

## Individuelle Sozialrufe beim Abendsegler (*Nyctalus noctula*) und bei der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*)

Von GUIDO PFALZER, Kaiserslautern

Mit 6 Abbildungen

### Einleitung

Alle heimischen Fledermausarten leben – zumindest zeitweise – in einem sozialen Verbund, innerhalb dessen sie auf komplexe Art und Weise interagieren. Hierzu ist es notwendig, daß die Gruppenmitglieder miteinander kommunizieren, was bei den nachtaktiven Fledermäusen beispielsweise über akustische Signale (sog. Soziallaute) geschieht. Im Nahbereich werden auch taktile (RIEGER & WALZTHÖNY 1990, GEBHARD 1997) oder olfaktorische Signale (z.B. BUCHLER 1980, GUSTIN & McCRACKEN 1987) verwendet, während ein optischer Informationstransfer vermutlich weitgehend auszuschließen ist.

Im Verhaltenskontext ist oftmals auch ein gegenseitiges, individuelles Erkennen von Bedeutung, um beispielsweise die Versorgung des eigenen Nachwuchses zu gewährleisten oder um Gruppenmitglieder von Gruppenfremden unterscheiden zu können. Zahlreiche Vogelarten verwenden individuelle, akustische Signale und erkennen dadurch andere Individuen der gleichen Art im Zusammenhang mit drei Kategorien des Sozialverhaltens (Übersicht in FALLS 1982) – **A**: Bei Eltern-Kind-Interaktionen koloniebrütender Arten mit Nestflüchtern; **B**: Bei der Partner-Erkennung koloniebrütender Arten mit enger Partnerbindung und **C**: Bei der Revierverteidigung.

Analogien zu Punkt **A** finden sich bei den überwiegend „koloniebrütenden“ Fledermäusen in Form der bei Mutter-Kind-Interaktionen abgegebenen Sozialrufe. Seit längerem ist bekannt, daß die Jungtiere zahlreicher Arten individuelle Verlassenheitslaute (sog. „isolation calls“) abgeben, anhand derer sie von ihren Müttern erkannt werden. Dies ist unter anderem der Fall bei *Antrozous pallidus* (BROWN

1976), *Desmodus rotundus* (SCHMIDT et al. 1981), *Myotis lucifugus* (THOMSON et al. 1985), *Phyllostomus discolor* (ROTHER & SCHMIDT 1985), *Tadarida brasiliensis mexicana* (BALCOMBE 1990) und *Nycticeius humeralis* (SCHERRER & WILKINSON 1993). Auch bei den einheimischen Arten *M. myotis* (KOLB 1981, PFALZER 2002), *Eptesicus serotinus* (PFALZER 2002) und *Pipistrellus pipistrellus* s. l. (JONES et al. 1991) gibt es Hinweise auf individuelle Jungtierrufe. Daß umgekehrt auch die Jungtiere gezielt ihre Mütter auf akustischem Wege identifizieren können, fanden unter anderem BROWN (1976) bei *A. pallidus* sowie ROTHER & SCHMIDT (1985) bei *P. discolor* heraus. Verantwortlich dafür sind sogenannte Richtlaute („direction calls“) der Mütter, die ebenfalls durch individuelle Frequenzmodulationsmuster charakterisiert sind und die sich statistisch unterscheiden lassen (ESSER & SCHMIDT 1989, BALCOMBE & McCRACKEN 1992).

Zu Punkt **B** (Partner-Erkennung koloniebrütender Arten mit enger Partnerbindung) wurden bislang bei Fledermäusen keine Analogien beschrieben. Das Fortpflanzungssystem der heimischen *Chiroptera* läßt eine enge Partnerbindung ohnehin unwahrscheinlich erscheinen. Dennoch gibt es Hinweise darauf, daß im Verlauf des Balzgeschehens bestimmte ♂♂ alljährlich von den gleichen ♀♀ aufgesucht werden (ROSSITER et al. 2000). Auch hier könnten individualspezifische akustische Signale eine Rolle spielen.

