

a circular cross section which are almost incompressible, and the oxygen must diffuse along relatively considerable distances from the ventilation tracheæ to the organs. A size limit is therefore present even for insects having mechanical ventilation, and there is reason to believe that the 30 cm *Meganeura* of the Carbon period reached this limit.

The tracheal respiration would appear to be very closely tied up with life on land and in the air, but nevertheless many insect larvæ and some imagines live in fresh waters and show the most diverse adaptations, which may even make them completely independent of the surface.

Disregarding a number of small forms, which have given up tracheal respiration altogether (*Chironomus* and *Corethra* larvæ), the simplest cases (e. g. *Culex*) are those in which the larvæ spend most of their time hanging at the surface from which O₂ diffuses through the whole length of the body.

The larvæ of the big water beetles (*Dytiscus*) must come to the surface at intervals to fill by means of a few deep respirations their ventilation tracheæ, which stretch along the whole length of the body and act as air reservoirs during the dive.

A number of forms (*Notonecta* etc.) carry air stores held by hydrophobe hairs on the integument, and these act as a kind of gills, oxygen diffusing in from the water and CO₂ diffusing out.

A few larvæ from different orders of insects have "discovered" the air in the submersed tissues of plants and introduced their thornshaped spiracles into this air from which they are supplied by diffusion.

A number of forms have evolved "tracheal gills" making them completely independent of the surface. The most perfect are those of the dragon fly larvæ,

carefully studied by H. KOCH¹. These gills are made up of a system of thin leaves in the rectum, in which the water is renewed by pumping movements. In each leaf there is a richly branched network of tracheæ, exchanging gases with the water by diffusion. The oxygen must diffuse from these gills through very wide tracheal tubes, running the whole length of the body. The larger forms of dragon fly larvæ (*Aeschna* and *Libellula*, about 5 cm long) can only live in well aerated water and come very close to the size limit for this type of respiration apparatus.

Zusammenfassung

Es wird in diesem Artikel versucht, die Evolution der Atemmechanismen in verschiedenen Entwicklungsrichtungen darzustellen und die Korrelation, welche zwischen Tiergröße und Leistung besteht, aufzuweisen.

Die einfachsten Atemeinrichtungen lassen nur geringe Körpergröße und niedrigen Stoffwechsel zu.

Kiemen, wie sie bei Wasserorganismen ausgebildet sind, können eine hohe Wirksamkeit entwickeln und erlauben eine gesteigerte Körpergröße.

Der Übergang zum Luftleben, wie er in der Geschichte der Vertebraten wirklich vor sich gegangen ist, brachte eine ganz erhebliche Herabsetzung der respiratorischen Wirksamkeit des Kreislaufs mit sich, die erst bei den warmblütigen Säugetieren und Vögeln vollständig überwunden werden konnte.

Die Vogellungen, die einen Luftstrom vor- und rückwärts durch die Luftkapillaren treiben, sind sogar wirksamer als diejenigen der Säugetiere.

Die Atempigmente im Blute vieler Tierformen zeigen interessante Anpassungen an den Sauerstoff- und Kohlendäuredruck, dem die Tiere ausgesetzt sind.

Tracheenatmung, die hauptsächlich durch Diffusion von Sauerstoff durch ein System starrer Röhren hervorgebracht wird, setzt der möglichen Größe der Tracheaten eine feste Grenze, aber sie läßt innerhalb dieser Grenze eine große Mannigfaltigkeit zu.

¹ H. Koch, Mem. Acad. roy. Belg. Cl. Sci. 16, 1 (1936).

Die Sinneswelt der Fledermäuse

Von SVEN DIJKGRAAF, Groningen¹

Unter den nächtlich lebenden Tieren zeichnen sich die Fledermäuse durch ihre Eigenart aus und bieten dem Zoologen eine Fülle interessanter Probleme. Eine Reihe von Forschern hat sich mit ihnen beschäftigt; die Ergebnisse sind mehrfach zusammengefaßt worden^{2,3,4}. Aus diesen Darstellungen ergibt sich, daß über die Sinnesfähigkeiten der Fledermäuse im Gegensatz zu anderen Fragen verhältnismäßig wenig bekannt ist. In den letzten Jahren ist nun auf diesem Gebiet

ein wichtiger Fortschritt erzielt worden, indem ein altes Problem aus dem nächtlichen Leben der Fledermäuse seiner Lösung zugeführt werden konnte. Wir wollen uns im folgenden zunächst mit dieser Frage und ihren älteren und neueren Lösungsversuchen beschäftigen. Im Anschluß daran soll die Bedeutung der einzelnen Sinne im Leben der Fledermäuse kurz erörtert werden.

Das Spallanzanische Fledermausproblem

Die Sicherheit, mit der Fledermäuse im Dunkeln umherzufliegen wissen, ohne irgendwo anzustoßen, hat schon früh die Aufmerksamkeit erregt. Durch die

¹ Zoologisches Institut der Universität Groningen.

² C. KOCH, Jb. Ver. Naturk. Nassau 17/18, 261-593 (1862/63).

³ M. EISENTRAU, Die deutschen Fledermäuse. Leipzig 1937.

⁴ G. M. ALLEN, Bats. Cambridge 1939.

Kleinheit ihrer Augen unterscheiden sie sich in auffällender Weise von anderen nächtlich lebenden Tieren, wie Katzen, Eulen usw., welche bekanntlich besonders große Augen haben. Darüber hinaus machte LAZZARO SPALLANZANI¹ (1729–1799) im Jahre 1793 die schöne Entdeckung, daß Entfernung der Augen die Sicherheit der Tiere bei ihren Flugbewegungen nicht im geringsten beeinträchtigt. Bekannt ist der Versuch, bei dem er senkrechte Fäden durch den Flugraum spannte und nun sah, wie die Fledermäuse vor ihnen auswichen, die blinden nicht weniger gut als die sehenden. Das veranlaßte ihn, bei einer Anzahl Fledermäusen die übrigen bekannten Sinne: Tastsinn, Gehör, Geruch und Geschmack der Reihe nach auszuschalten. In keinem Falle jedoch führten diese Eingriffe zu einem Verlust der Flugsicherheit bei den Versuchstieren. So brachte SPALLANZANI¹ in seiner 1794 erschienenen Abhandlung den Gedanken zum Ausdruck, es möge vielleicht bei den Fledermäusen ein besonderer, dem Menschen fremder Sinn entwickelt sein, mit dessen Hilfe die Tiere ihre Leistungen vollbringen.

SPALLANZANIS Befunde wurden von mehreren befreundeten Zeitgenossen auf seine Veranlassung hin nachgeprüft und ergänzt. Sie konnten seine Angaben im wesentlichen bestätigen, doch gab es eine Ausnahme. JURINE² in Genf nämlich fand im Gegensatz zu SPALLANZANI, daß Verstopfen der Ohren die Flugsicherheit stark beeinträchtigt. Er gelangte daher zu der bemerkenswerten Schlußfolgerung, daß die Hinderniswahrnehmung der Fledermäuse in erster Linie eine Funktion des Gehörsinnes darstellt. Dieser Meinung schloß sich nunmehr auch SPALLANZANI entschieden an, nachdem er sich durch eine große Anzahl neuer, eigener Versuche von ihrer Richtigkeit überzeugt hatte⁴.

JURINES Ansicht und die Zustimmung SPALLANZANIS sind aber so gut wie unbekannt geblieben, vor allem wohl infolge der entschiedenen Stellungnahme GEORGES CUVIERS⁵. Dieser berühmte Anatom hatte SPALLANZANIS Idee eines «sechsten Sinnes» sofort (1795) von der Hand gewiesen und dafür folgende Hypothese aufgestellt: die Hinderniswahrnehmung sei eine Leistung des Tastsinnes oder, wie wir heute sagen würden, eines «Ferntastsinnes», indem insbesondere die Flughäute so druckempfindlich seien, daß die Luftstauung bei Annäherung an Gegenstände

vom Tiere als Reiz empfunden werden könne. Diese Ansicht war weder neu noch wurde sie von CUVIER experimentell begründet; sie stand vielmehr im Gegensatz zu SPALLANZANIS entsprechendem Versuchsergebnis. Dennoch hat CUVIER seine Theorie zeitlebens vertreten und somit wohl entscheidend zu ihrer ganz allgemeinen Verbreitung beigetragen. In fast allen Hand- und Lehrbüchern beherrschte sie unumstritten das Feld.

