenwärtig bekannten Tatsachen zur Orientierungsweise der *Chiroptera* unwiderstehlich auf: der Gedanke, daß das bei *Rousettus* vorliegende Orientierungsgefüge mit seinem wohlabgestimmten Nebeneinander und

Ineinander von optischer, Widerhall- und geruchlicher Orientierung einen verbindenden und vermittelnden Zustand repräsentiert gegenüber den beschränkteren Orientierungsmöglichkeiten, die wir bei den Großflughunden der Gattung *Pteropus* einerseits (nur optische und geruchliche Orientierung!) und den Mikrochiropteren andererseits (Vorherrschen der Ultraschallorientierung bei weitgehend rudimentärer optischer und geruchlicher Orientierung!) antreffen. Man kann eine solche Mittelstellung auch noch in anderen Punkten begründen. Das würde uns jedoch hier zu weit führen. — Es liegt nahe, den vermittelnden Zustand des Orientierungsgefüges bei *Rousettus* als ein Modell des phylogenetisch ursprünglichen Zustandes aufzufassen. Das würde allerdings der herkömmlichen Ableitung der *Chiroptera* von insectivorenartigen Vorformen, wie sie z. B. WEBER (1928) im Anschluß an WINGE entwickelt, manche Schwierigkeiten bereiten.

Aber nicht nur unter diesem phylogenetischen Gesichtspunkt kann *Rousettus* als Modellfall angesehen werden. Auch unter einem funktionsgenetischen Aspekt bietet sich *Rousettus* als Modell an.

Die bei *Rousettus* gegebene Stellvertretung optischer und akustischer Orientierung gibt uns eine Möglichkeit, uns eine Herausbildung der Widerhallpeilung aus den beiden Komponenten des Hörens und der Lauterzeugung unter optischer Kontrolle vorzustellen, eine funktionelle Entwicklung durch die erstmals fliegenden Tieren der Lebensbezirk der völligen Finsternis erschlossen wurde.

Solche Überlegungen brauchen nicht im Bereich reiner Gedanken zu bleiben. Eine Untersuchung der Jugendentwicklung des Orientierungsverhaltens von *Rousettus* (vgl. MÖHRES 1953c), insbesondere im Hinblick auf Zeitfolge und gegenseitige Abhängigkeit der Herausbildung der optischen bzw. Widerhallorientierung, sollte geeignet sein, solche Gedankengänge auf ein experimentelles Fundament zu stellen. Wir versuchen gegenwärtig, die Voraussetzungen für eine solche Untersuchung zu schaffen.

Zusammenfassung

1. Flughunde der Gattung *Pteropus* orientieren sich optisch. Dämmerungssehen ist bei ihnen gut entwickelt. Ultraschallpeilung oder eine andere Art der Widerhallpeilung fehlt ihnen gänzlich. Bei der Fütterung spielt der Geruchssinn eine wichtige Rolle.

2. Flughunde der Gattung *Rousettus* besitzen neben der optischen Orientierung eine wohlausgebildete Ultraschallpeilung. Optische und akustische Orientierung vertreten und ergänzen einander je nach den Umständen. Mit zunehmender Dunkelheit wird von optischer Orientierung auf Widerhallpeilung umgeschaltet.

3. *Rousettus* besitzt Orientierungslaute vom *Vespertilionidentypus*.

4. Durch besondere Gestaltung der Epiglottis ist eine ständige Verbindung von Kehlkopf und Nasenhöhle sichergestellt.

5. *Rousettus* besitzt ein ausgezeichnetes geruchliches Orientierungsvermögen. Dieses spielt bei der Futtersuche die Hauptrolle.

6. *Rousettus* zeigt gute Riechschärfe. Noch 100 mg Bananensubstanz können im Fluge durch den Geruch sicher wahrgenommen werden.

7. Auch das Unterscheidungsvermögen ist gut ausgeprägt: *Rousettus* vermag den natürlichen Bananenduft erstaunlich gut von für die menschliche Nase leicht zu verwechselnden künstlichen Duftstoffen zu unterscheiden.

8. Das bei *Rousettus* gegebene Orientierungsgefüge mit seinem Nebeneinander von Gesichtssinn, Geruchssinn und Ultraschallpeilung kann sowohl in phylogenetischer wie auch in funktionsgenetischer Hinsicht als Modell eines ursprünglichen Zustandes betrachtet werden.

Literatur

- ALLEN, I. A., H. LANG and I. P. CHAPIN: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **37**, 405 (1917). — ANDERSEN, KN.: Catalogue of the Chiroptera. Brit. Mus. I Megachiroptera. London 1912. — ANDERSEN, J., and W. E. DE WINTON: Zoology of Egypt, Mammalia. London 1902. — DIJKGRAAF, S.: Versl. Akad. Wetensch. Amsterdam, Afd. Naturk. **52**, 622 (1943). — Experientia (Basel) **2**, 1 (1946). — DOBSON, G. E.: Proc. Zool. Soc. Lond. **1881**, 685. — EISENTRAUT, M.: Jverslg Vaterl. Naturk. Württemberg, S. 34, 1950. — ELIAS, H.: Morph. Jb. **37**, 70 (1907). — FRISCH, K. v.: Vergleichende Physiologie des Geruch- und Geschmackssinnes. In Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 11, S. 203. 1926. — GERARD, P., et. A. ROCHON-DUVIGNEAUD: Archives de Biol. **40**, 151 (1930). — GRIFFIN, D. R.: J. of Exper. Zool. **123**, 435 (1953a). — Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **39**, 884 (1953b). — GRIFFIN, D. R., and R. GALAMBOS: J. of Exper. Zool. **86**, 481 (1941); **89**, 475 (1942). — JANSEN, H., u. M. EISENTRAUT: Biol. generalis (Wien) **18**, 327 (1944). — KOLMER, W.: Z. Anat. u. Entw.gesch. **73**, 645 (1924). — MATSCHIE, P.: Säugetiere Ostafrikas, S. 16. Berlin 1895. — MÖHRES, F. P.: Zool. Garten, N. F. **18**, 217 (1951). — Naturwiss. **39**, 273 (1952); **40**, 536 (1953b); **40**, 298 (1953c). — Z. vergl. Physiol. **34**, 547 (1953a); — MÖHRES, F. P., u. E. KULZER: Naturwiss. **42**, 131 (1955a). — Verh. dtsch. zool. Ges. **1955** b. — ROCHON-DUVIGNEAUD, A.: Les yeux et la vision des Vertébrés. Paris 1943. — SCHLEIDT, W. M.: Experientia (Basel) **4**, 145 (1948); **7**, 65 (1951). — SIEGEL, W. L.: Zool. Garten **24**, 183 (1883). — SIMPSON, G. C.: Amer. Bull. Nat. Hist. **85** (1945). — WEBER, M.: Die Säugetiere. Jena 1928.

Prof. Dr. F. P. MÖHRES, Dr. E. KULZER,
Tübingen, Zoophysiol. Institut der Universität