Zu guter Letzt gibt es auch für ein individuelles Erkennen konkurrierender territorialer Fledermausmännchen untereinander (vgl. Punkt **C**: Revierverteidigung bei Singvögeln) bislang keine Bestätigung. Zwar vermuten beispielsweise BARLOW & JONES (1997 a), daß die während der Balz abgegebenen „songflight calls“ von

*P. pipistrellus* und *P. pygmaeus* ein individuelles Erkennen ermöglichen könnten, ein verhaltensexperimenteller Nachweis steht jedoch noch aus.

Voraussetzung für ein individuelles Erkennen durch akustische Signale ist zunächst das Vorhandensein individueller Rufunterschiede. Diese lassen sich mit bioakustischen Methoden nachweisen, was Gegenstand der vorliegenden Untersuchung ist.

### Vorgehensweise

In den Jahren 1998 - 2000 wurden an sechs verschiedenen Baumquartieren des Abendseglers (*Nyctalus noctula*) Soziallaute verschiedener Rufotypen aufgezeichnet. Das Quartiergebiet liegt nordwestlich der Stadt Kaiserslautern (Rheinland-Pfalz) im Landschaftsschutzgebiet „Kaiserslauterer Reichswald“. Die Quartiere befinden sich ausnahmslos in Spechthöhlen von ca. 100 - 150 Jahre alten Kiefern (*Pinus silvestris*) und waren in der Paarungszeit (August bis Oktober) von jeweils einem territorialen ♂ besetzt („mating roosts“ nach SLUITER & VAN HEERDT 1966).

Im gleichen Zeitraum wurden an fünf verschiedenen Standorten in Kaiserslautern und Umgebung die Soziallaute („songflight calls“) patrouillierender Zwergfledermausmännchen (*P. pipistrellus*) aufgezeichnet. Für die Auswertung wurden je Standort jeweils nur die Rufe eines Untersuchungsjahres verwendet.

Die Transformation der Sozialrufe in den hörbaren Frequenzbereich erfolgte mit dem Zeitdehnungsdetektor „Laar-Bridge-Box XL“ (Fa. BVL von Laar, Klein-Görnow). Die 10fach zeitgedehnten Rufe wurden mit Hilfe eines DAT-Rekorders (Sony TCD-D8) vor Ort aufgezeichnet und für die nachfolgende computergestützte Rufanalyse auf DAT-Kassetten archiviert. Die Rufauswertung erfolgte mit dem Programm „VoxScope Pro“ (Fa. Avisoft, Berlin), wobei für jeden Ruf verschiedene Rufparameter bestimmt wurden. Gemessen wurden die Rulänge in [ms], die amplitudenstärkste Frequenz ( $F_{\max}$ ) sowie die höchste ( $F_{\text{anf}}$ ) und tiefste Frequenz ( $F_{\text{end}}$ ) des Rufes in [kHz]. Zur Charakterisierung von Soziallauten, die aus mehreren Elementen zusammengesetzt sind,

wurden gegebenenfalls weitere Parameter erfaßt (Länge,  $F_{\max}$ ,  $F_{\text{anf}}$  und  $F_{\text{end}}$  der einzelnen Elemente, Rufintervalle etc.). Die statistische Analyse der Rufdaten erfolgte mit dem Programm „Statistica“ (Fa. StatSoft, Tulsa, USA). Unterschiede zwischen den an verschiedenen Standorten (von verschiedenen Individuen) aufgezeichneten Rufen wurden mit Hilfe der multivariaten Diskriminanzanalyse dokumentiert. Die Methode erlaubt die Differenzierung definierter Gruppen unter simultanem Einbezug mehrerer Variablen.

### Ergebnisse

An den Baumquartieren des Abendseglers (*N. noctula*) wurden elf verschiedene Typen von Soziallauten aufgezeichnet, von denen zwei besonders auffällig waren. Es handelt sich dabei einmal um einen sehr niederfrequenten, für Menschen hörbaren Ruf von etwa 50-60 ms Dauer mit einer amplitudenstärksten Frequenz von 13-14 kHz (Typ 1 nach WEID 1994, vgl. Abb. 1). Die Rufe werden stationär etwa alle 2-3 s vom Quartierinhaber abgegeben, wenn dieser in der Ferne fliegende Artgenossen registriert. Wegen seiner Funktion als Kontaktlaut über größere Distanzen bezeichnet ihn GEBHARD (in VON HELVERSEN 1989) als „Hallo-Ruf“.

