

Soziallaut-Aufnahmen von jagenden Zwergfledermäusen (*Pipistrellus pipistrellus*) – stützen sie die „food patch-defence“-Hypothese?

Von SASCHA HEIB, Spiesen-Elversberg

Mit 2 Abbildungen

Auch wenn inzwischen zahlreiche verschiedene Soziallyaute unterschiedlicher Fledermausarten bekannt sind, so ist in vielen Fällen die genaue Bedeutung einzelner Lauttypen für die Kommunikation zwischen Individuen der jeweiligen Art noch umstritten und unzureichend erforscht. Ein gutes Beispiel hierfür ist auch der sogenannte „D“-Soziallyaut der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*). Diese Soziallyaute werden von fliegenden Zwergfledermäusen häufig in den Jagdgebieten abgegeben, insbesondere während sogenannter Verfolgungsflüge oder –jagden [„chase flights“] (BARLOW & JONES 1997, PFALZER & KUSCH 2003). Aus Playback-Experimenten, die eine artspezifische, abwehrende Wirkung der „D“-Laute vermuten lassen, folgerten BARLOW & JONES (1997), dass diese Soziallyaute zur Verteidigung lokaler Nahrungsressourcen eingesetzt werden („food patch defence“-Hypothese). Ausgehend von der Annahme einer agonistischen Funktion dieser Soziallyaute, wäre zu erwarten, dass die „D“-Soziallyaute vor allem in Jagdgebieten von den Zwergfledermäusen abgegeben werden und häufiger auftreten, wenn mehrere Zwergfledermäuse in der unmittelbaren Umgebung aktiv sind, als wenn zu einem gegebenen Zeitpunkt nur ein Tier anwesend ist, da in letzterem Fall der Auslöser zur Äußerung des agonistischen Signals fehlen würde.

Von Frühjahr bis Herbst 2004 wurden an einem Weiher, der als Jagdgebiet von *P. pipistrellus* intensiv genutzt wird, und an einem Parkplatz, der als Flugroute und sporadisch genutztes Jagdgebiet eingestuft wird, Zwergfledermaus-Laute untersucht. Beim ersten Untersuchungsgebiet handelt es sich um einen

kleinen Weiher am Waldrand der Ortschaft Schüren im Saar-Pfalz-Kreis / Saarland (49°18'N, 7°06'E). Der flache, künstlich angelegte Weiher hat eine Ausdehnung von etwa 40 x 25 m. Das zweite Untersuchungsgebiet ist ein an einen Waldrand grenzender Schotter-Parkplatz in der Kreisstadt Neunkirchen / Saarland (49°21'N, 7°12'E). Der etwa 35 x 25 m große Parkplatz liegt an einer wenig bis mäßig stark befahrenen Straße und wird teilweise von Straßenlaternen beleuchtet. Die Aufnahmen wurden von April bis Juni (Schüren) bzw. von Juli bis Oktober (Neunkirchen) durchgeführt, beginnend jeweils 15 bis 25 min nach Sonnenuntergang für eine Dauer von ca. 1 bis 2 Stunden.

Mit dem Ultraschalldetektor „Laar Bridge Box“ der Fa. BVL (Abtastfrequenz 400 kHz) wurden Sequenzen von je 5,1 sec aufgenommen, aus einem Ringspeicher in 10facher Zeitdehnung abgespielt und dabei mit einem DAT-Rekorder (Modell TCD-D 100 der Fa. Sony) aufgezeichnet. Am PC wurden mit Hilfe des Programms Avisoft SASLab Pro Sonogramme der Aufnahmen erstellt (Einstellungen: 22050 samples/s, 16 bit/sample; FFT-Länge 512; Hamming window). Alle Sonogramme wurden nach Echoortungslauten von *P. pipistrellus* durchsucht, und so bestimmt, ob Zwergfledermäuse anwesend sind. Dabei wurde unterschieden zwischen drei Fällen: (1) keine Zwergfledermaus anwesend, (2) eine Zwergfledermaus anwesend, (3) mehr als eine Zwergfledermaus anwesend. Im letzten Fall wurde nicht versucht, die genaue Anzahl der Tiere festzustellen, da dies nicht zweifelsfrei möglich erschien. Alle in den Sonogrammen auftretenden Final Buzzes, die zeitlich

