

Echoortende Fledermäuse

Jagdbiotope, Jagdstrategien und Anpassungen des Echohörens

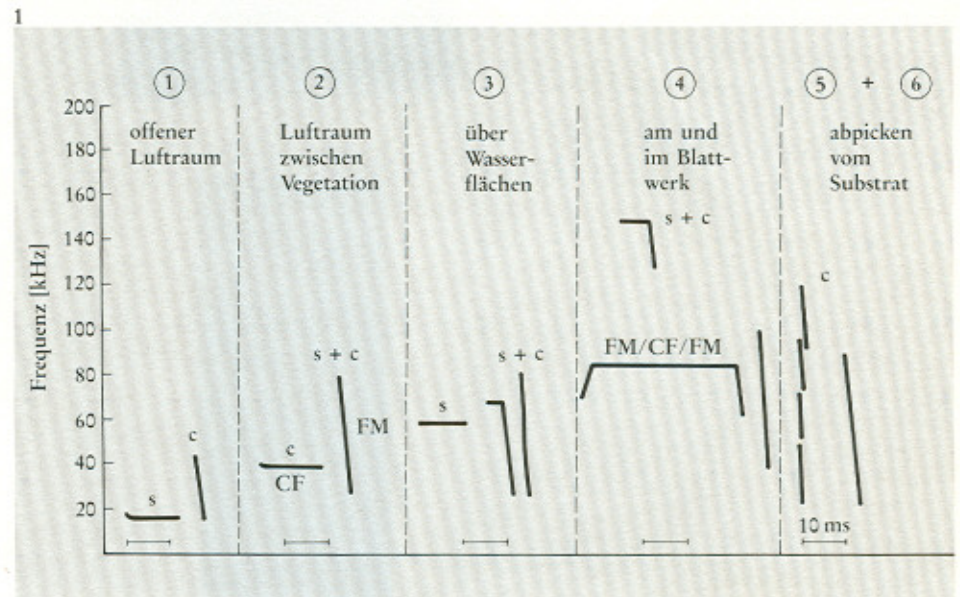
Jeder ist ihnen schon begegnet, den scheinbar lautlos durch den Abendhimmel huschenden Schatten, den Fledermäusen, auch wenn man sie mit verspäteten Schwalben oder Mauerseglern verwechselt haben sollte. Fledermäuse gehören in eine alte und sehr erfolgreiche Säugetierordnung, die sich in zwei divergente Unterordnungen aufteilt, über deren mono- oder diphyletischen Ursprung zur Zeit heftig diskutiert wird: Es gibt die großen, fruchtfressenden Flughunde (Megachiropteren, 175 Arten) der Altwelttropen, die mit einer Ausnahme (Gattung *Rousettus*) nicht echoorten und neuerdings als „fliegende Primaten“ bezeichnet werden, und die artenreiche Gruppe der echoortenden Mikrochiropteren (780 Arten). Sie entstanden vor mehr als 50 Millionen Jahren vermutlich aus baumbewohnenden Insektenfressern und verdanken ihre weltweite Verbreitung von den finnischen Tundren nördlich des Polarkreises bis zur Südspitze Feuerlands zwei spezifischen Eigenschaften, dem Flug, den sie mit den Megachiropteren teilen, und der Echoortung.

Insekten sind die Hauptnahrungsquelle

Diese besonderen motorischen und sensorischen Fähigkeiten erschlossen den Mikrochiropteren den reich gedeckten Tisch nachtaktiver Insekten, den sie fast ohne andere Tischgäste alleine abräumen können.

Einige Gattungen lösten sich von der reinen Insektenkost und erschlossen sich andere Nahrungsquellen. Die meisten der 147 Phyllostomidenarten Südamerikas leben zusätzlich oder ausschließlich von Früchten oder Nektar und Blütenstaub von Pflanzenarten, deren Blüten auf den Fledermausbesuch eingerichtet sind. Wenige, wie beispielsweise die fünf Megadermatidenarten der Altwelttropen, blieben zwar karnivor, aber bevorzugten Wirbeltierkost, wie Fische, Frösche, Eidechsen, Vögel und Kleinsäuger. Am extremsten spezialisierten sich die drei südamerikanischen Vampirarten (Desmodontidae), da sie nur vom Blut anderer Warmblüter leben können.

Wie auch immer die Speisekarte einer echoortenden Fledermaus aussehen mag, sie



erfährt ihre Umgebung vornehmlich über das Gehör. Die Leistungsfähigkeit und die Differenzierungsmöglichkeiten der akustischen Wahrnehmung sind daher Randbedingungen, die den Erfolg bei der Erschließung von Nahrungsnischen und bei der Beutejagd festlegen. Insekten, die Hauptnahrungsquelle der Echoorter, fliegen nicht nur im offenen Luftraum, sondern halten sich bevorzugt nahe der Vegetation auf. Die Bedingungen akustischer Wahrnehmung sind im hindernisfreien Himmel völlig anders als an einer Baumkrone oder gar am Boden und über einer Grasnarbe.

Ortungslaute und Jagdbiotope

Aus systematischen Studien in unterschiedlichen Biotopen schälen sich allgemeine Regeln der Echoortung während des Beutefangs heraus:

- Für das Verfolgen und Fangen einer entdeckten Beute werden frequenzmodulierte (FM), kurze (1–5 ms) Ortungslaute eingesetzt (c in Abbildung 1). Die Laute beginnen bei der höchsten Frequenz und enden ein bis mehrere Oktaven tiefer. Häufig sind sie aus mehreren Harmonischen zusammengesetzt (⊙ in Abbildung 1). Die FM-Laute umfassen typischerweise ein breites Frequenzband von circa 20–80 kHz. Man kann sie daher mit

Abb. 1. Ortungslauttypen und Jagdweisen. Die schematischen Sonagramme (Frequenz-Zeitverlauf) zeigen die Ortungslauttypen, die in den Biotopen ①–⑥ (siehe auch Abbildung 2) während der Beutesuche (s) und beim Fang (c) häufig benutzt werden. Die Zeitbalken markieren 10 ms. FM frequenzmodulierter Laut bzw. Lautanteil, CF tonaler Laut bzw. Lautanteil.

weißem Licht vergleichen. Sie werden durch das Maul oder die Nase mit einer Wiederholrate von 10–150 Pulsen/s ausgesandt. Bei den Hufeisennasen und Hipposideriden ist dieses FM-Signal Bestandteil eines zusammengesetzten Ortungslautes (⊙ in Abbildung 1).

- In der Suchphase, bevor eine Beute entdeckt ist, senden viele, aber nicht alle Arten lange (circa 10 × länger als die FM-Laute), schmalbandige Signale aus. Diese Suchlaute (s in Abbildung 1) sind entweder Töne (CF = constant frequency) oder flach frequenzmodulierte Laute mit einer oder mehreren Harmonischen.

- Die verschiedenen Fledermausarten jagen nicht opportunistisch überall dort, wo Insekten sind, sondern nur in bestimmten Biotopen.