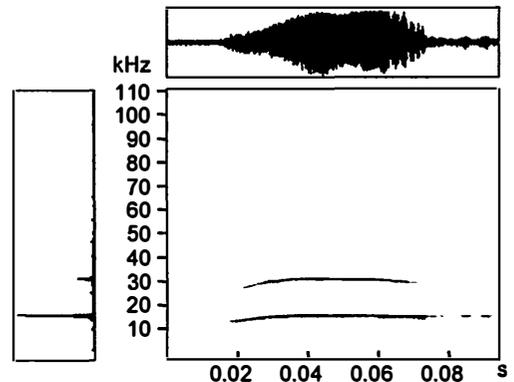


Abb. 1. Sonagramm des Sozialrufs vom Rufotyp 1 („Hallo-Ruf“) des Abendseglers (*N. noctula*)

Der zweite Abendsegler-Ruf ist eine melodische, aus mehreren Elementen bestehende Lautäußerung, deren erstes Element sich in der Regel deutlich von den nachfolgenden unterscheidet. Im folgenden soll er als „Zwischer-Ruf“ bezeichnet werden. Der Soziallaut wird sowohl stationär am Quartier als auch im Flug abgege-

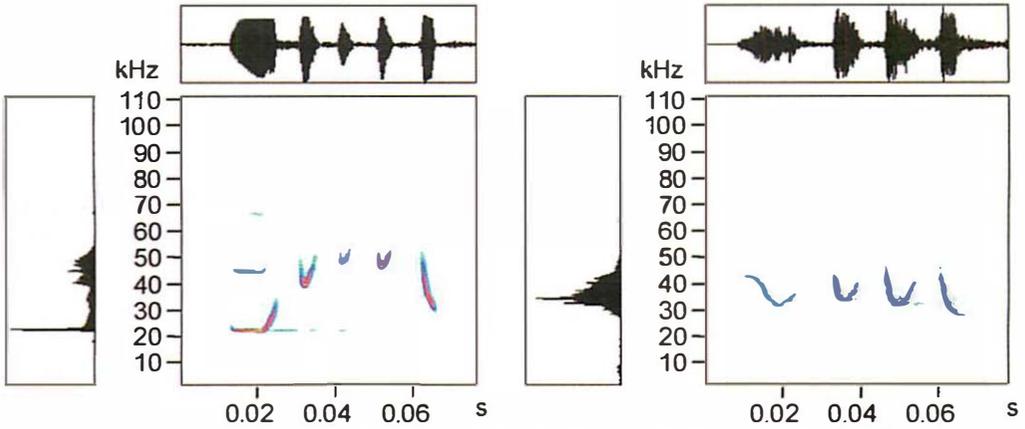


Abb. 2. Sonagramme zweier Sozialrufe vom Ruf typ 4 („Zwischen-Ruf“) des Abendseglers (*N. noctula*) aus Quartier Nr. 1 (links) und aus Quartier Nr. 4 (rechts)

ben, wenn es zu direkten Interaktionen mit Artgenossen kommt. Nur selten liegen die Rufe oder Teile davon im menschlichen Hörbereich (Typ 4 nach WEID 1994, vgl. Abb. 2).

Bei dem dritten untersuchten Soziallaut handelt es sich um den Singflug-Ruf („songflight call“) der Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*), den in der Paarungszeit die ♂ in regelmäßigen Ruffolgen abgeben, während sie auf festen Flugwegen in der Nähe ihres Quartieres patrouillieren (BARLOW & JONES 1997 a). Er besteht aus 2-5 aneinandergereihten Einzelementen und sein  $F_{max}$  liegt im hörbaren Bereich, weshalb er von Personen mit gutem Gehör auch ohne Detektor als helles Zirpen wahrgenommen wer-

den kann. Die Länge der Einzelemente nimmt zum Rufende hin zu und ihre Endfrequenz sinkt ab (vgl. Abb. 3). Tab. 1 enthält die ermittelten statistischen Kennwerte der drei untersuchten Ruf typen.

Um mögliche individuelle Rufunterschiede festzustellen, wurden die Daten der drei Ruf typen jeweils einer multivariaten Diskriminanzanalyse unterzogen. Die Abb. 4-6 zeigen im Punktdiagramm die kanonischen Werte der analysierten Sozialrufe, wobei die beiden ersten kanonischen Funktionen gegeneinander aufgetragen sind. Diese erklären jeweils über 90 % der Gesamtvariabilität. Als „Gruppe“ wurden jeweils alle an einem Baumquartier von *N. noc-*

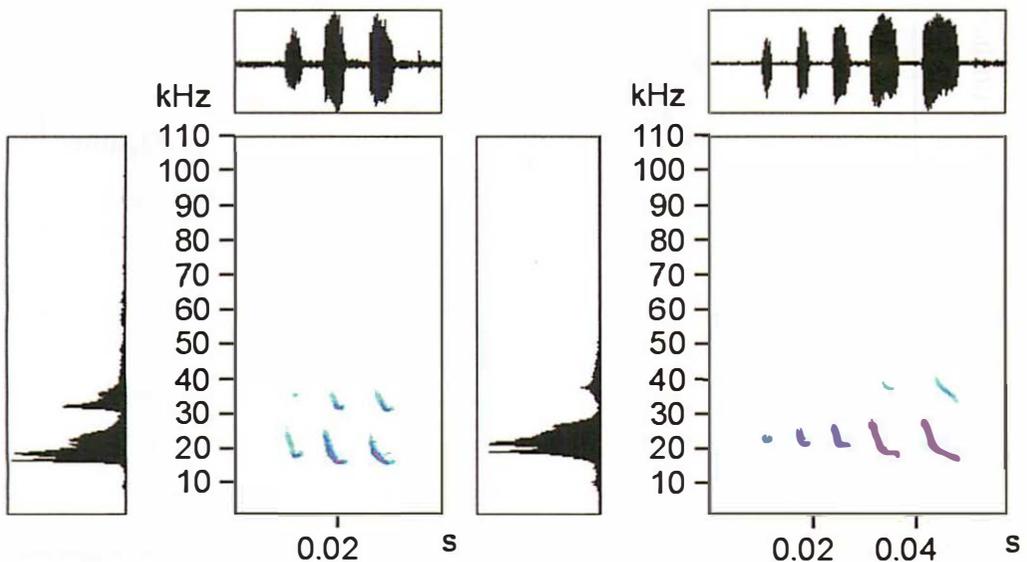


Abb. 3. Zwei Singflug-Rufe („songflight calls“) der Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*) bestehend aus drei bzw. fünf Rufelementen

Tabelle 1. Statistische Kennwerte der drei untersuchten Ruftypen (Min: Minimum, Max: Maximum,  $Q_{0,25}$ : unteres Quartil,  $Q_{0,75}$ : oberes Quartil, Md: Median)

	Min	$Q_{0,25}$	Md	$Q_{0,75}$	Max
<i>Nyctalus noctula</i> „Hallo-Ruf“ (Typ 1, n = 246)					
Länge	31,3	53,1	57,5	61,2	90,6
$F_{max}$	11,6	13,4	13,8	14,2	16,8
$F_{mf}$	12,9	15,1	15,7	16,8	25,4
$F_{cd}$	8,6	9,9	10,3	11,1	14,6
<i>Nyctalus noctula</i> „Zwitscher-Ruf“ (Typ 4, n = 451)					
Länge	31,1	49,9	57,5	66,8	122,5
$F_{max}$	16,4	22,8	25,6	30,1	39,6
$F_{mf}$	26,3	43,5	47,8	51,2	68,0
$F_{cd}$	14,2	18,1	20,7	24,5	28,9
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> „songflight call“ (n = 175)					
Länge	14,8	25,8	29,6	33,4	42,1
$F_{max}$	15,5	16,8	18,1	19,4	22,0
$F_{mf}$	24,5	27,6	29,7	31,0	59,0
$F_{cd}$	12,1	14,2	14,6	15,5	17,2

*tula* bzw. in einem Balzterritorium von *P. pipistrellus* aufgezeichneten Soziallaute zusammengefaßt. Die Gruppentrennung wird durch die fehlende oder vorhandene Überlappung der Konfidenzbereiche in den Abbildungen angezeigt. Überlappen sich die Punktwolken zweier

benachbarter Gruppen nicht, so unterscheiden sich die an den jeweiligen Standorten aufgezeichneten Soziallaute deutlich voneinander. Zur Charakterisierung der Rufe wurden beim „Hallo-Ruf“ (Ruftyp 1) von *N. noctula* vier Gruppierungsvariablen verwendet, beim „Zwit-

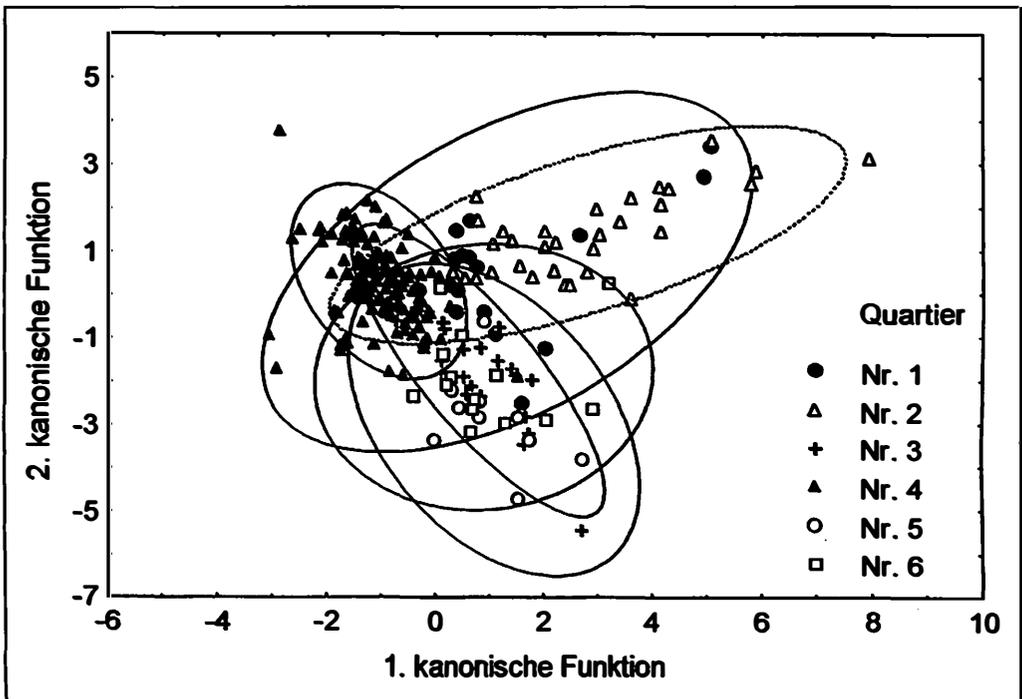


Abb. 4. Kanonische Werte der „Hallo-Rufe“ von sechs Abendseglern (*N. noctula*) an sechs verschiedenen Baumquartieren (die Ellipsen stellen die 95%-Konfidenzbereiche dar; Gruppierungsvariablen sind: Länge,  $F_{max}$ ,  $F_{mf}$  und  $F_{cd}$ )

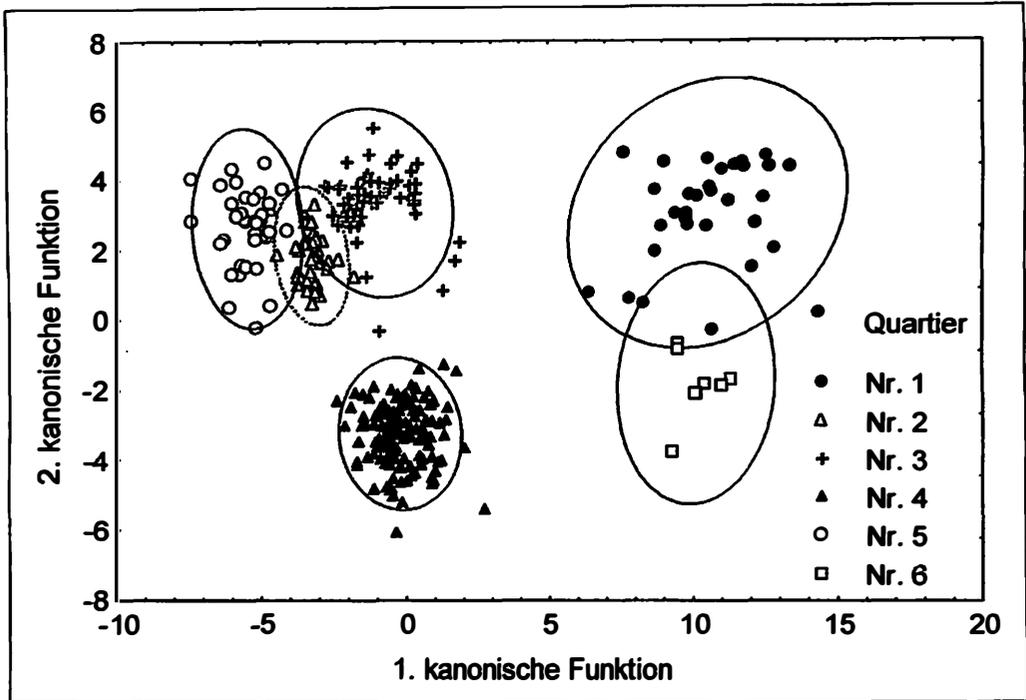


Abb. 5. Kanonische Werte der „Zwitscher-Rufe“ (Ruftyp 4) von sechs Abendseglern (*N. noctula*) an sechs verschiedenen Baumquartieren (die Ellipsen stellen die 95%-Konfidenzbereiche dar; Gruppierungsvariablen sind: Länge,  $F_{\max}$ ,  $F_{\text{anf}}$  und  $F_{\text{end}}$  des gesamten Rufes sowie Länge des ersten Rufelementes und des restlichen Rufeiles und  $F_{\max}$  sowie  $F_{\text{end}}$  der ersten fünf Rufelemente)

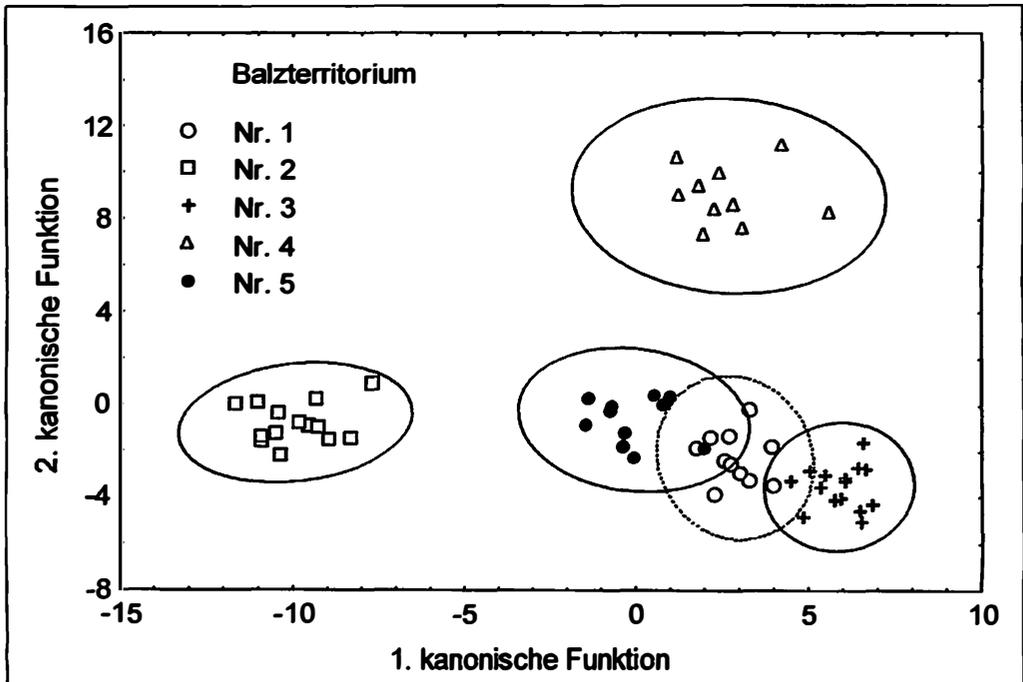


Abb. 6. Kanonische Werte von Singflug-Rufen der Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*) in fünf verschiedenen Balzterritorien (die Ellipsen stellen die 95%-Konfidenzbereiche dar; Gruppierungsvariablen sind: Länge,  $F_{\max}$ ,  $F_{\text{anf}}$  und  $F_{\text{end}}$  des gesamten Rufes sowie Länge,  $F_{\max}$  und  $F_{\text{end}}$  der ersten fünf Rufelemente)

scher-Ruf" (Ruftyp 4) waren es 16 und bei den Singflug-Rufen von *P. pipistrellus* 19 Gruppierungsvariablen.

Die starken Überlappungen in Abb. 4 zeigen, daß die an den sechs Baumquartieren von *N. noctula* aufgezeichneten „Hallo-Rufe" (Ruftyp 1) sich untereinander recht ähnlich sind. Dies ist nicht weiter verwunderlich, da der relativ einfach aufgebaute Ruf (Abb. 1) nur verhältnismäßig wenige Variationsmöglichkeiten zuläßt. Bei dem komplexer aufgebauten „Zwitscher-Ruf" (Ruftyp 4) lassen sich dagegen die Rufe an einem Quartier deutlich von denen anderer Quartiere unterscheiden. Sie bilden im Diagramm (Abb. 5) jeweils klar gegeneinander abgegrenzte, diskrete Gruppen, wobei kaum Überlappungen auftreten. Ein ähnliches Bild ergibt sich für die in fünf verschiedenen Balzterritorien aufgezeichneten *Pipistrellus*-Singflug-Rufe (Abb. 6).

### D i s k u s s i o n

Die Sozialrufe des Abendseglers (*N. noctula*) sind nach WEID (1994) die variabelsten aller paläarktischen Fledermausarten. Sie wurden im Rahmen dieser Untersuchung an sechs verschiedenen Paarungs- oder Balzquartieren aufgezeichnet. Diese werden von einzelnen ♂ besetzt und gegen andere ♂ verteidigt (GAISLER et al. 1979). Die Baumhöhlen werden über mehrere Jahre hinweg genutzt (SLUITER & VAN HEERDT 1966). Sie treten zudem meist örtlich gehäuft auf, wobei diese räumliche Nähe als wesentliche Voraussetzung für ein erfolgreiches Balzgeschehen diskutiert wird (MESCHÉDE & HELLER 2000). In den Reproduktionsgebieten der Art liegen die Balzquartiere meist in der Nähe der Wochenstuben (SLUITER & VAN HEERDT 1966, LIMPENS pers. Mitt.). Sie können aber auch auf den traditionellen Zugrouten der ♀ liegen und werden offenbar auch von diesen als „Rastgebiet" genutzt. Hinweise auf Zugwegtreue fand SCHMIDT (1988) durch Beringung. Daß die ♀ auf ihren Migrationen traditionelle „Rastgebiete" und bestimmte Quartiere darin aufsuchen, vermuten auch MESCHÉDE & HELLER (2000).

Bei den hier untersuchten Sozillauten des Abendseglers handelt es sich um solche, die

vorwiegend oder ausschließlich in der Paarungszeit an den Balzquartieren verhört werden können. Den „Hallo-Ruf" (Ruftyp 1) beschriebenerstmals ZINGG (1988) und LUNDBERG (1989) unabhängig voneinander. Die niederfrequenten Rufe liegen im menschlichen Hörbereich und erfahren eine geringe atmosphärische Dämpfung (vgl. LAWRENCE & SIMMONS 1982), wodurch sie sich besonders gut für die Fernkommunikation eignen. ZINGG (1988) fand an zwei Balzquartieren (südlich und nördlich der Alpen) Unterschiede im Frequenzverlauf der „Hallo-Rufe". WALTER (1998) konnte an 45 verhört Balzquartieren (individuelle) Unterschiede der Rufe feststellen und statistisch belegen. Zwar ist dabei eine Identifizierung einzelner Individuen durch den Bearbeiter mit den zur Verfügung stehenden Methoden kaum möglich, WALTER vermutet jedoch, daß Abendsegler mit ihrem ausgeprägten Hörvermögen durchaus in der Lage sein könnten, am Quartier rufende Artgenossen anhand des „Hallo-Rufes" schon aus der Ferne individuell zu erkennen. