

# Handbuch der Fledermäuse

---

Europa und  
Nordwestafrika

CHRISTIAN DIETZ  
DIETMAR NILL  
OTTO VON HELVERSEN



CHRISTIAN DIETZ  
DIETMAR NILL  
OTTO VON HELVERSEN

# Handbuch der Fledermäuse

---

Europa und  
Nordwestafrika

KOSMOS



# Inhalt

7	<b>Geleitwort</b>
8	<b>Vorwort</b>
8	<b>Dank</b>
10	<b>Lebensform Fledermaus</b>
22	<b>Artenvielfalt der Fledermäuse</b>
28	<b>Flug der Fledermäuse</b>
32	<b>Echoorientierung</b>
48	<b>Jagd und Beutefang</b>
58	<b>Nahrung der Fledermäuse</b>
64	<b>Jahreszyklus der Fledermäuse</b>
68	<b>Wanderungen</b>
74	<b>Schwärmen und Schwärmquartiere</b>
76	<b>Tageslethargie und Winterschlaf</b>
80	<b>Verhalten der Fledermäuse</b>
93	<b>Quartiere der Fledermäuse</b>
99	<b>Jagdgebiete der Fledermäuse</b>
101	<b>Populationsbiologie</b>
113	<b>Ektoparasiten</b>
116	<b>Bedrohung der Fledermäuse Europas</b>
120	<b>Schutz der Fledermäuse Europas</b>
124	<b>Fledermaus-Detektoren: Artbestimmung anhand der Ortungsrufe</b>
.....	
128	<b>Die Arten</b>
.....	
382	<b>Glossar</b>
385	<b>Adressen</b>
388	<b>Allgemeine Literatur</b>
393	<b>Register</b>
414	<b>Link und QR-Code zur aktuellen Literatur</b>



---

Dieses Buch ist  
DAGMAR UND OTTO VON HELVERSEN gewidmet.



DAGMAR VON HELVERSEN, verstorben am 20. Juli 2003 und OTTO VON HELVERSEN verstorben am 02. März 2009 waren kluge Wissenschaftler, begeisterte Biologen und liebten die Fledermäuse aus tiefstem Herzen. Sie waren Vorbilder für eine ganze Generation von Fledermausforschern, hervorragende Lehrer und gute Freunde.

# Geleitwort

Schon beim ersten Durchblättern dieses Buches merkt man: Hier haben sich drei Autoren zusammengefunden, die mit Engagement und Leidenschaft den Fledermäusen auf der Spur sind. Einmal CHRISTIAN DIETZ, ein begabter, kommunikativer Freilandforscher und kritischer Beobachter, der gerade am Anfang seiner wissenschaftlichen Laufbahn steht. Dann OTTO VON HELVERSEN, ein erfolgreicher Universitätsprofessor mit langer Berufserfahrung, der über Jahrzehnte hinweg im Feld und im Labor an Fledermäusen geforscht und viele spannende Projekte organisiert und geleitet hat. Wenn dazu als Dritter DIETMAR NILL, einer der besten Tierfotografen, seinen Beitrag leistet, können wir sicher sein, dass nicht nur ein kompetentes, sondern auch ein ästhetisch schönes Werk als wichtiges Instrument zur Förderung der Forschung und des Schutzes der Fledermäuse entstanden ist. Unsere Nachtflieger sind nicht leicht zu beobachten, schon gar nicht aus der Nähe. Die zahlreichen erstaunlichen, oft einzigartigen Bilddokumente in diesem Buch lassen erahnen, wie viel Aufwand und Mühe deren Entstehung gefordert haben muss.

Würde MARTIN EISENTRAUT, der große Pionier der deutschen Fledermausforschung, noch leben, dann hätte ich gerne mit ihm dieses prächtige Buch angeschaut. Bevor er nach Bonn wechselte, lernte ich ihn 1957 als Lehrling im Museum für Naturkunde in Stuttgart kennen. Ich präparierte für ihn Fledermäuse, die er in Kamerun gesammelt hatte. Bereits 1932 begann Eisentraut mit Aluminiumklammern Fledermäuse individuell zu markieren. In den folgenden Jahrzehnten gelangen mit die-

ser Methode aufregende Wiederfunde, die nicht nur weite Migrationen, sondern auch eine unterschiedliche Mobilität der Arten, ja sogar der Geschlechter belegten. Wertvolle Einblicke in die Strukturen der Populationen wurden erarbeitet. Verwirrend wurde es allerdings, als man merkte, dass es Zwillingarten gibt, die man lange nicht erkannt hatte und die nur schwer nach äußeren Merkmalen zu unterscheiden sind. Genetische Untersuchungen haben in den letzten Jahren dazu beigetragen, viele Unsicherheiten zu klären, aber auch zahlreiche weitere kryptische Arten zu entdecken. In diesem Buch werden nun die neuen Methoden und aktuellste Resultate verständlich beschrieben. Es wird gezeigt, dass erfolgreiche Feldforschung heute zu einem guten Teil durch Laborforschung ergänzt wird. Mit molekulargenetischen Analysen ist es jetzt möglich, Aussagen über Herkunft, Verwandtschaft oder Durchmischung von Populationen zu erhalten. Zweifellos bleiben aber auch in Zukunft einige klassische Forschungsmethoden, wie eben die individuelle Markierung, unentbehrlich.

Viel hat sich also in den letzten Jahren im Wissensbild dieser Tiergruppe verändert. Auch erfahrene Kenner haben immer wieder Zweifel, ob sie ihre Daten und Beobachtungen noch richtig interpretieren. Dieses Buch hilft bei einer Neuorientierung.

Da das Werk nicht nur Fachleute ansprechen will, sondern ebenso Amateure und Naturfreunde, ist es wertvoll, dass hier auf wesentliche Grundlagen und Begriffe zur Biologie und zum Schutz der Fledermäuse, aber auch auf spezielle Fachthemen wie die Echoortung ausführlich eingegangen wird.

Ich wünsche diesem Buch eine weite Verbreitung und dass es viele interessierte Leser für den Schutz unserer faszinierenden Fledermäuse sensibilisieren und gewinnen möge.

Dr. h. c. JÜRGEN GEBHARD, Basel

im Januar 2007

# Vorwort

## zur ersten Auflage

Mit diesem Buch wollten wir uns einen lang gehegten Traum erfüllen und ein Buch schreiben, das in die Biologie, Verbreitung und Gefährdung der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas einführt und das aktuelle Wissen zu allen im Gebiet vorkommenden Arten zusammenfasst. Fledermäuse erfreuen sich zunehmender Beliebtheit und viele Menschen interessieren sich für ihre Biologie. Da die Forschung rasant voranschreitet und in den letzten Jahren zahlreiche Arten neu entdeckt wurden, ist es oft schwer, den Überblick zu behalten. Dabei wollen wir mit diesem Buch helfen und auf aktuellem Stand Informationen bieten. Dennoch zeigt die Entdeckung neuer Arten mitten in Europa, einem seit Jahrhunderten intensiv erforschten Raum, wie wenig wir über Fledermäuse tatsächlich wissen und wie weit wir von einem umfassenden Verständnis der Ökologie, Verhaltensbiologie und Biogeographie entfernt sind. Dem wollen wir insofern Rechnung tragen, als wir versucht haben, offene Fragen zu formulieren und so zu gezielten Forschungen anzuspornen.

Wie wichtig ein möglichst umfassendes Wissen über Fledermäuse ist, zeigt die Gefährdung vieler Arten. Oftmals ist es kaum möglich, über allgemeine Aussagen zu möglichen Gefährdungsursachen hinaus konkrete Vorschläge für Schutzmaßnahmen zu machen. Im Spannungsfeld steigender Artenzahlen durch die Entdeckung neuer Fledermausarten und einer zunehmenden Gefährdung durch Lebensraumverluste und einer Verinselung geeigneter Lebensräume durch Siedlungen, Verkehr und intensive Landwirtschaft ist es mehr denn je erforderlich, das vorhandene Wissen zu bündeln und gezielt an offenen Fragen zu arbeiten, die helfen könnten, Fledermäuse zu schützen.

Wir haben versucht, einerseits eine möglichst breite Leserschaft anzusprechen und

für Fledermäuse zu begeistern, andererseits auch für Fachleute durch das Einarbeiten aktuellster Forschungsergebnisse und unveröffentlichter Daten ein spannendes Buch zu schaffen. Aufgrund unserer eigenen Forschungstätigkeiten in Bulgarien und Griechenland und der tatkräftigen Unterstützung von Kollegen, die selber jahrelang auf der Balkanhalbinsel geforscht haben, mögen vor allem die Artkapitel manchmal allzu „Balkan-lastig“ erscheinen. Wir hoffen jedoch sehr, dass gerade dies unserem Buch zur Stärke gereicht und es auch für Fachleute interessant macht, da wir somit einen Bereich Europas abdecken, der in vielen anderen Werken vernachlässigt wurde. Daher war es uns auch ein großes Anliegen, Teile Nordafrikas mit abzuhandeln, einen Bereich, in dem sich die Erforschung von Fledermäusen erst am Anfang befindet und der durch andere Lebensräume spannende Vergleiche zulässt.

Uns ist vollauf bewusst, dass unser Buch, so aktuell die Angaben zur Ökologie und Verbreitung der Arten momentan auch sein mögen, in wenigen Jahren veraltet sein wird. Wo immer möglich haben wir offene Fragen aufgezeigt und hoffen, dass zumindest ein Teil in den nächsten Jahren beantwortet werden kann und uns alle einem umfassenden Verständnis der Fledermausfauna Europas und Nordwestafrikas näher bringt.

### Dank

Das vorliegende Buch wäre ohne die große Unterstützung zahlreicher Freunde und Kollegen niemals fertig geworden, und wir bedanken uns herzlich bei allen, die uns immer wieder Mut gemacht haben. Wir wollen uns insbesondere bei I. DIETZ / Horb und C. KOCH-v. HELVERSEN / Erlangen für die Unterstützung und das Einbringen ihres Fledermauswissens bedanken. Wir danken allen Mitgliedern des Lehrstuhls für Tierphysiologie der Universität Tübingen und des Lehrstuhls für Zoologie II der Universität Erlangen für ihre Hilfe und dafür, dass sie uns viele andere Aufgaben und Tätigkeiten abgenommen haben.

Die wundervollen Zeichnungen der Fledermäuse verdanken wir R. ROESLER / London (GB), für ihre mit viel Feingefühl ausgeführten Zeichnungen und die gute Zusammenarbeit danken wir ihr herzlich. Unser Dank gilt auch R. BRITZ / London (GB) für die Unterstützung bei der Erstellung der Zeichnungen. Für die graphische Bearbeitung der Abbildungen, die Erstellung der Sonagramme und vielerlei weitere Hilfe bedanken wir uns bei M. BAUER / Erlangen. Den Fotografen D. CORDES / Erlangen, B. FENTON / London (Kanada), A. KIEFER / Mainz, E. LEVIN / Tel Aviv (Israel), T. PRÖHL / Schmöln, J. SACHTELEBEN / München, B. SIEMERS / Gilching, D. TRUJILLO / Los Realejos (ES) und I. WOLZ / Neunkirchen danken wir für die Bereitstellung ihrer Aufnahmen. Das Teilkapitel Beutespektrum wurde dankenswerterweise von I. WOLZ / Neunkirchen erstellt.

Die allgemeinen Kapitel wurden von C. KOCH-v. HELVERSEN und F. MAYER / Erlangen und die Artkapitel von K. KOSELJ / Tübingen, I. DIETZ / Horb und L. DIETZ / Horb in akribischer und zeitraubender Weise überarbeitet, mit zahllosen Anmerkungen versehen und sowohl fachlich als auch stilistisch erheblich verbessert, wofür wir uns ganz herzlich bedanken möchten.

Für die intensiven Diskussionen und ihre stete Bereitschaft, uns über alle Neuerungen der Fledermaussystematik auf dem Laufenden zu halten und zahllose DNA-Proben von Fledermäusen zu analysieren, bedanken wir uns herzlich bei F. MAYER / Erlangen und A. KIEFER / Mainz. Für die kritische Durchsicht von Manuskriptteilen, intensive Diskussionen zu einzelnen Arten und deren Biologie und das Überlassen unveröffentlichter Daten danken wir M. BIEDERMANN / Schweina, T. BLOHM / Prenzlau, R. BRINKMANN / Gundelfingen, A. DEMETROPOULOS / Nicosia (Zypern), P. ESTOK / Eger (HU), J. FAHR / Ulm, G. HEISE / Prenzlau, I. KAIPF / Tübingen, I. KARST / Erfurt, A. KIEFER / Mainz, Y. LE BRIS / Glénac (F), C. HARRJE / Kiel, A. LE HOUÉDEC / Saint Aubin du Comier (F), E. LEVIN / Tel Aviv (Israel), F. MAYER / Erlangen, M. MUCEDDA / Sassari (I), H. NICOLAOU / Nicosia (Zypern), I. NIERMANN / Hannover, B. OHLENDORF / Stolberg, E. PAPADATOU / Athen (GR),

B. PETROV / Sofia (BG), H. PIEPER / Kiel, K. PIKSA / Krakau (PL), P. PRESETNIK / Ljubljana (SLO), G. REITER / Alkoven (A), S. ROUÉ / Besançon (F), K. SAFI / Zürich (CH), K. SACHANOWICZ / Toruń (PL), W. SCHORCHT / Walldorf und A. TSOAR / Jerusalem (Israel).

Bei unseren Exkursionen und Forschungsaufenthalten waren uns viele Personen behilflich und wir möchten allen herzlich danken, die mit uns die Nächte verbracht, uns Untertage begleitet oder in anderer Weise vielfältig unterstützt haben, insbesondere O. BEHR / Erlangen, A. BOONMAN / Marseille (F), K. CHRISTOV / Burgas (BG), K. ECHLE / Freiburg, H. GEIGER / Erfurt, R. GÜTTINGER / Wattwil (CH), U. HÄUSSLER / Hohenstein, U. HOFMEISTER / Berlin, M. HOLDERIED / Leeds (GB), T. IVANOVA / Rousse (BG), M. JERABEK / Elsbethen (A), I. KAIPF / Tübingen, E. KALKO / Ulm, V. KATI / Joannina (GR), U. MARCKMANN / Erlangen, F. MATT / Erlangen, K. MEAKIN / Leeds (GB), D. MERDSCHANOVA / Sofia (BG), S. MERDSCHANOV / Sofia (BG), A. NAGEL / Münsingen, R. NAGEL / Stuttgart, L. OUSOUILH / Agadir (Marokko), E. PAPADATOU / Athen (GR), A. PETRINJAK / Ljubljana (SLO), B. PETROV / Sofia (BG), W. PFLÄSTERER / Tübingen, K. und T. PRÖHL / Schmöln, V. RUNKEL / Erlangen, A. SCHAUB / Tübingen, H.-U. SCHNITZLER / Tübingen, B. SIEMERS / Gilching, N. SIMOV / Sofia (BG), D. VON STADEN / Tübingen, S. TEIXEIRA / Funchal (P) und M. ZAGMAJSTER / Ljubljana (SLO).

Für die Genehmigung Grafiken und Abbildungen abdrucken zu dürfen, danken wir M. BRAUN / Bruchsal, R. HUTTERER / Bonn, E. KALKO / Ulm, G. NEUWEILER / München, H.-U. SCHNITZLER / Tübingen und B. SIEMERS / Gilching.

Einen ganz besonderen Dank richten wir an T. BAETHMANN, R. GERSTLE und S. TOMMES vom Kosmos-Verlag für die Kompetenz und Geduld, mit der sie uns bei der Erstellung des Buches unterstützt haben.

CHRISTIAN DIETZ, Horb  
OTTO VON HELVERSEN, Erlangen  
DIETMAR NILL, Öschingen

im Dezember 2006

# Lebensform Fledermaus

Fledermäuse gehören zu den Säugetieren und weisen dementsprechend alle Merkmale auf, die typisch für Säugtiere sind: Sie sind gleichwarm, besitzen ein Fell, äußere Ohrmuscheln, gebären lebende Junge und säugen sie. Sie besitzen ein typisches Säugetiergebiss und das Kiefergelenk gleicht dem der anderen Säugetiere.

Fledermäuse besitzen aber einige ungewöhnliche Anpassungen, die sie von allen anderen Säugetieren unterscheiden.

## Aktiver Flug

Als einzige Gruppe der Säugetiere haben die Fledermäuse die Fähigkeit zum aktiven Flug entwickelt. Flughörnchen (Sciuridae) und Flugbeutler (Petauridae und Acrobatidae) sind ebenso wie die merkwürdigen Riesengleitflieger (Dermoptera) Südostasiens zwar fähig, von einem Baum abzuspringen und dann weite Strecken mit ihren zwischen Armen und Beinen ausgespannten fallschirmartigen Flughäuten durch die Luft zu gleiten, aber sie können nicht aktiv durch Flügelschlagen wieder an Höhe gewinnen. Das ist den Fledermäusen und den Flughunden vorbehalten, bei denen die Finger in die Flughäute integriert sind. Aus diesem Grund hat die Ordnung der Fledertiere den Namen *Chiroptera* – „Handflügler“ erhalten.

## Hohes Lebensalter

Fledermäuse können für ihre Größe ein extrem hohes Lebensalter erreichen. Sie können rund zehnmals so lang leben wie eine gleichgroße Maus oder Spitzmaus. Diese Langlebigkeit verdanken sie letztlich der Eroberung einer ökologischen Nische mit äußerst geringem Feindrisiko und einer damit einhergehenden niedrigen Sterberate: Ihre nächtliche Aktivität und Flugfähigkeit ermöglicht ihnen, den meisten Feinden zu entkommen. Während es

zahlreiche Fressfeinde von Mäusen und Spitzmäusen gibt, von Fuchs, Marder oder Wildkatze bis hin zu Greifvögeln und Eulen, gibt es nur sehr wenige auf Fledermäuse spezialisierte Beutegreifer.

## Lange Lebensfähigkeit der Spermien

Während Spermien bei anderen Säugetieren nur wenige Tage überleben, haben Fledermäuse Mechanismen entwickelt, die es den Spermien ermöglichen, über viele Monate hinweg befruchtungsfähig zu bleiben. Dies erlaubt den Männchen bereits lange, bevor sie zur Kopulation kommen, Spermia in den Nebenhoden zu speichern. Darüber hinaus erlaubt diese Besonderheit den Fledermäusen der gemäßigten Breiten eine Paarung schon im Sommer oder frühen Herbst, während die Ovulation und Befruchtung der Eizelle erst im nächsten Frühjahr stattfinden. Die Spermien bleiben den Winter über im Uterus des Weibchens am Leben und stehen so bei dem erst nach dem Winterschlaf stattfindenden Eisprung sofort zur Verfügung. Die Embryonalentwicklung kann dadurch in der ohnehin sehr kurzen Vegetationsperiode ohne Zeitverluste durch die Partnersuche sofort mit dem Ende des Winterschlafes beginnen.

## Echoortung

Fledermäuse haben, einmalig unter den Landtieren, ein neues System der Orientierung entwickelt und bis zur Perfektion gebracht, die Ultraschall-Echoorientierung. Diese hat sie unabhängig vom Sehen und damit vom Tageslicht gemacht und erlaubt die Beutesuche bei Nacht. Wir Menschen – *Augentiere*, die wir sind – können uns nur schwer vorstellen, wie es möglich ist, dass Fledermäuse sich nur mit Hilfe der von der Umwelt zurückgeworfenen Echos ihrer selbst ausgestoßenen Rufe orientieren. Sie sind dabei in schnellem Flug nicht nur in der Lage, auch kleinen Hindernissen auszuweichen, sondern detektieren, erkennen, lokalisieren und erbeuten gleichzeitig fliegende Insekten. Selbst unbewegte Objekte, wie z.B. Blüten, können sie trotz der vielen weiteren Echos, die in der dichten Vegetation tropischer Regenwälder von der Umwelt zurückgeworfen werden, anhand ihrer räumlichen Gestalt erkennen.