Daran hat auch das Erscheinen der aufschlußreichen Arbeit HAHNS¹ (1908) nichts ändern können. Dieser Forscher teilte den Flugraum durch eine Reihe senkrecht ausgespannter Eisendrähte in zwei Teile und beobachtete nun, wie oft die Fledermäuse beim Passieren des Gitters die Drähte mit den Flügeln berührten. Sodann schaltete er die einzelnen Sinnesorgane aus und studierte jedesmal das Verhalten gegenüber dem Gitter. Es zeigte sich, daß nur nach Ausschaltung des Gehörsinnes die Zahl der Berührungen erheblich zunahm. HAHN kam daher zum gleichen Ergebnis wie ein Jahrhundert zuvor JURINE – dessen Arbeit er übrigens gar nicht kannte –, doch auch seine Versuche blieben fast unbeachtet. In diesem Falle wohl deshalb, weil HAHN seinen Befund nicht richtig zu deuten wußte².

Rezente Untersuchungen

Als wir uns vor einigen Jahren dem Problem zuwandten, galt es zunächst, die allgemein verbreitete und anerkannte Hypothese CUVIERS auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Ein echter Ferntastsinn war bisher nur von Fischen und wasserbewohnenden Amphibien bekannt, wo er seinen Sitz in den Seitenlinien hat, einem besonderen Hautsinnesorgan (DIJKGRAAF³, 1934). Bei Fledermäusen sollten nach CUVIER die entsprechenden Sinnesorgane vor allem in den Flughäuten liegen. Deshalb wurden bei einigen Wimperfledermäusen (*Myotis emarginatus*) in Äthernarkose die Armnerven durchtrennt und somit die Flügel vollkommen unempfindlich gemacht (Abb. 1). Es ergab sich, daß die in dieser Weise operierten Tiere Hindernissen ebenso gut auszuweichen wußten als zuvor. Aus anderen Versuchen, über die wir sogleich berichten werden, ging weiterhin hervor, daß ein Ferntastsinn bei der Orientierung der Fledermäuse entgegen der üblichen Ansicht überhaupt keine Rolle spielt und wohl auch gar nicht existiert. Die Angabe HAHNS, daß Fledermäuse bei der Fütterung mit Mehlwürmern diese nur dann bemerken sollen, wenn sie in Bewegung sind, entspricht nicht den Tatsachen. – Daß die Tiere den Luftzug durch Türritzen und dergleichen bemerken, ist richtig, beweist aber keineswegs das Vorhandensein eines Fern-

¹ L. SPALLANZANI, Lettere sopra il sospetto di un nuovo senso nei pipistrelli. Torino 1794. – Aufgenommen in «Le opere di Lazzaro Spallanzani», 3. Bd., 757–780, Milano 1934.

² CH. JURINE, siehe PESCHIER³, 1798. Der Originalaufsatz JURINES ließ sich bisher nicht auffinden.

³ J. PESCHIER, J. Physique 3, 145–148 (1798).

⁴ Vgl. SENEBIER⁶ (1807). Wir waren kürzlich in der Lage, durch ein Studium von SPALLANZANIS Originalaufzeichnungen Näheres über diese unveröffentlicht gebliebenen Versuche zu erfahren und werden darüber an anderer Stelle berichten.

⁵ G. CUVIER, Mag. encyclopéd. 6, 297–301 (1795).

⁶ J. SENEBIER, Rapports de l'air avec les êtres organisés, 2. Bd., 68–180, Genève 1807. – Aufgenommen in «Le opere di Lazzaro Spallanzani», 2. Bd., 323–382, Milano 1933.

¹ W. L. HAHN, Biol. Bull. 15, 135–193 (1908).

² Eine ausführliche Darstellung der Geschichte des SPALLANZANISCHEN Fledermausproblems gibt GALAMBOS⁴ (1942).

³ S. DIJKGRAAF, Z. vergl. Physiol. 20, 162–214 (1934).

⁴ R. GALAMBOS, Isis 34, 132–140 (1942).

tastsinnes, wie er zur Wahrnehmung herannahender Gegenstände erforderlich wäre.

Im Gegensatz zu den geschilderten Ausschaltversuchen hatte jede Beeinträchtigung des Gehörsinnes eine deutliche Störung im Verhalten der Tiere zufolge. Es wurden zu diesem Zweck bei einigen Wimper- und Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) die Gehör-

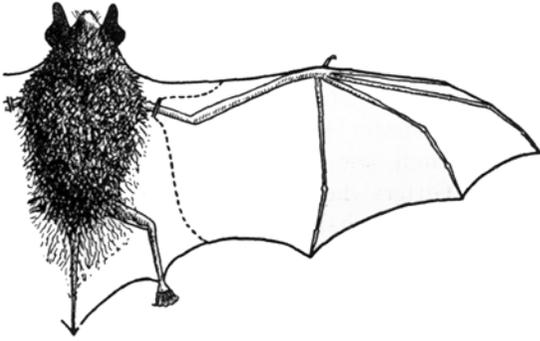


Abb. 1. Wimperfledermaus mit Schnittstelle der Armnerven; die Teile rechts von der gestrichelten Linie sind desensibilisiert.

öffnungen leicht (Wattebausch) oder solid (Kittmasse) verschlossen. Bei leichtem Verschuß flogen die Tiere ängstlich und stießen häufig mit den Flügeln (nicht mit der Schnauze) an dünnere Hindernisse, wie Stuhlbeine und dergleichen. Vor größeren Objekten, wie den Zimmerwänden, wurde jedoch in der Regel noch ausgewichen, wenn auch erst in relativ kurzer Entfernung. Bei solidem Verschuß, d. h. praktisch völliger Taubheit, war die Flugscheu so stark ausgeprägt, daß man die Tiere in die Luft werfen mußte, um sie zum Fliegen zu veranlassen. Sie flogen dann besonders ängstlich (geringe Fluggeschwindigkeit bei großer Frequenz der Flügelschläge) und alle Flüge endeten mit einem plumpen Zusammenstoß. Jede Spur einer Fernwahrnehmung, auch größerer Objekte, war verschwunden. – Bei einseitiger Taubheit flog eine Wimperfledermaus häufig in Kreisen nach der intakten Seite. So behandelte Tiere zeigten ein deutlich verringertes Wahrnehmungsvermögen für Hindernisse.

Kontrollversuche ergaben, daß der Reaktionsausfall nicht durch ein allgemeines Unwohlsein der Versuchstiere infolge der Eingriffe verursacht war. So fiel eine der taub gemachten Fledermäuse dadurch auf, daß sie manchmal knapp vor dem Erreichen der Wand noch ein wenig auszuweichen schien. Die Nachprüfung ergab, daß der Verschuß des einen Ohrs sich ein wenig gelockert hatte. Nach Beseitigung des Fehlers war auch der erwähnte Rest des Ausweichvermögens verschwunden. – Das Einbringen kleiner, mit Vaseline gekneteter Wattepföpfchen in die Gehörgänge, welche die Öffnung nicht abschlossen, hatte keine Änderung im Verhalten zur Folge; sobald durch Hinzufügen weiterer Wattepföpfchen ein gewisser Verschuß erreicht wurde, begannen die Tiere mit den Flügeln anzustoßen usw. Nach Entfernung der Watte war das Verhalten

augenblicklich wieder normal. – In einem anderen Versuch wurden die Spitzen der Ohrmuscheln zuerst über dem Kopf, dann unter dem Kopf aneinandergeheftet. Im ersten Fall blieben die Gehöröffnungen frei, im zweiten waren sie von den heruntergeklappten Ohrmuscheln verdeckt, und auch nur dann traten die beschriebenen Verhaltensstörungen in Erscheinung.

Aus diesen Versuchen ging also klar hervor, daß die Hinderniswahrnehmung eine Funktion des Gehörsinnes darstellt – ganz in Übereinstimmung mit den älteren Befunden von JURINE, SPALLANZANI und HAHN. Eine etwaige Mitbeteiligung des hypothetischen Ferntastsinnes hätte sich im Verhalten der tauben Fledermäuse zeigen müssen, deren Tastorgane ja ganz intakt gelassen waren. Sie stießen aber blindlings überall an, woraus sich die Bedeutungslosigkeit des Tastsinnes bei diesen Reaktionen erneut und in anschaulicher Weise ergab. Es sei noch hinzugefügt, daß die geschilderten Ausschaltversuche in genau gleicher Weise verliefen, wenn die Fledermäuse zuvor geblendet waren (Entfernung der Augen in Äthernarkose).

Da die an sich «stummen» Hindernisse von den Fledermäusen offenbar gehört und wie eine Schallquelle lokalisiert wurden, mußte die Wahrnehmung logischerweise auf *reflektiertem* Schall beruhen. Als primäre Schallquelle kam in unseren nächtlich stillen Versuchsräumen nur die Fledermaus selbst in Frage. Es lag nahe zunächst an irgendwelche Fluggeräusche zu



Abb. 2. *Myotis emarginatus* im Begriff abzufliegen: Orientierungsbewegung des Kopfes.

denken. Genaue Beobachtung der Fledermäuse führte aber auf eine andere Spur. Gleich zu Beginn der Versuche war uns an den Wimperfledermäusen aufgefallen, daß die Tiere häufig (z. B. jedesmal kurz vor dem Abflug: Abb. 2) eigenartige Orientierungsbewegungen mit dem Köpfchen ausführten, indem sie es mit halb geöffnetem Maul und aufmerksam gespitzten Ohren rasch emporhoben und ein wenig hin- und herbewegten. Gleichzeitig war eine merkwürdige Lautäußerung zu hören, welche ähnlich klang wie das feine

Rattern beim Aufziehen einer Damenarmbanduhr. Der Ratterlaut setzte sich aus einer Serie gleichartiger, rhythmisch wiederholter Ticklaute zusammen. Die Zahl der Ticklaute pro Zeiteinheit wechselte je nach den Umständen, und ähnliches galt für ihre Intensität. Wir kommen darauf weiter unten zurück.

