

## Quartierwahl von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) im Sommerlebensraum: Erste Ergebnisse einer GIS-basierten Analyse

Von J. A. ENCARNAÇÃO<sup>1</sup>, Giessen, M. DIETZ<sup>2</sup>, Laubach, D. HOLWEG<sup>3</sup>, Darmstadt, U. JASNOCH<sup>4</sup>, Darmstadt, U. KIERDORF<sup>1</sup>, Giessen, & V. WOLTERS<sup>1</sup>, Giessen

Mit 6 Abbildungen

### 1 Einleitung

Bei einer Reihe europäischer Fledermausarten wird zur Wochenstubenzeit eine großräumige Geschlechtertrennung beobachtet, als deren Hauptursachen geographische und klimatische Faktoren angesehen werden (STUTZ & HAFNER 1986, KRONWITTER 1988, PETERSONS 1990, SCHMIDT 1994). Bei anderen Arten erfolgt die Separierung von ♀♀ und ♂♂ dagegen vergleichsweise kleinräumig, möglicherweise hervorgerufen durch die Verteilung des Quartier- und Nahrungsangebotes und die innerartliche Konkurrenz um diese Ressourcen (RUDOLPH & LIEGL 1990, BARCLAY 1991, GÜTTINGER 1994, LEUZINGER & BROSSARD 1994, ALTRINGHAM et al. 2003).

Untersuchungen an drei mittelhessischen Wasserfledermauspopulationen in den Jahren 1992 bis 2003 belegten deutliche Unterschiede im Geschlechterverhältnis (Relation ♀♀/♂♂ 0,15:1, 1,1:1 und 5,3:1), welches sich im Jahresverlauf jeweils nur unwesentlich veränderte (DIETZ & ENCARNAÇÃO in Vorb.). Es wird vermutet, dass Sommergebiete von *Myotis daubentonii* mit hohem Männchenanteil im Vergleich zu Wochenstubengebieten (Nutzung überwiegend durch gravide bzw. laktierende ♀♀) klimatisch bzw. nahrungsökologisch ungünstigere Lebensräume darstellen (LEUZINGER & BROSSARD 1994, ENCARNAÇÃO 2001, ALTRINGHAM et al. 2003).

Während trüchtige und laktierende Wasserfledermaus-♀♀ zur Wochenstubenzeit sehr standorttreu sind, weisen ♂♂ eine deutlich größere Mobilität auf und können kurzfristig verschiedene Sommerlebensräume und Winterquartiere aufsuchen (ENCARNAÇÃO et al. 2002a). ♂♂ nutzen zudem ein breiteres Spektrum an Quartiertypen

als trüchtige bzw. laktierende ♀♀, die eindeutig Baumhöhlen bevorzugen (z.B. BOONMAN 2000). So übertagen männliche Wasserfledermäuse oft einzeln oder in kleineren Gruppen in feuchtkühlen Tagesverstecken wie Mauerspalt (NYHOLM 1965). Über die Gruppenzusammensetzung in den Sommerquartieren männlicher Wasserfledermäuse liegen, im Gegensatz zu Wochenstubenkolonien, nur wenig Informationen vor (BOGDANOWICZ 1994, ROER & SCHOBER 2001).

Zur Prüfung der Hypothese, dass ausschließlich von adulten ♂♂ genutzte Quartiere (Männchenquartiere, MQ) in ungünstigeren Lebensräumen liegen als Quartiere, die ausschließlich oder teilweise von graviden bzw. laktierenden ♀♀ genutzt werden (Wochenstubenquartiere, WQ), untersuchten wir die Lage und die Landschaftsstrukturen in der Umgebung solcher Quartiere.

Im Einzelnen wurden folgende Fragen untersucht:

1. Welche Quartiertypen nutzen adulte ♂♂ im Sommer?
2. In welchen Vergesellschaftungen sind adulte ♂♂ im Sommerquartier anzutreffen?
3. Existieren zur Wochenstubenzeit Unterschiede hinsichtlich der Lage und der umgebenden Landschaftselemente zwischen MQ und WQ? Zur Klärung dieser Frage wurden folgende Daten analysiert:
  - a. Flächenanteile verschiedener Landschaftselemente in der Umgebung von MQ und WQ
  - b. Höhenlage der MQ und WQ
  - c. Entfernung der MQ und WQ von potenziellen Jagdgewässern
  - d. Höhlenbaumdichte in der unmittelbaren Umgebung der Baumquartiere

<sup>1</sup>Tierökologie und Spezielle Zoologie, Justus-Liebig-Universität, Giessen, Jorge.A.Encarnacao@allzool.bio.uni-giessen.de; <sup>2</sup>Institut für Tierökologie und Naturbildung, Laubach; <sup>3</sup>Fraunhofer Institut für Graphische Datenverarbeitung, Darmstadt; <sup>4</sup>GISec GmbH, Darmstadt.

## 2 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfasst eine Fläche von ca. 620 km<sup>2</sup> des mittleren Lahntals und seiner Randgebiete in der Umgebung von Giessen (Mittelhessen, Deutschland). Es ist durch ein Nebeneinander von Hügel- und Beckenlandschaften geprägt (160 - 498 m NN) und besitzt einen ländlichen Charakter (Siedlungsflächenanteil 14,6 %) (KLAUSING 1988). Der vorherrschende Laub- bzw. Mischwald (27,4 % der Fläche des Untersuchungsgebietes) ist teilweise noch relativ naturnah. Reine Nadelwälder spielen mit 6,9 % der Fläche eine untergeordnete Rolle. Die Gewässerfläche im Untersuchungsgebiet (Anteil 0,6 %, ohne Fließgewässer < 10 m Breite) setzt sich zu gleichen Teilen aus der Lahn und stehenden Gewässern zusammen. Die Lahn durchzieht das Untersuchungsgebiet mit wechselnder Breite (10 - 90 m) auf ca. 38 km Länge. Stehende Gewässer sind mit Größen bis zu 34,2 ha vor allem im Lahntal anzutreffen (Flächenangaben aus eigener Erhebung). Die klimatischen Verhältnisse im Untersuchungsgebiet variieren in Abhängigkeit von der Höhenlage deutlich, wobei sich das Lahntal durch höhere Lufttemperaturen und geringere Niederschläge gegenüber dem umgebenden Hügelland auszeichnet (KALB & VENT-SCHMIDT 1981).

In dieser Arbeit wurden zwei zentral im Untersuchungsgebiet gelegene Mischwaldgebiete mit überwiegendem Laubholz-Anteil („Hainbuch“ und „Schabenberg“, Forstamt Wettenberg) untersucht, die Vorkommen von *M. daubentonii* aufweisen. Der „Hainbuch“ ist ein 30,1 ha großes Waldstück, dessen Bestandesalter im Mittel bei 120 Jahren (Streubereich: 30 bis 170 Jahre) liegt. Der „Schabenberg“ ist 33,9 ha groß, und die dortigen Bestände sind durchschnittlich 100 Jahre alt (Streubereich: 20 bis 210 Jahre). Beide Waldgebiete werden forstwirtschaftlich genutzt und stellen in ihrer Anlage einen typischen Altersklassenwald dar. Sie liegen im schwach subkontinentalen Bereich der unteren Buchen-Mischwaldzone (180 - 250 m NN).