Bild 1. Fledermäuse können aktiv fliegen und so auch enge Lücken mühelos durchqueren, hier ein Alpenlangohr (*Plecotus macrobullaris*). Foto: D. NILL.



### Vielzahl verschiedener ökologischer Nischen

Schließlich hat keine der anderen Säugetierordnungen eine derartige Vielzahl verschiedener ökologischer Nischen erobert. Unter den Fledermäusen der Tropen gibt es nicht nur Insektenjäger, sondern auch Fleisch-, Früchte- und Blattfresser, ja sogar einige Arten, die sich auf den Fischfang spezialisiert haben oder zu hochangepassten „Blutsaugern“, besser Blutleckern, geworden sind, denen es gelingt, anderen Warmblütern nachts kleine Wunden zuzufügen und das austretende Blut aufzulecken. Wieder andere tropische Fledermäuse kann man als die „Kolibris der Nacht“ bezeichnen: Sie ernähren sich von Nektar und Blütenpollen, den sie im Schwirrflug nächtlich geöffneten Blüten entnehmen. Dabei sind sie die wichtigsten Bestäuber zahlreicher tropischer Pflanzen geworden, die sich ihrerseits in einer langen Koevolution an die Bestäubung durch Fledermäuse angepasst haben.

Diese fünf Besonderheiten der Fledermäuse, die sie vor allen anderen Säugetieren auszeichnen, werden im Mittelpunkt der folgenden allgemeinen Kapitel stehen.

Bild 2. Im Flug sind bei der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) die großen zwischen den Extremitäten und dem Schwanz aufgespannten Flughäute gut zu erkennen. Foto: D. NILL



### Bauplan der Fledermäuse

Viele Fledermäuse sind Leichtgewichte, was sich besonders in einer relativ geringen Körpergröße äußert. Die Spannweite der Flügel täuscht hingegen ein wesentlich größeres Tier vor und die meisten Menschen sind vom geringen Gewicht überrascht, wenn sie eine Fledermaus in der Hand halten.

Die größten Fledertiere der Welt sind Flughunde der Gattung *Pteropus*, sie erreichen eineinhalb Kilogramm Gewicht bei Flügelspannweiten von etwa 1,70 m. Die Mehrzahl der Fledermausarten ist allerdings sehr viel kleiner, so ist auch das kleinste Säugetier der Welt eine Fledermaus: die nur in Südostasien vorkommende Hummelfledermaus (*Craseonycteris thonglongyai*) mit einem Gewicht von kaum drei Gramm. Mit solch einer geringen Größe ist wahrscheinlich die Untergrenze des physiologisch Möglichen erreicht, kleinere Säugetiere kann es vermutlich nicht geben, da ihre relative Oberfläche und damit der Energieverlust zu groß werden würde. Das höchstmögliche Körpergewicht wird wohl durch die Fähigkeit zum aktiven Flug begrenzt. Sehr große Vögel, seien es Geier, Pelikane oder Störche, können zwar ebenfalls aktiv fliegen, verbrauchen dabei aber enorm viel Energie. Nur durch die Fähigkeit lange Strecken zu segeln, ist bei ihrer Größe der Flug energetisch überhaupt möglich. Für einen Insektenjäger oder einen in Baumwipfeln lebenden Fruchtfresser ist Segelfliegen aber keine Option, zumal nachts die für große Flieger notwendige Thermik fehlt.

Die Flügel sind sicher das auffälligste Merkmal der Fledermäuse und die mit dem Flug zusammenhängenden Besonderheiten werden in einem separaten Kapitel (s. S. 28) behandelt. Die Flughäute der Fledermäuse werden zwischen dem Körper, den Extremitäten und dem Schwanz aufgespannt (Bilder 2 und 3). Insbesondere die Mittelhand- und Fingerknochen sind stark verlängert, der zugrunde liegende fünfstrahlige Aufbau der Säugetiergliedmaßen (pentadactyle Säugetierextremität) ist jedoch deutlich zu erkennen.

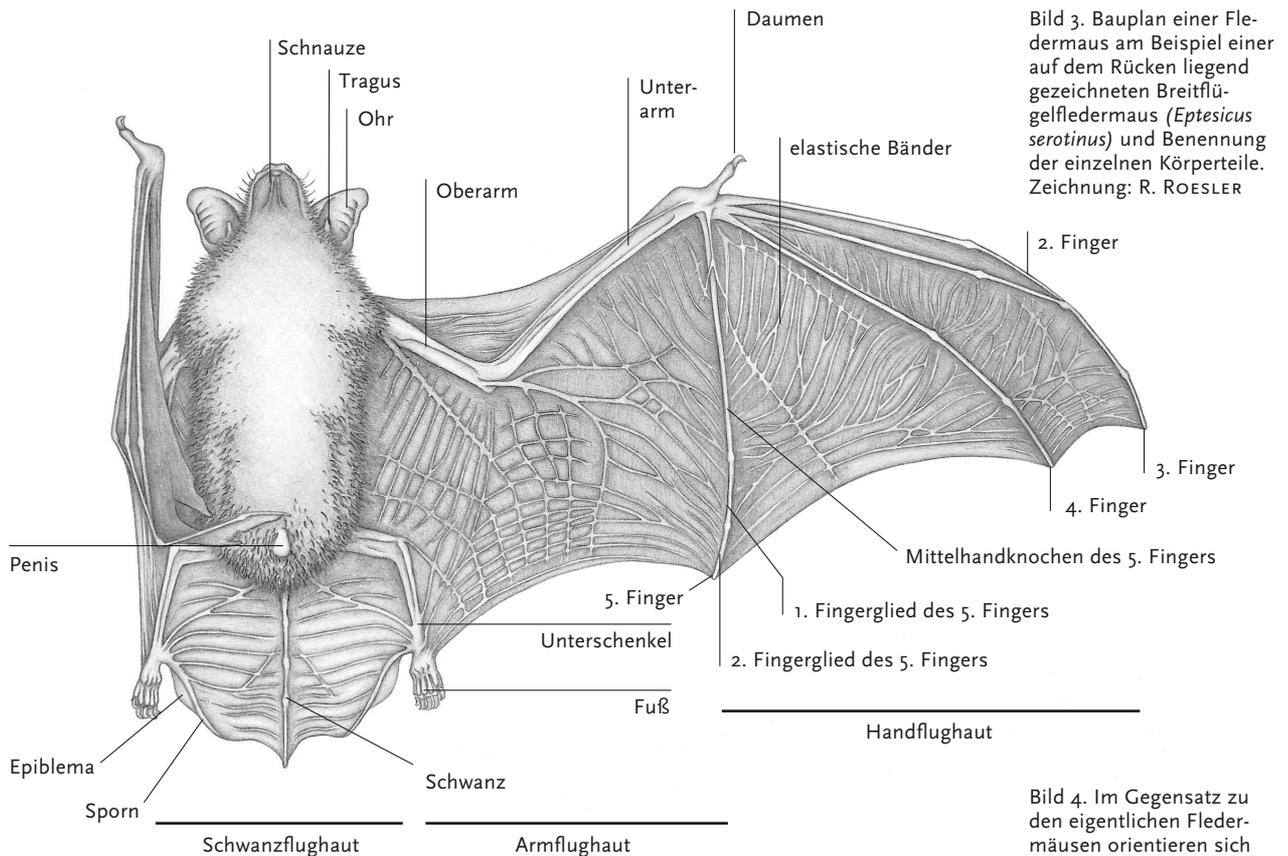


Bild 3. Bauplan einer Fledermaus am Beispiel einer auf dem Rücken liegend gezeichneten Breitflügel-Fledermaus (*Eptesicus serotinus*) und Benennung der einzelnen Körperteile. Zeichnung: R. ROESLER

Wie bei anderen Säugetieren auch ist der Körper der Fledermäuse dicht behaart, um die aktive Thermoregulation zu verbessern. Einige Wüstenfledermäuse haben ein sehr kurzes Fell und ausgedehnte nackte Hautpartien. Die in den gemäßigten Breiten vorkommenden Arten haben dagegen ein meist dichtes Fell. Die Flughäute, Teile des Gesichts und die Ohren sind unbehaart, bzw. nur von feinen Härchen bedeckt. Der Haarwechsel findet bei den erwachsenen Fledermäusen einmal im Jahr, beginnend meist im Spätsommer, statt. Die nachwachsenden Fellpartien sind oft dunkler als das ältere, zumeist ausgebleichte Haarkleid.

### Kopf und Schädel der Fledermäuse

Bereits an den offensichtlichen Merkmalen am Kopf lassen sich zwei große Gruppen der Fledertiere unterscheiden: die Flughunde mit großen Augen und kleinen Ohren sowie die kleinäugigen und großohrigen Fledermäuse. Diese Unterschiede

sind so einprägsam, dass sie seit den Anfängen der zoologischen Systematik zur Unterscheidung dieser beiden Großgruppen herangezogen wurden. Es blieb der

Bild 4. Im Gegensatz zu den eigentlichen Fledermäusen orientieren sich die Flughunde vor allem optisch, sie haben daher große Augen und die Ohren sind wie bei diesem Nilflughund (*Rousettus aegyptiacus*) einfach gebaut. Foto: C. DIETZ

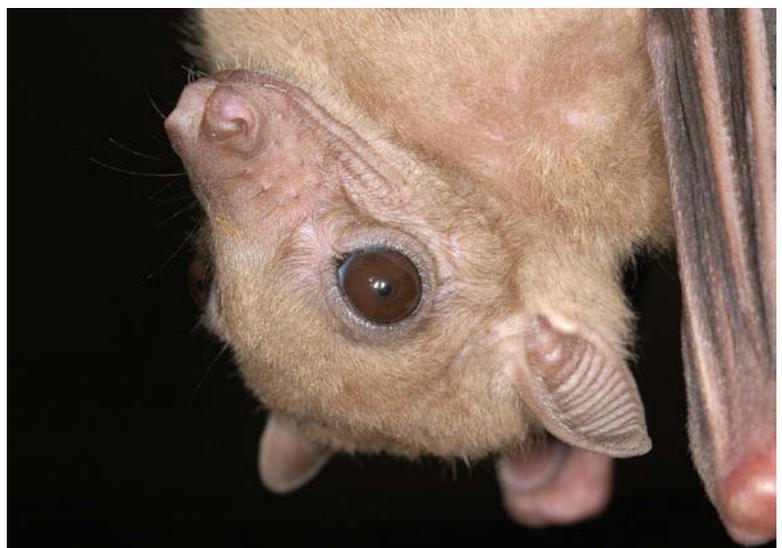


Bild 5. Im Porträt einer Fledermaus fallen besonders die im Vergleich zu den relativ kleinen Augen großen Ohren auf, hier bei einem Mausohr aus der Osttürkei (*Myotis myotis macrocephalicus*). Foto: C. DIETZ



modernen, auf genetischen Merkmalen basierenden Systematik vorbehalten, diesen Irrtum aufzuklären [allg. Lit. 141]. Die ausgeprägten Unterschiede im Bau der Ohren und der Größe der Augen sind Anpassungen an die jeweils genutzte Art und Weise der Raumorientierung und können nur bedingt zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse herangezogen werden.

Die großen Augen der Flughunde (Bild 4) zeigen bereits, dass sie sich vorrangig optisch orientieren und auch ihre Nahrung, meist Früchte, visuell aufspüren. Nur einige Arten der Gattung *Rousettus* haben eine einfache, auf Zungenklicks basierende Echoortung entwickelt. Diese ermöglicht ihnen tiefe Höhlen als Quartiere zu nutzen, die den anderen sich rein optisch orientierenden Flughunden nicht zugänglich sind.

▲ Bild 6. Am abgebalgten Kopf des Mausohrs (*Myotis myotis*) fallen der große Kehlkopf und die kräftigen Muskelpakete auf, die vom Unterkiefer an den Oberschädel ziehen. Foto: C. DIETZ



▲▲ Bild 7. Das kräftige Gebiss des Mausohrs (*Myotis myotis*) mit den langen Eckzähnen und den mit vielen Scherflächen versehenen Backen- und Vorbackenzähnen stellen eine Anpassung an die Insektennahrung dar. Foto: C. DIETZ

Bei den eigentlichen Fledermäusen fallen hingegen am Kopf vor allem die Ohren (Bild 5), bei manchen Arten auch die Nasenaufsätze, auf. Im Zusammenhang mit der Entwicklung einer spezialisierten Echoortung (s. S. 32) bestand ein hoher Selektionsdruck auf die Entwicklung bestens angepasster Empfänger für die Ortungslaute, die Ohren sind entsprechend vielgestaltig. Bei den meisten Fledermausarten sind die Ohren sehr beweglich, je nach Erregungszustand des Tieres können sie steil aufgerichtet oder leicht gekrümmt werden. Nur bei wenigen Arten können sie regelrecht eingefaltet werden, vor allem bei den Langohrfledermäusen der Gattung *Plecotus*.

Unter dem Fell und der Haut des Kopfes setzen außen am Schädel massive Muskelpakete an (Bild 6). Neben einer kräftigen Nackenmuskulatur, die den Kopf beim Flug stützt und gerade hält, sind besonders die Kiefermuskeln ausgeprägt. Sie ermöglichen kräftige Kaubewegungen, das seitliche Verschieben des Kiefers zum Abscheren und Zerteilen von Nahrung und das Ergreifen und Festhalten wehrhafter Beute.

Unter dem Muskelgewebe liegt der Schädel (Bild 7), der, wie für ein Säugetier typisch, ein spezialisiertes Gebiss aufweist. Je nach der Ernährungsweise der Fledermausart können die Zähne und auch die Kiefer ganz unterschiedlich ausgeprägt sein. Die Zähne der fruchtfressenden Arten, wie beispielsweise vieler Flughunde, haben nur flache Höcker. Blütenbesuchende bzw. nektarfressende Fledermäuse haben das Gebiss sogar weitgehend reduziert und die



Kiefer sind zart gebaut. Bei den insekten- oder fleischfressenden Arten ähnelt das Gebiss dem eines Raubtieres mit zahlreichen Höckern, Scherkanten und kräftigen Eckzähnen. Alle europäischen Fledermausarten sind insektivor, für zumindest zwei von ihnen, den Riesenabendsegler (*Nyctalus lasiopterus*) und die Langfußfledermaus (*Myotis capaccinii*) sind auch Wirbeltiere als zusätzliche Nahrung bekannt geworden, im ersten Falle Vögel, im zweiten Kleinfische. Die Unterschiede in der Ernährungsweise äußern sich selbst innerhalb der insektivoren Fledermäuse am Schädelbau und in der Art der Bezahnung (Bild 8). Den Fledermäusen ist ein Grundbauplan im Gebiss gemeinsam, der sich in der Zahnformel

$$\begin{array}{c} 2 - 1 - 3 - 3 \\ 3 - 1 - 3 - 3 \end{array} = 38 \text{ Zähne}$$

niederschlägt und sich so auch bei den einheimischen *Myotis*-Arten findet. Die obere Zahlenreihe steht dabei für den Ober-, die untere für den Unterkiefer. Die erste Spalte gibt die Zahl der Incisiven (Schneidezähne), die zweite der Canini (Eckzähne), die dritte der Prämolaren (Vorbackenzähne) und die vierte der Molaren (Backenzähne) an. Bei den meisten Arten ist die Zahl der Zähne jedoch reduziert, was häufig mit einer Verkürzung der Zahnreihen oder einer Reduktion des Prämaxillare einhergeht. Die Zahnleisten der gegenüberliegenden Zähne greifen so passgenau ineinander, dass vielfältige Schneidkanten gebildet werden, die ein Zerteilen harter Insekten ermöglichen. Als Anpassung an die Nahrung sind die Zähne einem hohen Selektionsdruck ausgesetzt, daher haben sich im Laufe der Evolution vielfältige Besonderheiten ausgebildet (Bild 8). So sind bei nahe verwandten und äußerlich sehr ähnlichen Fledermausarten Merkmale an Gebiss und Zähnen ein guter Weg, sie trotz aller äußerer Übereinstimmung auseinanderhalten zu können. Als Merkmale werden die Längen der Zahnreihen, die relativen Höhen einzelner Zähne zueinander oder die Ausprägung von Höckern einzelner Zähne herangezogen.

### Weitere Besonderheiten im Bauplan

Wie bei allen Organismen sind auch bei den Fledermäusen alle Bereiche des Körpers in ihrem Bau an die Funktion beziehungs-



Bild 8. Sechs Fledermaus-schädel. Von oben: Große Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*), Kleine Mausschwanzfledermaus (*Rhinopoma cystops*), Wimperfledermaus (*Myotis emarginatus*), Riesenabendsegler (*Nyctalus lasiopterus*), Mückenfledermaus (*Pipistrellus pygmaeus*) und Libysches Langohr (*Plecotus gaisleri*). Foto: C. DIETZ.

weise die Lebensweise angepasst. So stellt der relativ große Magen, in dem viel Beute eingelagert werden kann, eine Anpassung an die kurze Zeit hoher Beuteverfügbarkeit in der Nacht dar. Dahingegen ermöglicht der kurze Darm eine schnelle Verdauung und damit ein niedriges Fluggewicht.

Allen Fledermäusen gemeinsam ist die Art zu hängen – mit dem Kopf nach unten. Dies erfordert Anpassungen im Kreislaufsystem, aber auch im Skelett- und Muskelaufbau. Ein ermüdungsfreies Hängen wird über einen raffinierten Mechanismus am Fuß erreicht: Die Sehnen der Zehen rasten im Hängen über Sehnersperren ein, wodurch auch über lange Zeiträume, wie im Winterschlaf, keine Muskelkraft mehr benötigt wird.



## ► Evolution der Fledermäuse

### Fossilgeschichte

Die Fledermäuse haben sich offenbar bereits gegen Ende der Kreidezeit, vor etwa 70 Millionen Jahren, von den übrigen Säugetieren getrennt. Während die Vögel am Tag bereits den Luftraum beherrschten, ist es den Fledermäusen gelungen, die den Säugetieren ohnehin näher liegende Nische der Nacht zu erobern. Die ältesten vollständigen Fossilien von Fledermäusen stammen aus dem frühen Eozän Nordamerikas und Europas und sind damit etwa 50 Millionen Jahre alt. Vor allem die Fossilien aus den Ölschiefern der Grube Messel bei Darmstadt sind weltberühmt geworden (Bild 10). Die eozänen Fledermäuse waren bereits Insektenjäger, wie unsere heutigen einheimischen Arten. Die Fossilien sind zum Teil so gut erhalten, dass sich in den Mägen noch deren Inhalt, vor allem Schmetterlingsschuppen, nachweisen ließ. Dem Forschungsteam des Senckenbergmuseums gelang es auch, über genaue Messungen der Ohrkapseln nachzuweisen, dass sich die fossilen Fledermäuse der Grube Messel bereits mit Ultraschall orientiert haben müssen.

Interessanterweise zeigen manche der eozänen insektenfressenden Fledermäuse (sowohl *Icaronycteris* aus Wyoming in den USA als auch *Archaeonycteris* aus Messel) noch ein ursprüngliches Merkmal, das heute nur noch bei den Flughunden vorkommt: Nicht nur der Daumen, sondern auch der „Zeigefinger“ weist eine Krallen auf. Dieses Merkmal hat vielleicht den frühen Fledermäusen das Klettern in Bäumen oder in Felsspalten erleichtert.