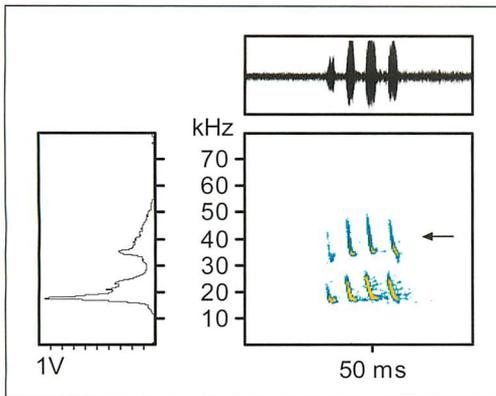


Abb. 1. Sonagramm-Darstellung eines typischen „D“-Soziallautes mit vier Elementen (Pfeil = Obertöne)

von Echoortungsrufen der Zwergfledermaus eingerahmt sind, wurden als zu *P. pipistrellus* gehörig betrachtet, und ihre Anzahl in den Aufnahmen wurde ermittelt. Für die beiden Untersuchungsgebiete wurde jeweils die Final Buzz-Rate berechnet (Anzahl der Aufnahmen mit Final Buzz(es) / Anzahl der Aufnahmen mit Echoortungslauten; in %), um die Charakterisierung als Jagdgebiet oder Nicht-Jagdgebiet zu überprüfen. Alle Sonagramme wurden auf das Vorhandensein von „D“-Soziallauten von *P. pipistrellus* hin untersucht. Diese Laute sind durch eine nahezu unverwechselbare Struktur in der Sonagramm-Darstellung gekennzeichnet (s. Abb. 1) und von Soziallauten anderer einheimischer Arten (Ausnahme: *P. pygmaeus*), auch anhand der Dauer (20-60 ms) und Frequenzlage (Hauptfrequenz um 18 kHz), gut zu unterscheiden (PFALZER & KUSCH 2003, SKIBA 2003). Soziallaute mit dieser Struktur wurden als zu *P. pipistrellus* gehörig betrachtet, wenn auch die Echoortungslaute, die in der betreffenden Aufnahme vor und/

oder nach dem Soziallaut vorhanden sind, von *P. pipistrellus* stammen.

Einen Überblick über die wichtigsten Ergebnisse der Auswertung der Aufnahmen liefert Tab. 1. Am Weiher in Schüren war fast an allen Untersuchungstagen praktisch permanente Aktivität (d. h. zumindest Echoortungslaute) von Zwergfledermäusen festzustellen (in 721 von 825 Aufnahmen, d. h. 87,39 %); die Final Buzz-Rate beträgt 6,39 %. In diesem Untersuchungsgebiet zeigten 246 Aufnahmen die Anwesenheit von nur einem Tier, 475 Aufnahmen zeigen Laute von mindestens zwei Zwergfledermäusen. In 79 Aufnahmen sind „D“-Soziallaute von *P. pipistrellus* zu finden (177 einzelne Soziallaute in der Addition). Am Parkplatz in Neunkirchen war an den meisten Untersuchungstagen immer wieder Aktivität von Zwergfledermäusen festzustellen, aber wiederholt unterbrochen von mehr oder weniger langen Phasen ohne Aktivität. Hier gab es auch Tage, an denen fast keinerlei Fledermauslaute detektiert werden konnten (insgesamt 1165 Aufnahmen, davon 402 mit Aktivität, d. h. 34,51 %); Final Buzz-Rate hier 3,98 %. In diesem Untersuchungsgebiet weisen 340 Aufnahmen Laute von nur einem Tier auf, 62 Aufnahmen belegen die Anwesenheit von mehreren Tieren. In 46 Aufnahmen sind Soziallaute von *P. pipistrellus* vorhanden (die Anzahl einzelner „D“-Laute beträgt hier 116).

Vergleichend betrachtet ergeben sich für den prozentualen Anteil der Aufnahmen mit Soziallauten für die beiden Untersuchungsgebiete mit 10,96 % (Weiher) bzw. 11,44 % (Parkplatz) sehr ähnliche Werte.