1. Der offene Luftraum

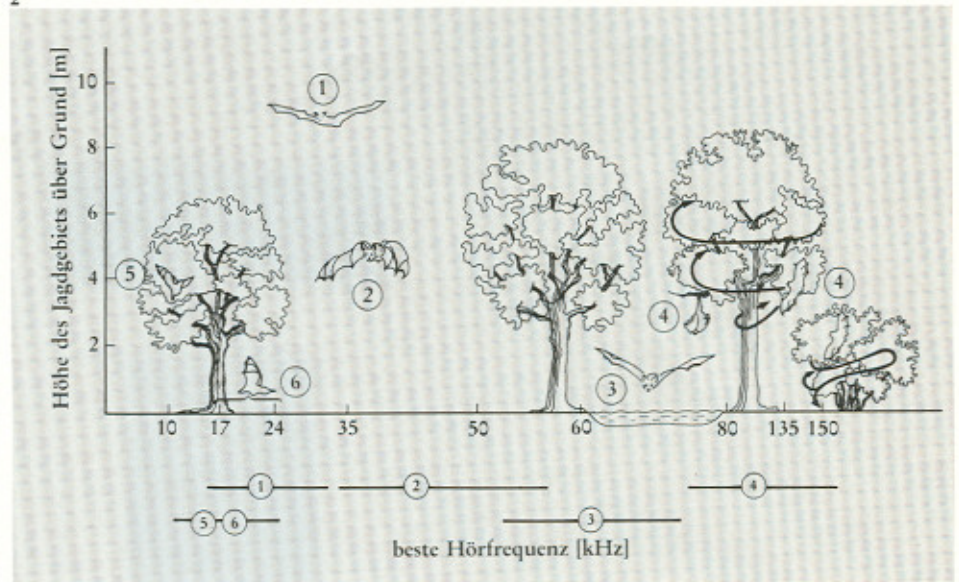
Viele schmalflügelige Arten aus den Familien der Vespertilioniden, Molossididen und Emballonuriden jagen bevorzugt im offenen Luftraum über der Vegetation. Unser einheimischer Abendsegler (*Nyctalus noctula*) ist eine solche „Schwalbe der Nacht“. Die Tiere schießen mit hoher Geschwindigkeit (9–15 m/s) und in weiten Schwüngen durch den Abendhimmel und verfolgen Insekten oft bis dicht über den Boden. In unseren Wohngebieten haben sich die Parkplätze der Einkaufszentren als beliebtes Jagdareal der Abendsegler herausgestellt. Die nachts freie Fläche bietet genügend Raum für schnelle und weiträumige Flugkurven, und die Tageswärme abstrahlende Teerfläche zieht Fluginsekten an, so daß der Tisch für solche „Hochseejäger der Lüfte“ reichlich gedeckt ist. Die meisten Insektenjäger des offenen Luftraumes senden laute, lange (8–30 ms) und schmalbandige Such-Ortungssignale auffallend niedriger Frequenz aus. Sie liegen oft unter 20 kHz und sind daher hörbar (⊙ in Abbildung 1).

2. Der Luftraum zwischen der Vegetation

Dieser Flugraum ist das häufigste Jagdareal insektenjagender Fledermäuse. Langsamere fliegende Arten jagen Fluginsekten zwischen Bäumen, entlang von Waldändern, in Parks und um Gebäude. Die Such-Ortungssignale, die in diesen Arealen benutzt werden, liegen deutlich höher im Ultraschallbereich zwischen circa 20 und 50 kHz, sind aber gleich strukturiert wie die von Jägern im offenen Luftraum (⊙ in Abbildung 1).

3. Wasserflächen

Großes Aufsehen erregte in den 50er Jahren die Entdeckung fischender Fledermäuse in Mittelamerika: *Noctilio leporinus* fliegt dicht über Seen und Flüssen und fängt mit ihren großen, rechenartigen Fußkrallen unter anderem kleine Fische, wenn sie die Wasseroberfläche durchstoßen. Diese Jagdweise über Wasserflächen ist aber gar nicht so selten und die Bezeichnung „fischende“ Fledermaus irreführend. Es handelt sich um Arten wie unsere Wasserfledermaus *Myotis daubentonii*, die bevorzugt die Arthropodenfauna dicht über oder auf Wasserflächen bejagen. Da Wasserinsekten den Insektiziden unserer Landwirtschaft eher entkommen, haben sich die Populationen von am Wasser jagenden Fledermäusen bei uns eher gehalten.



Alle über Wasserflächen jagende Arten benutzen als Such-Ortungssignale entweder breitbandige, kurze FM-Signale oder schmalbandige hoher Frequenz. Auch Kombinationen beider Signaltypen kommen vor (⊙ in Abbildung 1).

4. An und in der Vegetation

Die Insektenjagd im Dschungel und im Gebüsch verlangt gute Flugmanövrierfähigkeit und stellt besondere Ansprüche an die Echodetektion der Beute, da das Blattwerk ebenfalls Echos zurückwirft, die vom Echo der Beute unterschieden werden müssen. Neben einigen anderen Arten jagen vor allem Hufeisennasen und Hipposideriden gerne an und im Blattwerk. Die rötliche Hufeisennase Sri Lankas (*Rhinolophus rouxi*) beispielsweise fliegt abends in den Dschungel zu ihrem individuellen Jagdrevier und fängt dort zunächst im Flug Insekten entlang der Baumkronen und Blattwerke. Wenn der erste Hunger gestillt ist, geht sie zu einer bequemeren Jagdweise über. Sie hängt sich an Ästchen, die aus dem Blattwerk herausragen und sucht, sich pausenlos drehend, mit ihren Ortungssignalen die Umgebung ab. Sobald ein Insekt vorbeifliegt, hebt das Tier ab und kehrt in Sekunden mit der Beute zu ihrem Hängeplatz zurück. Im Schnitt macht die Hufeisennase 16 kurze Fangflüge dieser Art pro Stunde und sendet in einer Nacht mehr als 400 000 Ortungssignale aus.

Die Ortungssignale der Hufeisennasen und Hipposideriden enthalten beim Suchen und Fangen stets eine Tonkomponente (CF) artspezifischer Frequenz, die in einem FM-Puls

endet und bei Hufeisennasen auch mit einem FM-Teil beginnt (⊙ in Abbildung 1). Bei Hufeisennasen ist der CF-Teil wenigstens 10 ms lang und bei Hipposideriden kürzer als 10 ms. Beim Suchen werden die CF-Teile verlängert, und die FM-Komponenten enthalten wenig Schallenergie. Beim Verfolgen und Fangen werden dagegen die FM-Komponenten betont und der tonale Teil verkürzt.

endet und bei Hufeisennasen auch mit einem FM-Teil beginnt (⊙ in Abbildung 1). Bei Hufeisennasen ist der CF-Teil wenigstens 10 ms lang und bei Hipposideriden kürzer als 10 ms. Beim Suchen werden die CF-Teile verlängert, und die FM-Komponenten enthalten wenig Schallenergie. Beim Verfolgen und Fangen werden dagegen die FM-Komponenten betont und der tonale Teil verkürzt.

5. und 6. Substratjagd

Die wenigen karnivoren Arten der Tropen, beispielsweise die Megadermatiden, müssen ihre Frösche, Eidechsen und Mäuse auf dem Boden suchen. Daneben gibt es einige insektenfressende Arten, die sich auf den Fang nicht fliegender Arthropoden spezialisiert haben. Das europäische Langohr beispielsweise, *Plecotus auritus*, pickt Insekten und

Spinnen von Blättern, Rinden, Häuserwänden und von beleuchteten Fensterscheiben (© in Abbildung 2). Diese Fledermausarten, die Beute vom Substrat aufnehmen, werden im Englischen treffend als „gleaning (ährenlesend) bats“ bezeichnet.

Alle „gleaning bats“ senden ausnahmslos sehr breitbandige (120–20 kHz) und leise Ultraschallpulse aus, die extrem kurz sind (0,2–1,5 ms; © und © in Abbildung 1).

Anpassungen des Hörsystems an die Jagdbiotope

Die Untersuchungen des Echoortungsverhaltens im Freiland haben gezeigt, daß es eine Korrelation zwischen den verschiedenen Typen von Jagdarealen und der Art der Ortungslautsignale gibt. Wenn diese Korrelationen Ausdruck angepaßter Ortungssysteme sein sollten, müßte auch der Echoempfänger, das Gehör der entsprechenden Fledermausarten, spezifische Anpassungen an die Jagdbiotope zeigen.