Das Eozän, vor etwa 56 bis 36 Millionen Jahren, war eine Zeit rapider Evolution der Säugetiere. Damals entstanden viele der Gruppen, die den heutigen Familien der Säugetiere entsprechen. Auch für die Fledermäuse war das Eozän der „big bang“ ihrer Evolution, denn schon in dieser vergleichsweise kurzen Zeit erfolgte ihre adaptive Radiation (Artaufspaltungen und Anpassung an den Lebensraum) in die verschiedensten ökologischen Nischen. Am



Ende des Eozäns waren daher die meisten Familien und damit auch die verschiedenen Lebensformtypen der Fledermäuse im Wesentlichen ausgereift (Bild 11).

Mit modernen molekulargenetischen Methoden kann man nicht nur die Verwandtschaft der Arten und damit ihren Stammbaum untersuchen, sondern über die Anzahl der Mutationsschritte auch abschätzen, wie lange die Aufspaltung zurückliegt. So zeigt Bild 11 einen Stammbaum aller heutigen Fledermausfamilien, der auf molekulargenetischen Befunden beruht. Auch dieser Stammbaum zeigt eindrücklich die rapide Aufspaltung der Fledermäuse zu Beginn des Eozäns in alle heute existierenden Großgruppen.

Bild 10. *Palaeochiropteryx tupaiodon*, eine eozäne Fledermaus aus der Grube Messel lebte vor ca. 50 Millionen Jahren. Foto: D. NILL

Bild 9. Ausschnitt einer Kolonie der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*). Foto: D. NILL.

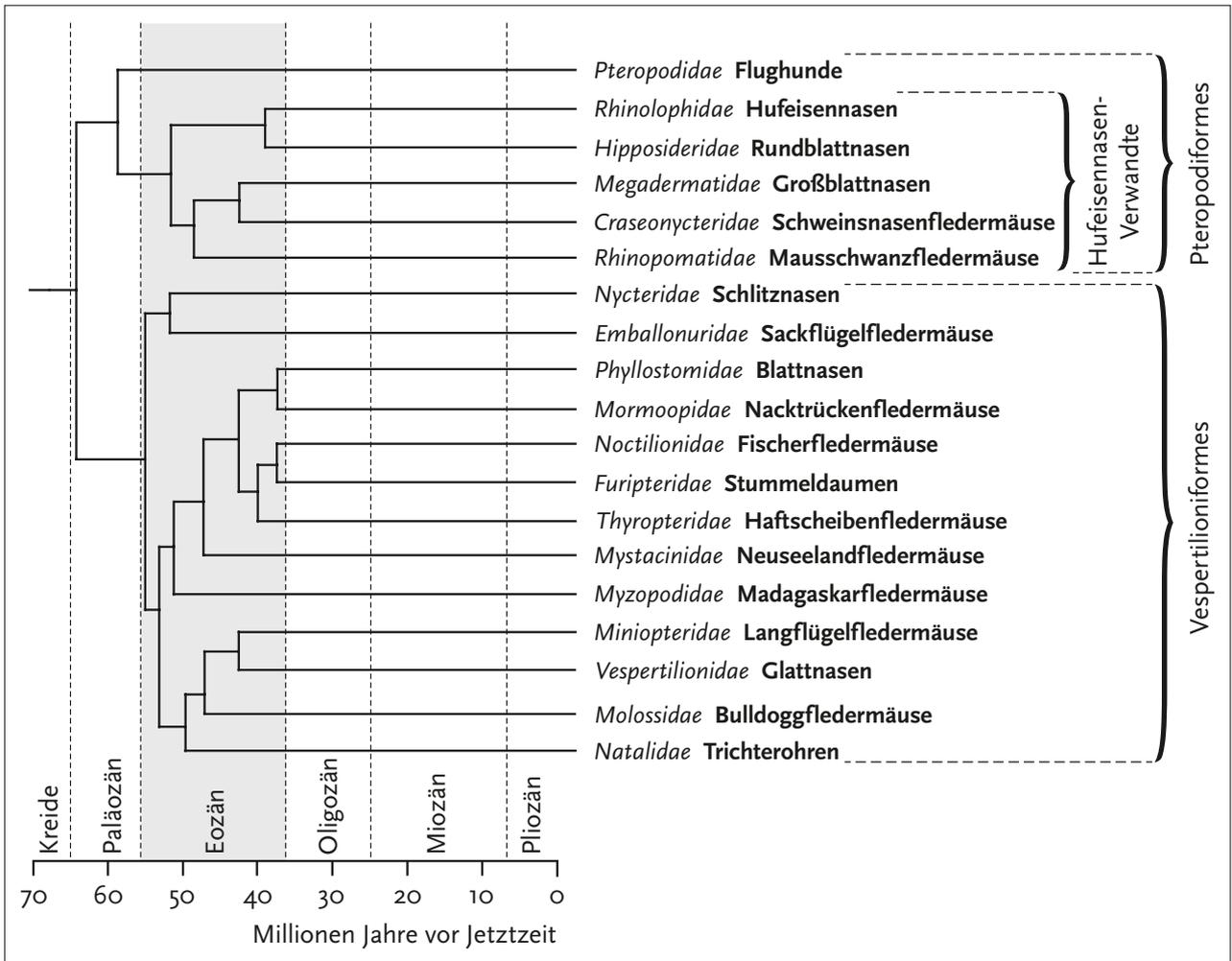


Bild 11. Ein Stammbaum der Fledermäuse nach den Ergebnissen molekulargenetischer Untersuchungen. Die beiden großen Gruppen der Chiroptera, die Pteropodiformes mit den Flughunden und den Hufeisennasen-Verwandten, und die Vespertilioniformes, die die meisten kleinen echootenden Fledermäuse umfassen, haben sich vermutlich bereits gegen Ende der Kreidezeit getrennt. Im Eozän erfolgte die Aufspaltung in so gut wie alle heute noch vorhandenen Familien. Verändert nach allg. Lit. 127. Grafik: M. BAUER

### Stammbaum der Fledermäuse

Weltweit sind derzeit über 1100 Fledermausarten beschrieben [allg. Lit. 126]. Damit sind die Fledertiere nach den Nagetieren die zweitgrößte Säugetierordnung unseres Planeten. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass es in Wahrheit noch deutlich mehr Fledermausarten gibt, die sich aber morphologisch so ähnlich sehen, dass man sie bisher nicht als eigenständige Arten erkannt hat. Gründliche morphologische, ökologische und vor allem molekulargenetische Untersuchungen zeigen immer wieder, dass vorher nicht unterschiedene, „kryptische“ Formen in Wahrheit verschiedene Arten sind, die keinen gemeinsamen Genpool haben. So wurden allein in Europa in den letzten zehn Jahren sieben vorher nicht erkannte Arten neu entdeckt.

Nach der heute gültigen systematischen Gliederung sind diese über 1100 Arten innerhalb der Ordnung der Fledertiere [allg. Lit. 54, 126, 127] in 19 Familien gegliedert. Bei zwei Familien wird zur Zeit noch kontrovers diskutiert, ob sie tatsächlich als eigenständig gewertet werden sollten (Miniopteridae und Hipposideridae). In dem in Bild 11 dargestellten Stammbaum sind alle diese Familien aufgeführt. Nur drei dieser Familien, die Glattnasenfledermäuse (Vespertilionidae), die Bulldoggfledermäuse (Molossidae) und die Sackflügelfledermäuse (Emballonuridae) kommen sowohl in der Alten als auch in der Neuen Welt vor. Die Familien der in der Alten Welt verbreiteten Hufeisennasen (Rhinolophidae) und der Rundblattnasen (Hipposideridae), die südamerikanischen Blattnasenfledermäuse (Phyllo-

stomidae), die Glattnasenfledermäuse (Vespertilionidae) und die Bulldoggfledermäuse (Molossidae) sind große und artenreiche Familien, sie umfassen die Mehrzahl aller Fledermaus-Arten. Daneben gibt es aber auch einige kleine Familien, wie die südostasiatischen Craseonycteridae die nur eine einzige Art beinhaltet. Die Mystacinidae aus Neuseeland, die madagassischen Myzopodidae und die drei südamerikanischen Familien Thyropteridae, Furipteridae und Noctilionidae enthalten jeweils nur zwei Arten und die ebenfalls südamerikanische Familie der Natalidae nur vier Arten.

Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Fledermausfamilien konnten erst in den letzten Jahren durch umfangreiche molekulargenetische Vergleiche geklärt werden [allg. Lit. 127, 141]. Während man lange Zeit glaubte, die sich optisch orientierenden Flughunde und die sich mit Ultraschall orientierenden eigentlichen Fledermäuse seien die zwei großen „Schwestergruppen“ der Chiroptera, erbrachten die neuen molekulargenetischen Studien ein zunächst überraschendes Ergebnis: Die Verwandten der Hufeisennasen (einschließlich der Megadermatidae, der Rhinopomatidae und von *Craseonycteris*) sind näher mit den Flughunden verwandt als mit den übrigen echoortenden Fledermäusen. Erst diese beiden Gruppen zusammen, Flughunde und Hufeisennasenverwandte, die man als „Pteropodiformes“ zusammenfassen kann, sind die Schwestergruppe der „Vespertilioniformes“, also der meisten echoortenden Fledermäuse.

Das hat die interessante Konsequenz, dass die Echoorientierung der Fledermäuse entweder zweimal unabhängig voneinander erfunden worden sein muss, einmal bei den Hufeisennasen und einmal bei den Vespertilioniden, oder aber dass die Echoorientierung in der Evolution der Flughunde wieder aufgegeben wurde. Darüber diskutieren Wissenschaftler derzeit heftig. Vieles spricht dafür, dass die Wahrheit dazwischen liegt: Wahrscheinlich war die Echoorientierung zum Zeitpunkt der Aufspaltung noch nicht so perfektioniert, dass sie auch zum Erkennen unbewegter Objekte nahe am Hintergrund, wie Früchten und Blumen inmitten von Baumästen, Zweigen

und Blättern, dienen konnte. Ein Insekt im freien Luftraum ist viel leichter mit Hilfe der Echoortung zu detektieren, weil das Echo nicht von Störechos überlagert wird. Vermutlich haben die Flughunde also mit der Spezialisierung aufs Früchtaufessen eine noch nicht perfekte Echoorientierung wieder aufgegeben, während die insektenjagenden Gruppen ihre Echoortung perfektionierten. Bei den fruchtessenden Blattnasenfledermäusen Südamerikas war dann die Echoorientierung schon so weit entwickelt, dass sie auch zum Erkennen und Lokalisieren ruhender Objekte eingesetzt werden konnte.

## ► Taxonomie

Verschiedene Fledermausarten können sich sehr ähnlich sein und sind äußerlich oder sogar nach dem Schädelbau und anderen Skelettmerkmalen nicht leicht zu unterscheiden. Dies spiegelt die teilweise bewegte Geschichte der Artabgrenzung der Fledermäuse wider: Manche Autoren beschrieben mehrere verschiedene Varianten derselben Art neu und verteilten damit neue Namen, die von anderen Autoren wieder eingezogen und synonymisiert werden mussten. So zählt eine erste große Revision der paläarktischen Fledermausarten im Jahr 1951 [allg. Lit. 33] allein für die Zwergfledermaus 19 verschiedene Namen auf, die alle in das Verzeichnis der ungültigen Synonyme versetzt wurden. (Im Prinzip hat seit LINNÉ immer derjenige Name Priorität, der in der ersten Beschreibung einer Art vergeben wurde). Manchmal ist es aber nicht leicht festzustellen, was der richtige Name ist, und gelegentlich können sich die Wissenschaftler nicht einigen, welcher Name zu benutzen ist. Vor allem wenn die Typusexemplare, die für jede neue Art in einem Museum hinterlegt werden müssen, verloren gegangen sind und die Beschreibungen keine eindeutigen Merkmale enthalten, kann eine Einigung schwierig sein. In solchen Fällen entscheidet die Internationale Nomenklatur-Kommission. So wurden z.B. für die Zweifarbfledermaus

## Kasten 1

## Molekulare Taxonomie und „minimum spanning tree“

Die Erbinformation ist als Sequenz von vier möglichen Basen auf der DNA der Chromosomen wie in einer Perlenkette niedergelegt. Ein Gen codiert dabei in den meisten Fällen für die Aminosäure-Sequenz eines Proteins.

Die Sequenzierung von Genen wurde vor allem durch die Entdeckung einer Methode, einen bestimmten Abschnitt der DNA im Reagenzglas selektiv zu vervielfachen, möglich. Diese Methode, die PCR (Polymerase Chain-Reaction), öffnete das Tor auch zur molekulargenetischen Untersuchung von phylogenetischen und taxonomischen Fragestellungen.

Untersucht man die Basensequenz in einem Abschnitt eines Gens bei vielen Individuen einer Population, so findet man oft Unterschiede in den Basenpaaren an bestimmten Positionen, die man daher – in Hinsicht auf die Unterscheidung – als „informative Positionen“ bezeichnet. Die

unterschiedlichen Basensequenzen nennt man „Haplotypen“. Verschiedene Haplotypen unterscheiden sich also in mindestens einer Basenposition, oft auch in mehreren oder vielen.

Eine übersichtliche Darstellung der Haplotypen einer Population bietet ein „Haplotypen-Netzwerk“, der „minimum spanning tree“ (Bild 12), in dem die Abstände verschiedener Haplotypen als diejenige Anzahl von einzelnen Punktmutationen (= Basensubstitutionen) eingetragen sind, die mindestens notwendig wäre, um den einen Haplotyp in den anderen zu überführen.

Im Falle des Vergleichs nah verwandter Arten, wie der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*) und der Mückenfledermaus (*Pipistrellus pygmaeus*), erkennt man, dass weit größere Abstände zwischen allen Haplotypen der beiden Arten als zwischen den Haplotypen der Individuen einer Art liegen.

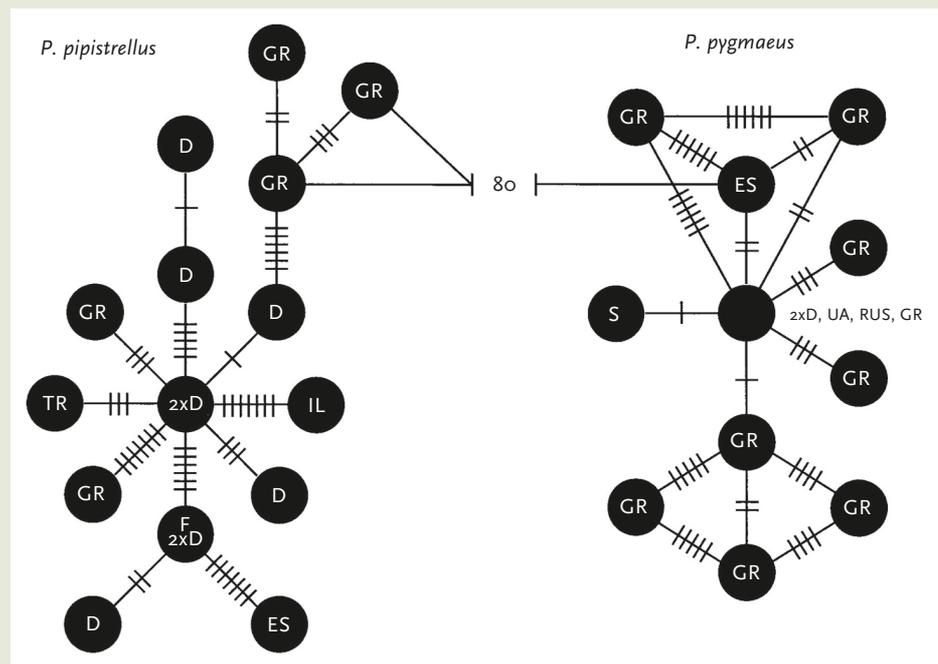


Bild 12. Ein „minimum spanning tree“ (siehe Kasten 1) von Zwerg- und Mückenfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus* und *P. pygmaeus*). Diese beiden Arten werden erst seit etwa 10 Jahren unterschieden. Kreise bedeuten Sequenztypen (Haplotypen), Striche bedeuten den Austausch einzelner Basen, die Abkürzungen in den Kreisen kennzeichnen die Herkunftsländer der untersuchten Individuen. Untersucht wurde das mitochondriale Gen ND1. Zwischen den beiden Arten bestehen sehr viel größere Unterschiede als zwischen den Haplotypen innerhalb einer Art. Nach allg. Lit. 78. Grafik: F. MAYER

der Name *Vespertilio murinus* anstelle von *Vespertilio discolor* oder für die Mückenfledermaus der Name *Pipistrellus pygmaeus* anstelle von *Pipistrellus mediterraneus* einmal und für immer festgelegt.

Wenn eine Revision der Arten lange Listen an synonymen Namen ergeben hatte, stellte sich freilich manchmal später wieder heraus, dass unter den in die Synonyme-Liste gestellten Namen doch auch verschiedene Arten verborgen waren. So wurde um 1960 das Graue Langohr (*Plecotus austriacus*) allein durch den genauen Vergleich der Morphologie und der Lebensweise mit dem Braunen Langohr (*Plecotus auritus*) wiederentdeckt [allg. Lit. 7]. Nur wenig später wurden auch Bartfledermaus (*Myotis mystacinus*) und Brandtfledermaus (*Myotis brandtii*) wieder als verschiedene Arten getrennt [allg. Lit. 37]. In beiden Fällen waren die Arten jahrzehntelang miteinander verwechselt worden.

### Molekulargenetik

Erst die Anwendung molekulargenetischer Verfahren hat es in den letzten zehn Jahren erlaubt, ein genaueres Bild der Artenzahl und der Verwandtschaft der verschiedenen Arten aufzubauen, und dieser Prozess ist auch heute noch im Gange.

Für molekulargenetische Studien müssen zunächst Gene ausgewählt werden, die man relativ leicht fassen, d.h. mit Hilfe der PCR vervielfältigen kann (s. Kasten 1). In vielen Untersuchungen wurden mitochondriale Gene gewählt (also Gene aus dem DNA-Strang der Mitochondrien). Die Sequenzunterschiede zwischen den „Haplotypen“ (s. Kasten 1) solcher Gene stellen Merkmale dar, die die morphologischen Artmerkmale ergänzen. Sie haben den Vorteil, dass mehr spezifische Unterscheidungsmerkmale vorhanden sind. Freilich macht es auch mehr Mühe, diese vielen Daten zu analysieren. Während man morphologische Merkmale oft mit einem einzigen Blick erkennen kann, erfordert eine molekulargenetische Unterscheidung ein Labor.

Für die Untersuchung braucht man Gewebeproben der Fledermaus. Dazu genügt ein winziges Stück aus der Flughaut. Da Fledermäuse sich ohnehin oft an Hindernissen ihre Flughäute verletzen, haben sie

ein sehr schnelles Regenerationsvermögen für kleine Löcher in ihrer Flughaut entwickelt, und die kleinen Wunden, die durch die Entnahme der Gewebeproben entstehen, wachsen in kürzester Zeit wieder zu.

In den letzten Jahren hat sich die Anzahl der in Europa nachgewiesenen Fledermausarten aufgrund dieser genaueren Analysemethoden deutlich erhöht. So wurde die Mückenfledermaus (*Pipistrellus pygmaeus*) von der Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*) abgetrennt, die Nymphenfledermaus (*Myotis alcaethoe*) von der Bartfledermaus (*M. mystacinus*), das Punische Mausohr (*Myotis punicus*) vom Kleinen Mausohr (*M. oxygnathus*) und in der Gattung der Langohrfledermäuse (*Plecotus*) wurden gleich drei neue Arten entdeckt, das Alpenlangohr (*Plecotus macrobullaris*), das Balkanlangohr (*Plecotus kolombatovici*) und das Sardische Langohr (*Plecotus sardus*). Diese Arten werden im speziellen Teil besprochen, und der Bestimmungsschlüssel gibt Hilfen, wie man auch die bisher nur molekulargenetisch abgetrennten Arten erkennen kann. Es ist durchaus zu erwarten, dass noch einige weitere bisher unerkannte Fledermausarten in Europa vorkommen. Mit noch höherer Wahrscheinlichkeit gilt dies für die anatolische und die nordafrikanische Fauna.

