

Ortungsleistungen der Fledermaus *Rhinolophus ferrumequinum* bei ein- und beidseitiger Ohrverstopfung

Erwin Flieger und Hans-Ulrich Schnitzler

Arbeitsgruppe Elektrophysiologie*
Zoophysiolgisches Institut der Universität Tübingen

Eingegangen am 11. Oktober 1972

Obstacle Avoidance Ability of the Bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, with One or Both Ears Plugged

Summary. The obstacle avoidance ability of the Greater Horseshoe Bat, *Rhinolophus ferrumequinum* (RF), was measured as the percentage of free flights through an obstacle of vertical nylon strings with intervals of 15 cm and diameters of 0.25 mm. Bats with unplugged plastic tubes inserted into the external auditory meatus scored 83.2 % free flights. By slightly plugging the plastic tube in one ear (echo attenuation 15–25 db) the number of free flights diminished to 54.6% whereas by slightly plugging both ears the avoidance ability was not significantly different from that with unplugged ears and reached 76.6%. If one or both ears were tightly plugged (echo attenuation 55–60 db) the bats were reluctant to fly. When forced to fly, the score was within the chance average of 33–50%.

Zusammenfassung. Die Ortungsleistungen der Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) wurden als Prozentsatz freier Durchflüge durch ein Hindernis aus vertikal gespannten Nyldrähten von 0,25 mm Durchmesser und 15 cm Abstand bestimmt. Fledermäuse mit unverstopften, in den Gehörgang eingeklebten Plastikröhrchen erreichten 83,2% freie Durchflüge. Bei einseitiger schwach dämmender Verstopfung mit einer Abschwächung zwischen 15–25 db fiel die Ortungsleistung auf durchschnittlich 54,6%. Bei beidseitiger schwacher Verstopfung stieg die Ortungsleistung wieder auf durchschnittlich 76,6% an und unterscheidet sich damit nicht signifikant von der Ortungsleistung bei unverstopften Ohren. Bei ein- und beidseitiger stark dämmender Ohrverstopfung mit 55–60 db Abschwächung war die Flugbereitschaft der Fledermäuse stark herabgesetzt. Zum Flug gezwungen, waren sie nicht mehr in der Lage, das Hindernis gezielt zu vermeiden. Die Quote freier Durchflüge lag im Zufallsbereich zwischen 33–50%.

Einleitung

Hahn (1908), Griffin und Galambos (1941) und viele andere zeigten, daß echoortende Fledermäuse Drahthindernisse wahrnehmen, beim

* Die Untersuchungen wurden durch Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Schn 138/1) und der Stiftung Volkswagenwerk (Az.: 111858) ermöglicht.

Flug durch diese Hindernisse die einzelnen Drähte lokalisieren und diesen ausweichen können.

Die Ortungsleistung läßt sich bei Hindernisversuchen als Prozentsatz freier Durchflüge für verschiedene Hindernissituationen quantitativ erfassen. Dadurch kann nach Eingriffen am Tier die Veränderung der Ortungsleistung gemessen werden. Schon die frühen Untersuchungen von Spallanzani und Jurine gegen Ende des 18. Jahrhunderts (Galambos, 1942; Dijkgraaf, 1949, 1960) hatten gezeigt, daß Fledermäuse gegen Hindernisse stoßen, wenn beide Ohren verstopft werden. Dies wurde später von Hahn (1908), Griffin und Galambos (1941) und Dijkgraaf (1943) bestätigt.

Griffin und Galambos (1941) und Dijkgraaf (1946) fanden weiter, daß bei Vespertilioniden ein einseitiger Ohrverschluß die Ortungsleistung herabsetzt. Möhres (1953) gibt im Unterschied dazu für *Rhinolophus ferrumequinum* an, daß eine einseitige Ohrverstopfung die Wahrnehmung von Hindernissen nicht beeinträchtigt und erst eine beidseitige Verstopfung zu einer Verschlechterung der Ortungsleistung führt. Konstantinov, Sokolov und Stosman (1967) erzielten dagegen bei *Rhinolophus mehelyi* nach einseitiger Trommelfellzerstörung herabgesetzte Ortungsleistungen sowohl bei Flügen durch Drahthindernisse als auch beim Insektenfang.