Aus zahlreichen Versuchen und Beobachtungen ergab sich, daß der Ratterlaut auf das engste mit der Hinderniswahrnehmung verbunden ist. Wir wollen die wichtigsten Punkte kurz erwähnen.

1. Die Beobachtung herumfliegender Fledermäuse lehrte, daß die Tiere im Fluge das Maul stets halb geöffnet halten und andauernd rattern. Die Ohren sind aufmerksam nach vorn gespitzt und mit dem Kopf werden häufig die erwähnten Orientierungsbewegungen ausgeführt. Besonders an den langsam fliegenden Arten, wie *Plecotus auritus*, *Myotis nattereri* und *Eptesicus serotinus*, ließ sich das sehr deutlich beobachten.

2. Wir konnten feststellen, daß Fledermäuse nicht nur im Fluge, sondern auch wenn sie sich am Boden aufhalten, zur Fernwahrnehmung von Gegenständen imstande sind. Es macht dabei keinen Unterschied, ob die Tiere stillsitzen bzw. hängen oder herumkriechen. Stets aber tritt die Wahrnehmung der Gegenstände nur dann und nur so lange auf, als das Tier rattert; es ließ sich zwischen beiden Erscheinungen also ein enges zeitliches Zusammengehen konstatieren.

3. Der Ratterlaut wird aus dem Maule als gerichtetes Schallbündel nach vorne ausgesendet, wie sich in verschiedener Weise feststellen läßt. In Übereinstimmung damit zeigte sich, daß Fledermäuse sowohl im Fluge als am Boden Gegenstände nur dann wahrzunehmen imstande sind, wenn diese sich vor dem Maule des Tieres befinden.

4. Jedesmal, wenn die Fledermaus sich im Fluge einem Hindernis dicht nähert, wird der Rhythmus des Ratterns mehr oder weniger beschleunigt, d. h. die Zahl der Ticklaute pro Sekunde nimmt vorübergehend zu. Eine ähnliche Beschleunigung des Ratterrhythmus zeigt auch die nichtfliegende Fledermaus, wenn sie einen Gegenstand genauer erkunden will. Wiederum also ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen dem Ratterlaut und der Fernwahrnehmung von Gegenständen.

5. Wenn man die Aussendung des Ratterlautes durch das Anbringen einer Kappe um die Schnauze des Tieres behindert, treten ganz die gleichen Verhaltensstörungen in Erscheinung, wie nach der teilweisen Ausschaltung des Gehörsinnes. Die zylindrische Kappe war aus dünnem Papier (Klebestreifen) gefertigt, und am vorderen Ende mit einem Deckel versehen, welcher ganz zurückgeklappt werden konnte (Abb. 3). Am hinteren Rande waren ein paar Öffnungen angebracht, um ungestörte Atmung bei geschlossenem Deckel zu ermöglichen. – Ließ man die Tiere (*Myotis daubentonii*) mit offener Maulkappe fliegen, so ent-

wichen sie Hindernissen, auch vorgehaltenen Stöcken, mit der gewohnten Eleganz. Sofort nach dem Schließen des Deckels zeigten sie sich deutlich gestört: sie flogen ängstlich und stießen wiederholt mit den Flügeln an dünnere Hindernisse an. Auch die Landung erfolgte weniger geschickt als sonst. Alle diese Störungen waren nach Öffnung des Deckels wie mit einem Zauber-

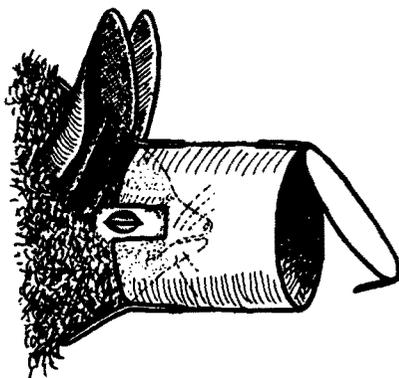


Abb. 3. Maulkappe zur Prüfung der Funktion des Ratterlautes. Der Einschnitt am hinteren Rande dient dem Luftzutritt; das Tier war blind. Deckel teilweise geöffnet.

schlage verschwanden. – Daß die geschlossene Maulkappe keine Atemnot verursachte oder den Tieren in anderer Weise besonders hinderlich war, ging aus ihrem Verhalten hervor. Sie blieben nach der Landung mit geschlossener Kappe manchmal ruhig hängen und richteten sich zum Schlafen ein, ohne den Versuch zu machen, die Kappe durch Kratzen abzustreifen¹.

Außer den genannten Tatsachen ließen sich noch weitere anführen, welche im gleichen Sinne sprechen, so z. B. der eingangs erwähnte Umstand, daß die Aussendung des Ratterlautes mit typischen Orientierungsbewegungen des Kopfes einhergeht. Die Fledermaus tastet ihre Umgebung gleichsam mit dem Ratterschallbündel ab, d. h. sie macht die Gegenstände durch «Beschreien» hörbar, so wie sie der Mensch im Dunkeln durch Beleuchten mit einem Scheinwerfer sichtbar macht. – Typisch ist ferner, daß die Tiere verstärkt rattern, wenn man die Aussendung des Ratterlautes oder seine Wahrnehmung künstlich behindert (Maulkappe, Ohrverstopfung). Es macht den Eindruck, als ob sie die verringerte Intensität des Orientierungsschalles in dieser Weise zu kompensieren suchen². – Schließlich konnten wir feststellen, daß Fledermäuse feine Ticklaute von der Intensität des Ratterlautes mit einer schnellen, zielgerichteten Kopfwendung beantworten; aus diesem «Hinhorchen» ging gleichzeitig hervor, daß sie entsprechende Schallquellen genau zu lokalisieren vermögen.

Zusammenfassend kommen wir also zum Ergebnis,

¹ Andere Arten, wie *Myotis emarginatus*, ließen sich das Aufsetzen der Kappe nicht gefallen; sie kratzten andauernd daran herum.

² Im Falle der Maulkappe mag die Verstärkung des Ratterlautes zum Teil mechanisch durch die Kappe bedingt sein.

daß die Fernwahrnehmung von Gegenständen bei der Fledermaus, einschließlich der Hindernismeidung im Fluge, auf der akustischen Perzeption eines speziellen Orientierungslautes beruht, welcher aus dem Maule der Fledermaus nach vorne gerichtet ausgesendet und von den Gegenständen reflektiert wird, und den wir als den Ratterlaut bezeichnet haben; daß die Erscheinung somit eine Funktion des Gehörsinnes darstellt; und daß ein Ferntastsinn bei Fledermäusen entgegen der üblichen Auffassung weder eine Rolle spielt noch überhaupt zu existieren scheint.

Wir glaubten damit im Jahre 1943 zum ersten Male eine befriedigende Lösung des SPALLANZANISCHEN Fledermausproblems gefunden zu haben¹, doch stellte sich heraus, daß dieses Verdienst den amerikanischen Forschern GRIFFIN und GALAMBOS^{2,3} gebührt, welche in zwei schönen Arbeiten 1941/42 zu einer ganz ähnlichen Auffassung gelangt waren. Wir erhielten davon infolge der Kriegsumstände erst nachträglich Kenntnis. Besonders interessant ist ihre Entdeckung der wahren Natur des Orientierungslautes als Ultraschall. Wir wollen darüber im folgenden kurz berichten, unter Berücksichtigung der von den amerikanischen Autoren seither mitgeteilten Erweiterungen ihrer Befunde.

Die Eigenschaften des Orientierungslautes

Der englische Physiologe HARTRIDGE⁴ hatte schon 1920 auf die Möglichkeit hingewiesen, daß Fledermäuse im Fluge hochfrequente Töne erzeugen und durch deren Reflexion über die Gegenstände in ihrer Umgebung unterrichtet sind. Tatsächlich entdeckten PIERCE und GRIFFIN⁵ (1938), daß die Tiere unter Umständen Serien hochfrequenter, sehr kurzdauernder Tonstöße produzieren. Die Frequenz des einzelnen Tonstoßes lag bei etwa 48 kHz⁶, also im Gebiet des Ultraschalles (die menschliche obere Hörgrenze liegt bei etwa 20 kHz); die Dauer wurde zu 5 bis 10 msec angegeben⁷. Es wurden etwa 10 Tonstöße pro Sekunde erzeugt.