Während der Drucklegung der ersten Auflage dieses Buches im Frühjahr 2007 ergaben sich Hinweise auf sechs neue Fledermausarten in Europa (*Myotis cf. escaleraei*, *Myotis spp.* aus der *M. nattereri*-Linie, *Eptesicus isabellinus*, *Pipistrellus lepidus*, *Hypsugo caucasicus*, *Plecotus begognae*) und fünf weitere Arten in angrenzenden Regionen [allg. Lit. 77, 159]. Dabei zeigt sich jedoch zunehmend, dass sich die oftmals engverwandten Zwillingsarten genetisch zwar sicher trennen lassen, der letztendliche Nachweis über eine strikte reproduktive Isolation aber nur in Bereichen des sympatrischen (gemeinsamen) Vorkommens erbracht werden kann. Viele derzeit noch offene Fragen der systematischen Gliederung sind eng mit dem jeweils angewandten Artkonzept verknüpft, die Diskussionen darüber beschäftigen derzeit zahllose Wissenschaftler.

# Artenvielfalt der Fledermäuse

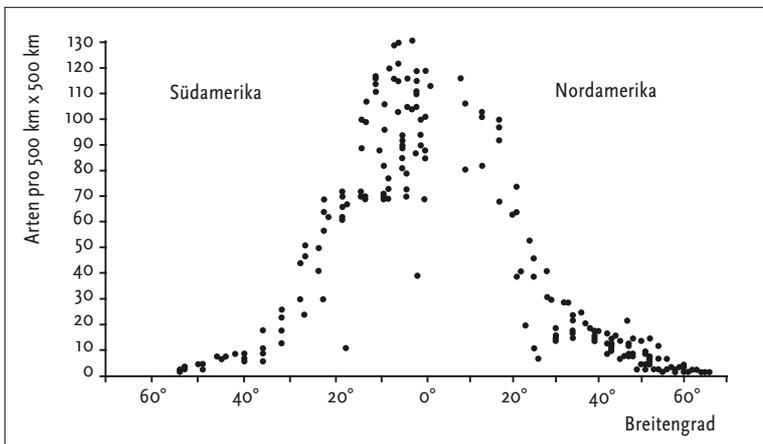
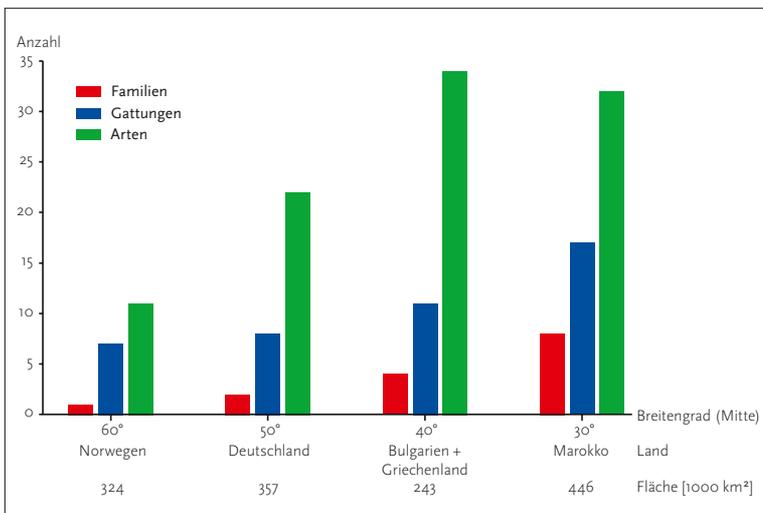


Bild 13. Die Anzahl der Fledermausarten innerhalb von 500 x 500 km großen Quadraten in Abhängigkeit von der geographischen Breite in der Neuen Welt. Die deutliche Zunahme der Artenzahl in Richtung zu den Tropen hin ist erkennbar. Verändert nach allg. Lit. 146. Grafik: R. M. WILLIG

Bild 14. Die Anzahl der Familien, der Gattungen und der Arten der Fledermäuse nimmt auch in Europa von Norden nach Süden zu. Als Beispiele wurden vier Gebiete annähernd gleicher Flächengröße gewählt, deren Lage sich im mittleren Breitengrad um jeweils 10° unterscheidet. Grafik: M. BAUER



Die Artendiversität (Artenvielfalt) in den Tropen ist in vielen Tier- und Pflanzengruppen unvergleichlich viel höher als in den gemäßigten Breiten. Das gilt auch für die Fledermäuse: Ihr Hauptverbreitungsgebiet sind eindeutig die Tropen. Während etwa in Costa Rica auf einem Quadrat von 500 mal 500 Kilometern bis zu 130 Arten sympatrisch (gemeinsam) vorkommen können, sind es in Kanada oder Argentinien nur sehr viel weniger (Bild 13). Diese Abnahme der Artendiversität von den Äquatorregionen zu den Polen hin gilt auch für Europa. Die in diesem Buch behandelten 55 Arten sind vergleichsweise wenig, wenn man sie mit der Gesamtanzahl von 1100 Fledermausarten vergleicht. Und selbst innerhalb Europas gibt es einen Diversitätsgradienten von Nord nach Süd (Bild 14).

Noch auffälliger ist die viel geringere Anzahl ökologischer Nischen, die von den Fledermäusen Europas – verglichen etwa mit den südamerikanischen Tropen – besetzt wird. In Europa gibt es, wenn man die Nahrungsnischen betrachtet, im Wesentlichen nur insektenfressende Fledermäuse. Vom Riesenabendsegler (*Nyctalus lasiopterus*) weiß man allerdings seit wenigen Jahren, dass er neben Insekten auch Vögel fängt, und die Langfußfledermaus (*Myotis capaccinii*) ist in der Lage, auch kleine Fische zu erbeuten. Auf Zypern kommt der Nilflughund (*Rousettus aegyptiacus*) vor, der ein reiner Fruchtfresser ist. Alle anderen Fledermausarten Europas ernähren sich von Insekten und anderen Gliedertieren.

Wie können in Europa dennoch relativ viele insektenjagende Fledermausarten gemeinsam vorkommen, ohne sich zu sehr Konkurrenz um die Nahrung zu machen? Die Einnischung dieser Arten betrifft durchaus auch ihr Beutespektrum, das sich allein aufgrund des verschiedenen „Designs“ ihrer Ortungsrufe und ihrer Jagdstrategien von Art zu Art unterscheidet: Das Beutespektrum wird beeinflusst von der Größe der Fledermausart, von der Manövrierfähigkeit während des Fluges, von der Art der befliegenen Lebensräume, von der relativen Größe der Ohren und der Frequenz und dem Design der Echoortungs-Signale.

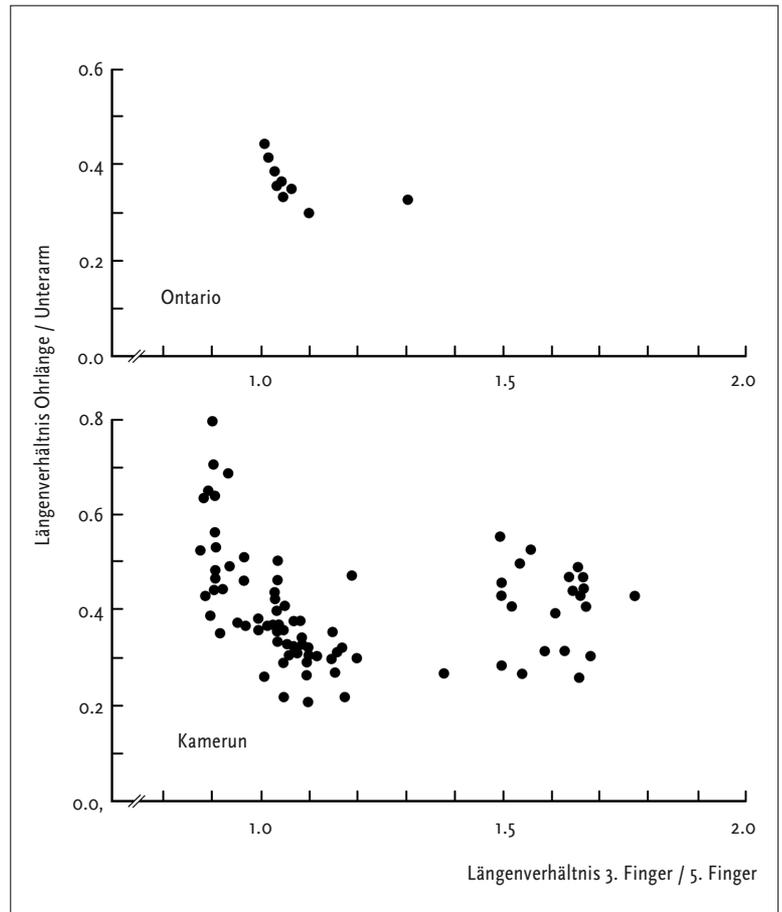
## Der globale Diversitätsgradient

Weshalb ist die Vielfalt der Arten und Nischen in den Tropen so viel höher? Was ist der Grund für diesen „globalen Diversitätsgradienten“? Ist die Artendiversität höher, weil der tatsächliche Bereich vorhandener ökologischer Lizenzen so viel größer ist? Oder ist ein bestimmter, vielleicht durch physikalische Grenzen vorgegebener Parameterbereich nur intensiver genutzt?

Intensiver genutzt könnte er einmal infolge „enger geschachtelter“ Nischen sein, wodurch in denselben „Großnischen-Bereich“ mehr „Fein-Nischen“ einzelner Arten passen würden. Andererseits könnte es in den Tropen eine größere Toleranz in Hinsicht auf die Überlappung von Nischen geben: Wenn die Nischen verschiedener Arten sich stärker überlappen würden, könnten ebenfalls mehr Arten gemeinsam im gleichen Habitat vorkommen.

Schon eine relativ oberflächliche Betrachtung zeigt, dass der Parameterbereich, der die ökologischen Nischen der Fledermäuse kennzeichnet, in den Tropen größer als in den gemäßigten Zonen der Erde sein muss: Die Spannweite im Gewicht zwischen der mit nur 3 g Gewicht kleinsten tropischen Fledermaus, der Hummelfledermaus, und den größten tropischen Fledermäusen, den Flughunden mit bis zu 1500 g Gewicht oder der südamerikanischen Raubfledermaus *Vampyrum spectrum*, ist wesentlich größer als in Europa, wo der Größenklassenbereich nur von etwa 5 g (Zwergfledermaus) bis etwa 50 g (Riesenabendsegler) reicht.

Symbiosen wie die zwischen Blumenfledermäusen und fledermausbestäubten Blüten ließen sich von vornherein in den gemäßigten Breiten nur schwer verwirklichen. Auch in den Tropen können Blumenfledermäuse nur da vorkommen, wo es ganzjährig Blüten gibt, die genügend Nektar und Pollen bieten – und umgekehrt können fledermausbestäubte Pflanzen nur da existieren, wo es zumindest zur Blütezeit der betreffenden Pflanzenart auch Blumenfledermäuse gibt. Die enorme Diversität der tropischen Lebensgemeinschaften



potenziert sich dadurch in einer gewissen Weise selbst: Da wo es schon viele verschiedene eingensicherte Arten gibt, entstehen immer neue und noch komplexere Lebensmöglichkeiten.

Dieses Phänomen zeigt sich auch innerhalb der großen Nahrungsnischen der Fledermäuse. Wenn man die Echoorientierung und die Flugfähigkeit als die beiden wichtigsten Nischenparameter der insektenjagenden Fledermäuse betrachtet, so kann man versuchen, einfache Parameter zu ihrer Beschreibung heranzuziehen. So ergibt ein Vergleich der relativen Größe der Ohren (als Maß für die Empfindlichkeit des Hörsystems) mit dem Längenverhältnis von drittem und fünftem Finger (als Maß für die Breite der Flügel und damit für die Manövrierfähigkeit im Flug) der Fledermäuse verschiedener Gebiete, dass sich die Dichte und die Überlappung der Nischen kaum unterscheiden. Dagegen ändert sich

Bild 15. Vergleich der zwei wichtigsten Nischendimensionen der Fledermäuse (Hören und Manövrierfähigkeit des Fluges: relative Größe der Ohren und relative Breite der Flügel) für ein Land der gemäßigten Breiten (Ontario in Kanada) und Kamerun im tropischen Westafrika. Nach allg. Lit. 35. Grafik: M. B. FENTON

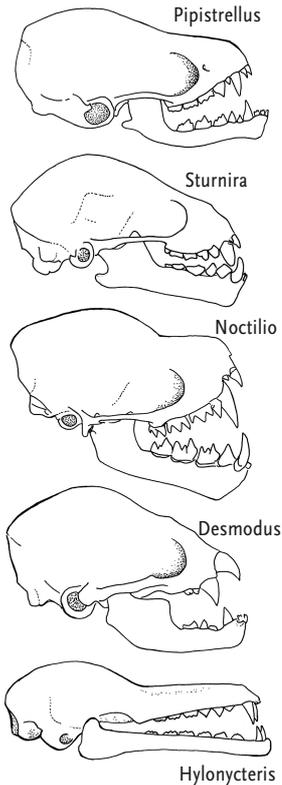


Bild 16. Von oben nach unten: ein Insektenfresser (Zwergfledermaus, *Pipistrellus pipistrellus*), ein Früchtaufresser (Blattnasenfledermaus *Sturnira*), ein Fischjäger (Fischerfledermaus, *Noctilio leporinus*), ein Blutlecker (Echter Vampir, *Desmodus rotundus*) und eine Blumenfledermaus (*Hylonycteris underwoodi*). Zeichnung: O. VON HELVERSEN

vor allem der insgesamt mögliche Parameterbereich, den insektenfressende Fledermäuse abdecken (Bild 15).

Diese Beispiele belegen eindrücklich, welche Mechanismen die enorme Artenvielfalt der Tropen ermöglichen – und vielleicht auch, wie sehr deshalb auch uns Europäer, Bewohner der gemäßigten und nördlichen Breiten, der Schutz dieser enormen Lebensvielfalt der Tropen – der Regenwälder und ebenso der tropischen Savannen und Gebirgswälder – angeht.

### Vielfalt an Formen und Arten

Die Fledermäuse könnten einem als weitgehend einheitliche Gruppe kleiner Säugetiere mit einem dichten Fell und mit Flügeln erscheinen. Tatsächlich hat sich aber keine andere Ordnung der Säugetiere eine so große Fülle ökologischer Nischen erschlossen wie die Fledermäuse. Besonders augenfällig ist dies in den Tropen, wo die Vielfalt kaum überschaubar ist.

Auch in den Tropen ernähren sich viele Fledermausarten im Wesentlichen von Insekten. Dazu gehören beispielsweise die Sackflügel-Fledermaus (Emballonuridae), in Bezug auf ihre Echoorientierung und Morphologie relativ ursprüngliche Fledermäuse (Bild 17). Manche Arten dieser Familie haben eigenartige Duftsäcke in den Flughautmembranen, in denen sie Düfte speichern, die bei der Balz der Männchen eine wichtige Rolle spielen. Ihre Jagdweise ähnelt einheimischen insektenfressenden Fledermäusen.

Die Rundblattnasen (Hipposideridae) sind eine Familie hoch spezialisierter Insektenjäger (Bild 18). Dank ihrer den Hufeisennasenfledermäusen ähnlichen Ortungsrufe können sie flügel-schlagende oder auch nur mit den Flügeln vibrierende Insekten aufspüren, selbst wenn diese nah an der Vegetation oder gar in der Vegetation sitzen.

Auch in anderen Fledermausfamilien bilden Insekten die Hauptnahrung, so bei einigen Arten der Altwelt-Blattnasen (Megadermatidae), die in die weitere Verwandtschaft der Hufeisennasenfledermäu-

se gehören (Bild 19). Der größere Indische Falsche Vampir (*Megaderma lyra*), jagt nicht nur nach Insekten, sondern ergänzt sein Nahrungsspektrum durch Amphibien, Reptilien und kleine Säugetiere, er ist also nicht rein insektivor.

Die nach den Insektenjägern umfangreichste Gruppe der Fledermäuse sind die Früchtaufresser. Zu ihnen gehören nahezu alle der in der Alten Welt verbreiteten Flughunde (im bearbeiteten Gebiet nur der Nilflughund). In der Neuen Welt wird diese Nische vor allem von den Blattnasenfledermäusen (Phyllostomidae) belegt (Bild 21). Die Früchtaufresser können eine Vielzahl verschiedener Früchte als Nahrungsbasis nutzen und wechseln ihre Nahrung entsprechend der Verfügbarkeit im Laufe eines Jahres. In fruchtbaren Zeiten hat man beobachtet, dass sich manche Arten auch von den jungen, frisch entfalteten Blättern mancher Bäume ernähren.

Wahrscheinlich ausgehend von kräftigen Insektenjägern haben sich eine ganze Reihe von Fledermäusen auch auf die Jagd von Reptilien, Amphibien, teilweise sogar Vögeln spezialisiert. Ein Beispiel ist die Fransenlippenfledermaus (*Trachops cirrhosus*), ein hoch spezialisierter Froschjäger (Bild 24). Diese Art erbeutet besonders häufig männliche Frösche, die sich durch



Bild 17. *Peropteryx macrotis*, eine Vertreterin der Sackflügel-Fledermaus (Emballonuridae) aus Venezuela. Foto: O. VON HELVERSEN



Bild 18. Ein Insektenjäger aus Südostasien ist die Diadem-Rundblattnase (*Hipposideros diadema*), ein Vertreter der Rundblattnasen (Hipposideridae). Foto: D. NILL

Bild 19. Der „Kleine Falsche Vampir“ (*Megaderma spasma*), ist eine insektenfressende Art aus der Familie der Altwelt-Blattnasen (Megadermatidae) aus Südostasien. Foto: O. VON HELVERSEN

ihr Quaken verraten haben. Anscheinend lernen die Fledermäuse die Gesänge der verschiedenen Froscharten ihres Habitates kennen, vermeiden die schlecht schmeckenden giftigen Froscharten, während sie andere als schmackhaft empfinden.