Da die bei den Rhinolophiden erhaltenen Ergebnisse nicht übereinstimmen und die angewandten Methoden zur Abschwächung der Empfangsbedingungen des einen Ohres sehr unterschiedlich waren, wurde in dieser Arbeit die Frage nach der Wirkung der einseitigen Ohrverstopfung mit einer standardisierten Versuchsanordnung ähnlich der von Hahn (1908) und Griffin und Galambos (1941) noch einmal untersucht. Eine Klärung dieses Problems ist wichtig, da die Ergebnisse von Möhres (1953) zu weitreichenden Schlüssen über das Echoortungssystem der Rhinolophiden geführt hatten.

Methodik

Dressur und Hindernis. Die Versuche wurden mit 8 Großen Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774) durchgeführt. Versuchsraum, Dressur und Tierhaltung sind ähnlich wie bei den Hindernisversuchen von Schnitzler (1967, 1968). Jede dressierte Fledermaus erreichte pro Versuchstag 30—50 Flüge vom Startplatz durch das Hindernis zur Futterstange (Hinflüge) und wieder zurück (Rückflüge). Das Hindernis bestand aus vertikal gespannten Nylondrähten mit einem Durchmesser von 0,25 mm und einem Abstand von 15 cm. Dieses Hindernis erlaubte unter Normalbedingungen eine weit über der Zufallsgrenze liegende Zahl freier Durchflüge. Der geringe horizontale Drahtabstand stellte jedoch genügend hohe Anforderungen an die Ortungsleistung der Fledermäuse, so daß auch eine geringe Beeinträchtigung der Ortungsfähigkeit eine signifikante Senkung der fehlerfreien Flüge zur Folge hatte. Um Ortsdressuren zu vermeiden, wurde nahezu nach jedem Durchflug die Position des Hindernisses zufallsgemäß in der Horizontalen variiert.

Verstopfen der Ohren. Um auszuschließen, daß der Wechsel von unverstopften zu verstopften Ohren durch mechanische Reizung des Gehörgangs zu einer Beeinträchtigung des Ortungsverhaltens führt, wurden den Fledermäusen Plastikröhrchen mit einem Durchmesser von 2 mm und einer Länge von 2,5 mm in den äußeren Gehörgang eingeführt. Da dieser Eingriff keine signifikanten Unterschiede zur Ortungsleistung von normalen Tieren hervorrief, mußte eine absinkende Ortungsleistung beim Verstopfen der Röhrchen ausschließlich auf die dadurch hervorgerufene Abschwächung der Echos zurückgeführt werden.

Zunächst wurde versucht, die Röhrchen ohne Fixierung in den äußeren Gehörgang einzusetzen. Obwohl der Durchmesser der Röhrchen etwas größer war als der Durchmesser des Gehörgangs und die Röhrchen deshalb recht fest saßen, wurden diese von den Fledermäusen sehr schnell herausgekratzt. Aber auch nach dem Einkleben der Röhrchen in den Gehörgang mit dem Gewebekleber Hystacryl kratzten die Tiere die Röhrchen innerhalb von 2—3 Tagen heraus. Um einen genügend großen Zeitraum für die Durchführung von Serienversuchen zu erhalten, wurden den Fledermäusen zusätzlich leichte Fußfesseln aus Hansaplast angelegt, so daß sie mit den Fußkrallen die Ohren nicht mehr erreichen konnten.

Bei den Hindernisversuchen wurde eine ein- und beidseitig schwach dämmende und eine ein- und beidseitig stark dämmende Verstopfungsart gewählt. Bei der schwachen Verstopfung wurden die Röhrchen mit feinporigem Schaumgummi ausgefüllt, bei der starken Verstopfung wurde die Schaumgummifüllung noch zusätzlich mit einer Schicht Hystacryl bedeckt.