Die physiologische Bedeutung dieser hochfrequenten Tonstöße (*supersonic cries*) wurde von GRIFFIN und GALAMBOS^{2,3} 1941/42 erkannt, nachdem sie in sorgfältig durchgeführten Versuchsreihen nach Art der-

¹ Ein ausführliches Manuskript über unsere Versuchsergebnisse ging infolge der Kriegsereignisse verloren, als es sich beim Verlag im Druck befand. Es erschien nur eine vorläufige Mitteilung in holländischer Sprache⁸.

² D. R. GRIFFIN und R. GALAMBOS, J. exper. Zool. 86, 481–506 (1941).

³ R. GALAMBOS und D. R. GRIFFIN, J. exper. Zool. 89, 475–490 (1942).

⁴ H. HARTRIDGE, J. Physiol. 54, 54–57 (1920).

⁵ G. W. PIERCE und D. R. GRIFFIN, J. Mammal. 19, 454–455 (1938).

⁶ 1 kHz (Kilo-Hertz) = 1000 Schwingungen pro Sekunde.

⁷ Die verwendete Apparatur wurde von NOYES und PIERCE beschrieben im J. Acoust. Soc. Amer. 9, 205–211 (1938). Die hochfrequenten Fledermaustöne wurden nach dem Überlagerungsverfahren (Schwebungen) in Hörschall «übersetzt».

⁸ S. DIJKGRAAF, Versl. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk. 52, 622–627 (1943).

jenigen HAHNS die ausschlaggebende Rolle des Gehörsinnes bei der Hinderniswahrnehmung im Fluge überzeugend nachgewiesen hatten. Nach Verschluß des Maules (Zusammenbinden der Kiefer) zeigten sich die Fledermäuse im Fluge ebenso desorientiert wie nach Ausschaltung des Gehörs. GRIFFIN und GALAMBOS kommen auf Grund dieser und anderer Tatsachen zu dem Schluß, daß die Hinderniswahrnehmung ganz im Sinne der Hypothese HARTRIDGES auf den Ultratonstößen beruht, welche von den Fledermäusen erzeugt und von den Gegenständen reflektiert werden. GRIFFIN¹ hat für diesen Mechanismus 1944 den Ausdruck «*echolocation*» geprägt. Er ist von praktischer Kürze, deckt aber den Tatbestand insofern nicht ganz, als die akustische Wahrnehmung der Gegenstände sich nicht auf ihre Lokalisierung beschränkt, wie wir noch sehen werden. Ferner ist die Bezeichnung «Echo» in kurzer Entfernung von den Gegenständen nicht ganz zutreffend, indem Aussendung und Rückkehr des reflektierten Tonstoßes teilweise zusammenfallen.

Die Frequenz der einzelnen Tonstöße lag zwischen 30 und 70 kHz; um 50 kHz hatten die Töne die größte Lautstärke. Während des Fluges wurde weder die Frequenz noch die Intensität der einzelnen Tonstöße wesentlich geändert. Die Zahl der Tonstöße pro Sekunde wechselte hingegen stark. Sie betrug vor dem Abflug etwa 5–10, beim Flug im freien Raum 20 bis 30, um bei Annäherung an ein Hindernis auf 50 bis 60 pro Sekunde anzusteigen. Kurz vor dem Vorbeifliegen sank die Zahl der Tonstöße abrupt auf 20 bis 30 pro Sekunde zurück. Jeder Tonstoß ging mit einem schwach hörbaren Ticklaut einher; die wiederholten Ticklaute bildeten zusammen einen Laut, welcher mit dem von uns beobachteten Ratterlaut zweifellos identisch ist (vgl. GRIFFIN², 1946). Der hochfrequente Schall ist durch seine geringe Wellenlänge (sie beträgt bei 50 kHz etwa 7 mm) zur Reflexion von kleinen Objekten besonders geeignet, hat aber den Nachteil, daß er relativ schnell an Intensität verliert, also nicht weit reicht.

In der Beweisführung der amerikanischen Autoren fehlte noch ein Glied, nämlich der Nachweis, daß Fledermäuse Schall bis zu 50 oder 70 kHz tatsächlich zu hören imstande sind, und daß sie entsprechende Schallquellen zu lokalisieren vermögen. GALAMBOS³ Angaben über das Auftreten von Cochlearpotentialen bei der Reizung mit hochfrequenten Tönen (1942) sind zur Entscheidung dieser Frage nicht geeignet.

Wir wählten folgenden Weg. Eine geblendete *Nyctalus noctula* wurde auf einen reinen Ultraton von 40 kHz dressiert. Der Ton wurde von einem Röhrensender mit Kristallautsprecher geliefert⁴. Die Ein-

¹ D. R. GRIFFIN, Science 100, 589–590 (1944).

² D. R. GRIFFIN, Nature 158, 46–48 (1946).

³ R. GALAMBOS, J. Acoust. Soc. Amer. 14, 41–49 (1942).

⁴ Für die Zusammenstellung und leihweise Überlassung dieser Apparatur sind wir Herrn Lektor Dr. H. DE VRIES vom Physikalischen Institut Groningen zu Dank verpflichtet.

schaltung des Tonsignals erfolgte gleitend durch: lautloses Drehen einer Spule. Es wurden bei jedem Versuch mehrere Signale von je 1 bis 2 Sekunden Dauer kurz nacheinander gegeben und gleichzeitig der Fledermaus, welche in 3 bis 4 m Entfernung von der Schallquelle ruhig an der Wand hing, ein Mehlwurm dargereicht. Schon nach wenigen Dressurfütterungen reagierte das Tier beim Einsetzen des Tonsignals jedesmal prompt durch Heben des Köpfchens und «Anhorchen» (akustisches Fixieren) der Schallquelle; später flog es sogar auf sie los. Zur Kontrolle wurde die Spule zwischendurch in der gleichen Weise ohne Erzeugung eines Tonsignals gedreht, was niemals eine Reaktion auslöste. Die Versuche werden fortgesetzt; doch spricht schon dieses erste Ergebnis deutlich zugunsten der GRIFFIN-GALAMBOSschen Auffassung.

Aus rezenten Angaben GRIFFINS ergibt sich, daß die Dauer des einzelnen Tonstoßes noch kürzer ist als anfangs angenommen wurde. Sie beträgt bloß $1\frac{1}{2}$ bis $2\frac{1}{2}$ msec. Weiter stellte sich bei photographischer Registrierung der Tonstöße heraus, daß die Frequenz zu Beginn jedes Tonstoßes etwas größer ist als an seinem Ende. In einem Fall sank die Frequenz z. B. von 80 auf 50 kHz ab, d. h. um fast eine Oktave. GRIFFIN vermutet darin ein Hilfsmittel für die Fledermaus, um auf kurze Entfernung von einem Gegenstand, wenn Aussendung und Rückkehr des reflektierten Tonstoßes sich teilweise überlagern, das «Echo» besser von dem Tonstoß unterscheiden zu können¹. Die geschilderte Überlagerung tritt auf bei Entfernungen bis zu 30 bis 40 cm; unsere Beobachtungen sprechen stark dafür, daß gerade auf diese kurzen Distanzen intensive akustische Objektwahrnehmung stattfindet. Wir kommen auf diese Frage noch zurück.

Wie die hochfrequenten Tonstöße entstehen, ist noch unbekannt. Wahrscheinlich werden sie im Kehlkopf erzeugt; der Stimmbandapparat ist in besonderer Weise entwickelt (GALAMBOS², 1943). Jedenfalls steht fest, daß sie der Kehlgasse entstammen und aus dem Maule ausgesendet werden. Denn nach Verschluß des Maules wird praktisch kein Ultraschall mehr ausgesendet, auch wenn die Nasenöffnungen frei sind (GRIFFIN und GALAMBOS³, 1941, an *Myotis lucifugus*). Verschluß der Nasenöffnungen beeinträchtigt umgekehrt die Schallaussendung nicht wesentlich (GRIFFIN⁴, 1946, an *Myotis lucifugus* und *Eptesicus fuscus*). Die hörbare Komponente (der Ratterlaut) war im letzteren Fall sogar verstärkt.

Das bringt uns zur Frage nach der Entstehung der hörbaren Ticklaute bzw. des Ratterlautes. Auch dieser Schall kommt bei den meisten Fledermausarten unserer Meinung nach aus dem halb geöffneten Maul. Häu-

fig kann man die Kiefer im Ratterrhythmus zittern sehen; bei der Produktion vereinzelter Ticklaute wird das Maul für jeden Ticklaut ein wenig geöffnet. Nur bei wenigen Arten, wie den Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrum-equinum* und *Rhinolophus hipposideros*) und vielleicht auch bei *Plecotus auritus*, welche das Maul beim Rattern kaum oder gar nicht öffnen, mag der Orientierungsschall vorwiegend durch die Nasenöffnungen ausgesendet werden. Dies bildet aber sicher nicht die Regel, wie HARTRIDGE¹ (1945, 1946) meint.