Fast noch erstaunlicher, als dass manche Fledermäuse vom Insektenfang zur Jagd auf kleine Wirbeltiere übergehen konnten,

ist die Spezialisierung auf den Fischfang. Vor allem die Fischerfledermaus (*Noctilio leporinus*) aus Südamerika ist ein spezialisierter Fischjäger geworden, der mit seinen riesigen Hinterfüßen ins Wasser greifend auf oberflächennahe Fische Jagd macht (Bild 25). Wahrscheinlich erkennt er Fischschwärme an dem leichten Kräuseln der Wasseroberfläche, wenn diese nachts – da



Bild 20. Eine Gruppe der neotropischen Blattnasenfledermaus *Uroderma bilobatum*, einer Fledermaus, die sich selbst „Zelte“ baut, indem sie an großen Blättern von Bananen oder manchen Palmen, die Blattrippen durchbeißt. Dadurch senken sich die Blattränder ähnlich wie ein Zelt und die Fledermäuse haben einen regensicheren Platz. Foto: D. NILL

Bild 21. Die Jamaica-Fruchtfledermaus (*Artibeus jamaicensis*), eine Blattnasenfledermaus, ist ein Liebhaber vieler verschiedener Früchte, insbesondere verschiedener Feigenarten. Foto: D. NILL



► Bild 22. Charakteristisch für die Blattnasenfledermäuse (Phyllostomidae) ist der Nasenaufsatz, wie bei dieser Zwergfruchtfledermaus (*Artibeus phaeotis*). Foto: R. SIMON



►► Bild 23. Nasenaufsatz der Kalifornia-Großohrfledermaus (*Macrotus californicus*). Foto R. SIMON

►►► Bild 24. Die Fransenslippenfledermaus (*Trachops cirrhosus*), gehört ebenfalls zu den Blattnasenfledermäusen, ist aber ein hochspezialisierter Froschjäger, der seine Beute an deren Quaken erkennt und daran sogar giftige und schmackhafte Froscharten unterscheiden kann. Foto: D. NILL

Bild 25. Die Fischerfledermaus (*Noctilio leporinus*) aus Südamerika ist daran angepasst, mit ihren großen Füßen nahe an der Wasseroberfläche schwimmende Beute zu ertasten und zu fangen. Foto: D. NILL



sie ja sonst, wenn Seeschwalben und Eisvögel schlafen, keine Feinde haben – ganz nah an die Wasseroberfläche kommen. Die großen Fischerfledermäuse kann man manchmal sogar über stilleren Meeresbuchten im Mondlicht mit ruhigen Flügelschlägen ihre Kreise dicht über der Wasseroberfläche ziehen sehen.

Ebenso faszinierend ist die Spezialisierung der echten Vampirfledermäuse Südamerikas: Die häufigste Art ist der Gemeine Vampir (*Desmodus rotundus*) (Bild 26). Sie beißt mit ihren rasiermesserscharfen





Zähnen schlafenden Großtieren, meist Pferden oder Kühen, eine kleine Wunde in die Haut, oft im Halsbereich. Da der Speichel gerinnungshemmende Substanzen enthält, kann das Blut als winziges Rinnsal aus der Wunde austreten und – unbemerkt vom Opfer – vorsichtig aufgeleckt werden. Die Zähne der echten Vampirfledermaus sind so scharf wie Rasierklingen (Bild 27), weil sie sich gegenseitig wie an einem

Schleifstein schärfen. Dadurch spürt das Opfer den Biss häufig überhaupt nicht. Der Blutverlust ist so geringfügig, dass er wohl keine große Bedeutung hat. Gefährlich ist nur die Übertragung von Krankheiten von Beutetier zu Beutetier, besonders der Tollwut.

Ganz besonders faszinierende Fledermäuse sind auch die kleinen schwirfliegenden Blumenfledermäuse Süd- und Mittelamerikas, die sich von Nektar ernähren. Einige hoch spezialisierte Arten ernähren sich ausschließlich von Nektar und Pollen der von ihnen besuchten Blüten – sie sind also in ihrer ganzen Lebensweise auf den Blütenbesuch abgestimmt (Bild 28). Als „Kolibris der Nacht“ sind sie fähig, im Schwirrflug vor den Blüten zu rütteln, während sie den Nektar auflecken. Beim Besuch verschiedener Pflanzen übertragen sie den Pollen in ihrem Fell von den Staubgefäßen der einen Pflanze auf die Narbe anderer Blüten. Viele tropische Pflanzen haben sich im Verlauf ihrer Evolution ihrerseits auf den Besuch durch Fledermäuse spezialisiert und sind „Fledermausblumen“ geworden, die nun auf die Bestäubung durch diese Tiergruppe angewiesen sind.

Bild 26. Der Echte Vampir (*Desmodus rotundus*) ist auf die Aufnahme von Blut als Nahrung spezialisiert. Mit den scharfen Schneidezähnen fügt er seinen Opfern kleinste Wunden zu und leckt das austretende Blut. Foto: D. NILL



Bild 27. Das Gebiss des Echten Vampirs (*Desmodus rotundus*) lässt die rasiermesserscharfen Zähne, die sich gegenseitig schärfen, erkennen. Blutreste der letzten Mahlzeit lassen sich noch im Mundwinkel dieses während der Jagd gefangenen Tieres erkennen. Foto: O. VON HELVERSEN

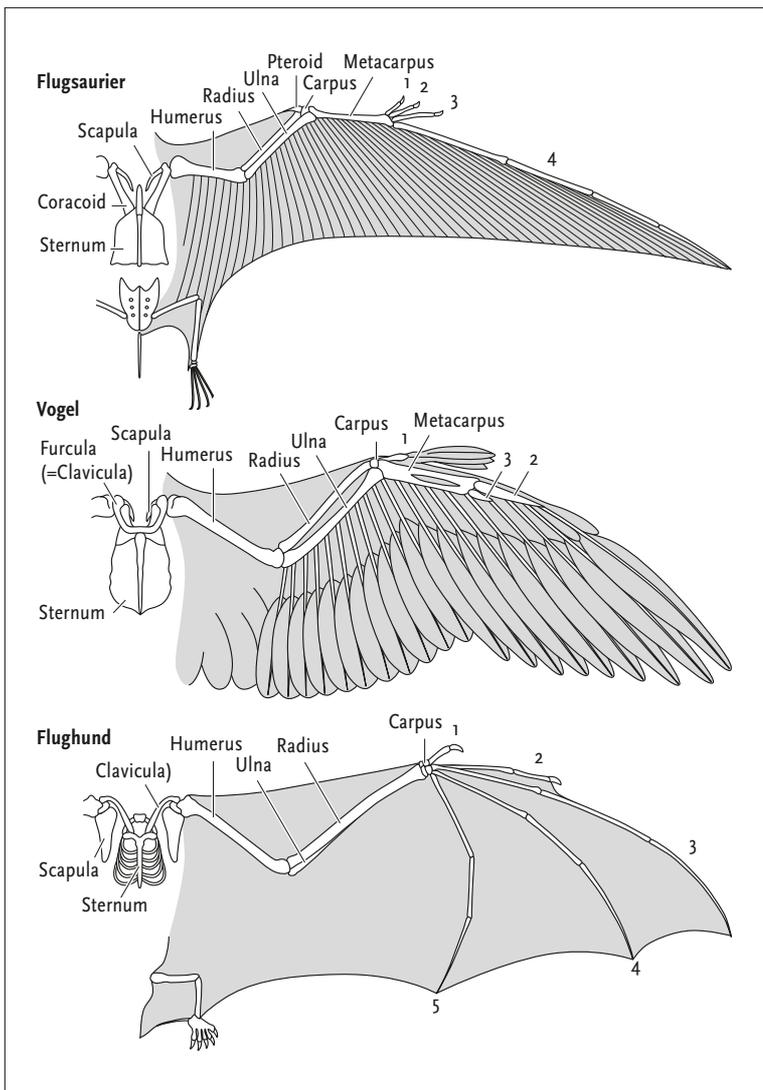


Bild 28. Eine Große Antillen-Langzungen-Fledermaus (*Monophyllus redmani*) beim Necktartrinken an der Blüte des Brasilholzes (*Caesalpinia bahamensis*). Dabei berührt der Bauch die Staubgefäße und die Pollen werden auf andere Blüten übertragen. Foto: R. SIMON

# Flug der Fledermäuse

Bild 29. Vergleich der Flügel von Flugsaurier, Vogel und Fledermaus. Verändert nach allg. Lit. 87. Grafik: W. LANG

Fast alle Besonderheiten der Fledermäuse hängen in irgendeiner Weise mit ihrer Fähigkeit zu fliegen zusammen – entweder, weil sie Anpassungen an das Fliegen sind, oder weil sie erst durch die Flugfähigkeit ermöglicht wurden – oder umgekehrt, weil sie durch das Fliegen nicht möglich sind



bzw. dadurch limitiert (begrenzt) sind. Fledermäuse sind die einzigen Säugetiere, die zum „aktiven Flug“ fähig sind, sie können also nicht nur segeln oder gleiten, sondern aktiv Höhe gewinnen.

Welche Vorteile bietet der aktive Flug, obwohl er die energieaufwändigste Möglichkeit der Fortbewegung darstellt? Um in der Evolution zu entstehen, musste diese Fortbewegungsweise von Anfang an Vorteile bieten. Dabei war es den ersten flugfähigen Säugetieren im Paläozän durch den neu erworbenen Flug vermutlich nicht einmal möglich, eine neue Nahrungsnische, den Fang fliegender Insekten, zu erschließen. Denn die ersten Phasen der Evolution des Fluges müssen über den Gleitflug erfolgt sein, und dieser ist nicht geeignet, um im Fluge Insekten zu erbeuten.

Seit einiger Zeit zeichnet sich für die Wissenschaftler immer klarer ab: Der Flug ist zwar die energieaufwändigste Form der Bewegung **pro Zeiteinheit**, aber die sparsamste Form der Fortbewegung **pro zurückgelegter Distanz**, und das war ihr primärer Selektionsvorteil. Ein Früchtesser wie etwa ein Affe muss einen Baum erklimmen, dann wieder absteigen, einen neuen Baum suchen, diesen besteigen usw. und dazwischen muss er unter Umständen weite Strecken auf dem Boden zurücklegen. Ein Flughund kann leicht von seinem Tagesquartier aus einen Fruchtbaum erreichen, der einen oder mehrere Kilometer entfernt ist, innerhalb weniger Minuten kann er viele verschiedene mögliche Frucht bäume daraufhin kontrollieren, ob sie Früchte haben, und wenn sie geleert sind, kann er ebenso schnell den nächsten Baum voll Früchten besuchen. Die Evolution des Fluges war also zunächst eine Evolution in Richtung auf eine energetisch sparsame Fortbewegung. Eine solche ist vor allem wichtig für Tiere, die von einem bestimmten konstanten Quartier aus, z.B. einer Höhle, bei ihren Nahrungsexkursionen weite Strecken zurücklegen müssen, dann aber immer wieder in dasselbe Quartier zurückkehren („central place foraging“).

Unter den Wirbeltieren ist der aktive Flug dreimal unabhängig „erfunden“ worden, bei den Flugsauriern, bei den Vögeln und bei den Fledermäusen. Alle nutzen

ihre Vorderextremitäten als Flügel (s. Bild 29), die dementsprechend aus einander homologen (einander entsprechenden) Elementen aufgebaut sind, den Elementen der „pentadactylen Extremität“ der Wirbeltiere. Allerdings wurden die verschiedenen Elemente auf ganz unterschiedliche Weise genutzt. Bei den Flugsauriern wurde die Flughaut z.B. durch den vierten Finger aufgespannt, bei den Vögeln wurden Fingerglieder und Mittelhandknochen weitgehend reduziert – an ihre Stelle traten die Federn, bei den Fledermäusen werden die Flughäute zwischen vier Fingern (nur der Daumen blieb frei), den Hinterbeinen und dem Schwanz aufgespannt. Die Flügel von Flugsaurier, Vogel und Fledermaus sind einander also insofern homolog, als sie der Vorderextremität des Wirbeltierbauplans entsprechen, aber sie sind völlig unabhängig und konvergent (parallel zueinander) entstanden, wenn man ihre Funktion als Flügel betrachtet.

Der Flug der Fledermäuse scheint im Vergleich mit Vögeln manchmal ungeschickter und weniger elegant – und in der Tat können Fledermäuse nicht wie ein Mäusebussard segeln oder Geschwindigkeiten wie ein Wanderfalke erreichen. Der Flug der Fledermaus ist dank der großen Flughäute aber ausgesprochen wendig, sie können innerhalb kürzester Zeit bremsen oder die Flugrichtung ändern (Bild 32). In Hinsicht auf ihre Manövrierfähigkeit sind sie Vögeln eindeutig überlegen.

Interessanterweise hat sich herausgestellt, dass Fledermäuse, verglichen mit Vögeln und Insekten, auch in Hinsicht auf die Effizienz des Energieeinsatzes besonders gut wegkommen [allg. Lit. 144, 148]. Bild 30 zeigt die Flugkosten für eine Reihe von Fledermäusen verschiedenen Gewichtes im Vergleich mit Vögeln. Dabei hat sich gezeigt, dass Fledermäuse durchweg „billiger“, also energieeffizienter fliegen können als Vögel. Besonders ausgeprägt ist das beim Flug auf der Stelle, also beim Rütteln. Bild 31 zeigt den Energieaufwand verschiedenen schwerer blütenbesuchender, besonders an den Rüttelflug angepasster Tiere. Sowohl Schwärmer (Sphingidae), als auch Kolibris und Blumenfledermäuse können vor Blüten schwirrflegend in der Luft ste-

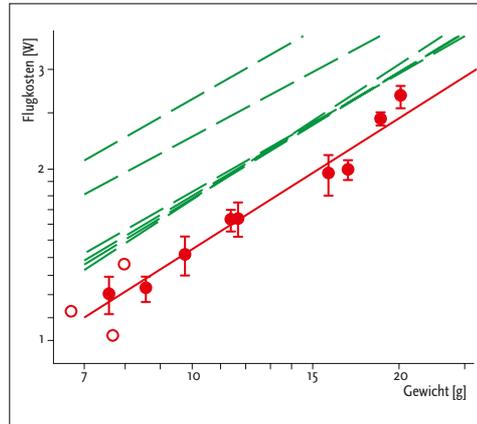


Bild 30. Flugkosten (in Watt) als Funktion des Körpergewichtes bei Vögeln (unterbrochene Geraden aus verschiedenen Modellen) und für Fledermäuse (Messwerte vor allem für Blumenfledermäuse). Fledermäuse fliegen anscheinend „billiger“ als Vögel. Nach allg. Lit. 148. Grafik: Y. WINTER

hen, während sie den Nektar saugen oder lecken. Dabei zeigt sich einerseits, dass die Kosten für den Rüttelflug natürlich mit dem Körpergewicht ansteigen – das gilt für alle drei Gruppen. Zusätzlich hat sich aber auch gezeigt, dass dabei die Fledermäuse den energetisch effektivsten Flug haben: Dieselbe Leistung für den Flug auf der Stelle (1,1 Watt) wird von einem 3 g schweren Schwärmer, einem mehr als 4 g schweren Kolibri und einer mit 6,5 g nochmals deutlich schwereren Fledermaus benötigt.

U. NORBERG, die sich in vielen Arbeiten mit der Flug-Biophysik der Fledermaus befasst hat, sagt mit Recht: „Die Aerodynamik ist noch keine exakte Wissenschaft, sie ist zu sehr abhängig von Annahmen, Vereinfachungen und Schätzwerten“ [allg. Lit. 87]. Viele Fragen des Fledermausfluges sind bisher nicht quantitativ beantwortbar. Warum reißt etwa trotz der hohen Anstellwinkel beim Rüttelflug einer Fledermaus die Strömung nicht ab? Offensichtlich ist die Bewegung gerade so schnell, dass sie

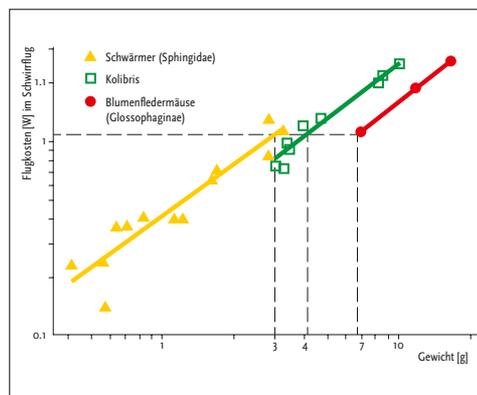


Bild 31. Flugkosten (in Watt) im Schwirrfflug vor der Blüte, in Abhängigkeit vom Körpergewicht, bei Schwärmern, Kolibris und Blumenfledermäusen. Am effizientesten rütteln die Blumenfledermäuse. Nach allg. Lit. 144.

Bild 32. Eine Zweifarbfledermaus (*Vespertilio murinus*) im Flug. Foto: D. NILL



dem Abreißen der Strömung zuvorkommt und so ein Abstürzen verhindert.

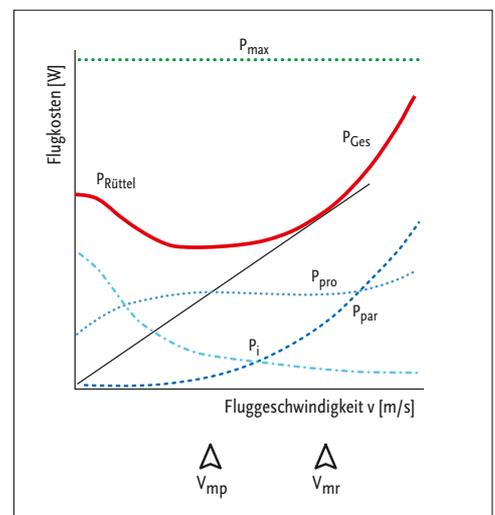
Wenn Aerodynamik und Energetik des Fledermausfluges auch noch keine quantitative Berechnung im Einzelfall zulassen, so zeigen die generellen Konzepte doch viele interessante Anpassungen auf. Bild 33 gibt den Zusammenhang zwischen den Flugkosten und der Fluggeschwindigkeit wieder. Die für den Flug benötigte aerodynamische Leistung setzt sich aus drei Komponenten zusammen, einmal der durch den Flügelschlag induzierten Leistung, die Hub und Schub erzeugt ( $P_i$ ), ferner der sogenannten „parasitischen“ Leistung  $P_{par}$ , der Leistung, die notwendig ist, um den Reibungswiderstand des Körpers zu überwinden, und schließlich  $P_{pro}$ , die sogenannte Profileistung, die den Reibungswiderstand der Flügel beschreibt. Während  $P_{pro}$  und  $P_{par}$  mit steigender Geschwindigkeit zunehmen, ist  $P_i$  bei niedriger Geschwindigkeit am größten. Insgesamt ergibt sich in der Summe also als Funktion der Fluggeschwindigkeit eine Leistung, die einen annähernd U-förmigen Verlauf hat.

Welche Fluggeschwindigkeit soll eine Fledermaus für ihren Jagdflug wählen? Sie könnte mit derjenigen Geschwindigkeit fliegen, die am wenigsten Energie kostet,  $V_{mp}$  („minimum power“). Wenn sie hingegen mit möglichst wenig Energieaufwand von ihrem Quartier in ein Jagdgebiet gelangen möchte, so müsste sie die davon verschiedene, deutlich höhere Geschwin-

digkeit  $V_{mr}$  („maximum range“) wählen – genauso, wie man beim Autofahren nicht bei derjenigen Geschwindigkeit am wenigsten Benzin/km verbraucht, bei der der Motor mit dem geringsten Benzinverbrauch läuft. Die Geschwindigkeit, bei der sie die längste Strecke mit einem geringstmöglichen Aufwand fliegen kann, ergibt sich aus dem Punkt, an dem eine Tangente vom Nullpunkt aus die Kurve in Bild 33 berührt.

Die bisherigen Abschätzungen zeigen allerdings, dass Fledermäuse meistens sogar noch schneller fliegen, als es dieser Überlegung entspricht, also noch schneller als  $V_{mr}$ . Vielleicht ist das Sparen von Energie nicht so wichtig, wenn der erhöhte Energieverbrauch aufgewogen wird durch

Bild 33. Ein generelles Modell für die Flugkosten eines fliegenden Tieres in Abhängigkeit von der Fluggeschwindigkeit. Dabei stehen  $P_{max}$  für die maximale Leistung,  $P_{Rüttel}$  für die beim Rüttelflug erbrachte Leistung,  $P_{Ges}$  für die Gesamtleistung,  $P_i$  für die durch den Flügelschlag induzierte Leistung,  $P_{pro}$  für die Profileistung bzw. den Reibungswiderstand der Flügel und  $P_{par}$  für die parasitische Leistung bzw. den Reibungswiderstand des Körpers. Die Fluggeschwindigkeit  $V_{mp}$  ( $mp$  = „minimum power“) ist diejenige Geschwindigkeit, bei der pro Zeiteinheit die geringsten Kosten entstehen, die Geschwindigkeit  $V_{mr}$  ( $mr$  = „maximum range“) diejenige, bei der eine bestimmte Distanz am energieeffizientesten überwunden werden kann. Nach allg. Lit. 91, 92. Grafik: M. BAUER



einen größeren Gewinn, etwa eine größere Wahrscheinlichkeit, Beute zu machen oder auch ein geringeres Risiko, von einem Raubfeind erwischt zu werden.

Für die meisten kleinen Fledermausarten gilt, dass die Fluggeschwindigkeiten zwischen 5 und 8 m/s liegen, das entspricht etwa 18 bis 29 km/h. Schnell fliegende Arten, wie die Bulldoggfledermaus (*Tadarida teniotis*) oder der Abendsegler (*Nyctalus noctula*), erreichen deutlich höhere Geschwindigkeiten von zumindest 50 km/h [allg. Lit. 21]. Wenn ein Abendsegler sich, nach dem Entdecken eines größeren Insektes unter ihm, über seine Schulter abrollend in die Tiefe stürzt, erreicht er mit Sicherheit noch viel höhere Geschwindigkeiten.

In Hinsicht auf Manövrierfähigkeit und Fluggeschwindigkeit haben sich die Fledermäuse je nach ihrem Jagdhabitat und ihrer Jagdstrategie ganz verschieden eingemischt. Neben einer Vielfalt von Flügelformen gibt es auch auffällige Unterschiede in der Größe der Schwanzflughaut, und bei manchen Arten befindet sich an dem Sporn, der die Schwanzflughaut abstützt, noch ein kleiner Hautlappen, das Epibema (Bild 34), das durch einen kleinen Querbalken als Muskelansatz das schnelle Aufspannen der Schwanzflughaut durch eine Auswärtsbewegung des Spornbeins erlaubt. Auffällig und auch anschaulich leicht verständlich sind die Anpassungen der Flügelform an den Flugstil: Für einen

manövrierfähigen Flug benötigt man breite Flügel und eine geringe Flächenbelastung, für einen schnellen und energiesparenden Flug vor allem schmale, lange Flügel.

Bild 35 zeigt, dass der Großteil der europäischen Arten in dieser Hinsicht einen Kompromiss gewählt hat, eine dichte Punktwolke ist bei mittleren Flügelbreiten und mittleren Flächenbelastungen zu finden. Nur wenige Arten liegen weit außerhalb dieser Häufung am rechten Rand: Das sind die schnellen und hochfliegenden Arten, die Bulldoggfledermaus (*Tadarida teniotis*), die drei Abendsegler der Gattung *Nyctalus*, und – in Nordafrika – die Kleine Mausschwanzfledermaus (*Rhinopoma cystops*). Auch die Langflügelfledermaus (*Miniopterus schreibersii*) gehört hierher, wenn auch wohl aus anderen Gründen. Langflügelfledermäuse können zwar auch hoch und schnell fliegen, meist aber jagen sie in einem „taubenartigen“, eher langsamen Flug, wobei wohl die große Schwanzflughaut und die ganz anders als bei den Vespertilioniden geformte lange Flügelspitze einen besonderen Flugstil ermöglicht.

Einen extrem manövrierfähigen Flugstil, ganz am linken Rand in Bild 35, hat die Kleine Hufeisennase (*Rhinolophus hipposideros*). Mit ihren extrem breiten Flügeln und dem geringen Körpergewicht kann diese Art durch die kleinsten Lücken in der Vegetation mit Leichtigkeit hindurchtauchen und rüttelnd Insekten vom Boden oder von Blättern aufnehmen.



Bild 34. Das Epibema ist ein kleiner Hautlappen an dem von der Ferse ausgehenden Spornbein vieler Fledermausarten wie bei diesem Kleinabendsegler (*Nyctalus leisleri*). Das Epibema bietet einen Ansatz für einen Muskel, der die Schwanzflughaut aufklappt. Es ist besonders ausgeprägt bei schnellfliegenden Arten, die trotzdem schnell bremsen können. Foto: C. DIETZ

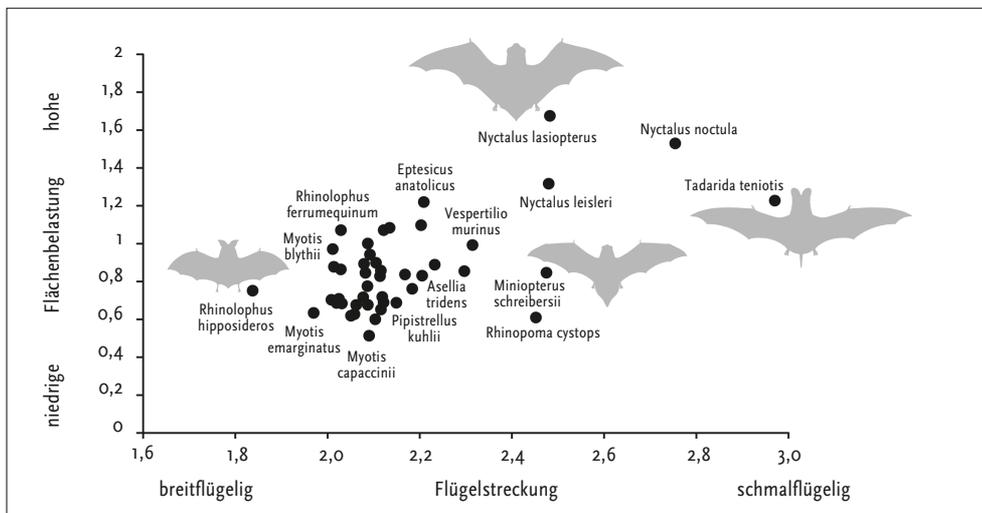


Bild 35. Das Diagramm zeigt die Beziehung relativer Flächenbelastung (Gewicht pro Flügelfläche) und Flügelstreckung (Verhältnis von Flügelstreckung zu Flügelbreite) für die europäischen Fledermäuse. Ein großer Teil der Arten liegt mit seinen Werten nah beieinander. Extrem langflügelig sind die Abendsegler (*Nyctalus*) und die Bulldoggfledermaus (*Tadarida teniotis*), besonders breitflügelig ist die Kleine Hufeisennase (*Rhinolophus hipposideros*). Grafik: M. BAUER

# Echoorientierung

## ► Entdeckung der Echoorientierung

Schon vor mehr als 200 Jahren zeigte L. SPALLANZANI, italienischer Gelehrter und Bischof in Pavia, in einem genialen Experiment, dass Fledermäuse auch in absoluter Dunkelheit, also unabhängig von ihrem Sehvermögen, Hindernissen ohne Schwierigkeiten ausweichen und sich in einer unbekanntem Umgebung schnell und sicher orientieren: Er spannte dünne Drähte in einem abdunkelbaren Raum und versah sie mit kleinen Glöckchen. Während in dem Raum freigelassene Eulen, sobald es vollständig dunkel war, bei jedem Flugversuch gegen die Drähte stießen und die Glöckchen zum Läuten brachten, waren Fledermäuse auch unter diesen Bedingungen noch in der Lage, den Drähten auszuweichen. Blendete er die Fledermäuse, verringerte dies ihr Orientierungsvermögen nicht, verklebte er ihnen jedoch die Ohren oder das Maul, so stießen sie an die Drähte, als ob sie nun nicht mehr „sehen“ könnten. SPALLANZANI klebte sogar kleine Röhrchen in die Ohren der Fledermäuse: Ließ er die Röhrchen offen, zeigten die Tiere ein einwandfreies Orientierungsvermögen, verschloss er sie jedoch mit kleinen Stopfen, wirkten die Fledermäuse desorientiert und stießen an die Drähte.

Interessanterweise war SPALLANZANI aber nicht mutig genug, um aus diesen Ergebnissen den Schluss zu ziehen, dass Fledermäuse sich über die Wahrnehmung der Echos von für uns Menschen unhörbaren Rufen orientieren. Er beendete seine Experimente mit einem zwar richtigen, aber ziemlich ratlosen Tagebucheintrag im Jahr 1794: „... so können also geblendete Fledermäuse ihre Ohren benutzen, wenn sie nachts Insekten fangen... Diese Entdeckung

ist unglaublich.“ [allg. Lit. 87]. Dennoch vermutete er, die Fledermäuse könnten sich eher durch eine Art „Fernstastsinn“ auf ihren sensiblen Flughäuten orientiert haben. Offenbar übernahm er diese Hypothese von GEORGE CUVIER, dem bedeutendsten und einflussreichsten Zoologen seiner Zeit, der zwar gar nicht selbst mit Fledermäusen experimentiert hatte, dessen Meinung man um 1790 aber wohl nicht widersprechen durfte. Dieser Fehlschluss ist auch deshalb bemerkenswert, weil blinde Menschen, die größere Gegenstände, wie zum Beispiel Wände, über die Echos lauter Geräusche wahrnehmen können, glauben, wenn man sie danach fragt, sie hätten deren Nähe über ein feines Gefühl in der Haut des Gesichtes erspürt.

So blieb es D. GRIFFIN fast 150 Jahre später vorbehalten, die Ultraschall-Echoorientierung der Fledermäuse zu entdecken. Erst in der Zeit vor dem zweiten Weltkrieg war die Technik so weit, Schallwellen aufzuzeichnen, deren Frequenzen über denen des vom menschliche Ohr hörbaren Bereichs liegen. GRIFFIN brachte im Jahre 1938, noch als Student, Fledermäuse vor ein von dem Physiker G.W. PIERCE gebautes Mikrofon und zeigte, dass Fledermäuse kurze, klickende Rufe von sich geben, die zwar für uns unhörbar sind, in Wirklichkeit aber enorme Schalldruckpegel besitzen.

Eigentlich ist es erstaunlich, dass erst die Entwicklung der Ultraschall-Mikrofone die Entdeckung der Echoortung ermöglicht hat, denn manche Fledermäuse, wie z.B. der Abendsegler (*Nyctalus noctula*) oder im Mittelmeergebiet die Bulldoggfledermaus (*Tadarida teniotis*), rufen für junge Menschen, vor allem für Kinder und für jüngere Frauen, durchaus hörbar. Wahrscheinlich waren die Wissenschaftler, die sich mit der Orientierung der Fledermäuse beschäftigten, dafür zu alt – das menschliche Gehör verliert im Alter zunehmend seine Fähigkeit, die hohen Frequenzen wahrzunehmen.

Eine Ausnahme davon scheint allerdings der niederländische Zoologe S. DIJKGRAAF gewesen zu sein: 1943 veröffentlichte er eine Notiz, dass er bei einer kleinen *Myotis*-Art ein leises Ticken gehört habe, 1946 eine Arbeit, in der er die Experimente SPALLAN-



Bild 36. Jungtier der Kleinen Hufeisennase (*Rhinolophus hipposideros*) an einem Nachthangplatz. Jungtiere müssen die Anwendung der Echoortung schnell erlernen, um selbstständig jagen zu können; dieses Tier gähnt, die Hufeisennasen stoßen die Echoortungslaute durch die Nase aus. Foto: D. NILL

ZANI's weiterführte. DIJKGRAAFS Annahme, dass das von ihm gehörte Tier eine Wimperfledermaus war, ist aufgrund der bei dieser Art auftretenden ausgesprochen hohen Endfrequenzen der Ortungsrufe allerdings eher unwahrscheinlich, es könnte sich vielleicht um die sehr ähnliche Fransenfledermaus (*Myotis nattereri*) gehandelt haben, die besonders tief in den menschlichen Hörbereich hinabreichende Ortungsrufe aus-

stößt. Bei seinen Versuchen stellte DIJKGRAAF fest, dass die Fledermaus kaum mehr abfliegen wollte und wie in SPALLANZANIS Experimenten die Fähigkeit verlor, beim Flug Hindernisse zu vermeiden, wenn er sie durch ein Überkleben des Maules mit einem Klebeband am Rufen hinderte.

So wurde die „unglaubliche“ Fähigkeit der Fledermäuse, sich über die Wahrnehmung der Echos von selbst erzeugten Ult-

raschall-Lauten zu orientieren, erst seit der Mitte des letzten Jahrhunderts wirklich bekannt und intensiv erforscht.

Der Ausdruck „Echoorientierung“ oder „Echoortung“, der sich im Deutschen – im Anschluss an das englische „echolocation“ – eingebürgert hat, beschreibt nur einen kleinen Teil der Fähigkeiten, die die Fledermäuse mit diesem System einer aktiven akustischen Bildwahrnehmung erreicht haben. „Orientierung“ und „Ortung“ beschreiben viel zu wenig: Fledermäuse können Gegenstände nicht nur detektieren und orten, ihre gesamte Orientierung in der Welt, nicht nur bei der Beutejagd, beruht auf ihrer Fähigkeit, die von ihren Rufen zurückkehrenden Echos zentralnervös zu verarbeiten und auszuwerten. „Echo-Bildhören“ wäre eher ein adäquater Ausdruck für diese Leistung. Denn Fledermäuse unterscheiden auch Formen und Oberflächenstrukturen und „erkennen“ damit die sie interessierenden Objekte ihrer Umwelt – wie z.B. Fruchtfresser die Bäume und die Früchte, von denen sie leben, oder tropische Blumenfledermäuse die verschiedenen, von ihnen ausgebeuteten, an den Besuch und die Bestäubung durch Fledermäuse angepassten Blumen.

### ► Das Prinzip der akustischen Echoortung

Die Echoortung ist, zumindest der Theorie nach, einfach; sie ähnelt dem Radar, nur dass Schallwellen anstelle von elektromagnetischer Strahlung benutzt werden, weshalb in der Technik auch der Ausdruck „Sonar“ verwendet wird. Eine Sender/Empfängerkombination erzeugt kurze Lautpulse, die vom Sender abgestrahlt und vom Empfänger als zurückkehrendes Echo registriert werden können. Die Lautpulse müssen kurz sein, da der Empfänger während der Aussendungszeit übersteuert ist und die wesentlich leiseren Echos während dieser Zeit nicht aufnehmen kann. Aus der Laufzeit ergibt sich die Entfernung eines den Schall reflektierenden Gegenstandes. Je genauer die Laufzeit gemessen werden kann, umso genauer ist die Entfernung be-

kannt. Die genaueste mögliche Messung einer Laufzeit wird durch das informationstheoretische Verfahren der Kreuzkorrelation ermöglicht (siehe Kasten 2). Manche Näherungsverfahren erbringen fast gleichwertige Leistungen, sodass man sich durchaus vorstellen kann, dass im Gehirn einer Fledermaus neuronale Rechenoperationen durchgeführt werden, die im Resultat einer Kreuzkorrelation entsprechen.

Während die Entfernung einer echogebenden Struktur also sehr genau gemessen werden kann, ist die Bestimmung der Richtung, aus der das Echo zurückkommt, wesentlich schwieriger. Im Prinzip gibt es mehrere Möglichkeiten, die Richtung zu bestimmen: Entweder benutzt man einen eng gebündelten Strahl, mit dem die Umwelt abgetastet werden kann, so dass Echos nur aus der Richtung zurückkommen können, in die der Schallstrahl gerichtet wurde, oder man benötigt mehrere Empfänger, um aus den Laufzeitunterschieden zwischen ihnen die Richtung zu berechnen. Wenn man „breitbandige“ Signale einsetzt (Signale, die einen größeren Frequenzbereich abdecken) und für verschiedene Frequenzen richtungsabhängige Filter einbaut, kann man auch die „Klangfarbe“ des Echos zur Richtungsbestimmung nutzen. Wie im Folgenden genauer erklärt, haben verschiedene Fledermäuse unterschiedliche Kombinationen dieser drei Möglichkeiten gewählt.

Das Grundproblem, nach dem die Richtung, aus der ein Echo zurückkehrt, wesentlich schwieriger und wesentlich ungenauer zu ermitteln ist als die Entfernung des reflektierenden Objektes, bleibt jedoch bestehen. Vergleicht man die „Sehwelt“ von uns Menschen oder z.B. auch eines Vogels mit der „Hörwelt“ einer Fledermaus, so ergibt sich also ein entscheidender Unterschied: Während die von unseren Augen vermittelte „Sehwelt“ über die zweidimensionale Retina eine sehr genaue Analyse aller Richtungen erlaubt, aber nur eine relativ ungenaue Abschätzung der Entfernungen, ist dies bei der „Hörwelt“ der Fledermäuse umgekehrt: Fledermäuse leben gewissermaßen im Mittelpunkt einer „zwiebelschaligen Welt“, bei der die Entfernungen sehr genau bekannt sind, die Rich-

## Kasten 2

## Einige informationstheoretische Begriffe

**Kreuzkorrelation**  $F(\tau)$  zweier Zeitfunktionen  $g(t)$  und  $f(t)$

$$F(\tau) = \int g(t) \cdot f(t+\tau) \cdot dt$$

Die Kreuzkorrelation misst den Einfluss einer Zeitverschiebung  $\Delta t = \tau$  auf die Übereinstimmung bzw. Ähnlichkeit zweier Zeitfunktionen. Wenn  $f(t)$  die Zeitfunktion des ausgesandten Rufes beschreibt und  $g(t)$  die Zeitfunktion des Echos, so kennzeichnet ein scharf ausgeprägtes Maximum von  $F(\tau)$  also diejenige Zeitverschiebung  $\Delta t$ , die eine maximale Übereinstimmung des Funktionsverlaufes von Ruf und Echo ergibt und ermittelt damit die Laufzeit des Schalls.

**Impulsfunktion des Echos:** das Echo eines kurzen (theoretisch unendlich kurzen) Klicks.

**Spektrum:** Frequenz-Zusammensetzung eines Lautes. Das Spektrum eines Echos lässt sich durch eine Fourier-Analyse der Impulsfunktion des Echos errechnen. Subjektiv wird das Spektrum eines Lautes als Klangfarbe („Tonhöhen-Zusammensetzung“) wahrgenommen. Verschiedene Klangfarben entstehen, wenn im Innenohr verschiedene Gebiete der Basilarmembran gereizt werden.

tungen der Gegenstände aber nur schwer und ungenau zu ermitteln sind. Wenn man den reißenden und sicheren Flug einer Fledermaus in einer hindernisreichen Welt wie der dichten Vegetation eines tropischen Regenwaldes mit der Fähigkeit von Vögeln vergleicht, in eben derselben Umgebung zu manövrieren, so wird man kaum einen Unterschied in Präzision und Sicherheit finden. Offensichtlich ist das Gehirn der Fledermäuse imstande, aus den mithilfe der Echoortung erlangten Daten ein ebenso vollständiges und präzises Bild der räumlichen Struktur der Umwelt aufzubauen, wie wir Menschen und viele andere Wirbeltiere es mit Hilfe der Augen können. Wie das möglich ist, ist immer noch ein unverstandenes, informationstheoretisches und physiologisches Rätsel.

## ▶ Ortungsrufe der Fledermäuse

Die Ortungsrufe der Fledermäuse werden nicht anders als die Laute anderer Säugetiere erzeugt, indem Luft mit hohem Druck über die Stimmlippen gepresst wird und diese damit in Schwingungen versetzt werden. Die Stimmlippen der Fledermäuse sind klein und straff gespannt und können dadurch sehr hohe Frequenzen erzeugen.

Diese Schwingungen werden anschließend in Resonanzkammern im Nasen- und Rachenraum verstärkt und frequenzgefiltert. Die Ortungsrufe sind fast immer frequenzmodulierte Sinustöne, die eine oder wenige Oberwellen besitzen können. Welche Oberwelle am lautesten abgestrahlt wird, entscheidet die Frequenzfilterung in den Resonanzkammern. Die Rufe können enorme Lautstärken aufweisen. Im freien Flug wurden Lautstärken von mehr als 130 dB SPL, bezogen auf einen Abstand von 10 cm vor dem Maul, gemessen. (Zum Vergleich: Die Schmerzgrenze beim Menschen liegt in dem für ihn hörbaren Bereich gerade bei diesem Wert, bei etwa 130 dB SPL; derartige Lautstärken können – im Hörbereich des Menschen abgestrahlt – bereits dauerhafte Schäden des Gehörs verursachen; auch Fledermäuse dürften deshalb wohl kaum noch lauter rufen).

Die meisten Glattnasenfledermäuse (Vespertilionidae) betonen die Grundschwingung – oft so sehr, dass fast nur diese den Ortungsruf ausmacht. Die Hufeisennasen (Rhinolophidae) und viele tropische Arten weiterer Familien betonen die erste Oberwelle (die zweite Harmonische) und unterdrücken die Grundschwingung. Manche Arten, wie z.B. die Langohren (Gattung *Plecotus*), verwenden mehrere Harmonische. Bild 37 zeigt die wichtigsten Typen von Ortungsrufen bei europäischen Fleder-

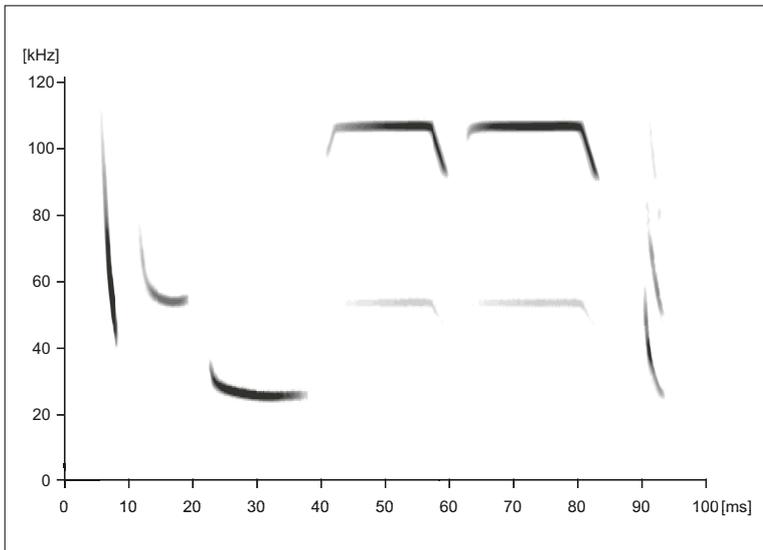


Bild 37. Spektrogramme der Echoortungslaute verschiedener Fledermausarten. Aufgetragen ist der zeitliche Verlauf der Frequenz. Von links nach rechts: Nymphenfledermaus (*Myotis alcathoe*), Mückenfledermaus (*Pipistrellus pygmaeus*), Kleinabendsegler (*Nyctalus leisleri*), Mittelmeerhufeisennase (*Rhinolophus euryale*) und Braunes Langohr (*Plecotus auritus*).  
Grafik: M. BAUER

mäusen: Hufeisennasen (Rhinolophidae) senden frequenzkonstante („CF“ = constant frequency) Rufe aus, die nur am Anfang und am Ende einen scharfen Frequenzanstieg bzw. -Abfall aufweisen, der auf das ruckartige An- und Entspannen der Stimmbänder zurückgeht (Bild 37 Mitte). Diese Laute können sehr lang sein, häufig länger als 50 ms.

Glattnasenfledermäuse (Vespertilionidae) nutzen grundsätzlich frequenzmodulierte („FM“) Rufe, die bei hohen Frequenzen beginnen und bei niedrigeren enden. Diese Rufe können in ihrer Frequenz steil moduliert sein, wie bei den Arten der Gattung *Myotis*, oder sie können zum Rufende hin zunehmend flacher werden, wie z.B. bei Kleinabendsegler (*Nyctalus leisleri*) und Mückenfledermaus (*Pipistrellus pygmaeus*) (Bild 37). Wenn diese Arten in hindernisarmer Umgebung hoch in der Luft fliegen (im „Suchflug“ oder im „Transferflug“) verringern sie oft die Steilheit der Frequenzmodulation, bis die Rufe nur noch ganz flach moduliert oder annähernd frequenzkonstant werden. Solche Rufe hat man daher als „quasi-frequenzkonstant“ (qCF) bezeichnet. Neben der Rufdauer und der Frequenz der Ortungsrufe ist die Bandbreite ein besonders wichtiger Parameter, also der insgesamt im Ruf enthaltene Frequenzbereich. Breitbandige Rufe entstehen entweder, wenn bereits die Grundschwingung einen sehr weiten Frequenzbereich über-

streicht, wie z.B. bei der Nymphenfledermaus (*Myotis alcathoe*) (Bild 37 ganz links), oder wenn mehrere Harmonische jeweils übereinander liegende Frequenzbereiche abdecken, wie beim Braunen Langohr (*Plecotus auritus*) (Bild 37 ganz rechts).

Ein grundsätzliches Problem der aktiven akustischen Bilderkennung ist die geringe Intensität der Echos. Mittelgroße Insekten können eine „target strength“ („Rückstrahlstärke“) von etwa  $-30$  dB haben, das heißt, dass das zurückgeworfene Echo um 30 dB leiser ist, als der das Objekt treffende Schall, und dies ohne die Berücksichtigung der Dämpfung auf dem Weg von der Fledermaus zum Beutetier. Der Ruf sollte daher eine möglichst große Lautstärke haben. Das hat aber zur Folge, dass die Fledermaus während des Rufens ihre eigenen Ohren derartig „zudröhnt“, dass sie ein gleichzeitig zurückkehrendes Echo nicht wahrnehmen kann. Die Überlappung von Ruf und Echo führt also zu einem „blinden Fenster“ vor der Fledermaus. Eine kleine Rechnung (Bild 38) ergibt: Der Ruf einer Fledermaus sei 5 ms lang, ein typischer Wert für viele Fledermausarten. Bei einer Schallgeschwindigkeit von 340 m/s (also auch mm/ms) läuft der Schall in dieser Zeit, hin und zurück, insgesamt 1700 mm. Also kann die Fledermaus nur weiter als etwa 85 cm entfernte Beutetiere detektieren. Hinzu kommt noch ein hörphysiologischer Effekt, den man „forward masking“ nennt: Laute Hörereignisse maskieren danach eintreffende Hörereignisse, indem sie die Hörschwelle erhöhen, womit dieses „blinde Fenster“ sogar noch etwas vergrößert wird.

Das Problem der Überlappung von Ruf und Echo bei der Detektierung von Hindernissen und Beutetieren lässt sich auf zwei Weisen lösen. Die am meisten genutzte ist eine Verkürzung der Rufdauer, wobei allerdings die insgesamt zurückkehrende Schallenergie verringert wird. Da das Objekt in diesem Fall aber bereits relativ nah ist, spielt das keine große Rolle, weil die Dämpfung des Schalls nur noch gering ist. Bei einer Verkürzung des Rufes auf 1 ms würde das „blinde Fenster“ also noch etwa 17 cm Entfernung vor dem Maul betragen. Manche Fledermäuse können ihre Rufe in

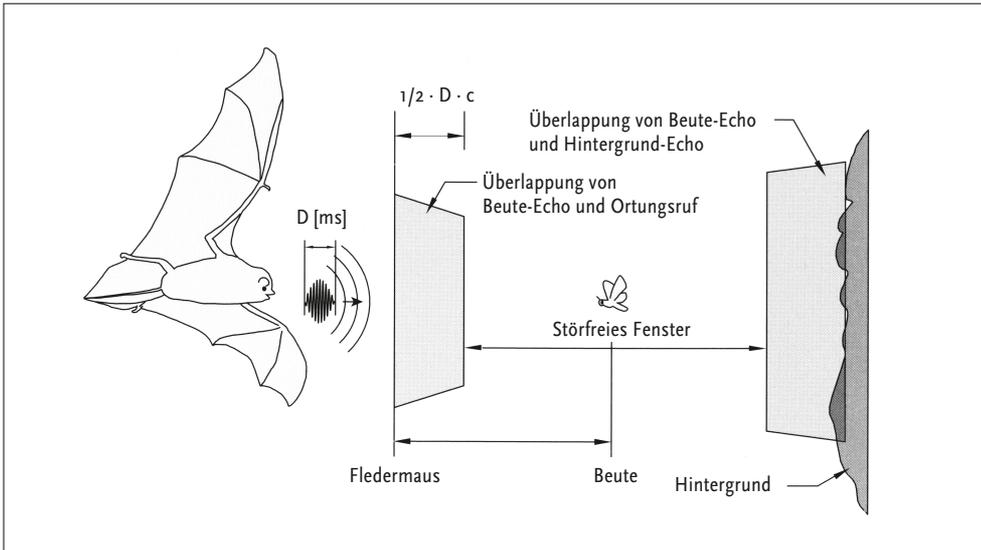


Bild 38. Vor jeder echo-ortenden Fledermaus erstreckt sich ein „blindes Fenster“, da das zurückkehrende Echo eintrifft, während die Fledermaus noch ruft. Ein ähnlicher Bereich, in dem die Fledermaus leise Echos kaum wahrnehmen kann, erstreckt sich vor jedem laut reflektierenden Hintergrund. Nur dazwischen liegt ein „störfreies Fenster“ (clutter free window), in dem die Fledermaus auch die leisen Echos kleiner Insekten wahrnehmen kann. Grafik: M. BAUER & O. VON HELVERSEN.

der letzten Phase vor dem Fang bis auf etwa 0,3 ms verkürzen, was einem blinden Fenster von nur noch ca. 5–6 cm entspricht. Dann ergreifen sie in den nächsten Millisekunden die Beute mit Maul, Schwanzflughaut oder Flügeln. Wenn sie einem Beutetier näher und näher kommen, verkürzen sie die Rufdauer Schritt für Schritt und vermeiden damit fast bis zum letzten Moment eine Überlappung von Ruf und Echo, wie E. KALKO gezeigt hat (Bild 39). Eine zweite, ganz andersartige Lösung des Problems haben die Hufeisennasen gefunden (s. S. 38).

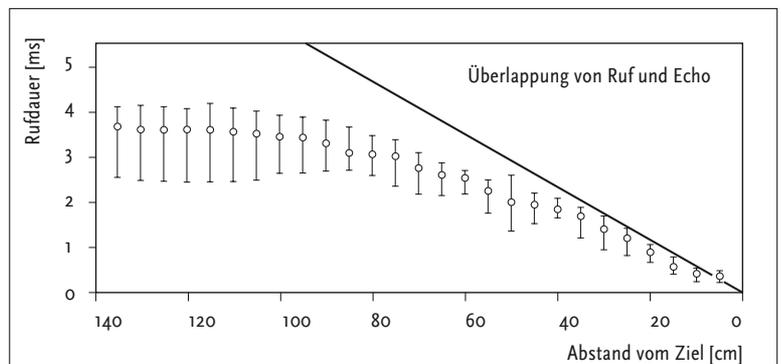
Die Überlappung von Ruf und Echo ist nicht das einzige Problem, denn es besteht auch die Gefahr, dass die leisen Echos von Insekten von viel lauterem Echo, z.B. von einer Wand oder einem Baum, überlagert und dadurch unkenntlich werden (Bild 38). Hier gelten zunächst dieselben Überlegungen: Ein zu erkennendes Objekt, das nur ein leises Echo erzeugt, darf sich nicht zu nah vor einer Struktur befinden, die ein sehr lautes Echo erzeugt. Bei einer Rufdauer von 5 ms würde dieser von Störechos (sogenannter „clutter“) überlagerte Bereich also wiederum rund 85 cm betragen. Auch hierbei kommt ein hörphysiologischer Effekt, das „backward masking“, erschwerend hinzu, denn für das Gehör werden leise Ereignisse auch dann maskiert, wenn sie direkt vor einem darauf folgenden sehr lauten Hörereignis auftreten. Für die Fledermaus bleibt bei der Jagd also

nur ein beschränktes störungsfreies Fenster zwischen dem durch die Überlagerung des Echos mit dem eigenen Ruf und dem durch die Überlagerung mit lauten Hintergrundechos gestörten Bereichen, ein sogenanntes „clutter freies“ Fenster.

Immerhin lässt sich die Entfernung eines Echo zurückwerfenden Objektes, von den Problemen der Störung abgesehen, durch Kreuzkorrelation oder ähnliche Verfahren sehr genau aus der Laufzeit bestimmen. Wie verschiedene Experimente gezeigt haben, liegt diese Genauigkeit im Bereich weniger Millimeter.

Sehr viel schwieriger und ungenauer ist die Bestimmung der Richtung, aus der ein Echo zurückkommt. Der Abstand der Ohren – der zudem noch viel kleiner als beim Menschen ist – ist als Basis für die Messung des Zeitunterschieds eintreffender Echos ungünstig. Nimmt man einmal

Bild 39. Wenn eine Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*) sich einem Beutetier nähert, verkürzt sie kontinuierlich ihre Rufe, um eine Überlappung von Ruf und Echo gerade noch zu vermeiden. Verändert nach allg. Lit. 62. Grafik: W. LANG



einen Ohrabstand von 8 mm an, so würde genau von rechts oder links eintreffender Schall einen Zeitunterschied  $\Delta t$  von etwa  $24 \mu\text{s}$  erzeugen, den die Fledermaus wohl gerade noch wahrnehmen würde, wenn man annimmt, ihr Hörsystem habe eine ähnliche Zeitauflösung wie unser menschliches Gehör. Aber zum „Bildhören“, selbst einem groben, müsste sie Winkelunterschiede von wenigen Grad, mindestens etwa  $5^\circ$  oder  $10^\circ$  zwischen zwei Objekten unterscheiden. Bei  $10^\circ$  ( $\sin(10^\circ) = 0.17$ ) würde der Zeitunterschied nur noch rund  $4 \mu\text{s}$  betragen, was wohl unter der Grenze des physiologisch Wahrnehmbaren liegt. Daher kann die Messung von Laufzeitunterschieden zwischen den Ohren vielleicht einen gewissen Beitrag zum Richtungshören liefern, aber allein keine genaue Richtungsbestimmung ermöglichen. Eine neuronale Auswertung der Phasen-Unterschiede ist bei den hohen Ultraschall-Frequenzen ebenfalls nicht möglich.

Da eine Fledermaus im Flug nicht nur Information über Gegenstände genau in Flugrichtung, sondern auch von den Seitenbereichen sowie von oben und unten benötigt, sind die Schallkeulen der meis-

ten Fledermäuse, wenn man einmal von den Hufeisennasen absieht, relativ breit. Die komplizierte Form der Ohrmuscheln erlaubt den Fledermäusen über ein „Raumrichtungs-spezifisches Frequenzfilter“ aus der Klangfarbe der Echos auch die Richtung zu erschließen, aus der ein Echo zurückkehrt: Die Ohrmuscheln sind so gebaut, dass dem eintreffenden Schall über Interferenzen zwischen verschiedenen möglichen Wegen zum Trommelfell ein richtungsspezifisches Frequenzspektrum aufmoduliert wird. Auf diese Weise werden manche Frequenzen verstärkt und andere ausgelöscht beziehungsweise in ihrer Amplitude vermindert. Dabei spielt vor allem der Tragus (= Ohrdeckel), eine wichtige Rolle. Seine Form, wie überhaupt die Form der Ohren, ist auffällig artverschieden, offenbar sind sie bei jeder Fledermausart exakt an die neuronale Auswertung der Hörsignale im Gehirn angepasst. Dieses Verfahren zu nutzen ist allerdings nur solchen Fledermausarten möglich, die über hinreichend breitbandige Ortungsrufe verfügen.

### Eine Besonderheit: Die Echoortung der Hufeisennasen

Der komplizierte Aufsatz auf der Nase, der den Hufeisennasen (*Rhinolophidae*) ihren Namen gegeben hat, weist bereits darauf hin, dass diese Fledermäuse ihre Ortungsrufe durch die Nasenlöcher und nicht über das Maul ausstoßen. Obwohl die Hufeisennasen eine eigene, den Flughunden verwandte Evolutionslinie darstellen und damit vielleicht einige ihrer Besonderheiten besser verständlich werden, haben sie das Ausstoßen der Rufe über die Nase mit vielen anderen Fledermausfamilien, z.B. den tropischen Blattnasenfledermäusen und den europäischen Langohren (Gattung *Plecotus*) gemein. Vermutlich war der Selektionsdruck, auch beim Verzehren eines größeren Beutetiers „mit vollem Mund“ präzise Ortungsrufe ausstoßen zu können, für diese konvergente Entwicklung nicht ohne Bedeutung.

Das Aussenden der Rufe aus zwei benachbarten Nasenlöchern innerhalb eines Schalltrichters ermöglicht eine Bündelung und wesentlich genauere Ausrichtung des Schallstrahles. Da die Ortungsrufe eine

Bild 40. Große Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) im Beuteanflug. Der eng gebündelte Strahl der Echoortungslaute ist dabei genau auf die Beute ausgerichtet. Foto: D. NILL



konstante, genau eingehaltene Frequenz haben, bleibt auch die Wellenlänge  $\lambda$  der Schallwellen über den ganzen Ruf konstant. Wenn nun die Nasenlöcher, aus denen zwei kohärente Schallwellen austreten, den Abstand  $\lambda/2$  haben, löschen sich die Schallwellen in beide seitlichen Richtungen durch Interferenz vollständig aus und die gesamte Schallenergie wird nach vorne gebündelt. Zusammen mit dem hufeisenförmigen Schalltrichter können die Hufeisennasen also einen ziemlich eng gebündelten Schallstrahl erzeugen (Bild 41). Eine weitere hohe Richtungsselektivität kommt durch ihre beweglichen Ohren zustande, mit denen sie in blitzschnellen Bewegungen ihre Umgebung abtasten können. Um die Änderung des Echos bei einer Ohrbewegung erfassen zu können, müssen ihre Rufe viel länger andauern und möglichst schnell wiederholt werden. D.h. der sogenannte „duty cycle“, das Verhältnis von Ruf zu Rufpause, muss hoch sein.

Die große Dauer der Rufe und der hohe duty cycle setzen voraus, dass Hufeisennasen die Echos ihrer Umgebung auch während des Rufens hören können. Dafür haben sie ungewöhnliche Anpassungen entwickelt.

Bild 42 zeigt die Hörschwellenkurve einer Großen Hufeisennase. Man erkennt bei etwa 82 kHz einen in diesem Bereich sehr niedrigen Schwellenverlauf, bei dieser Frequenz weist das Gehör also eine extrem hohe Empfindlichkeit auf. In den benachbarten Frequenzbereichen ist die Schwelle dagegen hoch und die Empfindlichkeit dementsprechend gering. Wenn eine Hufeisennase fliegt, führt der Dopplereffekt dazu, dass die Echos mit einer deutlich höheren Frequenz zurückkommen als der, mit der die Rufe ausgesandt wurden. Große Hufeisennasen können nun je nach Flugeschwindigkeit mit einer Frequenz von 77–81 kHz rufen, ohne dass sie dabei selber viel hören, da sie für diese Frequenz relativ unempfindlich sind. Die zurückkehrenden Echos haben aufgrund des Dopplereffektes aber eine höhere Frequenz und fallen damit in den empfindlichsten Hörbereich.