Tabelle 1. Auswertung von Detektor-Aufnahmen von Zwergfledermäusen (*Pipistrellus pipistrellus*) an einem Weiher und auf einem Parkplatz – Ergebnisübersicht

	Weiher in Schüren			Parkplatz in Neunkirchen		
	n/%	1 Tier	> 1 Tier	n/%	1 Tier	> 1 Tier
Aufnahmen gesamt	825			1165		
Aufnahmen mit Aktivität	721	246	475	402	340	62
Aufnahmen mit Soziallaut	79	5	74	46	31	15
Prozentualer Anteil	10,96	2,03	15,58	11,44	9,12	24,19
Final Buzz-Rate (%)	6,39			3,98		

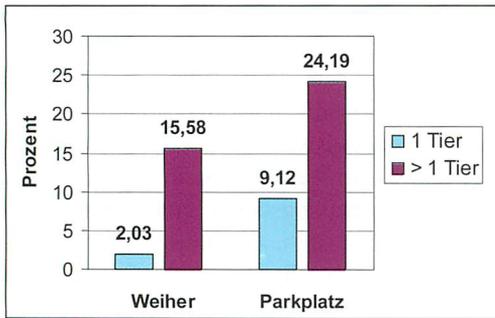


Abb. 2. Anteil der Aufnahmen mit Sozillauten in den beiden Untersuchungsgebieten bei Anwesenheit von nur einem Tier bzw. mehr als einem Tier

Von den 79 Aufnahmen aus dem Untersuchungsgebiet Weiher in Schüren, die Soziallaute enthalten, zeigen 74 (93,67 %) Echoortungslaute von mehr als einer Zwergfledermaus. Der Anteil der Aufnahmen mit Soziallauten ist bei Anwesenheit von mehr als einem Tier mit 15,58 % größer als bei Anwesenheit von nur einem Tier mit 2,03 % (Abb. 2). Von den 46 Aufnahmen mit Soziallauten aus dem Untersuchungsgebiet Parkplatz in Neunkirchen zeigen 15 (32,61 %) die Anwesenheit von mehr als einer Zwergfledermaus. Absolut gesehen gibt es hier also mehr Aufnahmen mit nur einem Tier und Soziallauten als mit mehreren Tieren und Soziallauten. Prozentual gesehen ist jedoch auch in diesem Untersuchungsgebiet der Anteil der Aufnahmen mit Soziallauten bei Anwesenheit von mehr als einem Tier mit 24,19 % größer als bei Anwesenheit von nur einem Tier mit 9,12 % (Abb. 2).

Die hier gewählten Untersuchungsgebiete sollten zwei Habitate repräsentieren, welche von den Fledermäusen in unterschiedlicher Weise genutzt werden. Final Buzzes sind akustische Abbilder der Versuche einer Fledermaus, ein Beutetier zu fangen. Ein Habitat, das von Fledermäusen als Jagdgebiet genutzt wird, sollte sich daher durch eine vergleichsweise hohe Final Buzz-Rate – welche wahrscheinlich mit hoher Insektdichte korreliert (RACEY & SWIFT 1985) – auszeichnen. Auch wenn die Final Buzz-Rate beim Vergleich der Untersuchungsgebiete sich nur um etwa 3 % unterscheidet, spricht doch das Gesamtmuster der Fledermausaktivität dafür, dass der Weiher

in Schüren als Jagdgebiet zu charakterisieren ist. Der Parkplatz in Neunkirchen hingegen ist offenbar nicht als typisches Jagdgebiet einzuordnen, aber wohl auch nicht als reiner Flugkorridor.

Die Ergebnisse zeigten beim Prozentsatz der Aufnahmen mit Soziallauten (bezogen auf alle Aufnahmen mit Anwesenheit von *P. pipistrellus*) praktisch keinen Unterschied zwischen den zwei untersuchten Gebieten. Die Hypothese, dass Soziallaute in Jagdgebieten häufiger vorkommen als in Nicht-Jagdgebieten war somit durch diese Untersuchung nicht zu bestätigen.

Für beide Untersuchungsgebiete ergab sich beim Vergleich der Aufnahmen mit Anwesenheit von nur einer Zwergfledermaus mit solchen, die die Anwesenheit mehrerer Tiere zeigten, folgendes: Der Anteil von Aufnahmen mit Soziallaut(en) war deutlich höher, wenn mehr als eine Fledermaus vor Ort war. Da das Verhalten der Tiere bei fortgeschrittener Dunkelheit nicht optisch beobachtet werden konnte, kann nur vermutet werden, dass es sich bei den Situationen mit zwei (oder mehr) Fledermäusen um sogenannte „chases“ handelt, die im Zusammenhang mit dem Auftreten von Soziallauten mehrfach beschrieben wurden (für *P. pipistrellus*: MILLER & DEGN 1981, RACEY & SWIFT 1985; für *P. pipistrellus* und andere einheimische Arten: PFALZER & KUSCH 2003; für *Euderma maculatum*: OBRIST 1995). Diese Verfolgungsjagden treten vor allem in Jagdgebieten auf und werden als Hinweis auf Nahrungskonkurrenz gedeutet.