Nach GRIFFIN² (1946) wäre das Auftreten der hörbaren Ticklaute wahrscheinlich eine Folge des abrupten Anfangs und Endes der kurzdauernden, rein hochfrequenten Tonstöße. Die Fledermaus würde unseren Ticklaut dann kaum bemerken, da ihr Gehör ja im Gegensatz zu dem des Menschen auf den viel intensiveren Ultraschall anspricht, welcher den schwachen Ticklaut übertönen müßte³. All dies ist jedoch einstweilen Hypothese und bedarf noch der experimentellen Klärung⁴. Es mag in dieser Beziehung von Interesse sein, etwas näher auf die von uns direkt beobachteten Besonderheiten des hörbaren Ratterlautes einzugehen.

Bezüglich seiner *Intensität* wäre folgendes zu bemerken. Am deutlichsten hört man den Ratterlaut, wenn das Maul der Fledermaus gerade auf den Beobachter gerichtet ist. In der Regel beträgt die Distanz, auf der man die Laute eben noch wahrnehmen kann, etwa 50 cm bis 1 m, sowohl bei der fliegenden als bei der kriechenden Fledermaus. Befindet sich das Tier aber in der Nähe schallreflektierender Flächen (Zimmerwände usw.), so kann sich diese Zahl auf 3 bis 4 m erhöhen. Die meisten *Myotis*arten, aber auch *Eptesicus serotinus*, *Nyctalus noctula* und *Pipistrellus pipistrellus* rattern ungefähr in der geschilderten Stärke. Hingegen ist der Ratterlaut bei *Plecotus auritus* relativ schwach, so daß wir ihn vom fliegenden Tier nur mit Mühe wahrnehmen konnten. Bei den Hufeisennasen ist das nur ausnahmsweise gelungen; diese Tiere rattern extrem leise⁵.

Bei manchen Arten (z. B. *Myotis emarginatus* und *Myotis nattereri*) konnten wir feststellen, daß außer dem normalen, leisen Ratterlaut ein eigentümlich verschärftes Rattern vorkommt. Die verschärften Ticklaute sind außerordentlich viel intensiver und in entsprechend größeren Entfernungen zu hören als die normalen. Der Übergang von der einen Schallart in

¹ H. HARTRIDGE, *Nature* 156, 490-494, 692-693 (1945); 158, 135 (1946).

² D. R. GRIFFIN, *Nature* 158, 46-48 (1946).

³ Briefliche Mitteilung.

⁴ Wenn wir im folgenden die Bezeichnungen «Ticklaut» und «Ratterlaut» beibehalten, geschieht das aus praktischen Gründen; es werden damit zugleich die hochfrequenten Tonstöße gemeint, ohne etwas darüber vorwegnehmen zu wollen, in welcher Form diese Laute von den Fledermäusen wahrgenommen werden.

⁵ Man kann den Ratterlaut bei Fledermäusen am bequemsten beobachten, wenn man das Tier in ein enges Zylinderglas setzt und das Ohr dicht über der Öffnung hält.

¹ Diese Deutung setzt ein genügend feines Tonunterscheidungsvermögen im Bereich des Ultraschalles voraus.

² R. GALAMBOS, *Scient. Monthly* 56, 155-162 (1943).

³ D. R. GRIFFIN und R. GALAMBOS, *J. exper. Zool.* 86, 481-506 (1941).

⁴ D. R. GRIFFIN, *Nature* 158, 46-48 (1946).

die andere erfolgt plötzlich. Manchmal sind alle Ticklaute verschärft, wie z. B. bei einer *Myotis nattereri*, wenn man sie zum ersten Male im Zimmer fliegen läßt¹. In anderen Fällen produzierten die Tiere nur dann jedesmal eine kurze Serie (z. B. 5) scharfer Ticklaute, wenn sie dicht an einem Hindernis vorbeiflogen. Selten trat dasselbe auch ohne ersichtlichen äußeren Anlaß ein. Manchmal schien es, als sei bloß jeder zweite Ticklaut des normalen Ratterlautes verschärft. Es machte den Eindruck, als ob die Tiere nach Belieben normal oder verschärft rattern konnten, wobei letzteres offenbar eine bessere Objektwahrnehmung gestattete.

Zerkleinern der Beute beschäftigt war; doch wurde auch dann noch gleichzeitig gerattert, wie sich trotz der laut knisternden Kaugeräusche feststellen ließ.

Physiologisch wohl noch wichtiger als die Intensitätsschwankung ist der ständige Wechsel des Ratterrhythmus, d. h. der Zahl der Ticklaute pro Zeiteinheit. Diese schwankt von etwa 4 bis 170 pro Sekunde. Im ungestörten Fluge mag sie etwa 12 bis 16 pro Sekunde betragen (bei *Myotis nattereri* etwas weniger). Wir erwähnten bereits, daß eine Beschleunigung des Ratterrhythmus stets eintritt, wenn die Fledermaus ein Objekt genauer erkunden will. Schön läßt sich das



Abb. 4. *Myotis emarginatus*. a Vor dem Rattern; b ratternd in Erwartung des Futters (man beachte die schalltrichterförmige Öffnung des Mauls); c dasselbe von vorne aufgenommen.

Allgemein gilt weiter, daß Fledermäuse kurz nach dem Erwachen, es sei aus dem Tagesschlaf, dem Winterschlaf oder der Narkose, besonders laut rattern². In einem Fall waren die einzelnen Ticklaute bei einer Wimperfledermaus (*Myotis emarginatus*) während der ersten Rundflüge nach dem Erwachen aus tiefer Narkose sogar ersetzt durch laute, pfeifende Tonstöße, die dann allmählich in die üblichen Ticklaute übergingen. Dasselbe zeigte eine *Myotis nattereri*, als sie aus dem Winterschlaf geweckt war. Ebenfalls laut gerattert wurde bei jeder Störung der normalen Hinderniswahrnehmung, z. B. nach Verschluss des Mauls durch die Kappe oder nach dem Verstopfen der Ohren³, aber auch wenn die Fledermaus mit einem Mehlwurm im Maule herumflog. Die Hinderniswahrnehmung war im letzteren Fall sichtlich erschwert, besonders solange das Tier im Fluge mit dem

z. B. bei der Fütterung einer zahmen Fledermaus beobachten. Nach dem Verzehren eines Mehlwurms hebt das an der Wand hängende Tier den Kopf erwartungsvoll ratternd empor (Abb. 4) und wendet ihn hin und her. Die mit der Pinzette dargebotene Beute wird trotz der eifrigen Suchbewegungen erst bemerkt, wenn sie innerhalb 5 cm Entfernung zufällig etwa mitten vor die Schnauze des Tieres in das Ratterschallbündel gelangt. In diesem Augenblick hören die ungerichteten Suchbewegungen auf; das Tier «fixiert» die Beute akustisch und sucht sie zu ergreifen (Abb. 5). Gleichzeitig nimmt die Zahl der Ticklaute sprunghaft auf ein Vielfaches zu unter Vergrößerung ihrer Intensität, so daß ein kurzdauernder, scharfer Surrton entsteht. Geblendete und normale Tiere benehmen sich ganz gleich.

Ähnlich verhalten sich auch fliegende Fledermäuse. Bei Annäherung an ein Hindernis wird die Zahl der Ticklaute z. B. von 12 bis 16 pro Sekunde vorübergehend auf das Doppelte oder Dreifache gesteigert. Extrem ist diese Steigerung jedesmal kurz vor der Landung. Durch gleichzeitige Intensitätszunahme entsteht ein bis zu $\frac{1}{4}$ Sekunde dauernder Summton, wie er besonders bei *Myotis daubentonii* stets deutlich in Erscheinung tritt. Der Ton wird hörbar, wenn die

¹ Auch EISENTRAUT⁴ hat zweifellos den Ratterlaut gehört, wenn er schreibt: «Ein feines hohes ‚Ticken‘ konnte bei *Myotis nattereri* während des Fluges vernommen werden» (S. 160). *Myotis nattereri* rattert häufig auffallend langsam (4–8 Ticklaute pro Sekunde), so daß die Bezeichnung «Ticken» in diesem Falle durchaus zutrifft.

² Ähnliches hat auch GRIFFIN beobachtet (briefliche Mitt.).

³ GRIFFIN (1946) beobachtete Verstärkung des Ratterlautes nach Verschluss der Nasenöffnungen bei *Myotis lucifugus* und *Eptesicus juscus*; die Hindernismeidung war dabei nicht wesentlich beeinträchtigt.