Messen der Abschwächung. Um die durch das Verstopfen bewirkte Abschwächung zu messen, wurde die jeweilige Schwelle für die On-Antwort der im Colliculus inferior abgeleiteten evoked potentials bei beidseitiger Verstopfung mit der Schwelle bei unverstopften Ohren verglichen. Es wurde an insgesamt 6 Tieren abgeleitet. Da bei den ersten drei Versuchstieren die in Nembutalnarkose gemessenen Schwellenwerte stark schwankten, wurde bei den restlichen Tieren mit chronisch implantierten Silberelektroden am wachen Tier abgeleitet. Diese Tiere waren während der Ableitungen mit einem am Tag vorher am Schädel befestigten Kopfhalter fixiert.

Gereizt wurde mit Reizen konstanter Frequenz von 50 msec Dauer und 0,5 msec An- bzw. Abstiegszeit. Die von den Ultraschallreizen ausgelösten evoked potentials wurden zur Verbesserung des Signal-Rauschverhältnisses nach der Verstärkung on-line mit einem PDP-12 Laborcomputer aufaddiert (Signal averaging program SIGAVG 1). Als Schwelle wurde der Schalldruck genommen, der eben noch eine erkennbare N_4 -Welle auslöste. Die Schwelle wurde in 1 db-Schritten bestimmt.

Statistik. In den Hindernisversuchen wurden die Fledermäuse einzeln getestet. Als Kriterium für die Ortungsleistung der Fledermäuse galt der Prozentsatz fehlerfreier Flüge durch das Hindernis, bezogen auf die Gesamtzahl der bei einer Versuchssituation absolvierten Flüge. Die Entscheidung, ob eine Fledermaus fehlerfrei das Hindernis durchflog bzw. die Drähte berührte, konnte leicht getroffen werden, da auch ein geringfügiges Streifen der straffgespannten Nylondrähte genügte, um ein deutlich hörbares Vibrieren hervorzurufen. Eine Differenzierung in Fehlerkategorien, je nach Stärke des Anpralls, wurde nicht versucht.

Um festzustellen, ob sich die in verschiedenen Versuchssituationen erzielten Ortungsleistungen signifikant unterschieden oder nicht, wurden die entsprechenden Daten mit dem χ^2 -Test (Fisher 1932) verglichen. Als Kriterium für einen signifikanten Unterschied wurde der gebräuchliche Standardwert $W \geq 99\%$ benützt, der beim Freiheitsgrad $n=1$ (nur Alternative zwischen freien Durchflügen und Fehlern) bei $\chi^2 \geq 6,6$ erreicht wird.

Um in Grenzsituationen feststellen zu können, ob die Fledermäuse das Hindernis noch orten oder es ohne Ortung nur noch zufallsgemäß passieren, wurde die Wahr-

scheinlichkeit der zu erwartenden fehlerhaften Durchflüge unter folgenden Annahmen berechnet. Die Fledermäuse haben sich während der Dressurzeit den Abstand zwischen Abflugort und Hindernis eingeprägt, versuchen beim Passieren durch Anlegen der Flügel einen möglichst geringen Durchmesser zu erreichen und fliegen senkrecht auf das Hindernis zu. Neuweiler und Möhres (1967) konnten für *Megaderma lyra* nachweisen, daß dies der Fall ist. Die Versuche von Schnitzler (1968) zeigten, daß *Rhinolophus* bei Hindernisversuchen einen Minimaldurchmesser von 10—7,5 cm einnehmen kann. Mit diesen Durchmessern (D) erhält man bei einem Drahtabstand (A) von 15 cm eine Fehlerwahrscheinlichkeit $W=D/A=0,67-0,50$. D. h. daß die Fledermäuse beim Passieren des Hindernisses ohne Ortung, aber unter den oben gemachten Annahmen in 50—67% aller Flüge mit dem Drahtgitter kollidieren würden und damit nur einen Prozentsatz von 50—33% freier Durchflüge erreichen würden.