## 3 Material und Methode

### 3.1 Fangmethoden

Zur Markierung mit Peilsendern wurden in den Jahren 2002 und 2003 Wasserfledermäuse mit

Japannetzen unterschiedlicher Größe gefangen. Die Netze wurden kurz vor Sonnenuntergang für ca. 3 Std. in der unmittelbaren Umgebung von Gewässern aufgestellt. Zur Erfassung von Gruppengröße und -zusammensetzung in Baumquartieren wurden in den Jahren 1993 bis 2003 zwischen dem 10. V. und dem 13. IX. Tiere beim Ausflug aus den Baumhöhlen mit Reusen gefangen. Um die Höhlen zu erreichen, fand ein Steckleitersystem Verwendung, das eine Arbeitshöhe von maximal 20 m ermöglichte. Die Geschlechtsbestimmung der gefangenen Individuen erfolgte anhand äußerer Merkmale. Die Altersklassen-Zugehörigkeit (adult/juvenil) der Tiere wurde anhand des Epiphysenfugen-Zustands (ANTHONY 1988, RACEY 1988) und der Ausprägung des so genannten Unterlippenflecks („chin spot“) bestimmt (RICHARDSON 1994, GEIGER et al. 1996).

### 3.2 Telemetrische Erfassung der Standorte von Männchenquartieren und Wochenstubenquartieren

In den Jahren 2002 und 2003 wurden zur Wochenstubenzeit (15. V. bis 31. VII.) im Untersuchungsgebiet 23 männliche Wasserfledermäuse und 13 gravide oder laktierende ♀♀ telemetriert (näheres zur Methode s. ENCARNAÇÃO et al. 2004). In der Regel wurden die Tiere mittels der „homing-in-on-the-animal“-Methode verfolgt (WHITE & GARROT 1990). War der Aufenthaltsort eines markierten Tieres nicht bekannt, wurde er mittels Kreuzpeilungen (MESCHÉDE & HELLER 2000) von erhöhten Punkten aus bestimmt. Alle Quartiere (n = 48) der markierten Wasserfledermäuse (n = 36) wurden lokalisiert. Die Quartiersuche erfolgte an bis zu sechs aufeinander folgenden Tagen ab dem Markierungszeitpunkt.

### 3.3 Höhlenbaumkartierung

Zur Untersuchung eines möglichen Zusammenhangs zwischen Quartierangebot und Quartierlage wurde in den beiden Waldgebieten „Hainbuch“ und „Schabenberg“ eine Höhlenbaumkartierung durchgeführt. In den Jahren 1999 bis 2003 konnten dort im Zeitraum 10. V. – 13. IX. 17 Baumquartiere abgefangen bzw. Ausflüge

beobachtet werden (Wochenstuben, Männchengruppen und gemischte Gruppen). Die Kartierung fand hauptsächlich in der laubfreien Zeit zwischen Januar und März statt. Zu verschiedenen Tageszeiten und bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen wurden die einzelnen Teilbereiche der Waldgebiete mit bis zu sechs Personen aus verschiedenen Himmelsrichtungen systematisch nach Baumhöhlen abgesucht. Folgende Höhlentypen wurden unterschieden: funktionale Spechthöhle, Initial-Spechthöhle, ausgefalltes Astloch, Aufrißspalte, ausgefallte Spalte und Hohlraum hinter abstehender Borke. Für jede Höhlenöffnung wurden Höhe, Exposition und Lage im Baum protokolliert. Die gefundenen Höhlenbäume wurden charakterisiert (Baumart, Vitalität, Stammdurchmesser), markiert, nummeriert und ihr exakter Standort über ein Satellitennavigationssystem (GPS) ermittelt.

### 3.4 Geographische Auswertung

Die geographische Auswertung erfolgte mittels des geographischen Informationssystems MapInfo Professional v7.5. Dabei wurde der Anteil verschiedener Landschaftselemente in der Umgebung ausgewählter Quartiere quantifiziert. Als Datengrundlage fanden die ATKIS Daten des Hessischen Landesvermessungsamtes Verwendung, komplettiert durch die im Rahmen der Feld-Erhebungen ermittelten Positionen der ausgewählten Quartiere. Die Auswahl der Quartiere erfolgte mit dem Ziel, mögliche Fehlerquellen weitgehend auszuschalten. Daher wurden nur Quartiere ( $n = 10$ ) in die Analyse einbezogen, die folgende Kriterien erfüllten:

- 1) Baumquartier,
- 2) Nachweis zwischen dem 15. V. und dem 31. VII. der Jahre 2002 und 2003,
- 3) Genaue Koordinaten bekannt ( $n = 48$ ),
- 4) Ausflug aus Quartier beobachtet ( $n = 23$ ),
- 5) MQ: Nachweis der ausschließlichen Nutzung durch adulte  $\sigma\sigma$  mittels Quartierfang ( $n = 7$ ),
- 6) WQ: Anwesenheit von mindestens einem graviden oder laktierenden  $\text{♀}$  [Da diese Voraussetzung schon durch das mit dem Peilsender markierte  $\text{♀}$  erfüllt war, wurde auf das Abfangen des Quartiers verzichtet und nur eine Zählung der aus dem Quartier ausfliegenden Tiere durchgeführt ( $n = 8$  Quartiere)] und

- 7) Mindestabstand von 2000 m vom nächsten gleichartigen Quartier (MQ:  $n = 5$ ; WQ:  $n = 5$ ).

Für die räumlichen Analysen wurden die im ATKIS Datenbestand vorgegebenen und über die EDBS (Einheitliche Datenbank Schnittstelle) bereitgestellten Objektarten verwendet. Dabei wurden verschiedene Objektarten zu thematischen Gruppen (Landschaftselementen) zusammengefasst, denen eine mögliche Relevanz für das Fledermausvorkommen zugeschrieben wurde (freie Fläche, Siedlung, Laubwald, Nadelwald, Mischwald, Gehölz, stehende Gewässer, Lahn). So gehören z. B. zur thematischen Gruppe „freie Fläche“ alle Objektarten, die keine Bebauung oder sonstige hohe vertikale Strukturen aufweisen (z. B. „Ackerland“, „Wiese, Weide, Grünland“, „Feucht-Nassgrünland“). In Gebieten mit unvollständiger ATKIS-Abdeckung wurden die erforderlichen Daten anhand von Luftbildern manuell nachdigitalisiert.

Analysiert wurden die Flächengröße und der Flächenanteil verschiedener Landschaftselemente innerhalb einer festgelegten Region (Puffer) um die Quartiere. In vorangegangenen Studien im mittleren Lahntal wiesen über 90 % der untersuchten graviden bzw. laktierenden  $\text{♀}$  einen maximalen Aktionsradius von weniger als 4000 m um das Quartier auf (DIETZ & ENCARNAÇÃO in Vorb.). Aus diesem Grund wurde für die Landschaftsanalyse zur Wochenstubenzeit (15. V. – 31. VII.) um jedes Quartier (MQ:  $n = 5$ ; WQ:  $n = 5$ ) eine kreisförmige Fläche (Pufferfläche) mit einem Radius von 4000 m generiert (Abb. 1). Innerhalb dieser Pufferfläche wurden die verschiedenen Landschaftselemente erfasst und deren Fläche (ha) berechnet. Darüber hinaus wurden der Mindestabstand (m) des Quartiers zum nächstgelegenen stehenden Gewässer, zur Lahn, zum nächsten kleineren Fließgewässer (< 10 m Breite) und die Höhe des Quartierstandortes über NN bestimmt.