Echoortung im offenen Luftraum

Fledermäuse, die im offenen Luftraum jagen, werden keine Schwierigkeiten haben, die Echos von fliegenden Insekten als distinkte Hörereignisse wahrzunehmen. Bei der Echoortung mit kurzen FM-Ortungslauten werden Echos von Insekten, die mehr als 50 cm vom Blattwerk entfernt fliegen, nicht mehr mit denen vom Hintergrund überlappen. Bei der Jagd oberhalb der Vegetation wird jedes Echo mit hoher Wahrscheinlichkeit eine potentielle Beute anzeigen, und eine Unterscheidung zwischen Beute- und Hintergrundecho erübrigt sich.

Wie Abbildung 1 erkennen läßt, ist die Höhe der ausgesandten Frequenz ein guter Indikator für das Jagdbiotop: je niedriger die Frequenz des Suchlautes, desto höher liegt das Jagdgebiet der Fledermaus über der Vegetation, bzw. desto weiträumiger ist der Luftraum, der vom Ortungssignal erfaßt werden soll. Die Frequenzempfindlichkeit der Ohren von Fledermausarten, die fliegende Insekten jagen (Abbildung 2, ⊕–⊙), ist an diese Beziehung zwischen Jagdbiotop und Ortungsfrequenz angepaßt. Die „beste“ Frequenz des Hörens, das heißt die Frequenz, für die das Ohr am empfindlichsten ist, korreliert auf gleiche Weise mit dem Jagdgebiet: je niedriger die Frequenz besten Hörens, desto höher über dem Boden wird die Fledermaus jagen

(Abbildung 2). Wieso benutzten Fledermausarten, die über weite Distanzen Beute erkennen müssen, niedere Frequenzen für die Echoortung?

Schallabsorption in Luft

Das läßt sich aus der Physik der Schalleitung in der Atmosphäre erklären. Schallenergie wird von Luft absorbiert. Die Absorption ist um so größer, je höher die Temperatur, die Luftfeuchtigkeit und vor allem die Schallfrequenz ist. Der Schalldruck eines Signals von 30 kHz wird beispielsweise um 80 dB vermindert sein, wenn es von einem idealen Reflektor in 7 m Entfernung zurückkommt (dB = Dezibel, ein logarithmisches Vergleichsmaß. Eine Schalldruckänderung um 20 dB entspricht einer Veränderung der Schallamplitude um eine Zehnerpotenz). Die gleiche Schalldruckminderung erfährt ein 120 kHz-Signal schon bei der Reflexion an Gegenständen aus nur 4 m Entfernung (Lufttemperatur 25 °C, relative Luftfeuchtigkeit 50%). Fledermäuse, die im offenen Nachthimmel jagen, müssen Echos von Insekten aus größerer Entfernung detektieren können und tun deshalb gut daran, Ortungssignal und Gehör auf die weiterreichenden niederen Frequenzen abzustimmen. Hoch jagende Fledermäuse haben ihr Hör- und Ortungssystem an niedere Frequenzen (8–25 kHz) angepaßt, um trotz Schallabsorption über große Distanzen orten zu können. Die maximale Reichweite dürfte zwischen 30 und 50 m liegen. Sie wird mit einer geringeren räumlichen Auflösung bezahlt, die bei kürzeren Wellenlängen, also höheren Frequenzen, besser ist.

Schallabsorption in Luft erklärt jedoch nicht, warum diese Fledermäuse mit langen, schmalbandigen Ortungslauten nach Insekten suchen. Es wird vermutet, daß die Tiere durch solche Laute die ganze Vokalenergie in das Frequenzband packen, für das ihr Gehör am empfindlichsten ist. Tatsächlich stimmt bei jeder Art die Frequenz der Suchlaute mit der des besten Hörens (das heißt der Frequenz, für die das Ohr am empfindlichsten ist, Abbildung 2) überein. Um leise Echos aus großer Entfernung noch hören zu können, sollte das neuronale Hörsystem die Antwort auf das Echo über die gesamte Echolänge integrieren, wofür es noch keine Beweise gibt. Die langen, schmalbandigen Signale könnten aber auch dazu benutzt werden, spezifisch den Flügelschlag der Beute im Echo zu detektieren.

Die Jagd in echoverrauschter Umgebung

Für echoortende Fledermäuse, die nahe an der Vegetation jagen, ist die Hörsituation dramatisch schlechter. Die Tiere werden in der Regel nach jedem Ortungslaut eine Kaskade sich überlappenden Echos hören, da selbst bei Ortungspulsen von nur 1 ms Länge Echos aus einer Raumtiefe bis zu 16 cm überlappen. Außerdem sind Blätter, Zweige, Grasnarben etc. im Vergleich zur gesuchten Beute sehr ausgedehnte Objekte, was bei den kurzen Entfernungen zu hohen Echoschalldrücken führt. Trotz dieser gravierenden Erschwernisse fangen Hipposideriden fliegende Insekten in Hecken und pflücken Wimperfledermäuse (*Myotis emarginatus*) Insekten und Spinnen von Blättern oder Holzbalken ab. Ihr Hörsystem hat offensichtlich das Problem gelöst, wie man trotz Hintergrundrauschen (echo-clutter) eine kleine Beute akustisch erkennen kann.

Flügelschlagdetektion

Hufeisennasen und Hipposideriden sind typische Vertreter der Arten, die an und in der Vegetation jagen. Ihre Ortungslaute enthalten stereotyp eine konstantfrequente Komponente, die bei Hufeisennasen im Schnitt 40 ms lang ist. Betrachtet man Echos, die vom Blattwerk reflektiert werden, sieht man sofort, warum für die Echoortung in einem solchen Milieu tonale Signale vorteilhaft sein könnten (Abbildung 3): Ein Tonsignal wird zwar zeitverschmiert von den unterschiedlich weit entfernten Blättern reflektiert, seine Frequenz bleibt aber unverändert. Selbst Blattbewegungen bei Windgeschwindigkeiten von 3 m/s können dem Spektrum des Echotons wenig anhaben, während bei FM-Signalen durch Interferenzen zwischen den Blattechos die Frequenzstruktur des Signals sich deutlich verändert. Offensichtlich sind die von der Geschwindigkeit der zufallsgesteuerten Blattbewegungen induzierten Verschiebungen der Echofrequenz durch Dopplereffekte so gering, daß sie das nadelförmige Frequenzspektrum des Tonechos kaum verbreitern (Abbildung 3). Die Situation verändert sich jedoch dramatisch, wenn vor einem solchen Hintergrund ein Insekt vorbeifliegt. Jetzt erscheinen auf dem Echoton im Rhythmus des Flügelschlags akustische Glanzlichter (glints). Das sind pulsartige Intensitätserhöhungen, die entstehen, wenn der schlagende Flügel momentan senkrecht zum einfallenden Schall steht, und kurze Verbreiterungen

des Frequenzbandes durch Dopplereffekte, die von der Geschwindigkeit der Flügelbewegungen abhängen. Fliegende Insekten erzeugen also Echosignaturen, die markant aus dem vom Hintergrund reflektierten Echoton herausragen. Deshalb ist ein langer CF-Laut für die Detektion flügel Schlagender Beute vor dichtem Hintergrund ein geeigneteres Ortungssignal.

Unsere Feldbeobachtungen im Dschungel Sri Lankas bestätigten diese Annahme. Die Hufeisennasen jagten im dichten Wald nur fliegende Insekten und suchten dabei die Umgebung pausenlos mit langen Reintönen ab (Abbildung 4a). Verhaltensversuche im Labor haben gezeigt, daß die Hufeisennasen nur flügel Schlagende Beute detektieren. Dabei genügt ein einziger Flügel Schlag, um einen Fangflug auszulösen. Nicht fliegende, bewegungslose Insekten werden dagegen selbst in nächster Nähe nicht beachtet, also wohl im Echo nicht erkannt.