Ergebnisse

Schwellenänderung durch Ohrverstopfung

Rhinolophus ferrumequinum erzeugt Ortungslaute mit einem langen konstantfrequenten Lautteil (cf-Teil), gefolgt von einem kurzen frequenzmodulierten Endteil (fm-Teil). Die mittlere Frequenz der cf-Teile hängender Tiere ist individuell etwas verschieden und liegt zwischen 81—84,2 KHz. Im fm-Teil fällt die Frequenz um etwa 12—16 KHz ab. Für die Bestimmung der Abschwächungswirkung der verschiedenen Arten der Ohrverstopfung wurden deshalb die Schwellen der On-Antworten der im Colliculus inferior abgeleiteten evoked potentials für den Frequenzbereich der Ortungslaute, nämlich von 70—90 KHz, bestimmt.

Bei den mit Nembutal anästhetisierten Tieren änderten sich die Schwellen in Abhängigkeit von der Narkosetiefe sehr stark, wie dies schon von Neuweiler (1970) beschrieben wurde. Da bei Ableitung an wachen Tieren die Schwellen über mehrere Stunden nur um wenige db schwankten, wurden diese Messungen für die Bestimmung der Abschwächung herangezogen.

Bei unverstopften Ohren entsprach die On-Schwellenkurve dem von Neuweiler (1970), Neuweiler, Schuller und Schnitzler (1971) und Schnitzler, Schuller und Neuweiler (1971) für anästhetisierte und von Schnitzler (1972) für wache Rhinolophiden angegebenen Schwellenverlauf. Sie zeigte ein enges Minimum, das bei den einzelnen Tieren bei unterschiedlichen Frequenzen lag. Bei den sechs Versuchstieren lag die tiefste Minimumsfrequenz bei 81 KHz, die höchste bei 83,5 KHz. Vom Minimum stieg die Schwellenkurve in Richtung auf höhere Frequenzen steil an. Zu tieferen Frequenzen hin ergab sich ebenfalls ein Anstieg bis zu einem 1—2 KHz tiefer und etwa 20—30 db höher liegenden Maximum. Von dort fiel die Schwelle wieder ab und erreichte bei 75 KHz etwa die gleiche Höhe wie beim Minimum.

Das Einkleben der Plastikröhrchen bewirkte eine geringfügige Anhebung der Schwellen im ganzen Frequenzbereich um nie mehr als 5 db.

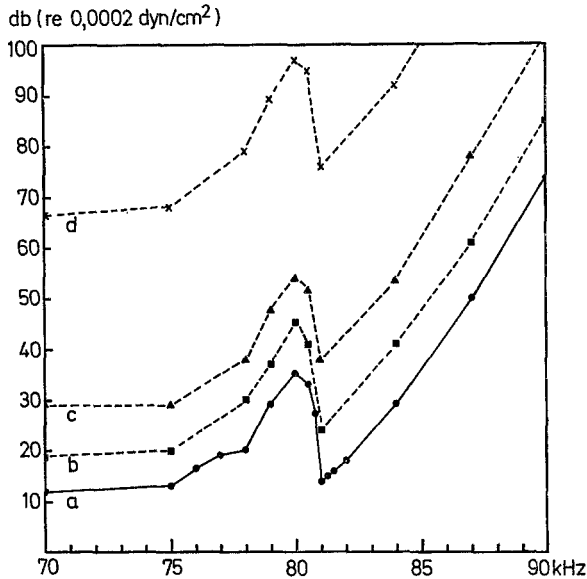


Abb. 1. Schwellenkurven der On-Antworten der im Colliculus inferior abgeleiteten evoked potentials bei (a) eingeklebten, aber offenen Röhrrchen, (b) bei geringfügiger Verstopfung, (c) bei schwach dämmender Verstopfung und (d) bei stark dämmender Verstopfung

Die Kurve *a* in Abb. 1 zeigt den Schwellenverlauf von *Rhinolophus* bei eingeklebten offenen Röhrrchen.