Die gängigste Hypothese zur Bedeutung des „D“-Soziallautes von *P. pipistrellus* ist die von BARLOW & JONES (1997) vorgestellte „food patch defence“-Hypothese. Danach besteht die Funktion dieses Soziallautes in der Abwehr von Artgenossen, die in ein Jagd-„Revier“ eindringen, welches bereits von einer anderen Zwergfledermaus genutzt wird. Den stärksten Hinweis auf eine agonistische Wirkung der Soziallaute lieferten die von diesen beiden Autoren durchgeführten Playback-Experimente. Dabei hatte das Abspielen von So-

ziallauten zur Folge, dass sich die Aktivität von Zwergfledermäusen in der Umgebung des Lautsprechers verringerte, d. h. dass sich weniger Tiere in diesem Gebiet aufhielten.

Des Weiteren fanden BARLOW & JONES (1997), dass die Häufigkeit von Soziallauten bei niedrigen Insektendichten zunahm. Die oben erwähnten Verfolgungsjagden zweier Fledermäuse, während denen oft Soziallaute produziert werden, treten anscheinend ebenfalls gehäuft bei niedrigen Insektendichten auf (GERELL & LUNDBERG 1985, LUNDBERG & GERELL 1986), auch wenn MILLER & DEGN (1981) keinen Zusammenhang zwischen der Häufigkeit von „chases“ und der Insektendichte sahen. Zwergfledermäuse jagen häufig auf festen, oft ellipsenartigen Flugbahnen (KALKO & SCHNITZLER 1993, RACEY & SWIFT 1985, TAAKE & VIERHAUS 2004). Die Verfolgungsjagden treten auf, wenn ein Tier, welches auf seiner individuellen Flugbahn jagt, einen Artgenossen, der diese Route kreuzt bzw. mitzunutzen sucht, vertreiben will (RACEY & SWIFT 1985). Wenn vermutet wird, dass die Soziallaute der Verteidigung von Nahrungsressourcen dienen, ist eine Abhängigkeit des Vorkommens von solchen aggressiven Interaktionen („chases“ und Soziallaute) von der Insektendichte auch zu erwarten. Besonders bei lokal knapper Beutetierdichte ist es für eine Zwergfledermaus lohnenswert, diese zu verteidigen, während es bei sehr hoher Insektendichte gar nicht möglich erscheint, die Ressource zu monopolisieren und ein einzelnes Tier sie ohnehin nicht vollständig verwerten könnte (BARLOW & JONES 1997, GERELL & LUNDBERG 1985).

Die hier recht häufig erfolgte Detektion von Soziallauten bei Anwesenheit von anscheinend nur einer Zwergfledermaus ist vielleicht teilweise durch ein methodisches Problem zu erklären: Die Frequenzen von Soziallauten liegen in der Regel deutlich niedriger als die Frequenzen der Echoortungslaute der jeweiligen Art (PFALZER & KUSCH 2003) – so auch bei den Zwergfledermäusen – was eine weitere Reichweite der Soziallaute zur Folge hat. Dadurch kann es zum Beispiel vorkommen,

dass in einer Aufnahme, in der Echoortungsrufe von einem Tier und ein Soziallaut vorhanden sind, der Soziallaut von einem anderen Tier abgegeben wurde, das in etwas größerer Entfernung flog, weshalb seine Echoortungsrufe nicht mehr den Detektor erreichten. Eine solche Aufnahme würde dann fälschlicherweise als „nur 1 Tier + Soziallaut“ klassifiziert. Aber dennoch lassen die Befunde auch Raum für die Vermutung, dass die „D“-Laute in unterschiedlichem Kontext, d. h. einerseits in der akuten Auseinandersetzung mit einem bestimmten Artgenossen, andererseits aber auch eher „vorbeugend“ produziert werden und dann nicht an einen in unmittelbarer Nähe befindlichen Konkurrenten gerichtet sind. Die Anwesenheit von Artgenossen stimuliert bei *P. pipistrellus* zwar die Produktion von Soziallauten, scheint jedoch nicht Voraussetzung dafür zu sein. Die „food patch defence“-Hypothese, die den „D“-Lauten eine situationsgebundene Funktion bei der akuten Verteidigung von Nahrungsressourcen zuschreibt, kann somit nicht vorbehaltlos unterstützt werden, da sie der Bedeutung dieser Soziallaute möglicherweise einen zu engen Rahmen setzt.