Zur Untersuchung der Frage, ob Baumquartiere der Wasserfledermaus (Wochenstuben, Männchengruppen und gemischte Gruppen ( $n = 17$ ); 10. V. – 13. IX.) bevorzugt in höhlenbaumreichen Waldarealen liegen, wurden in den Gebieten „Hainbuch“ und „Schabenberg“ die Dichte der kartierten Höhlenbäume in einem Radius von 50

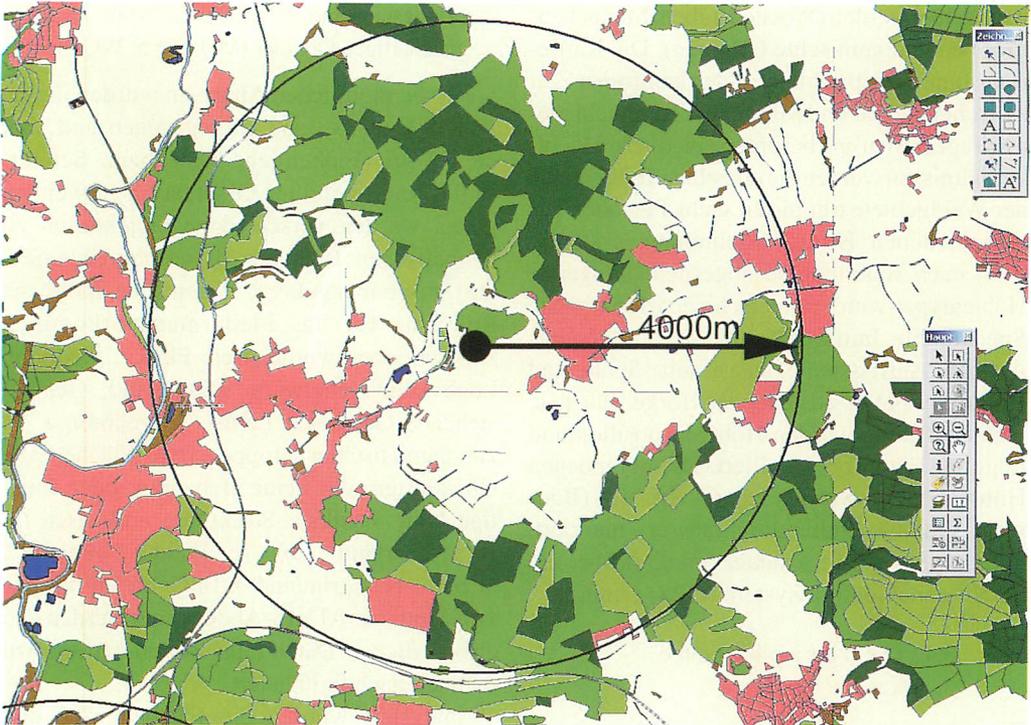


Abb. 1. Erfassung des Flächenanteils verschiedener Landschaftselemente in der Umgebung der Quartiere zur Wochenstubenzeit mittels des geographischen Informationssystems MapInfo Professional. Dargestellt ist der Pufferbereich im Umkreis von 4000 m um ein Wochenstubenquartier bei Staufenberg. Farblich unterschieden sind die Landschaftselemente Laubwald (hellgrün), Mischwald (mittelgrün), Nadelwald (dunkelgrün), Gehölz (braun), stehende Gewässer (dunkelblau), Lahn (hellblau), Siedlungsbereiche (rot) und freie Fläche (beige).

m um die Quartiere und als Vergleichswert die Höhlenbaumdichte in den betreffenden Waldabteilungen ( $n = 12$ ) der beiden Gebiete bestimmt (jeweils bezogen auf 1 ha).

### 3.5 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung der Daten und die Darstellung der Ergebnisse erfolgten mit den Programmen Excel XP Professional (Microsoft) und Statistica v6.0 for Windows (StatSoft). Die Flächenanteile verschiedener Landschaftselemente in der Umgebung von reinen Männchenquartieren und von Wochenstubenquartieren wurden mit dem  $\chi^2$ -Test verglichen. Der Vergleich der Quartiere hinsichtlich verschiedener Landschaftsmerkmale in ihrer Umgebung [Flächengrößen verschiedener Landschaftselemente (Radius: 4000 m), Entfernungen, Höhe über NN, Höhlenbaumdichte (Radius: 50 m)] erfolgte mit dem Kruskal-Wallis H-Test. Die Höhlenbaumdichte in der Umgebung von Baumquartieren und in den

zugehörigen Waldabteilungen wurde mit dem Wilcoxon-Test für Paardifferenzen verglichen.

## 4 Ergebnisse

In den Jahren 1992 bis 2003 wurden zwischen dem 10. V. und dem 13. IX. 30 Quartiere abgefangen, in denen sich adulte  $\sigma\sigma$  aufhielten. In den meisten Fällen handelte es sich um Baumhöhlen unterschiedlichen Typs. Es wurden allerdings auch Quartiere in Spalten an Bauwerken (z.B. Mauerspalte auf der Unterseite einer Bachbrücke, Abb. 2) festgestellt. Eine Besonderheit hinsichtlich der Wahl des Tagesversteckes wurde bei einem telemetrierten adulten  $\sigma$  beobachtet. Es übertagte auf dem Boden in der krautigen Randvegetation eines Teiches in ca. 15 cm Entfernung von der Uferböschung (Abb. 3). Das Tier zeigte keine Auffälligkeiten, und es wurden keine Störeinflüsse registriert, die ursächlich für dieses Verhalten gewesen sein könnten. An den übrigen 5 Beobachtungstagen nutzte das  $\sigma$  verschiedene Baumhöhlen im „Hainbuch“ als Quartier.



Abb. 2. Wasserfledermausquartier in einer Mauerspalte auf der Unterseite einer Bachbrücke bei Giessen. Am 13.IX.2003 wurden in diesem Quartier 21 Wasserfledermäuse (6 adulte ♂♂ und 15 Jungtiere) durch Fang nachgewiesen. Aufn.: J.A. ENCARNÇÃO



Abb. 3. Tagesversteck eines adulten ♂ auf dem Boden in der krautigen Randvegetation eines Teiches in ca. 15 cm Entfernung von der Uferböschung. Das Versteck konnte am 8.VII.2003 durch Telemetrie gefunden werden. Aufn.: J.A. ENCARNÇÃO

Die Gruppenzusammensetzung der abgefangenen Quartiere mit adulten  $\sigma\sigma$  variierte im Sommer deutlich hinsichtlich Größe (1 – 51 Individuen) und Alterstruktur (2 – 100 % adulte  $\sigma\sigma$ ). Die hohe Variabilität hinsichtlich der Quartiernutzung adulter  $\sigma\sigma$  zur Wochenstubenzeit wird durch drei Quartierfänge am 20.VI.2003 bzw. 10.VII.1999 illustriert (vgl. Abb. 4: <sup>1)</sup> n = 51 / 100 % ad.  $\sigma\sigma$ , <sup>2)</sup> n = 3 / 100 % ad.  $\sigma\sigma$ , <sup>3)</sup> n = 49 / 2 % ad.  $\sigma\sigma$ ). Auch bei den 8 Wochenstubenquartieren variierte die Gruppengröße deutlich (10 - 53 Individuen). Zur jeweiligen Gruppenzusammensetzung sind keine Angaben möglich, da nur Ausflugszählungen am Quartier durchgeführt wurden.

Zur Wochenstubenzeit unterschieden sich die Flächenanteile verschiedener Landschaftselemente in der Umgebung von MQ und WQ signifikant ( $\chi^2$ -Test: p < 0,05). Während die Umgebung der MQ höhere Anteile an freien Flächen, Nadelwald und Mischwald aufwies, fanden sich in der Umgebung der WQ höhere

Anteile an Siedlungsflächen, Gehölzen, Flächen stehender Gewässer und der Lahn (Abb. 5).

Beim Vergleich der Flächengröße einzelner Landschaftselemente innerhalb des 4 km-Radius um die Quartiere ergab sich ein signifikanter Unterschied zwischen MQ und WQ hinsichtlich der Nadelwald-Fläche (höher bei MQ), der Fläche stehender Gewässer und der Lahnfläche (höher bei WQ; KW-H-Tests: p < 0,05). Auch hinsichtlich der Lage konnten Unterschiede zwischen den MQ und WQ festgestellt werden. So lagen WQ signifikant näher an der Lahn (tendenziell auch näher an Bächen) und in geringerer Höhe über NN (Tab. 1).