Wurde nur sehr wenig Schaumstoff locker in die Röhrrchen eingestopft, dann ergab sich eine über den ganzen Frequenzbereich gleichbleibende zusätzliche Schwellenerhöhung von 8—10 db (Abb. 1 b). Bei den Hindernisversuchen wurde diese Art der Verstopfung nicht benützt.

Bei etwa der Menge Schaumstoff, die auch bei den Hindernisversuchen mit schwach dämmender Ohrverstopfung genommen wurde, ergaben sich bei den mehrmaligen Versuchen, möglichst immer die gleiche Abschwächung einzustellen, Schwellenerhöhungen, die beim Minimum zwischen 15—25 db lagen. Die Schwellenerhöhungen waren jetzt nicht mehr ganz gleichmäßig im ausgemessenen Frequenzgebiet. Bei den Frequenzen unter 80 KHz waren sie meist einige db geringer als bei den darüberliegenden Frequenzen. Die Kurve *c* in Abb. 1 gibt die Schwellenkurve einer Hufeisennase bei beidseitig schwach dämmender Ohrverstopfung mit einer Abschwächung von 25 db beim Minimum wieder.

Bei einseitig schwach dämmender Ohrverstopfung mit der oben angegebenen Methode wurden die Echos demnach im entsprechenden Ohr um einen zwischen 15—25 db liegenden Wert abgeschwächt. Bei

beidseitiger schwacher Ohrverstopfung konnte sich deshalb im ungünstigsten Fall ein Unterschied von 10 db in der Abschwächung zwischen linkem und rechtem Ohr ergeben, wenn nämlich zufällig auf einer Seite nur um 15 db und auf der anderen Seite um 25 db abgeschwächt wurde.

Bei stark dämmender Verstopfung wurde die Schwelle um 55—60 db gegenüber der Schwelle bei unverstopften Röhrrchen angehoben (Abb. 1 d).

Ortungsleistungen bei unverstopften Ohren

Bei der Andressur flogen die Fledermäuse mit unverstopften Ohren und ohne Röhrrchen im Gehörgang. Innerhalb weniger Tage lernten alle Versuchstiere das Hindernis mit einer gleichbleibend guten Ortungsleistung zu durchfliegen.

Hin- und Rückflüge durch das Gitter wurden im Anfang getrennt registriert. Zuerst war der Prozentsatz freier Durchflüge bei den Rückflügen niedriger als bei den Hinflügen. Diese Diskrepanz wurde mit fortschreitender Versuchsdauer immer geringer. Dies dürfte daran liegen, daß die Tiere im Anfang von der Futterstelle weggejagt werden mußten. In dem Maße, in dem sie lernten, nach der Fütterung freiwillig wieder zurückzufliegen, wurden auch die Ortungsleistungen beim Rückflug durch das Gitter besser. Da sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Ortungsleistungen bei den Hin- und Rückflügen ergaben, wurden die dabei erreichten Ortungsleistungen zusammen ausgewertet.

Die Versuchstiere erreichten bei unverstopften Ohren und ohne eingeklebte Röhrrchen in 4160 ausgewerteten Flügen 84,6% freie Durchflüge. Bei eingeklebten, aber unverstopften Röhrrchen war die Ortungsleistung 87,9% bei 2606 Flügen. Wurden zusätzlich Fußfesseln angelegt, um die Fledermäuse am Herauskratzen der Röhrrchen zu hindern, dann lag die Quote freier Durchflüge in 1704 Flügen bei 83,8%. Die Unterschiede der Ortungsleistungen sind nicht signifikant. Deshalb konnten die Ergebnisse von Fledermäusen mit unverstopften Röhrrchen und angelegten Fußfesseln als Kontrollwerte für die Versuche mit Ohrverstopfungen herangezogen werden.