Zusammenfassung

Viele Details zur Bedeutung des sogenannten „D“-Soziallautes der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*) sowie den begleitenden Bedingungen sind noch immer ungeklärt. Ausgehend von der vorherrschenden Annahme einer agonistischen Funktion (Nahrungskonkurrenz) der „D“-Laute sollte untersucht werden, ob sie in Jagdgebieten häufiger auftreten als in Nicht-Jagdgebieten und ob ihr Auftreten abhängig ist von der Anzahl anwesender Zwergfledermäuse. Von April bis Oktober 2004 wurden an einem Weiher am Waldrand (typisches Jagdgebiet) und einem Parkplatz in Waldnähe (mutmaßlicher Flugkorridor) die Soziallaut-Abgabe von Zwergfledermäusen detektiert und am Computer ausgewertet. Die Ergebnisse zeigten, dass sich die relative Häufigkeit von „D“-Soziallauten in den beiden Untersuchungsgebieten praktisch nicht voneinander unterschied. Beim Vergleich von Aufnahmen, die auf die Anwesenheit von nur einer Fledermaus hinwiesen mit solchen, die das Vorhandensein mehrerer Tiere zeigten, wurde festgestellt, dass Soziallaute auch bei einzeln fliegenden Zwergfledermäusen auftreten. Allerdings war die relative Häufigkeit von „D“-Lauten in den Aufnahmen mit Anwesenheit von mehreren Tieren deutlich größer. Es wird diskutiert, ob die „food patch defence“-Hypothese, die den „D“-Lauten eine situations-

gebundene Funktion bei der akuten Verteidigung von Nahrungsressourcen zuschreibt, der Bedeutung dieser Sozillaute möglicherweise einen zu engen Rahmen setzt.

Summary

Social call-recordings of foraging Common pipistrelles (*Pipistrellus pipistrellus*) – do they support the „food patch defence“-hypothesis?

Many details about the meaning and accompanying conditions of the so-called “D”-social call of the Common pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus*) are still unknown. Considering the predominant assumption of an agonistic function (competition for food) of the “D”-calls, the study examined whether they occur 1) more often at foraging sites than at habitats which are not regularly used for foraging and 2) more often if there is not only one bat but more animals. From April to October 2004 the social call-production of Common pipistrelles at a forest edge-pond (typical foraging site) and at a car park at the margin of a forest (supposed flight route) was recorded and analysed. The results hardly showed a difference of the relative frequency of “D”-calls between the two locations. Comparing recordings with the presence of only one bat with recordings showing presence of more than one bat, the frequency of “D”-calls clearly was higher in last ones; although occasionally they were also found in one bat-recordings. It is discussed whether the “food patch defence”-hypothesis possibly explains not all aspects of “D”-social call-function.

Schrifttum

- BARLOW, K. E., & JONES, G. (1997): Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. *Anim. Behav.* **53**, 991-999.
- GERELL, R., & LUNDBERG, K. (1985): Social organization in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **16**, 177-184.
- KALKO, E. K. V., & SCHNITZLER, H.-U. (1993): Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Ibid.* **33**, 415-428.
- LUNDBERG, K., & GERELL, R. (1986): Territorial advertisement and mate attraction in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Ethology* **71**, 115-124.
- MILLER, L. A., & DEGN, H. J. (1981): The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field. *J. Comp. Physiol.* **142**, 67-74.
- OBRIST, M. K. (1995): Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **36**, 207-219.
- PFALZER, G., & KUSCH, J. (2003): Structure and variability of bat social calls: implications for specificity and individual recognition. *J. Zool., Lond.*, **261**, 21-33.
- RACEY, P. A., & SWIFT, S. M. (1985): Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *J. Anim. Ecol.* **54**, 205-215.
- SKIBA, R. (2003): Europäische Fledermäuse. *Neue Brehm-Büch.*, Bd. **248**. Westarp Wissenschaften. Hohenwarsleben.
- TAAKE, K.-H., & VIERHAUS, H. (2004): *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) – Zwergfledermaus. In: NIETHAMMER, J., & KRAPP, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. **4/II**, 761-814. Aula-Verlag. Wiebelsheim.