⁴ M. EISENTRAUT, Die deutschen Fledermäuse, Leipzig 1937.

Fledermaus der Wand bis auf schätzungsweise 20 bis 30 cm genähert ist, und seine Höhe nimmt zu, bis er im Augenblick der Landung abrupt abbricht. Wir hörten den Summton gelegentlich auch von *Myotis emarginatus*, *Myotis dasycneme* und *Eptesicus serotinus*, und zwar insbesondere bei «schwierigen» Landungen, z. B. an einem Türgriff und ähnlichen kleinen Landeplätzen. Die von uns beobachtete maximale Ticklautzahl betrug etwa 170 pro Sekunde (*Myotis emarginatus*).

Es drängt sich die Frage auf, weshalb die Beschleunigung des Ratterrhythmus eigentlich notwendig ist,

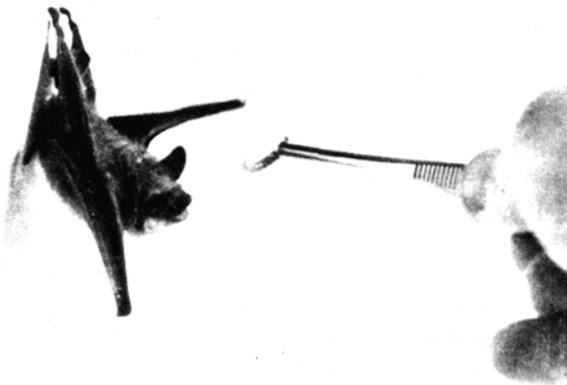


Abb. 5. Akustische Beutewahrnehmung bei einer blinden Wimperfledermaus.

ja weshalb überhaupt fortlaufend eine so große Zahl von Ticklauten erzeugt wird. Man möchte daraus fast schließen, daß der Einzeltonstoß dem Tier nur einen relativ beschränkten Eindruck seiner Umgebung vermittelt, sowohl qualitativ als vor allem räumlich. Im letzteren Sinne spricht auch das Verhalten der Fledermäuse (vgl. oben, S. 447, 2. Kol.). GRIFFIN¹ (1944) und HARTRIDGE² (1945) scheinen anzunehmen (wohl dazu veranlaßt durch die Analogie mit «radar»), daß das Echo des Tonstoßes erst nach Beendigung seiner Aussendung eintreffen dürfe, also gleichsam in der Sendepause, weil sonst das schwache Echo vom intensiveren Sendelaut übertönt würde und für die Fledermaus nicht wahrnehmbar sei. Die Hindernismeidung müßte nach dieser Auffassung nur möglich sein innerhalb gewisser Entfernungsgrenzen, indem bei geringen Entfernungen Überlagerung von Ton und Echo eintritt, während bei steigender Entfernung das Echo schließlich mit der Aussendung des folgenden Tonstoßes zusammenfallen müßte. Wir können uns diesem Gedankengange aber nicht anschließen. Erstens wird ja der Ratterlaut streng nach vorne gerichtet ausgesendet, so daß nur ein Teil des Schalles auf direktem

Wege zu den Ohren gelangt¹. Zweitens tritt bei der von GRIFFIN² (1946) angegebenen Dauer des einzelnen Tonstoßes zu rund 2 msec in allen Entfernungen unter etwa 34 cm Überlagerung von Tonstoß und Echo ein. Das Verhalten der Fledermäuse lehrt aber, daß gerade auf diese kurzen Distanzen die Objektwahrnehmung eine wichtige Rolle spielt und ausgezeichnet funktioniert. Es scheint uns also der Schluß berechtigt, daß auch ein während der Aussendung eintreffendes «Echo» – richtiger wäre es hier von Nachhall zu sprechen – von der Fledermaus wahrgenommen und verwertet werden kann. Wir denken dabei an Beobachtungen, welche wir an uns selbst machen konnten. Wenn man in nächtlicher Stille in der verdunkelten Stadt dicht an einer Häuserfront entlang ging, konnte man die Nischen der Haustüren und Geschäftseingänge am Klang der eigenen Schritte deutlich erkennen und sogar ihre Größe und Tiefe einigermaßen bestimmen. In einem Park waren in gleicher Weise die Pfosten des Bretterzaunes am Wegrande akustisch wahrnehmbar. Ähnliche Beobachtungen auf der Eisenbahn (Tunnel!) oder vom fahrenden Auto aus sind ja jedermann geläufig. Man kann sich leicht vorstellen, daß ein in dieser Hinsicht spezialisiertes Tier zu Leistungen gelangt, wie sie uns die Fledermäuse zeigen. Auch sie mögen am Klang ihrer Ticklaute die Anwesenheit benachbarter Gegenstände erkennen.

Die Umwelt der Fledermäuse

Nach dem Vorhergehenden ist es wohl ohne weiteres klar, daß die Umwelt der Fledermäuse im wesentlichen eine Hörwelt ist. Über die Bedeutung der übrigen Sinne können wir uns kurz fassen.

Die Angaben über den fein entwickelten *Tastsinn* der Fledermäuse sind experimentell unbegründet. Die Berührungsempfindlichkeit, auch der Flughäute, ist nicht größer als bei anderen Säugetieren. Das gleiche gilt für die kurzen (und relativ empfindlichen) Spürhaare auf der Schnauze. Daß die Nasenaufsätze der Rhinolophiden nicht die speziellen Tastorgane sein können, für die man sie häufig gehalten hat, geht aus dem Fehlen entsprechender Nervenendapparate hervor, eine Tatsache, welche schon LEYDIG³ (1859) bekannt war und von REDTEL⁴ (1873) bestätigt wurde. Vielleicht hat HARTRIDGE recht mit seiner Vermutung, daß die Nasenaufsätze bei der Steuerung des ausgesendeten Ratterlautes mitwirken, der ja in diesem Fall tatsächlich durch die Nasenöffnungen auszutreten scheint (vgl. oben, S. 443, 2. Kol.). Es ist für die Echowahrnehmung zweifellos wichtig, daß der Schall nicht

¹ HARTRIDGE (1946) vermutet in dem Nasenaufsatz der Rhinolophiden sowie im Tragus (Ohrdeckel) der übrigen Fledermausarten Bildungen, welche die Ohren für direkte Zuleitung des ausgesendeten Ratterlautes schützen sollen.

² D. R. GRIFFIN, *Nature* 153, 46–48 (1946).

³ F. LEYDIG, *Arch. anat. Physiol.* 733 (1859).

⁴ A. REDTEL, *Z. wiss. Zool.* 23, 254–288 (1873).

¹ D. R. GRIFFIN, *Amer. J. Physics* 12, 342–345 (1944).

² H. HARTRIDGE, *Nature* 156, 490–494, 692–693 (1945).

direkt zu den Ohren gelangt. Denkbar wäre es aber auch, daß der Nasenaufsatz eine Rolle spielt bei der Lenkung des reflektierten Ratterlautes.

Der *Geruchssinn* ist bei unseren einheimischen Fledermäusen mäßig entwickelt. Es läßt sich zeigen, daß ein Mehlwurm auf kurze Entfernung am Geruch erkannt wird. Ein Schälchen mit toten Mehlwürmern wurde von einer *Myotis emarginatus* im Fluge auf den Geruch hin bemerkt und aufgefunden. Bei gesellig lebenden Arten, wie *Nyctalus noctula*, mag der Artgeruch eine bedeutsame Rolle spielen, z.B. beim Auffinden der Schlaflöcher in hohlen Bäumen, in denen sich viele Tiere zusammen aufhalten und die schon für den Menschen in einiger Entfernung am Geruch erkennbar sind.

Am geringsten ist wohl der *Gesichtssinn* ausgebildet. Es ist sogar schwer, überhaupt zuverlässige Reaktionen auf Lichtreize zu erhalten¹. Dressurversuche sowie die wenigen spontanen Reaktionen (zum Fenster Fliegen) zeigen, daß die Tiere helle Flächen von dunkleren unterscheiden. Formwahrnehmung ließ sich aber bisher nicht nachweisen. Ein Mehlwurm wurde von *Plecotus auritus*, einer Art mit relativ großen Augen, selbst bei kräftiger Beleuchtung und auf dunklem Grund optisch nicht wahrgenommen, gleich ob er sich bewegte oder nicht (der Geruch und andere Reize sind bei diesem Versuch selbstverständlich zu eliminieren). In der Natur hat man gelegentlich blinde Fledermäuse in wohlgenährtem Zustand angetroffen.

Die gute Ausbildung des *Gehörsinnes* geht – von der akustischen Objektwahrnehmung ganz abgesehen – schon aus den lebhaften Reaktionen auf allerhand schwache und hohe Geräusche hervor, wie z.B. das Kratzen einer Füllfeder beim Schreiben, Geräusche verschiebender Kleidung, das Reiben von Fingern usw. Die Schallquelle wird stets genau lokalisiert. Ganz wilde, frisch aus dem Winterschlaf geweckte Fledermäuse kommen manchmal bei Erzeugung leise zwitschernder Lippengeräusche geradeswegs auf den Mund des Beobachters zugeflogen. Dressur auf Schallsignale gelingt sehr leicht. Gewisse Kratzgeräusche versetzen die Tiere in größte Aufregung. Wenn man z.B. in der Nähe einer auf dem Schreibtisch sitzenden *Eptesicus serotinus* einen Mehlwurm mit den Füßchen über das Löschblatt schleifen läßt, stürzt sich die Fledermaus darauf los und es setzt eine wilde Verfolgung ein. Eine *Myotis daubentonii* reagierte jedesmal durch einen Schrei, wenn man mit dem Finger in 2 bis 3 m Entfernung des Tieres «unhörbar» über eine weiche Wolldecke fuhr. Vielleicht spielte Ultraschall hier eine Rolle. Wir haben bereits erwähnt, daß bei *Nyctalus noctula* Hörvermögen für einen Ton von 40 kHz nachgewiesen werden konnte. Weitere Dressurversuche zur Bestimmung der oberen Hörgrenze und des Tonunter-

scheidungsvermögens im Bereich des Ultraschalles sind im Gange¹.

Läßt man Fledermäuse verschiedener Arten in einem Zimmer fliegen, so wissen die Tiere ihre Artgenossen im Fluge sofort aufzufinden. Vielleicht sind die Orientierungslaute artspezifisch verschieden², oder es mögen andere Ultraschallreize im Spiele sein. Die meisten Fledermäuse nähren sich von fliegenden Insekten, welche sich wohl immer durch ihren Flugton verraten. *Plecotus auritus* dagegen hat die Gewohnheit, im Rüttelflug Raupen und dergleichen von Sträuchern abzulesen^{3,4}. Kriech- und Freißgeräusche der Beutetiere mögen ihr dabei unter anderem den Weg weisen.

Die erstaunlichste Funktion des Gehörsinnes bildet die Wahrnehmung von Gegenständen nach dem Prinzip der «*Echolokalisation*». Durch diese Fähigkeit wird der Gesichtssinn sehr weitgehend ersetzt; schon TOURDES⁵ nannte Fledermäuse geradezu «Tiere, welche mit den Ohren sehen». Wie sie das machen, ist im wesentlichen geklärt; was sie nun eigentlich wahrnehmen, welche Einzelheiten der sie umringenden Gegenstände sie zu unterscheiden vermögen, wie sie sich schließlich in ihrem Wohngebiet zurechtfinden, diese Fragen harren noch der systematischen Untersuchung. Doch lassen sich auf Grund vereinzelter Versuche und vieler Beobachtungen über das Verhalten der Fledermäuse die Grenzen ihres akustischen Wahrnehmungsbereiches schon einigermaßen erkennen.

Aus der Hindernismeidung im Fluge geht ohne weiteres hervor, daß Entfernung und Richtung der Gegenstände recht genau wahrgenommen werden. SPALLANZANI⁶ (1794) sah, wie seine Fledermäuse beim Passieren eines Gitters aus senkrecht von der Decke hängenden Fäden die Flügel manchmal entsprechend weit einzogen, wenn er die Fäden auf weniger als Flügelspannweite zusammenrückte. An den Greifbewegungen einer festgehaltenen Fledermaus läßt sich zeigen, daß sie genau zu bestimmen weiß, wann eine benachbarte Wand in Reichweite gelangt. Wie die Entfernungswahrnehmung zustande kommt, ist noch unbekannt. Vielleicht richten sich die Tiere nach der Intensität des reflektierten Schalles; es mag auch das Prinzip des Echolots bei ihnen realisiert sein. Die Richtungswahrnehmung beruht auf dem Zusammenwirken der beiden Ohren (vgl. unten, S. 440, Kol. 1). Amputation einer oder beider *Ohrmuscheln* stört die Hinderniswahrnehmung nicht.

¹ Es sei auch auf die Untersuchungen GALAMBOS' über die Elektrophysiologie der Fledermausochlea hingewiesen. (J. Acoust. Soc. Amer. 14, 41–49 [1942]).

² GALAMBOS und GRIFFIN machen Andeutungen in diesem Sinne (J. exper. Zool. 89, 475–490 [1942]).

³ A. WHITAKER, The Naturalist, 379–384, London 1906.

⁴ M. EISENTRAUT, Die deutschen Fledermäuse, Leipzig 1937.

⁵ J. TOURDES, Notices sur la vie littéraire de SPALLANZANI. Seconde édition, Milan 1800.

⁶ L. SPALLANZANI, Lettere sopra il sospetto di un nuovo senso nei pipistrelli. Torino 1794. – Aufgenommen in «Le opere di Lazzaro Spallanzani», 3. Bd., 757–780, Milano 1934).

¹ Die von EISENTRAUT zusammengestellten Angaben (Die deutschen Fledermäuse, S. 156. Leipzig 1937) bedürfen sämtlich der Nachprüfung.

Auffallend ist es, wie wenig sich mehrere in einem Zimmer herumfliegende Fledermäuse, auch der gleichen Art, gegenseitig durch ihren Ratterlaut stören. Zur Erklärung kämen individuelle Stimmunterschiede in Frage, vor allem aber wäre an die streng gerichtete Aussendung des Schalles zu denken. Wir erinnern ferner an die vermutete geringe «Reichweite» des einzelnen Tonstoßes (vgl. oben, nebenstehende Kol.). Übrigens störte auch das Ablaufen einer laut knarrenden Weckeruhr in einem kleinen Raum mit kahlen Wänden die Hinderniswahrnehmung der herumfliegenden Fledermaus nicht merklich. Ebenfalls negativ verlief ein Störungsversuch PIERCE' und GRIFFINS¹ (1938) mit Ultraschall von 50 kHz.

Nach SGONINA² (1935) weicht *Plecotus auritus* Drähten von weniger als 1 mm Durchmesser nicht mehr ordentlich aus. REDTEL³ (1873) gibt an, daß die kleine Hufeisennase drahtförmige Hindernisse schon auf 15 bis 30 cm Entfernung bemerken soll. Daß feine Strukturen akustisch wahrgenommen werden, ergibt sich aus der Landung an kleinen Unregelmäßigkeiten in glatten Flächen. Ein kaum sichtbarer Sprung im Lack einer Türe, ein kleiner Riß im Stuck der Zimmerdecke werden mitunter bemerkt und mit einem eleganten, zielsicheren Satz zur Landung benützt.

Es schloß sich hier die Frage an, inwiefern eine rauhe Oberfläche von einer glatten unterschieden werden kann. Wir suchten sie in folgender Weise zu entscheiden. Eine *Eptesicus serotinus* hatte gelernt, von ihrem gewohnten Ruheplatz aus zu einem emporgehaltenen Landungsbrettchen hinüberzufliegen, um dort einen Mehlwurm in Empfang zu nehmen. Zwei gleiche Brettchen wurden an einer bestimmten Stelle im Raum, etwa 3 m vom Versuchstier entfernt, dicht nebeneinander gehalten. Jedes trug eine senkrechte Dressurfläche von $6\frac{1}{2} \times 9$ cm, die beim einen von Glas, beim andern von Rippensamt bedeckt war (Abb. 6). Die heranfliegende Fledermaus lernte beide Flächen fehlerlos unterscheiden, auch in totaler Finsternis (zur Vermeidung einer Seitendressur ist häufiges Umwechsellern der Brettchen erforderlich). Bei Verwendung von Bauernleinwand an Stelle von Rippensamt war die Unterscheidung unsicher; es war damit offenbar die Grenze der Unterscheidungsfähigkeit erreicht.

Ebenso wie die Anwesenheit, kann auch die Abwesenheit von Gegenständen akustisch wahrgenommen werden. Das geschieht z. B. vor jedem Abflug, wenn die Fledermaus sich durch Rattern einen freien Flugweg «erhorcht». Kleine Öffnungen in einer Wand werden ebenfalls akustisch bemerkt. Daß Gegenstände nach ihrer Größe unterschieden werden, geht unter anderem aus folgendem Versuch hervor. Eine zahme Fledermaus kroch allen ihr vorgehaltenen, etwa mehl-

wurmgroßen Objekten nach, darunter auch einem mit der Schmalseite ihr zugekehrten Münzstück. Sobald man ihr die Breitseite darbot, stoppte sie und wandte sich ab.

Die maximale Distanz, in der Gegenstände wahrgenommen werden können, dürfte nicht weit über $\frac{1}{2}$ bis 1 m hinausgehen, ja diesen Betrag vielleicht kaum erreichen. Systematische Versuche zur Prüfung dieser Frage stehen noch aus, doch haben wir nie zu-

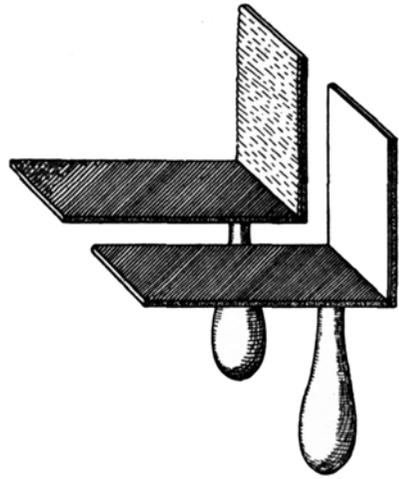


Abb. 6. Landungsbrettchen zur Differenzdressur Rippensamt—Glas.

verlässige Ausweichreaktionen in größerer Entfernung gesehen. Man darf sich dabei nicht durch das Verhalten der Fledermäuse in *bekannter* Umgebung täuschen lassen, welche die räumlichen Verhältnisse bereits aus Erfahrung kennen. Vielleicht ist die geringe Reichweite des einzelnen Ticklautes mit ein Grund dafür, daß im Fluge fortlaufend eine so große Zahl von Ticklauten produziert wird (nach unseren Erfahrungen beim Flug im freien Raum etwa 12—16, nach GALAMBOS und GRIFFIN sogar 20—30 pro Sekunde).

Läßt man Fledermäuse in einem ihnen *unbekannten* Raume fliegen, so halten sie sich meist dicht an Wände und Decke. Sie tasten gewissermaßen mit dem Ratterlaut den Raum und die darin befindlichen Objekte ab und zeigen sich dabei Meister in der schnellen Erfassung der räumlichen Verhältnisse. Das geht z. B. daraus hervor, daß sie schon nach wenigen Rundflügen einen bestimmten Landeplatz zielsicher zurückzufinden wissen. Diese und ähnliche Tatsachen sind ja allen Fledermausbeobachtern geläufig. Die Tiere wissen sich aus Schalleindrücken in engster Verbindung mit den propriozeptiv wahrgenommenen Bewegungen des eigenen Körpers und einem hervorragenden Gedächtnis für die erkannten räumlichen Beziehungen rasch eine ausreichende Kenntnis ihrer jeweiligen Umgebung zu verschaffen, in der sie sich nun ohne Mühe zurechtfinden.

Auch an eingewöhnten Tieren zeigt sich diese gute Orientierungsfähigkeit. Bei Fütterung an einer bestimmten Stelle bildet sich z. B. sofort eine Ortsdressur aus. In einem Fall fütterten wir eine *Myotis emargina-*

¹ G. W. PIERCE und D. R. GRIFFIN, J. Mammal. 19, 454—455 (1938).

² K. SGONINA, Zool. Anz. 109, 325—327 (1935).

³ A. REDTEL, Z. wiss. Zool. 23, 254—288 (1873).

tus von der hochgehaltenen Faust. Nachdem sie sich drei- bis viermal von dort einen Mehlwurm geholt hatte, ließen wir den Arm sinken. Das heranfliegende Tier aber suchte wiederum an der alten Stelle im (jetzt leeren) Raum. Es hatte sich wohl nach den benachbarten Wänden und Möbeln orientiert.

Erstaunlich ist die Fähigkeit der Fledermäuse, sich in den ausgedehnten unterirdischen Stollensystemen der limburgischen Mergelgruben zurechtzufinden. Das Schwergewicht dürfte hier auf die propriozeptive Wahrnehmung der Körperbewegungen fallen, da die glatten Stollenwände wenig Anhaltspunkte zur Orientierung bieten. Völlig rätselhaft aber ist die sinnesphysiologische Grundlage der Fernorientierung, d. h. der Heimfindeleistungen bei Verfrachtung über Entfernungen bis zu 100 km und mehr^{1,2,3}. Es ergeben sich hier ähnliche Probleme wie bei den Vögeln⁴, nur sind die Leistungen bei den Fledermäusen insofern noch merkwürdiger, als bei ihnen der weitreichende Gesichtssinn fehlt.

Summary

SPALLANZANI discovered in 1793 that blinded bats during their flight avoid obstacles as well as normal ones. The question arose what sense organ guided the animals. Contrary to a generally accepted view, recent investigations have shown that the sense of touch plays no part at all in this connection. Obstacle perception is a function of the ear and is due to the fact that bats emit supersonic cries which are reflected from the obstacles ahead of them ("echolocation"). Plugging the ears or shutting the mouth cause severe disturbances. Each

¹ L. BELS, *Natuurhist. Maandblad* 29, 98-101 (1940).

² M. EISENTRAUT, *Zool. Anz.* 144, 20-32 (1943).

³ D. R. GRIFFIN, *J. Mammal.* 26, 15-23 (1945).

⁴ S. DIJKGRAAF, *Zum Problem der Fernorientierung bei Vögeln*, *Österr. Zool. Z.* (im Druck).

supersonic cry has a frequency of about 50 000 vib/sec and an average duration of 2 msec. In a preliminary test it was shown that bats can hear such high notes. The cries are usually emitted in series at a rhythm varying from about 4 up to 170 per second. When approaching an obstacle, the number of cries rises temporarily to double or threefold, for example from 20-30 to 50-60 per second. Just before landing the acceleration is still stronger, and the maximum figure given above may be reached. To the human ear each supersonic cry is audible as a faint click, which may be caused by the abrupt beginning or ending of the cry. The repeated clicks form a rattling sound or buzz. This rattling sound is not only produced during flight, but also when a bat crawls about or prepares to fly off. In these cases too the animals show object perception at a certain distance, respectively they get information about an unobstructed path for flying away. In some species the normal faint clicks are temporarily replaced by clicks of much greater intensity.

The part played by the senses of touch, smell, sight, and hearing in the life of bats is briefly discussed. Since their eyesight is very poor, bats get practically all information about their surroundings by means of echolocation. Minute structures down to threads of 1 mm diameter are detected and located. Discrimination between smooth and rugged surfaces and between objects of different sizes could be shown. The maximum distance at which objects are perceived seems to be less than 50 cm. This might partly explain the frequent repetition of cries during flight in unobstructed space (about 20 cries each second). When brought into a strange room bats fly at first at short range along walls and furniture, using their rattle sound beam to make them audible. As a result of the proprioceptively registered body movements and an excellent place memory the whole situation is soon present in the bat's mind. Successful homing is recorded after transportation of banded bats over 100 km and more. It seems hardly possible to explain this latter fact on the basis of the known senses only.

DISPUTANDA

A propos du rapport entre race et cancer

Je viens de lire l'article de M. PITTARD¹ sur le rapport entre le cancer et la race. Je me permets de faire quelques prudentes remarques concernant la distribution du cancer en Italie, que l'auteur cite à l'appui de ses assertions sur le rapport bien étroit entre la maladie et la race. Le fait qu'en Italie, la morbidité est plus élevée au Nord qu'au Sud est tout à fait vrai: la fig. 1 de mon livre récent («Il Cancro», Casa Editrice Ambrosiana, 1946), dérivée des statistiques officielles, le démontre très bien. Mais il me semble plutôt hasardé d'y voir l'effet exclusif de la distribution raciale. En Italie, comme en France, il y a bien des éléments de la race nordique, dans le Nord comme dans le Sud (les Normands ont bien laissé des gènes héréditaires!); et race alpine et race méditerranéenne ne sont pas si nettement séparées, au point de vue géographique, comme semble l'admettre M. PITTARD dans son brillant article. De plus, il y a des mélanges bien compliqués avec des races diverses: la race dinarique, l'orientale,

etc. Or, le cancer est plus fréquent au nord de la ligne Ostia-Ancona: c'est juste; mais avec des irrégularités qui sont bien difficiles à rapporter à la distribution raciale, qui d'ailleurs est mal définie dans notre pays, sujet à tant d'invasions et de bouleversements historiques. Ainsi, par exemple, la région plus frappée c'est la Toscane, qui dépasse la Lombardie et le Piémont avec éléments raciaux nordiques et alpins en prévalence.

Les auteurs italiens comme FICHERA¹, TIZZANO², etc. ont bien remarqué ces particularités; ils les expliquent en partie comme une apparence statistique: dans certaines régions, comme justement la Toscane et, en général, le Centre-Nord, l'organisation sanitaire est plus parfaite et le nombre des tumeurs malignes dépistées est, par conséquent, plus grand et rentre plus largement dans les statistiques. La Toscane, la Lombardie, l'Emilie ont, même dans les petites villes, des hôpitaux modestes, mais bien organisés, avec d'excellents chirurgiens, tandis que dans le Sud, seulement les villes les plus grandes ont un outillage médical bien

¹ *Tumori* 13, 227 (1927).

² *Studium* 23, no. 8 (1938), *Difesa sociale* 17, no. 4

¹ *Exper.* 2, 306 (1946).