Bei der Kontrolle vor den Verstopfungsversuchen erreichten die Hufeisennasen in 416 Flügen 83,2% freie Durchflüge (Abb. 2, Spalte a). Nach den Versuchen war der Kontrollwert mit 83,8% bei 370 Flügen sogar noch geringfügig höher (Abb. 2, Spalte f). Damit war gesichert, daß sich die Flug- und Ortungsfähigkeit der 5 Versuchstiere während der Verstopfungsversuche nicht veränderte.

Ortungsleistungen bei verstopften Ohren

Ein- und beidseitige schwach dämmende Verstopfung. Bei einseitiger Ohrverstopfung mit einer zwischen 15—25 db liegenden Abschwächung

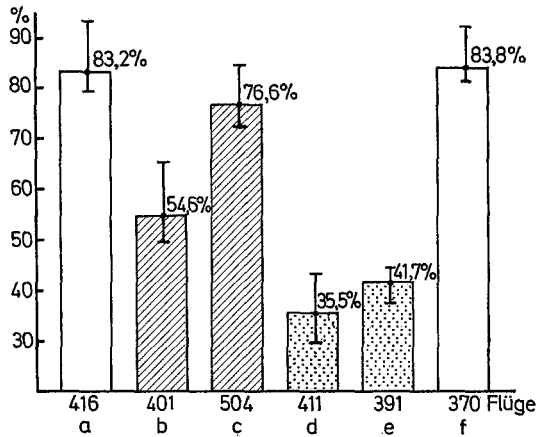


Abb. 2a—f. Vergleich der gemittelten Ortungsleistungen von 5 *Rhinolophus ferrumequinum* bei ein- (b) und beidseitiger (c) schwach dämmender und bei ein- (d) und beidseitiger (e) stark dämmender Ohrverstopfung und der Kontrollen mit unverstopften Ohren vor (a) und nach (f) der Versuchsserie. Die senkrechten Balken geben den Bereich an, in dem die Ortungsleistungen der 5 Versuchstiere lagen

der Echos lag bei den Fledermäusen mit angelegten Fußfesseln die Zahl freier Durchflüge mit 54,6% bei 401 Flügen (Abb. 2, Spalte b) signifikant tiefer als die in den Kontrollversuchen erreichten Ortungsleistungen von 83,2 bzw. 83,8%. Die Ortungsleistung liegt damit nur knapp über der Zufallsgrenze von 33—50%.

Die Flugbereitschaft der Tiere wurde durch die einseitige schwache Verstopfung nicht wesentlich gemindert. Dijkstra (1946) beschrieb, daß Vespertilioniden bei einseitigem Ohrverschluß Kreise nach der Seite des unverstopften Ohres flogen. In diesen Versuchen konnte kein Abweichen von der üblichen geradlinigen Hin- und Rückflugbahn beobachtet werden. Bei einem Tier wurde die Ohrverstopfung bis zu 4 Tagen beibehalten. Während dieser Zeit konnte keine Besserung der Ortungsleistung registriert werden.

Bei beidseitiger schwach dämmender Ohrverstopfung lag die Ortungsleistung von 76,6% bei 504 Flügen (Abb. 2, Spalte c) signifikant höher als die Ortungsleistung von 54,6% bei einseitiger Verstopfung. Sie unterschied sich nicht signifikant von der Ortungsleistung im Kontrollversuch mit unverstopften Ohren, die bei 83,2% lag.

Ein- und beidseitige stark dämmende Ohrverstopfung. Sowohl auf ein- wie auch auf beidseitige Ohrverstopfung mit einer Echoabschwächung von 55—60db reagierten die Fledermäuse mit starker Flugunlust. Sie mußten deshalb oft zum Flug gezwungen werden.