Das Hörsystem ist optimal angepaßt

Das Hörsystem der Hufeisennasen und der Hipposideriden ist auf einzigartige Weise an

die Ortung mit Tonkomponenten und das Hören der akustischen Glanzlichter angepaßt. Das Innenohr (Cochlea) der Säugetiere, so auch das der echoortenden Fledermäuse, ist ein Frequenzanalysator, der jede Schallfrequenz an einem zugehörigen Ort maximaler Erregung auf der Basilarmembran abbildet. Hohe Frequenzen werden aufgrund der hydromechanischen Eigenschaften der Cochlea an der Basis und niedere Frequenzen in einem logarithmischen Maßstab (harmonischen Frequenzabständen entsprechen etwa gleichlange Ortsabstände der Erregung auf der Basilarmembran) zur Cochleaspitze hin (apikal) abgebildet. Diese logarithmische Abbildungsregel des Säugerohres trifft auf Hufeisennasen und Hipposideriden nur noch partiell zu. Der schmale Frequenzbereich des Echoortungstones und der aufmodulierten „glints“ ist auf der Basilarmembran dieser Tiere über eine ganze Halbwindung gespreizt (Fovea von 72 bis 77 kHz in Abbildung 4b) und nimmt damit eine Strecke des Frequenzanalysators ein, auf der sonst eine ganze Oktave (beispielsweise 60–30 kHz) untergebracht wird. Für das Hören hat diese gespreizte Frequenzabbildung, oder akustische Fovea, wie wir sie nennen, weitreichende Folgen. Das Audiogramm, das ist die Hörkurve

der Fledermaus, beinhaltet ein extrem schmales Hörfilter, das auf die artspezifische Ortungsfrequenz abgestimmt ist: bei *Rhinolophus ferrumequinum*, der Großen Hufeisennase auf 83–86 kHz, *Rhinolophus rouxi* aus Sri Lanka 73–79 kHz (Abbildung 4c), *Hipposideros speoris* 127–133 kHz, *Hipposideros bicolor* 142–145 kHz. Die Analyse individueller Ortungssysteme hat gezeigt, daß Ortungsfrequenz und Mittenfrequenz des Hörfilters innerhalb einer Art sogar von Individuum zu Individuum etwas verschieden sind und stets individuell aufeinander abgestimmt werden. Dabei gibt es auch Geschlechtsunterschiede.

Diese enge und individuelle Festlegung des Frequenzbandes für die Echodetektion hat zwei wichtige Folgen:

1. Die Systeme werden störungsempfindlich, da Signale, die der eigenen Frequenz nicht entsprechen, von dem auf die persönliche Frequenz abgestimmten Hörfilter schlecht oder gar nicht erfaßt werden.

2. Das System reagiert sehr empfindlich auf geringfügige Modulationen der Echofrequenz, also beispielsweise auf die glints, die durch flügel Schlagende Insekten im Echo entstehen. Selbst geringfügige Veränderungen der Frequenz um 10 Hz erzeugen eine neuronale Antwort. Diese feine Sensibilität für Frequenzschwankungen beruht zum einen auf der gespreizten fovealen Abbildung des Ortungsfrequenzbandes, die eine enge Feinabstimmung des Frequenzbandes erlaubt, auf das eine Rezeptorzelle und die zu-

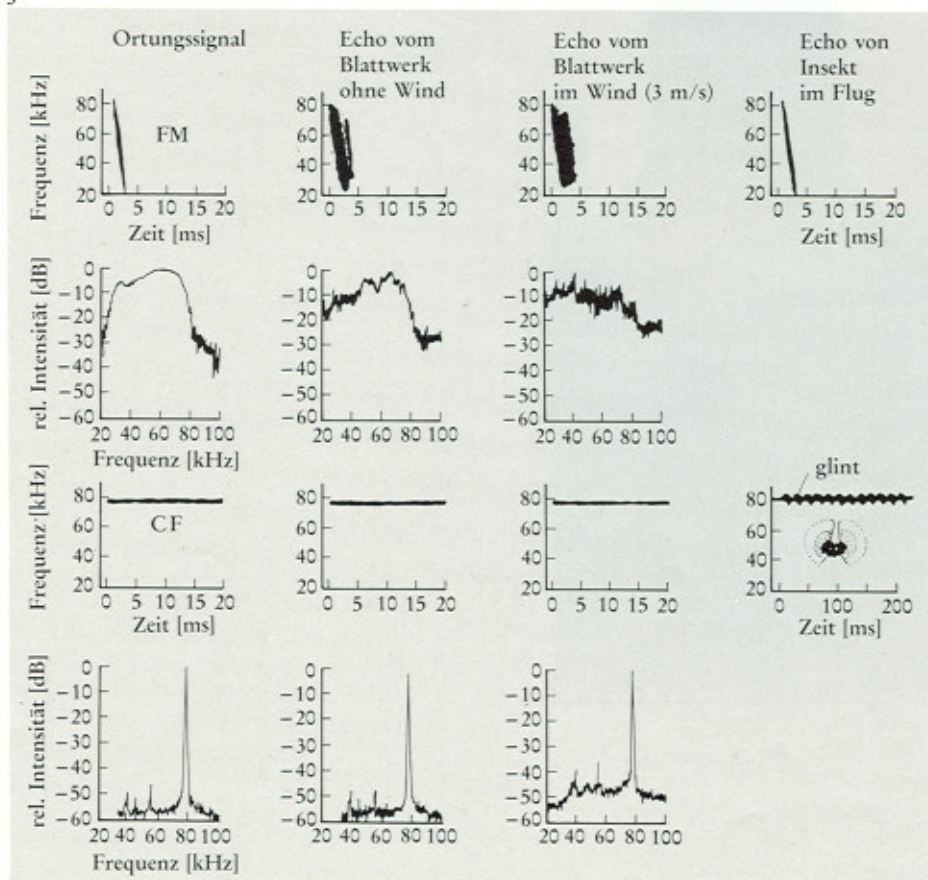


Abb. 3. Ton-Ortungssignale (CF) eignen sich gut zur Detektion flügel Schlagender Beute in echoverrauschter Umgebung. Sonogramme (Frequenz-Zeitverlauf, obere Graphiken) und Spektren (Energieverteilung über die Frequenzen, untere Graphiken) eines FM-Signals und seiner Echos vom Blattwerk (obere Hälfte) und eines CF-Signals (untere Hälfte). Man beachte, daß sich die Struktur und das Spektrum des CF-Signals im Gegensatz zum FM-Signal bei der Reflexion von unbewegtem und bewegtem Blattwerk kaum ändert. Die Flügel schläge eines Insekts sind als akustische Glanzlichter (glints) in CF-Echos markant kodiert und daher leicht von Echos vom Blatthintergrund zu unterscheiden. [Echophonogramme von fliegenden Insekten aus: R. Kober, Promotionsarbeit, Universität Tübingen 1988]