Beim ruhigen Hängen hat eine Hufeisennase diese Möglichkeit allerdings nicht, dann muss sie bei derjenigen Fre-

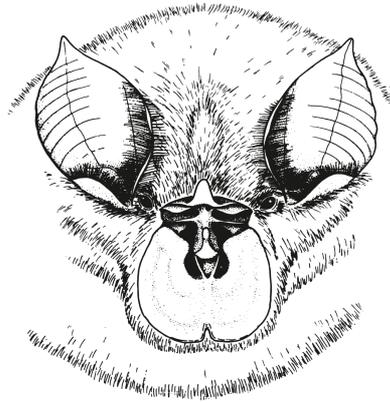


Bild 41. Schallkeule einer Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) von vorn gesehen – je heller der Grauton umso höher die Intensität des Rufes. Darüber das Gesicht einer Hufeisennase – man erkennt den Schalltrichter, der den aus den beiden Nasenlöchern ausgestoßenen Schall nach vorn fokussiert. Grafik: G. NEUWEILER

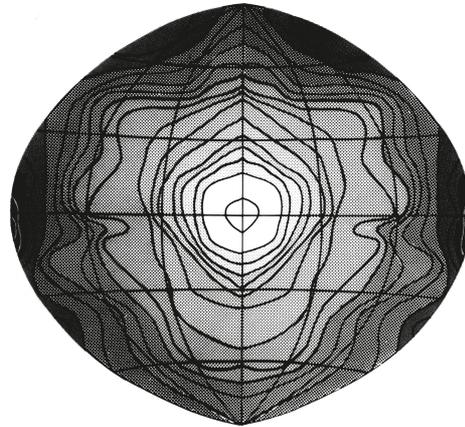
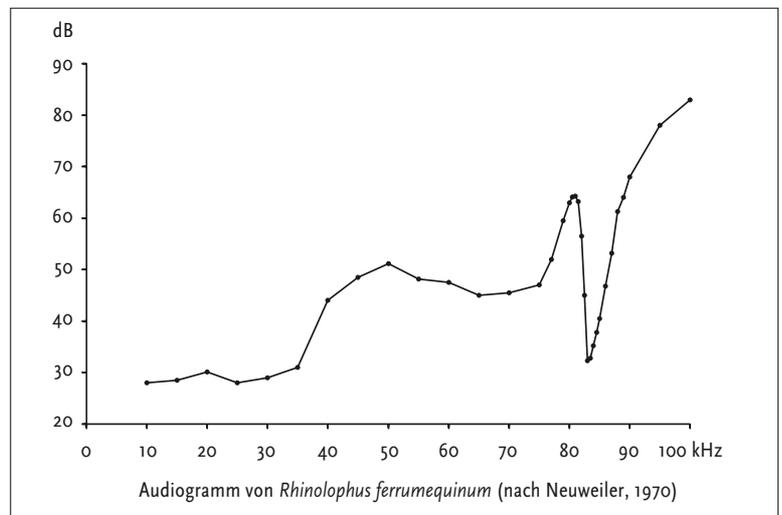


Bild 42. Hörschwelle einer Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*). Die gerade noch wahrnehmbare Schallintensität ist als Funktion der Schallfrequenz aufgetragen. Man erkennt ein schmales Band extremer Empfindlichkeit bei etwa 82–83 kHz und direkt darunter ein Band besonders niedriger Empfindlichkeit, also hoher Schwelle. Nach allg. Lit. 87.



## Kasten 3

## Der Dopplereffekt

Der Dopplereffekt tritt auf, wenn sich Sender und Empfänger relativ zueinander bewegen. Bewegt sich z.B. ein Empfänger in eine Schallwelle hinein, auf den Sender zu, so trifft er schneller hintereinander auf die Wellenberge, wodurch sich die wahrgenommene Frequenz ( $f$ ) erhöht.

Bei bewegtem Empfänger gilt:

$$f \text{ (beim Beobachter)} = f_{\text{abgesandt}} + df$$

$$df = f_{\text{abgesandt}} \cdot v/c$$

wobei  $df$  die Frequenzänderung,  $v$  die Bewegungsgeschwindigkeit des Empfängers, und  $c$  die Schallgeschwindigkeit bedeutet.

Bei bewegter Schallquelle gilt:

$$f \text{ (beim Beobachter)} = f_{\text{abgesandt}} + df$$

$$df = f_{\text{abgesandt}} \cdot v/(1 - v/c)$$

Bei einer rufenden Fledermaus (bewegter Sender), die außerdem in das Echo, welches von einem Objekt reflektiert wird, hineinfliegt (bewegter Empfänger), gilt annähernd

$$df = 2 \cdot f \cdot v/c$$

Bei einer für Fledermäuse durchaus typischen Fluggeschwindigkeit von ca. 5 m/s beträgt die Frequenzänderung also rund 3%, was z.B. bei einer Ruffrequenz von 100 kHz immerhin 3 kHz ergibt.

quenz rufen, bei der auch ihr Hörsystem am empfindlichsten ist. Bild 43 zeigt den Verlauf der ausgesandten Ruffrequenzen einer Großen Hufeisennase (*Rhinolophus*

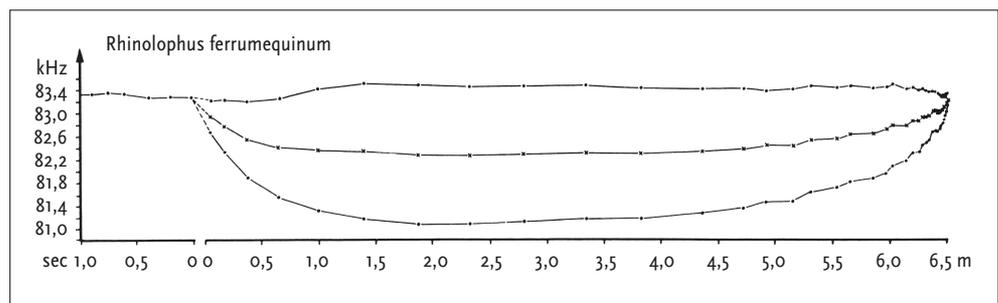
*ferrumequinum*) beim Flug von einem Hangplatz zu einem anderen. Während des Fluges wird die Ruffrequenz um etwa 2–3 kHz abgesenkt. Experimente haben gezeigt, dass die ausgesandte Frequenz von der Fledermaus jeweils exakt so eingestellt wird, dass das zurückkehrende Echo genau in den Bereich ihrer höchsten akustischen Empfindlichkeit fällt.

## Anpassungen des Innenohrs bei Hufeisennasen

Neben den hörphysiologischen Spezialanpassungen zeigen besonders die Hufeisennasen eine wichtige morphologische Anpassung des Innenohrs. Der Schneckenengang des Innenohrs, die Cochlea, ist bei den meisten Säugetieren innerhalb der Bulla tympani mit dem Felsenbein des Schädels fest verwachsen. Bei den Fledermäusen, besonders den Hufeisennasen, hingegen ist die Bulla tympani nur über weiche bindegewebige Schichten so am Schädel befestigt, dass eine möglichst geringe Schallübertragung über den Knochen erfolgen kann (Bild 44).

Die nur weiche Aufhängung der Cochlea hat wiederum zur Folge, dass bei den Schädeln von Hufeisennasen, die man z.B. auf dem Boden einer Quartierhöhle finden kann, meistens die Bullae tympani fehlen, weil die bindegewebigen Strukturen zersetzt sind. Die Bullae tympani kann man also isoliert finden und wie der Name „Cochlea“ = Schnecke schon sagt, gleichen sie kleinen Schneckenhäusern (Bild 44). Daraus ergab sich in der Geschichte der Zoologie ein besonders schönes Beispiel für eine Verwechslung (Bild 45). Der berühmte Schneckenforscher C. BOETTGER beschrieb 1962 eine neue Wurm Schnecken-Art aus einer Höhle auf Kreta [allg. Lit. 13]. Dabei

Bild 43. Ortungsfrequenz einer Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) während ihres Fluges von einem Hangplatz zu einem 6,5 m entfernten Ziel. Die Hufeisennase ruft zunächst bei der Frequenz, bei der ihr Gehör am empfindlichsten ist, bei rund 83,3 kHz. Sobald sie fliegt, erhöht der Dopplereffekt die Frequenz des zurückkehrenden Echos; sie senkt daraufhin ihre Ruffrequenz ab bis auf rund 81 kHz (untere Kurve). In diesem Frequenzbereich ist ihr Gehör unempfindlich, und ihr Ruf stört den Empfang der Echos wenig. Die zurückkommenden Echos hingegen, deren Frequenzen in der obersten Kurve wiedergegeben sind, fallen auf die empfindlichste Frequenz um 83,4 kHz. Die mittlere Kurve gibt die Frequenz an, die von einem stationären Mikrofon gemessen wurde. Grafik: H.-U. SCHNITZLER.



fiel ihm bereits auf, dass von den beiden Typus-Exemplaren das eine rechts gewunden, das andere links gewunden war, was bei Schnecken sehr ungewöhnlich ist, ohne allerdings seinen Verdacht zu erregen. Wenig später sah er sich dann allerdings gezwungen, in derselben Zeitschrift eine kleinlaute Berichtigung abzdrukken [allg. Lit. 14]: C. BOETTGER hatte die Bullae tympani einer Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) als neue Schneckenart beschrieben!

### ► Ruf-„Design“ und ökologische Anpassung an Habitat und Jagdweise

Warum rufen verschiedene Fledermausarten so verschieden und nicht alle gleich? Man könnte ja denken, dass es eine optimale Lösung für das zugrunde liegende physikalische und informationstheoretische Problem der Echoortung geben müsste. Eine Antwort auf diese Frage lässt sich zumindest teilweise verstehen, wenn man die physikalischen Grenzbedingungen der Echoortung betrachtet (s. auch Kasten 4).

#### Variable 1: Die Frequenz der Ortungslaute

Die Frequenz einer Schallwelle bestimmt die mögliche Auflösung von Strukturen, da auch Schall um Hindernisse gebeugt und nicht reflektiert wird, wenn diese in der Größenordnung der Wellenlänge oder kleiner als diese sind. So wie das Elektronenmikroskop dem Lichtmikroskop in der Auflösung weit überlegen ist, weil die genutzten Wellenlängen viel kleiner sind als die von Licht, so kann eine mit einer Frequenz von 200 kHz rufende Rundblattnasenfledermaus (Hipposideridae) noch mehr als zehnmals kleinere Strukturen auflösen als etwa die Bulldoggfledermaus (*Tadarida teniotis*), die bei etwa 13 kHz ruft.

Dass nicht alle Fledermäuse bei sehr hohen Frequenzen rufen, liegt an der mit der Frequenz drastisch anwachsenden atmosphärischen Dämpfung bei der Schallausbreitung in Luft (s. Kasten 4). Hohe Frequenzen haben daher nur ganz geringe

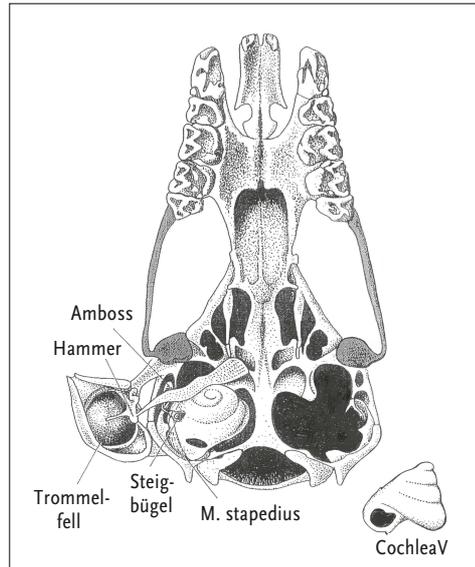


Bild 44. Schädel einer Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) von der Unterseite. Eine Bulla tympani mit der Cochlea ist bereits aus dem verwitternden Schädel gefallen, da sie nicht von Knochensubstanz, wie bei anderen Säugetieren, sondern nur von Bindegewebe gehalten wird. Verändert nach allg. Lit. 87. Bild 45. Titelblatt einer Veröffentlichung des berühmten Schneckenforschers CAESAR BOETTGER, in der er eine neue Wurm Schnecke aus einer Höhle auf Kreta beschrieb. Leider saß er dabei einem Irrtum auf; tatsächlich hatte er die beiden Cochleae einer Großen Hufeisennase gefunden. Nach allg. Lit. 13.

Arch. Moll. | Band 91 | Nummer 1/3 | Seite 57–59 | Frankfurt am Main, 30. 6. 1962

#### Schalen juveniler Wurm Schnecken (Fam. Vermetidae) in einer Höhle der Insel Kreta.

Von

CAESAR R. BOETTGER,  
Braunschweig.

Mit 2 Abbildungen.

Im Jahre 1955 durchforschte Herr Dr. K. LINDBERG aus Lund in Schweden eine Reihe von Höhlen auf der Insel Kreta zur Untersuchung ihrer Fauna. Dabei fanden sich im östlichen Teil der Insel in der 460 m über dem Meeresspiegel befindlichen Höhle Megalo Katofyngui, etwa 30 Minuten Fußmarsch von dem 12 km südwestlich von Sitia gelegenen Dorf Turtuli, neben vielerlei Land- und Süßwasser-Arthropoden, Oligochaeten sowie Fledermaus-Schädeln und Guano (K. LINDBERG, 1955, pag. 173) zwei einzelne Molluskenschalen. Diese beiden Exemplare haben verschiedenen Bearbeitern vorgelegen, ohne daß diese zu einer Identifizierung kamen, offenbar weil man Landschnecken in der Höhle vermutete, wie sie 50 m südöstlich der Höhle Megalo Katofyngui in der kleineren Höhle Micro Katofyngui auch tatsächlich angetroffen wurden (pag. 174).

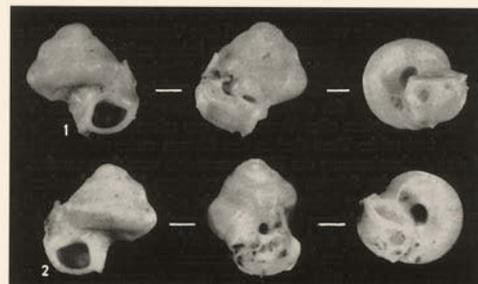


Abb. 1-2. *Tenagodus* sp. juv., 5/1. Höhle Megalo Katofyngui, Kreta. — 1) von vorn, hinten und unten (Nat. Hist. Mus. Lund). 2) von vorn, hinten und unten (SMF 164364).



Bild 46. Schnauze der Langflügel-Fledermaus (*Miniopterus schreibersii*). Foto: C. DIETZ



Bild 47. Schnauze der Kleinen Rundblattnase (*Hipposideros tephros*). Foto: C. DIETZ



Bild 48. Schnauze der Kleinen Mausschwanzfledermaus (*Rhinopoma cystops*). Foto: C. DIETZ



Bild 49. Schnauze der Mehely-Hufeisennase (*Rhinolophus mehelyi*). Foto: C. DIETZ

#### Kasten 4

#### Was ist Schall?

Unter Schall versteht man Druckschwankungen, die sich als eine Longitudinalwelle in der Luft (oder einem anderen Medium) fortpflanzen, und zwar mit einer festen Ausbreitungsgeschwindigkeit  $c$ . Unter einem Ton versteht man eine Schallwelle mit einer einzigen Schwingungsfrequenz, die man in Hz (Hertz = Anzahl der Schwingungen pro Sekunde) misst. Frequenz  $f$  und Wellenlänge  $\lambda$  der Schwingung hängen über die Gleichung  $c = \gamma \cdot \lambda$  zusammen. Laute sind Schallereignisse, die aus verschiedenen Frequenzen zusammengesetzt sind.

Die Schallgeschwindigkeit in Luft hängt von Temperatur und Luftfeuchte ab, bei 25 °C und 50 % RF (= relative Luftfeuchte) beträgt sie rund 340 m/s (also auch 340 mm/ms). Eine Schallwelle von 10000 Hz (= 10 kHz) hat also eine Wellenlänge von 34 mm, eine Schallwelle von 100 kHz eine Wellenlänge von 3,4 mm.

Die Energie einer Schallwelle ist dem Quadrat der Schalldruckamplitude proportional. Die Lautstärke gibt man meist als Logarithmus der Energie in dB an: 1 dB = 10 log (Schallenergie) = 20 log (Schalldruck), relativ zur einem Schall-

druck von  $2 \cdot 10^{-5}$  N/m<sup>2</sup>, der annähernd der Hörschwelle des Menschen entspricht. Um diesen Bezug auf die Hörschwelle des Menschen zu kennzeichnen, spricht man bei Lautstärken von dB SPL (sound pressure level).

Wenn eine Schallwelle sich ausbreitet, verteilt sich ihre Energie auf eine immer größere Fläche. Daher nimmt die Schallenergie mit dem Quadrat der Entfernung ab. Die Schalldruckamplitude hingegen nimmt folglich linear mit der Entfernung ab, also um 6 dB für jede Verdopplung der Entfernung.

Neben dieser sogenannten „geometrischen Abschwächung“ wird die Schalldruckamplitude bei ihrer Ausbreitung auch allmählich niedriger, weil sie Energie an die Luft verliert („atmosphärische Dämpfung“). Die atmosphärische Dämpfung (oder Attenuation) einer Schallwelle hängt stark von der Frequenz, aber darüber hinaus auch von Temperatur und Luftfeuchte ab. Hohe Frequenzen werden viel stärker gedämpft als niedrige Frequenzen (weshalb der Donner „grollt“, obwohl am Ort des Einschlagens eines Blitzes eher ein helles Krachen zu hören ist).

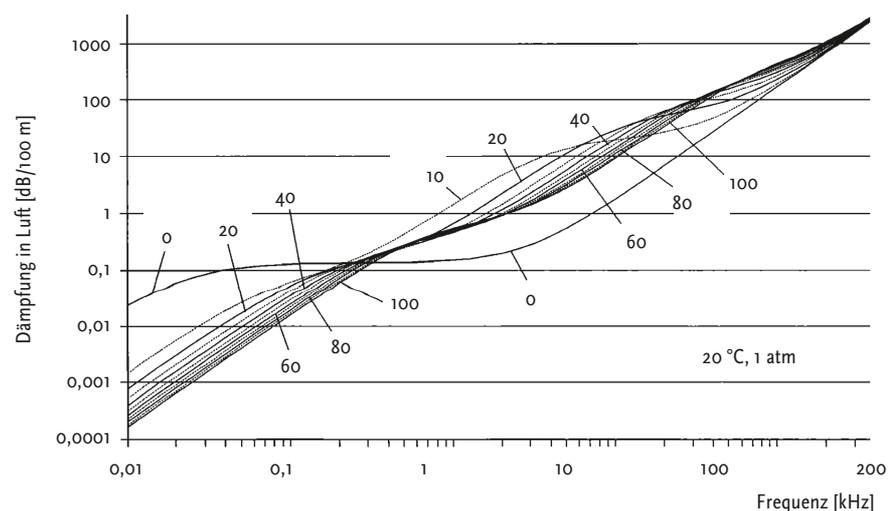


Bild 50. Abhängigkeit der atmosphärischen Abschwächung von der Frequenz zwischen 10 Hz und 200 kHz bei einer logarithmischen Auftragung beider Achsen. Eine Temperatur von 20 °C und ein Luftdruck von 1 atm wurde als konstant angenommen, die Kurven für verschiedene Relative Luftfeuchten sind eingetragen. Die Dämpfung – selbst bereits in einem logarithmischen Maßstab als dB/100 m gemessen – ändert sich in diesem Frequenzbereich um mehr als sieben Zehnerpotenzen! Nach allg. Lit. 34.