Bei einseitig starker Verstopfung ergab sich ein Prozentsatz von 35,5% freier Durchflüge in 411 Flügen (Abb. 2, Spalte d). Die Ortungsleistung fällt damit in den Zufallsbereich von 33—50%.

Bei beidseitig starker Ohrverstopfung ist die Ortungsleistung mit 41,7% bei 391 Flügen (Abb. 2, Spalte e) nur geringfügig höher und unterscheidet sich nicht signifikant von der Ortungsleistung bei einseitig starker Verstopfung.

Die Ortungsfähigkeit der Fledermäuse war bei ein- und beidseitiger stark dämmender Ohrverstopfung schwer gestört. Häufig waren sie nicht mehr in der Lage präzise zu landen. Sie mußten wiederholt anfliegen, bis ihnen das Aufhängen an der etwa 0,5 cm starken Landestange gelang. Oft flogen die Fledermäuse die Landestange zu hoch an und landeten an der dahinterliegenden Wand. In einigen Fällen setzten die Tiere auch zu früh zur Landung an.

Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen die Angaben von Konstantinov, Sokolov und Stosman (1967), daß die monaurale Abschwächung der Empfangsbedingungen bei *Rhinolophus* die Ortungsleistungen absinken läßt.

Möhres (1953) hatte festgestellt, daß Hufeisennasen mit einseitigem Ohrverschluß Stabgitter und Glasplatten, die an wechselnden Stellen im Versuchsraum aufgestellt wurden, genauso gut wahrnehmen konnten wie Tiere mit unverstopften Ohren. Er schloß daraus, daß bei den Rhinolophiden eine Gegenstandswahrnehmung mit nur einem Ohr möglich ist. Seine Methode, die Ortungsleistungen der Tiere zu bestimmen, war wohl zu grob, um die von uns mit Drahthindernissen nachgewiesene Verschlechterung der Ortungsleistung bei einseitigem Ohrverschluß zu finden. Durch diese neuen Ergebnisse entfällt eine der Grundlagen, auf die Möhres seine Hypothese aufbaute, daß die Rhinolophiden Entfernungen durch Triangulation messen können. Weitere Gründe, die gegen diese Hypothese sprechen, wurden von Schnitzler (1972) zusammengefaßt.

Bei beidseitiger schwach dämmender Ohrverstopfung ist die Ortungsleistung bedeutend besser als bei einseitiger schwacher Verstopfung und erreicht nahezu wieder die Ortungsleistung von Fledermäusen mit unverstopften Ohren. Durch die beidseitige Abschwächung veränderte sich zwar die Intensität der Echos um etwa 15—25 db, aber nicht die Intensitätsdifferenz zwischen beiden Ohren. Die unvermindert gute Ortungsleistung bei beidseitig schwacher Verstopfung kann nur damit erklärt werden, daß *Rhinolophus* bei der für die Lokalisation der Drähte notwendigen Richtungsbestimmung auf die Intensitätsdifferenz zwischen den mit beiden Ohren gehörten Echos angewiesen ist. Durch eine gleichmäßige Abschwächung in beiden Ohren wird diese Intensitätsdifferenz

nicht verändert, solange die Abschwächung nicht so groß ist, daß die Tiere überhaupt nichts mehr hören. Die gegenüber unverstopften Ohren doch etwas geringere Ortungsleistung bei beidseitig schwacher Verstopfung könnte darin begründet sein, daß durch die Ungenauigkeit, mit der bei diesen Versuchen die Abschwächung eingestellt werden konnte (zwischen 15—25db), sich manchmal geringe Abschwächungsunterschiede zwischen beiden Ohren ergaben, die bei einer Richtungsbestimmung durch Intensitätsdifferenzmessung stören mußten.

Bei der stark dämmenden beidseitigen Verstopfung mit einer Echoabschwächung um 55—60db lag die Ortungsleistung im Zufallsbereich, obwohl theoretisch eine binaurale Intensitätsdifferenzmessung noch möglich wäre. Dies dürfte darin begründet sein, daß die Intensität der von den Drähten zurückkehrenden Echos so gering war, daß die Fledermäuse die Echos nach der Abschwächung nicht mehr hören konnten.

Die ebenso schlechte Ortungsleistung bei einseitig starker Verstopfung kann darauf zurückgeführt werden, daß sich durch die einseitige Abschwächung eine so starke Verschiebung der Intensitätsdifferenz zwischen beiden Ohren ergab, daß eine Richtungsbestimmung nicht mehr möglich war.

Literatur

- Dijkgraaf, S.: Over een merkwaardige functie van den gehoorzin bij vleermuizen. Ned. Akad. Wetensch. **52**, 622—627 (1943).
- Dijkgraaf, S.: Die Sinneswelt der Fledermäuse. *Experientia* (Basel) **2**, 438—448 (1946).
- Dijkgraaf, S.: Spallanzani und die Fledermäuse. *Experientia* (Basel) **5**, 90—92 (1949).
- Dijkgraaf, S.: Spallanzani's unpublished experiments on the sensory basis of object perception in bats. *Isis* **51**, 9—20 (1960).
- Fisher, R. A.: *Statistical methods for research workers*. Edinburgh: Oliver & Boyd 1932.
- Galambos, R.: The avoidance of obstacles by flying bats: Spallanzani's later ideas (1794), and later theories. *Isis* **34**, 132—140 (1942).
- Griffin, D. R.: *Listening in the dark*. New Haven: Yale University Press 1958.
- Griffin, D. R., Galambos, R.: The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats. *J. exp. Zool* **86**, 481—506 (1941).
- Griffin, D. R., Novick, A.: Acoustic orientation of neotropical bats. *J. exp. Zool.* **130**, 251—300 (1955).
- Grinnell, A. D., Griffin, D. R.: The sensitivity of echolocation in bats. *Biol. Bull.* **114**, 10—22 (1958).
- Grummon, R. A., Novick, A.: Obstacle avoidance in the bat, *Macrotus mexicanus*. *Physiol Zool.* (Chicago) **36**, 361—369 (1963).
- Hahn, W. H.: Some habits and sensory adaptations of cave-inhabiting bats. *Biol. Bull.* **15**, 135—193 (1908).
- Konstantinov, A. I., Sokolov, B. V., Stosman, J. M. A.: Comparative study of sensitivity of bat's echolocation. *Dokl. Acad. Nauk. SSSR* **175**, 1418—1421 (1967).
- Möhres, F. P.: Über die Ultraschall-Orientierung der Hufeisennasen (Chiroptera-Rhinolophinae). *Z. vergl. Physiol.* **34**, 547—588 (1953).

- Neuweiler, G.: Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der Großen Hufeisennase *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber 1774. Z. vergl. Physiol. **67**, 273—306 (1970).
- Neuweiler, G., Möhres, F. P.: Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblatt-Fledermaus *Megaderma lyra*. Z. vergl. Physiol. **57**, 147—171 (1967).
- Schnitzler, H.-U.: Discrimination of thin wires by flying horseshoe bats (Rhinolophidae). In: Animal sonar systems, vol. I, ed. by R. G. Busnel, p. 69—87. Jouy-en-Josas: Laboratoire de Physiologie acoustique 1967.
- Schnitzler, H.-U.: Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (Chiroptera-Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. Z. vergl. Physiol. **57**, 376—408 (1968).
- Schnitzler, H.-U.: Die Echoortung der Fledermäuse und ihre hörphysiologischen Grundlagen. Fortschr. Zool. Im Druck (1972).

Erwin Flieger
Dr. Hans-Ulrich Schnitzler
Arbeitsgruppe Elektrophysiologie
Zoophysiolgisches Institut
D-7400 Tübingen, Köllestr. 23
Bundesrepublik Deutschland