Bei der Kartierung in den beiden Waldgebieten wurden insgesamt 487 Höhlenbäume erfasst („Hainbuch“: 278 Höhlenbäume = 9,2/ha; „Schabenberg“: 209 Höhlenbäume = 6,2/ha). Der Vergleich der Höhlenbaumdichten ergab, dass diese in der unmittelbaren Umgebung (Radius von 50 m) der Quartier-

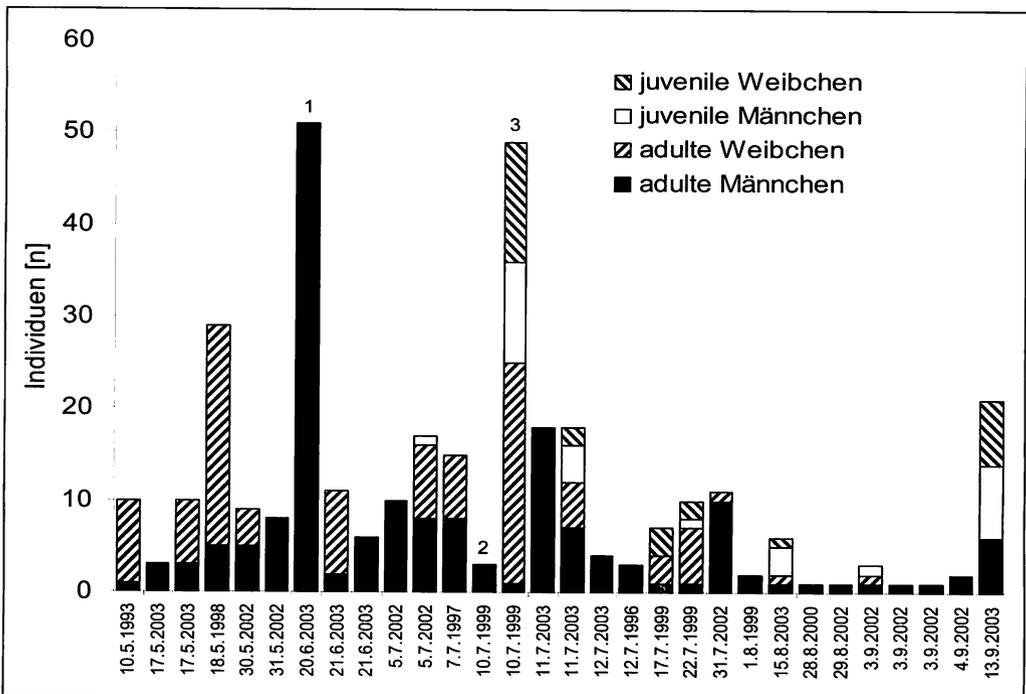


Abb. 4. Gruppenzusammensetzung von *M. daubentonii* in Quartieren mit adulten  $\sigma\sigma$ . Die Zusammensetzung variierte im Sommer deutlich hinsichtlich Größe (1 – 51 Ind.) und Alterstruktur (2 – 100 % adulte  $\sigma\sigma$ ). Die hohe Variabilität hinsichtlich der Quartiernutzung adulter  $\sigma\sigma$  zur Wochenstubenzeit wird durch drei Quartierfänge (1-3) am 20.VI.2003 bzw. 10.VII.1999 illustriert. Die am 31.V.2002, 20.VI.2003, 5.VII.2002, 11.VII.2003 und 12.VII.2003 nachgewiesenen Männchenquartiere erfüllten die o. g. Voraussetzungen (siehe Kap. 3.4.) und gingen in die Geographische Auswertung ein.

bäume (Wochenstuben, Männchengruppen und gemischte Gruppen) signifikant höher war als in den betreffenden Abteilungen (Abb. 6, Wilcoxon-Test für Paardifferenzen:  $p < 0,001$ ). Es bestand kein signifikanter Unterschied in der Höhlenbaumdichte um WQ und MQ (KW-H-Test:  $p > 0,05$ ).

### 5 Diskussion

Die vorliegende Untersuchung bestätigte, dass männliche Wasserfledermäuse im Sommer ein flexibles Quartierverhalten zeigen und neben Baumhöhlen auch andere Strukturen (z.B. Mauerspalt und ufernahe Krautschicht) zum

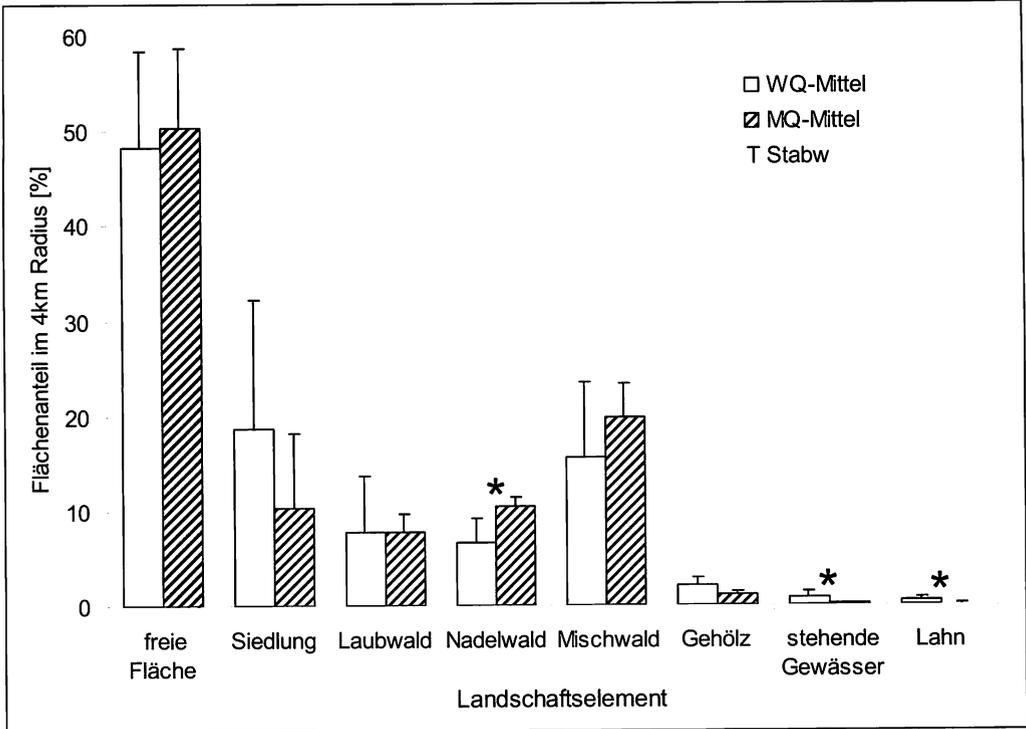


Abb. 5. Prozentuale Flächenanteile verschiedener Landschaftselemente innerhalb eines Radius von 4 km um die Baumquartiere. Die Flächenanteile in der Umgebung von Männchenquartieren (MQ) und Wochenstubenquartieren (WQ) unterschieden sich signifikant ( $\chi^2$ -Test:  $p < 0,05$ ). Signifikante Unterschiede der Flächengrößen sind mit \* markiert (KW-H-Test:  $p < 0,05$ ; siehe Tab. 1).

Tabelle 1. Flächengrößen verschiedener Landschaftselemente innerhalb eines Radius von 4 km um die Quartiere und Lage von Männchenquartieren (MQ) und Wochenstubenquartieren (WQ). Die Flächenanteile der Landschaftselemente „Nadelwald“, „stehende Gewässer“ und „Lahn“ unterschieden sich zwischen MQ und WQ signifikant. Die WQ lagen signifikant näher an der Lahn und wiesen eine geringere Höhe über NN auf.

Faktor	Wochenstubenquartiere (WQ: n = 5)			Männchenquartiere (MQ: n = 5)			p
	Minimum	Mittelwert	Maximum	Minimum	Mittelwert	Maximum	
Freie Fläche	ha 1763,2	<b>2424,9</b>	2930,1	1850,9	<b>2528,7</b>	2869,4	n.s.
Siedlungsfläche	ha 384,1	<b>936,9</b>	1965,2	282,6	<b>517,7</b>	1224,3	n.s.
Laubwald	ha 90,9	<b>389,5</b>	873,7	261,4	<b>388,9</b>	508,1	n.s.
Nadelwald	ha 180,7	<b>328</b>	518,3	443,4	<b>523,9</b>	577	< 0,05
Mischwald	ha 283,3	<b>785,2</b>	1282,3	842,7	<b>994,3</b>	1279,7	n.s.
Gehölz	ha 51,6	<b>102,8</b>	152,3	46,6	<b>58,9</b>	78,1	n.s.
Stehende Gewässer	ha 6,6	<b>38,7</b>	96,8	3,5	<b>6,9</b>	15,1	< 0,05
Lahn	ha 4,4	<b>25,2</b>	36,1	0	<b>2,8</b>	13,8	< 0,05
Entfernung st. Gewässer	m 390	<b>848</b>	2050	460	<b>1082</b>	2200	n.s.
Entfernung Lahn	m 210	<b>1434</b>	3850	3120	<b>5026</b>	7400	< 0,05
Entfernung Bach	m 210	<b>640</b>	1050	200	<b>1374</b>	2500	n.s.
Höhe über NN	m 175	<b>194,2</b>	230	240	<b>262</b>	320	< 0,05

Übertagen nutzen. Demgegenüber befanden sich alle im Untersuchungsgebiet gefundenen Wochenstuben in Baumhöhlen. Die Gruppen in Sommerquartieren mit adulten  $\sigma\sigma$  variierten deutlich hinsichtlich Individuenzahl, Geschlechterverteilung und Altersstruktur. Zur Wochenstubenzeit wurden MQ mit bis zu 51 adulten Individuen in Baumhöhlen nachgewiesen.

Die Untersuchung ergab ferner, dass zwischen  $\sigma\sigma$  und graviden bzw. laktierenden  $\text{♀}$  zur Wochenstubenzeit Unterschiede in der Lebensraum-Struktur existieren. So differierten MQ und WQ signifikant hinsichtlich der Gewässerfläche in ihrer Umgebung, der Höhenlage und der Entfernung zur Lahn. Sowohl MQ wie WQ befanden sich dabei in Waldbereichen mit überdurchschnittlicher Höhlenbaumdichte.

Die Wasserfledermaus bezieht im Sommerhalbjahr vorzugsweise Quartiere in wald- und gewässerreichen Niederungen mit älteren Waldbeständen, die einen hohen Laubholzanteil aufweisen (BOGDANOWICZ 1994, ROER & SCHÖBER

2001). Eine Zunahme der Höhlenbaumdichte mit dem Bestandesalter eines Waldes wurde durch FRANK (1997) dokumentiert. Die Befunde dieser und der vorliegenden Untersuchung weisen darauf hin, dass für Wasserfledermäuse das Quartierpotential (Höhlenbaumdichte) ein entscheidender Faktor bei der Wahl ihrer Quartiergebiete ist. Wochenstuben von *M. daubentonii* befinden sich in der Regel in Spechthöhlen in Laubbäumen (z.B. BOONMANN 2000). Die Bildung kopfstarker Wochenstubenkolonien in größeren Höhlen hängt vermutlich mit den sich daraus ergebenden thermoregulatorischen Vorteilen zusammen, die das Wachstum der Föten positiv beeinflussen (KURTA et al. 1989).  $\sigma\sigma$  sind in der Auswahl von Tagesverstecken flexibler, was vermutlich darauf zurückzuführen ist, dass sie, im Gegensatz zu trächtigen  $\text{♀}$ , ihre Körpertemperatur nicht aufrechterhalten müssen.  $\text{♀}$  besitzen damit höhere Ansprüche an die Quartiere (im Hinblick auf Größe und mikroklimatische Verhältnisse) als  $\sigma\sigma$ .

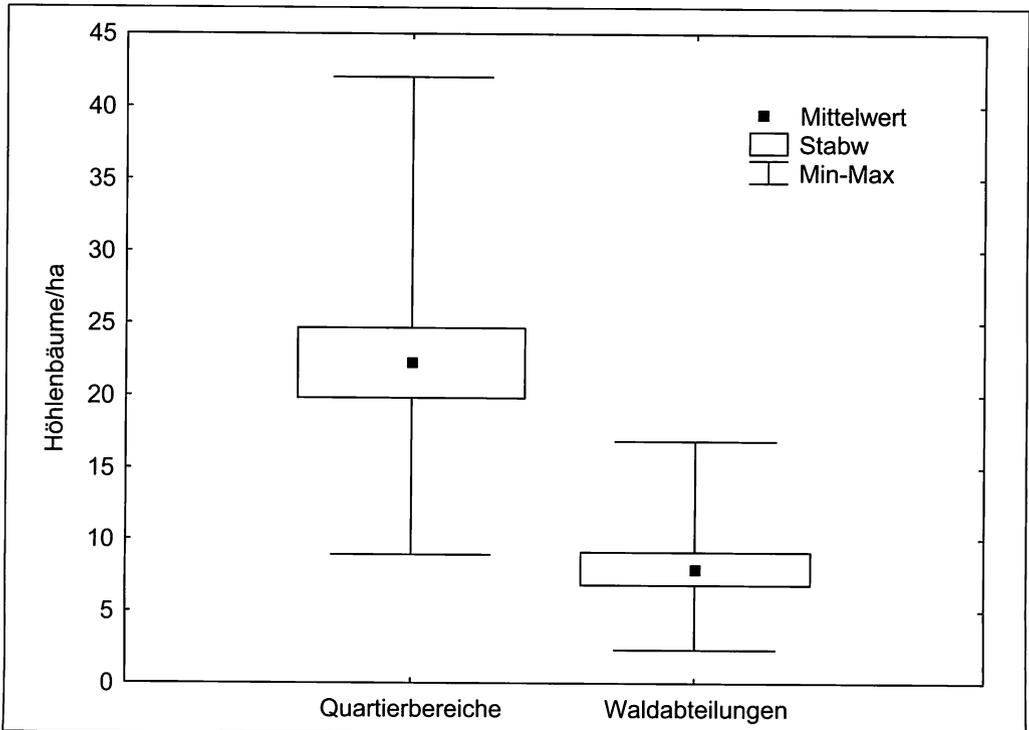


Abb. 6. Höhlenbaumdichte in einem Radius von 50 m um die Quartiere (n = 17) im Vergleich zur Höhlenbaumdichte in den Waldabteilungen (n = 12) in denen sich die Quartiere befanden. In der unmittelbaren Umgebung der Baumquartiere (Wochenstuben, Männchengruppen und gemischte Gruppen) war die Höhlenbaumdichte signifikant erhöht (Wilcoxon-Test für Paardifferenzen:  $p < 0,001$ ) (Mittelwerte: Quartierbereiche: 22,2 Höhlenbäume/ha, Waldabteilungen: 8 Höhlenbäume/ha).

Wasserfledermäuse ernähren sich von Insekten, die sie an bzw. über der Wasseroberfläche erbeuten (z.B. KALKO & SCHNITZLER 1989). Infolge dieser Nahrungs-Spezialisierung ist eine Konzentration der Quartiere von *M. daubentonii* in der Nähe von Gewässern zu erwarten. Im Einklang mit dieser Vorstellung konnte gezeigt werden, dass die räumliche Verbreitung jagender Wasserfledermäuse mit der Gewässerverteilung korreliert und die Anzahl jagender Individuen in einem Gebiet mit der nutzbaren Gewässerfläche ansteigt (MOESCHLER & RUEDI 1995, DIETZ & ENCARNÇÃO in Vorb.). Wichtige Faktoren, welche die Eignung eines Gewässers als Jagdgebiet für Wasserfledermäuse bestimmen, sind dessen Lage und Entfernung zum Quartiergebiet und der Grad der Uferbeschattung (BUSTELLI 1993). Die Insektenabundanz an Gewässern ist von verschiedenen Faktoren abhängig. Ein hohes Insektenaufkommen findet sich in der Regel an großen, vergleichsweise warmen Gewässern mit hohem Nährstoffeintrag (LAMPERT & SOMMER 1993, RACEY et al. 1998).

Fledermaus-♀ haben während Trächtigkeit und Laktation einen deutlich höheren Energiebedarf als ♂♂ (RACEY & SPEAKMAN 1987, KURTA et al. 1989) und nehmen entsprechend mehr Nahrung zu sich [*Myotis lucifugus* (ANTHONY & KUNZ 1977), *Myotis velifer* (KUNZ 1974)]. Gravide bzw. laktierende Wasserfledermaus-♀ zeigen kein zeitweises Absenken der Körpertemperatur zur Energieeinsparung (DIETZ & KALKO in Vorb.), wahrscheinlich weil dies die Fötalentwicklung verlangsamen bzw. die Milchproduktion reduzieren würde (SWIFT & RACEY 1983, WILDE et al. 1999). ♂♂ unterliegen diesen Einschränkungen naturgemäß nicht. Sie weisen in den Sommermonaten eine deutlich höhere Mobilität (und damit einen höheren Energieverbrauch zur Lokomotion) auf als gravide bzw. laktierende ♀♀ (ENCARNÇÃO et al. 2002a). Wir nehmen an, dass Wasserfledermaus-♀ wegen ihres hohen Energiebedarfs im Zusammenhang mit Fötalentwicklung und Laktation zur Wochenstubenzeit auf die Nutzung besonders ergiebiger Nahrungsquellen angewiesen sind. Dies gilt während der Laktationsperiode umso mehr, als die ♀♀ ein bis zwei mal pro Nacht zu den Quartieren zurückkehren müssen, um die

Jungen zu säugen (eigene Beobachtung). Damit steht den ♀♀ weniger Zeit für die Nahrungssuche zur Verfügung als den ♂♂.

Unterschiede in der räumliche Verteilung männlicher und weiblicher Wasserfledermäuse in Jagdgebieten beschreiben LEUZINGER & BROSSARD (1994) für den Schweizer Jura und ALTRINGHAM et al. (2003) für die Yorkshire Dales in England. Eigene Untersuchungen belegen kleinräumige Unterschiede in der Zusammensetzung von Wasserfledermausvorkommen (DIETZ & ENCARNÇÃO in Vorb.). Die Vermutung liegt nahe, dass die wesentliche Ursache für die unterschiedliche räumliche Verteilung der Geschlechter territoriales Verhalten der ♀♀ gegenüber den ♂♂ ist. Auf diese Weise würden sich die ♀♀ den Zugang zu den ergiebigeren Nahrungsgründe sichern, auf deren Nutzung sie aus energetischen Gründen angewiesen sind. Hinweise auf territoriales Verhalten in Jagdgebieten zur Wochenstubenzeit liegen sowohl für Wasserfledermäuse (WALLIN 1961, ENCARNÇÃO et al. 2002b) als auch für andere Fledermausarten vor (BARCLAY 1984, RYDELL 1986, BALCOMBE & FENTON 1988).

Zur Begrenzung des Energieverbrauchs zur Lokomotion ist für beide Geschlechter eine große Nähe der Quartiere zu den Jagdgebieten sinnvoll. Der in dieser Studie belegte, im Vergleich mit MQ geringere Abstand der WQ von ertragreichen Jagdgebieten stützt die Annahme, dass weibliche Wasserfledermäuse ♂♂ aus den Gunstgebieten verdrängen. Mit dieser Vorstellung im Einklang stehen Beobachtungen im Giessener Lahntal, nach denen Wasserfledermaus-♀ zur Wochenstubenzeit ihre individuellen Jagdgebiete gegen Eindringlinge verteidigen. Auch jagen ♂♂ vergleichsweise kürzer als ♀♀ und wechseln häufiger als diese zwischen verschiedenen Jagdarealen. Alle diese Befunde deuten darauf hin, dass sich Wasserfledermaus-♀ dominant gegenüber ♂♂ verhalten und diese in ertragsärmere Jagdgebiete abdrängen, in deren Nähe die ♂♂ dann ihre Sommerquartiere beziehen.

Das Lahntal stellt eine klimatisch begünstigte Region dar, die sich gegenüber dem Umland durch eine geringere jährliche Niederschlagshöhe und höhere Lufttemperaturen auszeichnet. Das zentral im Untersuchungsgebiet gelegene

Giessener Becken weist im Vergleich mit den umgebenden Höhenlagen eine höhere mittlere Lufttemperatur im Juni, eine größere Zahl von Tagen mit mittleren Temperaturen von mindestens 5 bzw. 10 °C und geringere Niederschläge während der Vegetationsperiode auf. Die im Vergleich mit den MQ im Durchschnitt 65 m tiefer gelegenen WQ im Untersuchungsgebiet dürften damit deutlich wärmere Standorte darstellen. Mehrere Studien haben gezeigt, dass die klimatischen Bedingungen in einem Habitat die Embryonalentwicklung, den Geburtszeitpunkt und die Jungtiersterblichkeit von Fledermäusen beeinflussen (KUNZ 1974, RANSOME 1994, McOWAT & ANDREWS 1995). In der Ost-Schweiz konnte für *Myotis myotis* gezeigt werden, dass WQ bevorzugt in wärmeren Gebieten liegen (GÜTTINGER 1994). Die Untersuchung von RUSSO (2002) lieferte erste Hinweise darauf, dass die Quartierstandorte weiblicher *M. daubentonii* tiefer liegen als die von ♂♂. Dies konnte in der vorliegenden Untersuchung bestätigt werden.

Die Reproduktionsleistung der Wasserfledermaus-Wochenstubenkolonien dürfte hauptsächlich von zwei Faktorenkomplexen abhängig sein. Dies sind der Zugang zu ergiebigen Nahrungsquellen, der den vergleichsweise hohen Energiebedarf reproduzierender ♀♀ sichert, und die Verfügbarkeit klimatischer Gunsträume (mit höheren Lufttemperaturen und geringeren Niederschlägen), die eine erfolgreiche Jungenaufzucht gewährleistet. Wir konnten zeigen, dass in der Umgebung der WQ der Gewässerflächenanteil höher ist als in der Umgebung der MQ. Ferner liegen die WQ in geringerer Höhe über NN sowie in geringerer Entfernung zur Lahn als MQ. Ob dem Nahrungsangebot oder den klimatischen Bedingungen eine höhere Bedeutung für die Lage der WQ zukommt, kann nicht entschieden werden, da die ernährungsökologisch günstigen Gebiete im Untersuchungsgebiet auch die klimatisch begünstigten sind. So befinden sich alle untersuchten Wochenstuben im Lahntal. Die anderen gesicherten Unterschiede zwischen WQ und MQ (Höhenlage, Gewässerfläche und Nadelwaldanteil in der Umgebung) lassen sich auf diesen Lageunterschied zurückführen, da im das Lahntal umgebenden Hügelland weniger

stehende Gewässer vorkommen und der Nadelwald-Anteil höher liegt als im Tal.

Die Ergebnisse dieser und anderer Studien belegen geschlechtsabhängige Unterschiede in der Qualität der von Wasserfledermäusen genutzten Sommerlebensräume. ♀♀ etablieren sich dabei in den günstigeren Gebieten und scheinen ♂♂ in suboptimale Gebiete zu verdrängen. Schlüsselfaktoren für die Verteilung der Geschlechter der Wasserfledermaus zur Wochenstubenzeit sind vermutlich das Nahrungsangebot und die klimatischen Bedingungen in der Umgebung der Quartiere.

### D a n k s a g u n g

Für ihre tatkräftige Unterstützung, die wesentlich zum Gelingen dieser Studie beigetragen hat, danken wir insbesondere Dr. PATRICK SCHUBERT (Giessen) und ANDREA MROTZECK (Darmstadt). Ferner richtet sich unser Dank an die Fledermaus-Arbeitsgruppe an der Justus-Liebig-Universität Giessen für die stets gute Zusammenarbeit. Für die zweckgebundene Bereitstellung der ATKIS-Daten danken wir dem Hessischen Landesvermessungsamt sehr herzlich.

### Z u s a m m e n f a s s u n g

Ziel der Arbeit war die Analyse der Quartierwahl von Wasserfledermäusen im Sommerlebensraum. Dazu wurde im mittleren Lahntal und angrenzenden Regionen (Hessen, Deutschland) untersucht, ob sich zur Wochenstubenzeit (15. V. – 31. VII.) ausschließlich von adulten ♂♂ genutzte Quartiere (Männchenquartiere, MQ, n = 5) hinsichtlich ihrer Lage von Wochenstubenquartieren (WQ, n = 5) unterscheiden. Ferner wurde die Quartiernutzung der ♂♂ im Zeitraum Mai bis September hinsichtlich Quartiertyp und Gruppengröße untersucht. Die Datenerhebung erfolgte mittels Quartierfängen und Zählungen an Sommerquartieren. Zusätzlich wurden Telemetriedaten, Ergebnisse einer Höhlenbaumkartierung und Daten einer GIS-basierten Habitatanalyse in die Untersuchung einbezogen.

Zur Wochenstubenzeit unterschied sich die Umgebung (Kreisfläche mit einem Radius von 4000 m um das Quartier) von MQ und WQ signifikant hinsichtlich der Flächenanteile verschiedener Landschaftselemente ( $p < 0,05$ ). In der Umgebung der WQ war die Fläche stehender Gewässer (WQ: Mittelwert = 38,7 ha, MQ: Mittelwert = 6,9 ha;  $p < 0,05$ ) und der Lahn (WQ: Mittelwert = 25,2 ha, MQ: Mittelwert = 2,8 ha;  $p < 0,05$ ) höher als in der Umgebung der MQ. Demgegenüber fand sich in der Umgebung der MQ mehr Nadelwald (WQ: Mittelwert = 328,0 ha, MQ: Mittelwert = 523,9 ha;  $p < 0,05$ ). Die WQ lagen näher an der Lahn (mittlerer Abstand: WQ = 1434 m, MQ = 5026 m;  $p < 0,05$ ) und in geringerer Höhe über NN (WQ: Mittelwert = 194,2 m, MQ: Mittelwert = 262 m;  $p < 0,05$ ). In der unmittelbaren Umgebung der Baumquartiere (Wochenstuben, reine Männchengruppen und gemischte Gruppen; n = 17) war die Höhlenbaumdichte signifikant höher ( $p < 0,001$ ) als innerhalb der Waldabteilungen (n = 12), in denen sich

diese Quartiere befanden (Quartierbereich: Mittelwert = 22,2 Höhlenbäume/ha, Waldabteilungen: Mittelwert = 8 Höhlenbäume/ha). Adulte ♂♂ nutzten zumeist unterschiedliche Baumhöhlen als Sommerquartier, aber auch die Nutzung von Gebäudestrukturen und der Teichufervegetation (ein Fall) konnte belegt werden. Alle im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Wochenstubenkolonien befanden sich in Baumhöhlen. Die in den abgefangenen Quartieren mit adulten Männchen im Zeitraum Mai – September festgestellten Gruppen variierten deutlich hinsichtlich Größe (1 – 51 Individuen) und Altersklassenstruktur (2 – 100 % adulte ♂♂).

Unsere Ergebnisse zu den Unterschieden in der Quartierwahl zwischen den Geschlechtern deuten darauf hin, dass trüchtige bzw. laktierende Wasserfledermaus-♀♀ sich bevorzugt in klimatischen bzw. ernährungsökologischen Gunstgebieten etablieren und ♂♂ in ungünstigere Gebiete abdrängen.

## S u m m a r y

### Roost selection by Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat: First results of a GIS-based analysis

This paper aims to analyse roost selection by Daubenton's bats in a summer habitat situated in the central part of the valley of the Lahn river and neighbouring regions (Hesse, Germany). We studied whether the location of, and the landscape structure around, roosts occupied solely by adult males (male roosts, MR, n = 5) and nursery roosts (NR, n = 5) differed during the period 15 May – 31 July. We further investigated roost utilisation by males during May – September with respect to roost type and group size in the roost. Data were obtained by trapping and counting at summer roosts. In addition, radio-telemetry data and results of tree hollow mapping as well as data from a GIS-based habitat analysis were included in the study.

During the period 15 May – 31 July, the surroundings (circle with a radius of 4000 m around the roost) of MR and NR varied significantly in the proportion of areas with different landscape elements. The area covered by stagnant water bodies (NR: mean = 38.7 ha, MR: mean = 6.9 ha;  $p < 0.05$ ) and the Lahn river (NR: mean = 25.2 ha, MR: mean = 2.8 ha;  $p < 0.05$ ) was higher in the surroundings of NR than around MR. In contrast, the area of coniferous forest was higher in the surroundings of MR (NR: mean = 328.0 ha, MR: mean = 523.9 ha;  $p < 0.05$ ). NR lay closer to the Lahn river (mean distance: NR = 1434 m, MR = 5026 m;  $p < 0.05$ ) and at lower altitudes (NR: mean = 194.2 m a.s.l., MR: mean = 262 m a.s.l.;  $p < 0.05$ ). The density of trees-hollows was significantly higher in the direct vicinity of the tree roosts (occupied by nursery colonies, pure male groups and mixed groups, respectively;  $n = 17$ ) than in the total area of the forest districts ( $n = 12$ ) in which the roosts were located (roost area: mean = 22.2 hollow-trees/ha, forest district: mean = 8 trees-hollows/ha;  $p < 0.001$ ). Adult males mostly used different types of tree hollows as summer roosts, but also the utilisation of roosts in buildings and of lakefront vegetation (one case) was observed. All nursery colonies in the study area were found in tree hollows. Male groups observed in roosts during May – September varied

strongly with respect to group size (range: 1 – 51 animals) and percentage of adult individuals (range: 2 – 100 %).

Our findings of the differences in roost selection between the two sexes suggest that female Daubenton's bats tend to establish roosts in climatically favourable areas with high food supply and that males are driven into less favourable areas.

## S c h r i f t t u m

- ALTRINGHAM, J. (2003): British Bats. Harper Collins Publisher.
- ANTHONY, E. L. P. (1988): Age determination in bats. In: KUNZ, T. H. (Ed.): Ecological and behavioral methods for the study of bats. Washington D.C., London: Smithsonian Institution Press, 1-28.
- , & KUNZ, T. H. (1977): Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. Ecology **58**, 775-786.
- BALCOMBE, J. P., & FENTON, M. B. (1988): Eavesdropping by bats: The influence of echolocation call design and foraging strategy. Ethology **79**, 158-166.
- BARCLAY, R. M. R. (1984): Observations on the migration, ecology and behaviour of bats at Delta Marsh, Manitoba. Can. Field. Nat. **98**, 331-336.
- (1991): Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. J. Animal Ecol. **60**, 165-178.
- BOGDANOWICZ, W. (1994): *Myotis daubentonii*. Mammalian Species **475**, 1-9.
- BOONMANN, M. (2000): Roost selection by noctules (*Nyctalus noctula*) and Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*). J. Zool. (Lond.) **251**, 385-389.
- BUSTELLI, I. (1993): Habitatanalyse der Jagdgebiete von der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) über den Gewässern der Magadinoebene (Tessin). Diplomarbeit ETH Zürich.
- DIETZ, M. (1998): Habitatansprüche ausgewählter Fledermausarten und mögliche Schutzaspekte. Beitr. Akad. Natur- u. Umweltschutz Baden-Würt. **26**, 27-57.
- , & ENCARNAÇÃO, J. A. (in Vorb.): Distribution and population structure of Daubenton's bats - consequences for bat monitoring and conservation strategies.
- , & KALKO, E. K. V. (in Vorb.): Seasonal changes in daily torpor patterns of free-ranging female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*).
- ENCARNAÇÃO, J. A. (2001): Untersuchungen zur Ökologie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) in Teilbereichen des Giessener Lahntals. Diplomarbeit Justus-Liebig-Universität Giessen.
- , DIETZ, M., & KIERDORF, U. (2002a): Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer. Myotis **40**, 19-31.
- , –, & – (2002b): Einflussfaktoren auf die Jagdaktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*). Mammalian Biology. **67** (Suppl.), 10-11.
- , –, & – (2004): Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. Mammalian Biology **69** (3), 163-172.
- FRANK, R. (1997): Zur Dynamik der Nutzung von Baumhöhlen durch ihre Erbauer und Folgenutzer am Beispiel des Philosophenwaldes in Gießen an der

- Lahn. Vogel und Umwelt, Zeitschrift für Vogelkunde und Naturschutz in Hessen **9**, 59-84.
- GEIGER, H., LEHNERT, M., & KALLASCH, C. (1996): Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks („chin-spot“). *Nyctalus* (N. F.) **6**, 23-28.
- GÜTTINGER, R. (1994): Ist in Mitteleuropa das Klima der primär begrenzende Faktor für das Vorkommen von Fortpflanzungskolonien des Grossen Mausohrs (*Myotis myotis*)?. *Ber. St. Gall. Naturwiss. Gesell.* **87**, 87-92.
- KALB, M., & VENT-SCHMIDT V. (1981): Das Klima von Hessen. HRSG.: Hessisches Landesamt für Ernährung, Landwirtschaft und Landesentwicklung (Wiesbaden).
- KALKO, E. K. V., & SCHNITZLER, H.-U. (1989): The echolocation and hunting behaviour of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **24**, 225-238.
- KLAUSING, O. (1988): Die Naturräume Hessens (1:200.000). HRSG.: Hessische Landesanstalt für Umwelt (Wiesbaden).
- KRONWITTER, F. (1988): Population structure, habitat use and activity patterns of the noctule bat, *Nyctalus noctula* SCHREB., 1774 (*Chiroptera: Vespertilionidae*) revealed by radio-tracking. *Myotis* **26**, 23-85.
- KUNZ, T. H. (1974): Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* **55**, 693-711.
- KURTA, A., BELL, G. P., NAGY, K. A., & KUNZ, T. H. (1989): Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiol. Zool.* **62** (3), 804-818.
- LAMPERT, W., & SOMMER, U. (1993): *Limnökologie*. Georg-Thieme Verlag.
- LEUZINGER, Y., & BROSSARD, CH. (1994): Répartition de *M. daubentonii* en fonction du sexe et de la période de l'année dans le Jura bernois - Résultats préliminaires. *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* **39**, 135-143.
- MCOWAT, T. P., & ANDREWS, P. T. (1995): The influence of climate on the growth rate of *Rhinolophus ferrumequinum* in West Wales. *Myotis* **32/33**, 69-79.
- MESCHÉDE, A., & HELLER, K.-G. (2000): Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern. *Schr. R. Landschaftspf. Natursch.* Heft **66**.
- MOESCHLER, P., & RUEDI, M. (1995): *Myotis daubentoni* (Leisler in Kuhl, 1819). In: HAUSSER, J. (Hrsg.): Säugetiere der Schweiz – Verbreitung, Biologie, Ökologie. Birkhäuser Verlag, 92-96.
- NYHOLM, E. S. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* und *Myotis daubentoni*. *Ann. Zool. Fenn.* **2**, 77-123.
- PETERSONS, G. (1990): Die Rauhhauffledermaus, *Pipistrellus nathusii* (Keyserling u. Blasius, 1839), in Lettland: Vorkommen, Phänologie und Migration. *Nyctalus* (N. F.) **3**, 81-98.
- RACEY, P. A. (1988): Reproductive assessment in bats. In: KUNZ, T. H. (Ed.): *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington D.C., London: Smithsonian Institution Press, 31-45.
- , & SPEAKMAN, J. R. (1987): The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **57**, 107-125.
- , SWIFT, S. M., RYDELL, J., & BRODIE, L. (1998): Bats and insects over two Scottish rivers with contrasting nitrate status. *Animal Conserv.* **1**, 195-202.
- RANSOME, R. D. (1994): Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperature. *Zool. J. Linnean Soc.* **112**, 337-351.
- RICHARDSON, P. W. (1994): A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. *J. Zool. (Lond.)* **233**, 307-309.
- ROER, H., & SCHOBER, W. (2001): *Myotis daubentoni* (LEISLER, 1819) – Wasserfledermaus. In: KRAPP, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. **4**, Fledertiere I. Aula-Verlag, 257-280.
- RUDOLPH, B.-U., & LIEGL, A. (1990): Sommerverbreitung und Siedlungsdichte des Mausohrs *Myotis myotis* in Nordbayern. *Myotis* **28**, 19-38.
- RUSSO, D. (2002): Elevation affects the distribution of the sexes in Daubenton's bats *Myotis daubentoni* (*Chiroptera: Vespertilionidae*) from Italy. *Mammalia* **66** (4), 543-551.
- RYDELL, J. (1986): Feeding territoriality in female northern bats, *Eptesicus nilssoni*. *Ethology* **72**, 329-337.
- SCHMIDT, A. (1994): Phänologisches Verhalten und Populationseigenschaften der Rauhhauffledermaus, *Pipistrellus nathusii* (Keyserling & Blasius, 1839), in Ostbrandenburg. *Nyctalus* (N. F.) **5**, 77-100.
- STUTZ, H. P., & HAFNER, M. (1986): Activity patterns of non-breeding populations of *Nyctalus noctula* (*Mammalia, Chiroptera*) in Switzerland. *Myotis* **23/24**, 149-156.
- SWIFT, S. M., & RACEY, P. (1983): Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (*Chiroptera: Vespertilionidae*) occupying the same roost. *J. Zool. (Lond.)* **200**, 249-259.
- WALLIN, L. (1961): Territorialism on the hunting ground of *Myotis daubentoni*. *Säugetierkd. Mitt.* **9**, 156-159.
- WHITE, G. C., & GARROTT, R. A. (1990): *Analysis of wildlife radio-tracking data*. San Diego: Academic Press.
- WILDE, C. J., KNIGHT, C. H., & RACEY, P. A. (1999): Influence of torpor on milk protein composition and secretion in lactating bats. *J. Exp. Zool.* **284**, 35-41.

Dipl.-Biol. J. A. ENCARNÇÃO, Justus-Liebig-Universität, Tierökologie und Spezielle Zoologie, Heinrich-Buff-Ring 26-32, D-35392 Giessen

Dipl.-Biol. M. DIETZ, Institut für Tierökologie und Naturbildung, Hauptstraße 30, D-35321 Laubach

Dipl.-Ing. D. HOLWEG, Fraunhofer Institut für graphische Datenverarbeitung, Fraunhoferstraße 5, D-64283 Darmstadt

Dr. U. JASNOCH, GIStec GmbH, Rundeturmstraße 12, D-64283 Darmstadt

Dr. U. KIERDORF, Justus-Liebig-Universität, Tierökologie und Spezielle Zoologie, Heinrich-Buff-Ring 26-32, D-35392 Giessen

Prof. Dr. V. WOLTERS, Justus-Liebig-Universität, Tierökologie und Spezielle Zoologie, Heinrich-Buff-Ring 26-32, D-35392 Giessen