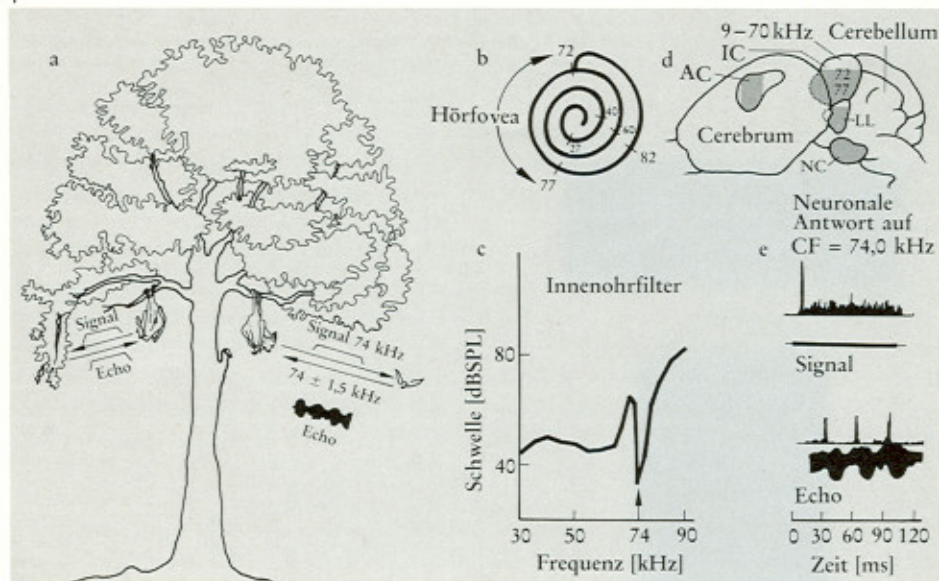


Abb. 4. Flügelschlagdetektion mit einer Hörfovea bei Hufeisennasen und Hipposideriden. Schema des Ortungsverhaltens am dichten Blattwerk (a). Linke Hufeisennase: das ausgesandte FM/CF/FM-Signal (siehe Abbildung 1) wird vom Blattwerk wenig verändert reflektiert. Rechte Hufeisennase: Trifft das Signal auf ein fliegendes Insekt, so kodiert der CF-Teil des Echos (Frequenz 74 kHz) jeden Flügelschlag als „glint“ (74 ± 1.5 kHz). Die Frequenzkarte auf der Basilar-membran des Innenohrs von *Rhinolophus rouxi* (b). Der Frequenzbereich der CF-Echokomponente und der „glints“ von 72–77 kHz ist weit gespreizt als „Hörfovea“ abgebildet. Frequenzen außerhalb der Fovea sind wie bei anderen Säugern logarithmisch abgebildet. Die Zahlen geben die Frequenz in kHz an, die an dieser Stelle der Basilar-membran abgebildet wird. Hörkurve (c) einer Hufeisennase (*Rhinolophus rouxi*), in der die Fovea als enger Hörfilter erscheint, der genau auf die individuelle Echofrequenz der CF-Komponente (Pfeil) abgestimmt ist. Mit diesem engen Filter wird das Echohören flügelschlagender Beute störungsempfindlich. In der aufsteigenden Hörbahn des Gehirns der Hufeisennasen (d) sind die fovealen Hörfrequenzen (*Rb. rouxi*, 72–77 kHz) enorm überrepräsentiert (schattierte Flächen innerhalb der Hörzentren: NC Nucleus cochlearis, LL Kerne des lateralen Lemniskus, IC Colliculus inferior des Mittelhirns, AC Gehör-cortex). Im Mittelhirn (IC) ist die Repräsentation der Hörfrequenzen von 9–70 kHz auf eine dorsale schmale Zone zugunsten der fovealen Frequenzen von 72 bis 77 kHz zusammengedrängt. Antworten (e) eines auf die Echofrequenz (CF = 74 kHz) abgestimmten Hörneurons auf den Ortungs-laut (oben) und ein Echo von einem flügel-schlagenden Insekt. Man sieht, daß das Neuron nur auf den Beginn des Ortungs-lautes antwortet, aber auf jeden durch den Flügelschlag induzierten „glint“ im Echo mit einem Spike reagiert. Die Flügel-schlagfolge kann also neuronal kodiert werden.

gehörigen Hörnervenfasern ansprechen; zum anderen beruht sie auf neuronalen Verschaltungsmechanismen, welche die Antwort auf einen reinen Ton abschwächen, kleinste Modulationen (glint-Folgen) aber verstärken (Abbildung 4e). Dieses spezifische neuronale Antwortverhalten erklärt auch, warum Hufeisennasen nicht-flügelschlagende Insekten, Ziele also, die im Echo keine glints erzeugen, nicht beachten.

Der schmale, foveale Frequenzbereich von beispielsweise 72–77 kHz bei *Rhinolophus rouxi* nimmt mindestens 1/4 der Cochlea ein. Entsprechend ist dieses Frequenzband bei der tonotopen Frequenzrepräsentation in allen Zentren der aufsteigenden Hörbahn (NC, LL, IC und AC in Abbildung 4d), einschließlich des Hörcortex, massiv überrepräsentiert (dunkelgrau in Abbildung 4d). Auch im Sehsystem nimmt der kleine foveale Ausschnitt des Sehraums nahezu die Hälfte des Seh-cortex ein. Die Analogie geht sogar noch weiter: das Bild eines bewegten Gegenstandes halten wir durch Augenfolgebewegungen auf der fovealen Retina. Wenn eine echotende Hufeisennase eine Beute verfolgt, verschiebt sich durch die von der eigenen Fluggeschwindigkeit erzeugten Dopplereffekte die Frequenz des gesamten Echosignals nach oben und droht auf dem fovealen Frequenzband herauszuwandern. Die Hufeisennasen verhindern dies, indem sie die ausgesandten Ortungslaute um den Frequenzbetrag absenken, um den das zuletzt gehörte Echo über der fovealen Hörfrequenz lag. Auf diese Weise wird das ganze flügelschlagsensitive Detektionssystem von der Eigengeschwindigkeit der Fledermaus abgekoppelt.

Dieses Ortungssystem läßt sich mit dem Rundfunk vergleichen: Ein Sender benutzt eine für ihn charakteristische Trägerfrequenz, auf die das Empfangsgerät mit einem Filter genau abgestimmt ist. Auf diese Trägerfrequenz ist die eigentlich zu übermittelnde Nachricht aufmoduliert, die vom nachgeschalteten Apparat analysiert wird. Die Modulationen enthalten also die Botschaft, während die Trägerfrequenz lediglich dafür sorgt, daß der Empfänger störungsfrei nur „seinen“ Sender empfängt.

Beutedetektion durch Änderung der Echofarbigkeit?

Die Echoortung mit langen Tonsignalen und einem engen, auf die persönliche Frequenz abgestimmten Hörfilter, schafft Zugang zu fliegenden Insekten in der Vegetation. Im gleichen Biotop jagen freilich auch andere Fledermausarten, die, wie das Langohr, Insekten, Raupen und Spinnen von Blättern ablesen und deren Ortungslaute keine konstant-frequenten Teile aufweisen. Es ist unklar, wie diese Fledermäuse ihre Beute akustisch erkennen. Eine Möglichkeit böte die Analyse des Echospektrums, das von einer komplexen Oberflächenstruktur reflektiert wird. Für diese Art der Echoortung eignen sich „weiße“ Signale, die ein breites Frequenzband gleicher Schallenergie enthalten. Wenn eine Oberflächenstruktur beschallt wird, werden bei der Echoreflexion Schallwellen, die von den verschiedenen Tiefenebenen zurückgeworfen werden, interferieren (Abbildung 5a). Dabei löschen sich Schallwellen, die um eine halbe Wellenlänge verschoben sind, aus und solche, die um eine ganze diffe-

rieren, also phasengleich sind, verstärken sich. Wird beispielsweise eine Oberfläche mit nur zwei Ebenen, die eine Tiefe von 2 mm hat, mit einem „weißen“ Ortungslaut von 120–20 kHz beschallt, so weist das reflektierte Frequenzspektrum bei 41,75 kHz ein Loch auf.

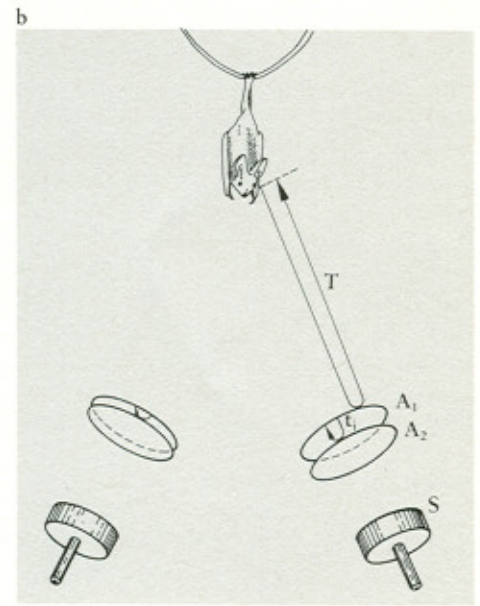
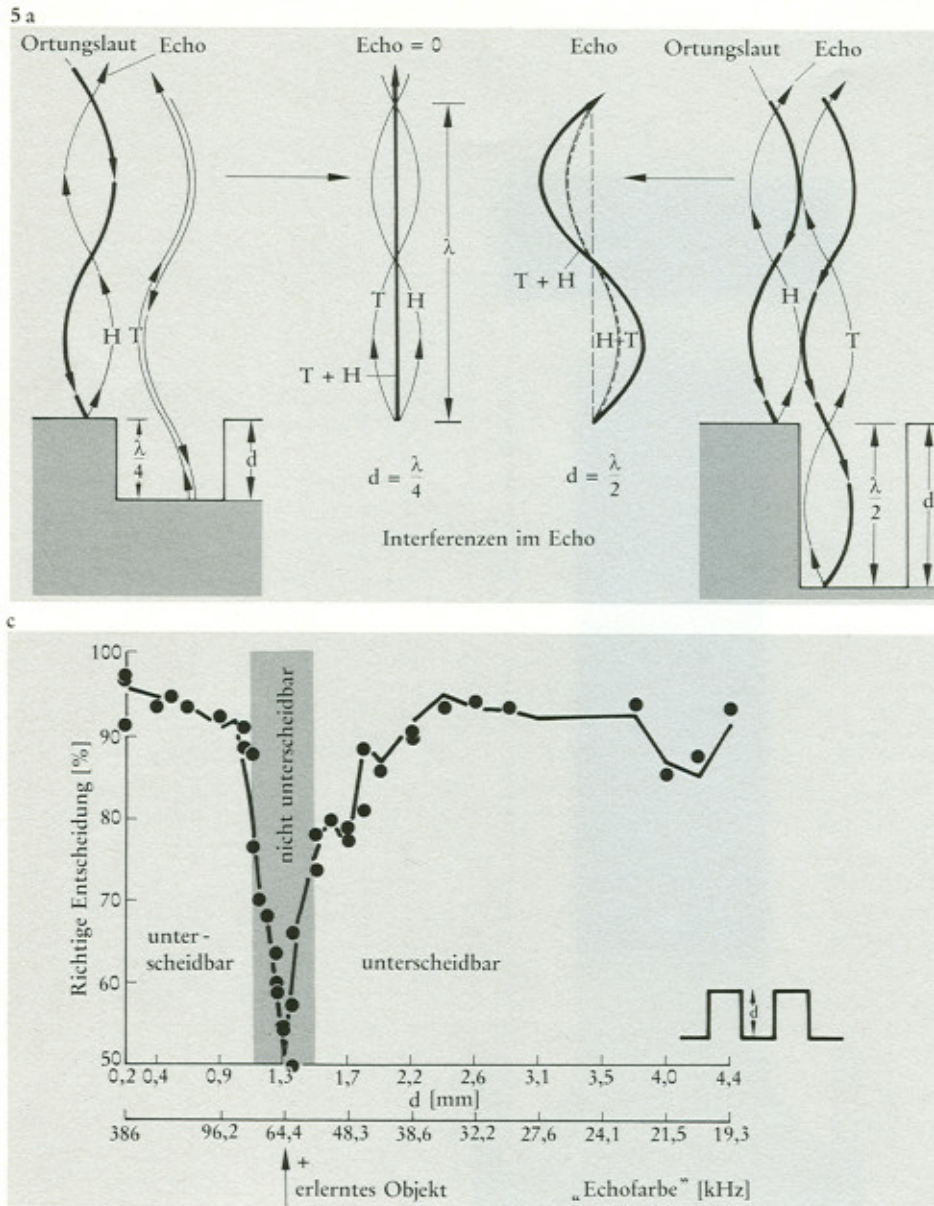


Abb. 5. Die Echofarbigkeit. Schematische Darstellung der Interferenz von Echowellensystemen an einer idealisierten Struktur, einem Zweifrontenziel (a). H: Echos von der oberen Fläche, T: Echos von der tieferen Fläche des Zweifrontenziels; d ist die Strukturweite des beschallten Ziels. Man sieht, daß sich die interferierenden Echowellensysteme H und T auslöschen für $d = \lambda/4$ (linke Hälfte) und sich addierend verstärken für $d = \lambda/2$ (rechte Hälfte). Darstellung (b) der Dressur einer Fledermaus (*Megaderma lyra*) auf ein elektronisches Zweifrontenziel (Phantomecho), das die Strukturweite $d = 1,3$ mm simuliert. S Lautsprecher A_1, A_2 Phantomziele, T Laufzeit des Phantomechos, A_1 Laufzeitdifferenz zwischen Vorder- und Hinterfront des Phantomziels. Die Unterscheidung (c) eines futterbelohnten Phantomziels mit der simulierten Strukturweite 1,3 mm (Frequenzauslöschung bei 64,4 kHz) von Phantomzielen anderer Strukturweiten (d) und entsprechend anderer Frequenzauslösungen („Echofarbe“). Man sieht, daß eine Verschiebung der Frequenzauslöschung um 8 kHz oder eine Änderung der Strukturweite um nur 0,2 mm! erkannt werden kann.

S. Schmidt hat in unserem Labor Fledermäuse auf elektronisch simulierte „Phantomechos“ dressiert. Sie spielte über Lautsprecher den echoortenden Tieren ihre eigenen „weißen“ Ortungslaute mit einer Bandbreite von 20–120 kHz zurück, schnitt aber durch elektronische Interferenzbildung die Frequenz von 64,4 kHz heraus. Ein solches Phantomecho simuliert die Reflexion von einer Oberfläche mit einer Strukturweite von 1,3 mm. Die Tiere hatten gelernt, an der Stelle Futter zu holen, wo dieses Phantomecho zurückgespielt wird (Abbildung 5b). In Unterscheidungsversuchen stellte sich heraus, daß die Tiere das gelernte Phantomecho von solchen unterscheiden konnten, bei denen die ausgelöschte Frequenz um mindestens 8 kHz verschoben war (Abbildung 5c). Das entspräche einer realen Veränderung der Strukturweite

um nur 0,2 mm. Aus vielen neurophysiologischen Versuchen wissen wir, daß das neuronale Hörsystem solche und noch viel kleinere Frequenzverschiebungen gut kodieren kann.

Diese Versuchsergebnisse zeigen, daß Echospektren breitbandiger Ortungssignale eine ergiebige Informationsquelle sein können, anhand derer eine echoortende Fledermaus so unterschiedliche Strukturen wie „Raupe, Spinne, Käfer auf einem Untergrund“ unterscheiden könnte. Das wird große Generalisierungsleistungen des zentralnervösen Hörsystems verlangen, da die tatsächlich gehörten Echospektren von ein und demselben beschallten Objekt sich mit dem Beschallungswinkel und der Orientierung zur Fledermaus ändern. G. von der Emde und H. U. Schnitzler in Tübingen haben gezeigt, daß

Fledermäuse zu solchen Generalisierungen in der Lage sind. Für die bloße Detektion potentieller Beute würde es jedoch genügen, wenn die Fledermaus auf die Änderung des Echospektrums, also die Änderung der Echofarbe, achtet, denn jede kleine Bewegung eines Insekts auf einem Untergrund verändert die komplexe Oberflächenstruktur. Diese Veränderung der Echofarbe, gleichgültig wie sie qualitativ ausfällt, könnte der suchenden,

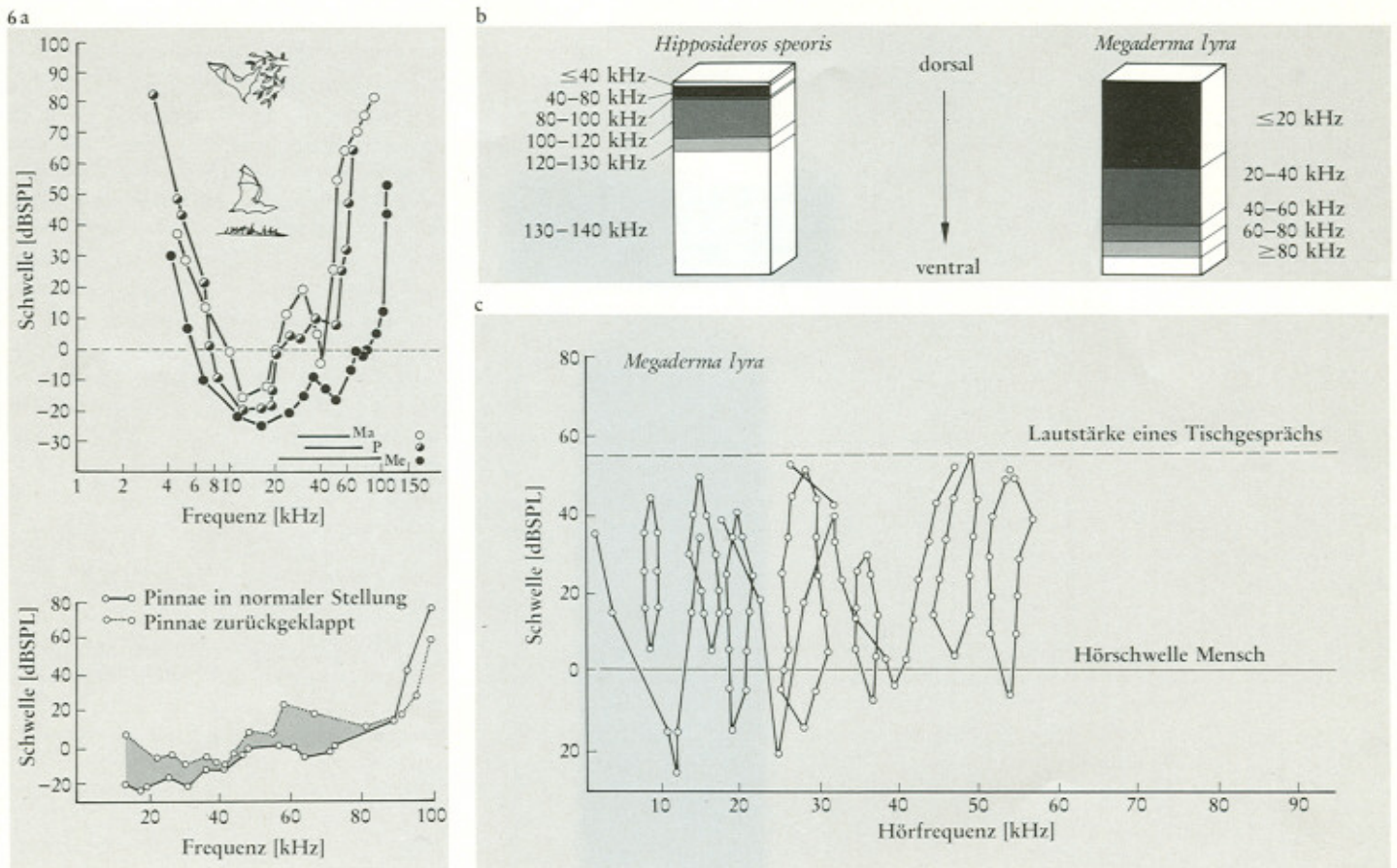


Abb. 6. Empfindlichkeit des Gehörs (a) für leise und niederfrequente Hörsignale bei Fledermausarten, die Beute vom Boden holen (Ma: *Macroderma gigas*, Me: *Megaderma lyra*) bzw. von Blättern und Rinden ablesen (P: *Plecotus auritus*). Obere Graphik: Die Hörkurven der drei Arten zeigen, daß sie am besten bei Frequenzen hören, die unterhalb des Frequenzbereichs ihrer Ortungslaute (Balken über der Abszisse) liegen. Die niedrigsten Schwellen werden zwischen 10 und 25 kHz bei -27 dB SPL erreicht. Die gestrichelte Linie bei 0 db SPL gibt die Hörschwelle des menschlichen Gehörs bei 1 kHz an. Die drei Arten hören 22mal empfindlicher als der Mensch. Es sind die niedrigsten Schwellen, die bislang gemessen wurden. Untere Graphik: Die hohe Empfindlichkeit stammt zu einem großen Teil von den großen Ohrmuscheln. Bei *Megaderma lyra* reduziert sich die Empfindlichkeit, wenn man die Ohrmuscheln aus dem Schallfeld herausklappt (gestrichelte Kurve). Das dunkelgraue Gebiet gibt die Schwellendifferenz zwischen Hören mit (ausgezogene Linie) und ohne Ohrmuscheln an. Frequenzrepräsentation (b) im Mittelhirn (Colliculus inferior) bei einem Substratjäger (*Megaderma lyra*) und einem

auf Flügelschlagdetektion spezialisierten Echoorter, der Fluginsekten nahe am Blattwerk jagt (*Hipposideros speoris*). Im Colliculus inferior sind die Frequenzen von dorsal nach ventral in aufsteigender Reihenfolge repräsentiert. Man sieht, daß bei *H. speoris* das Frequenzband der Echoortung (130–140 kHz) enorm überrepräsentiert ist, während beim Substratjäger *M. lyra* Neurone mit Frequenzen unterhalb des Frequenzbereichs der Ortungslaute überwiegen (schwarz, ≤ 20 kHz). Neurone, die nur auf leise Signale antworten (c). Beim Substratjäger *Megaderma lyra* haben viele Hörneurone (Colliculus inferior) eine obere Schwelle, das heißt sie antworten auf laute Hörreize (über der gestrichelten Linie) nicht mehr. Dagegen reagieren viele auf wesentlich leisere Signale als das menschliche Gehör (durchgezogene Linie).

echoortenden Fledermaus signalisieren, daß sich in ihrem Schallfeld etwas bewegt, also eine potentielle Beute zu erwarten ist.

Es ist in der Tat häufig beobachtet worden, daß „gleaning bats“ vor einer Beute rüttelnd stehen bleiben und nur dann zupacken, wenn die Beute sich bewegt. Umgekehrt machen sich das viele Insekten zunutze, indem sie sofort in eine Starre verfallen, wenn sie mit Ultraschallpulsen beschallt werden. Der letzte Beweis für diese Detektion von sich bewegender Beute auf Flächen anhand der Änderung der Echofarbigkeit steht noch aus.

Beutedetektion durch passives Hören

Das Absuchen von Blättern und Rinden im langsamen oder rüttelnden Flug kostet viel Energie und lohnt sich nur in einem mit Insekten gut besetzten Milieu. Schwieriger ist die Situation für die karnivoren Arten der Tropen, die den Boden nach Kleinwirbeltieren abhören. Da Eidechsen, Vögel, Mäuse und andere auch bei Nacht meist versteckt leben und sich nicht auf dem Präsentierteller zeigen, eignet sich Echoortung wenig zur Detektion solcher Beute.

Viele Verhaltensversuche an Megadermatiden, *Antrozous pallidus* und der „froschfressenden“ Fledermaus *Trachops cirrhosus* haben gezeigt, daß diese Tiere ihre Beute an deren Geräusche detektieren und lokalisieren können. Die froschfressende Fledermaus kann sogar eßbare von giftigen Froscharten an den Rufen unterscheiden. Die australische Gespenster-Fledermaus, *Macroderma gigas*, greift gierig Tonbandgeräte an, von denen Vogelgezwitscher abgepielt wird.

Auch an diese akustische Jagdweise, das Hören auf leiseste Geräusche, ist das Hörsystem der betreffenden Fledermausarten detailliert angepaßt. Sowohl in Verhaltenstests als auch in neurophysiologischen Versuchen gewonnene Hörkurven zeigen, daß solche Fledermäuse im Frequenzbereich unterhalb des Frequenzbandes ihrer eigenen Ortungslaute extrem empfindlich hören (Abbildung 6a). Im Frequenzband von 10–25 kHz, in dem Raschelgeräusche sehr viel Energie enthalten, erreichen die Megadermatiden Schwellen von –27 dB SPL: Die Hörempfindlichkeit ist also 22 mal besser als bei Menschen, dessen Hörschwelle unter optimalen Bedingungen 0 db SPL beträgt. Damit können die Tiere leiseste Geräusche auch aus größeren Entfernungen hören und lokalisieren.

Diese von keinem anderen Tier erreichte Hörempfindlichkeit beruht zu einem großen Teil auf einer Verstärkerwirkung der großen Ohrmuscheln für den einschlägigen Frequenzbereich (Abbildung 6b). Klappt man die in der Mitte zu einer einheitlichen Hörantenne verwachsenen Ohrmuschel bei *Megaderma* aus dem Hörfeld heraus, so reduziert sich die Hörsensitivität auf das Normalmaß (circa 0 db SPL). Diese periphere Anpassung auf dem Niveau des Außenohres wird durch neurale ergänzt. So sind bei *Megaderma lyra* im großen Hörzentrum des Mittelhirns, im Colliculus inferior, die Frequenzen unterhalb 25 kHz (Frequenzband der Raschelgeräusche) überrepräsentiert, während die Repräsentation der Frequenzen der eigenen Ortungslaute weniger Platz einnimmt (Abbildung 5c).

Im Frequenzbereich von 15–40 kHz fanden wir viele Neurone, die obere Schwellen haben. Diese Neurone antworten nur auf leise Hörreize und verstummen wieder, wenn die Reizintensität Zimmerlautstärke (40–50 dB SPL) erreicht (Abbildung 5d).

Schließlich fanden wir bei *Megaderma lyra*,

und inzwischen auch beim Vampir *Desmodus rotundus* (mit U. Schmidt, Bonn), im rostralen Teil des Colliculus inferior Neurone, die auf Tonreize oder frequenzmodulierte Signale nur schlecht oder gar nicht antworteten, aber vehement feuerten, wenn ein leises Geräusch vorgespielt wurde. Diese geräuschspezifischen Neurone sind unglaublich empfindlich. Bei *Megaderma* antworteten solche Neurone jedesmal, wenn der Experimentator bei geschlossener Tür im benachbarten Raum über seinen Bart strich, und beim Vampir reagierten diese Neurone auf die normalen Ein- und Ausatemgeräusche des Versuchsleiters, der circa 5 m entfernt in einer Ecke des Labors stand. Diese auf leise Geräusche spezialisierten Neurone sind „Kategorie-Detektoren“, die neuronal so verschaltet sind, daß nur Hörsignale, die höchstwahrscheinlich eine potentielle Beute signalisieren, beantwortet werden.

Schlußbemerkung

Das Unterdrücken und Herausfiltern unerwünschter Signale jeder Art ist ein generelles Problem aller informationsverarbeitenden Systeme. Echoortende Fledermäuse sind mit diesem Problem durch das selbsterzeugte Echo rauschen vom Hintergrund (echo-clutter) unmittelbar konfrontiert. Wir haben zwei verschiedene Problemlösungen und eine noch hypothetische beschrieben, wobei jeder Weg ganz spezifisch an ein bestimmtes Jagdbiotop angepaßt ist:

1. Huftisennasen und Hipposideriden haben sich die Jagd auf fliegende Beute in der Vegetation erschlossen, indem sie sich mit Hilfe einer Ortungsträgerfrequenz und einem darauf abgestimmten Gehör auf das Echohören des Flügelschlags (glints) ihrer Beute spezialisiert haben.
2. Bodenjäger detektieren ihre Beute oft oder ausschließlich nicht mehr anhand von Echos, sondern anhand von beutegenerierten Geräuschen. Ihr Gehör ist durch periphere und neuronale Spezialisierungen auf das Hören leisester Geräusche getrimmt.
3. Die Insektenjäger im offenen Luftraum arbeiten mit niederen Ortungsfrequenzen, die ihnen eine größere Reichweite der Beutedetektion sichern.
4. Die Fähigkeit des Gehörs, komplexe Spektren gut unterscheiden zu können, bietet Fledermäusen, die mit breitbandigen Signa-

len orten, die Möglichkeit, sich auf Substrat bewegende Beute an der Änderung der Echo-farbigkeit zu erkennen.

Diese Beispiele sind vermutlich nur ein Ausschnitt aus der ganzen Palette biotopspezifischer Anpassungen des Gehörs bei den circa 780 echoortenden Fledermausarten. Sie lassen aber meines Erachtens zwei wichtige Generalisierungen zu:

- Der generelle Bauplan 'Säugergehör' hat sich eine erstaunliche Plastizität bewahrt, die es erlaubt, die Arten im Wettstreit um die Energieressourcen an spezifische akustische Bedingungen, selbst enge Nahrungsnischen, anzupassen.

- Ein großer Teil spezifischer Adaptationen vollzieht sich im Zentralnervensystem. Dies wirft ein Schlaglicht auf die Tatsache, daß das Gehirn bei der Interaktion eines Lebewesens mit seiner Umwelt die entscheidende Rolle spielt. Dort wird die individuell erfahrene Welt repräsentiert und dort, in dieser „neuronalen“ Welt, das individuelle Handeln in der Außenwelt generiert. Es ist also das Gehirn, das nicht nur bei der Anpassung des Hörsystems echoortender Fledermäuse, sondern generell bei allen adaptiven Evolutionsprozessen, basierend auf der Wechselwirkung des Individuums mit seiner Außenwelt, über Erfolg oder Mißerfolg entscheidet.

Literatur

- [1] M. B. Fenton, P. Racey und J. M. V. Rayner (1987) Recent advances in the study of bats. Cambridge University Press, London.
- [2] J. E. Hill und J. D. Smith (1984) Bats, a natural history. British Museum London.
- [3] P. E. Nachtigall und P. W. B. Moore (1988) Animal Sonar, Processes and Performance. Plenum Press New York und London.

Alle Abbildungen außer Abbildung 5 stammen aus G. Neuweiler (1989) Foraging ecology and audition in echolocating bats, Trends in Ecology and Evolution 4. 160–166.

Anschrift:

Prof. Dr. Gerhard Neuweiler, Zoologisches Institut der Universität München, Luisenstr. 14, D-8000 München 2.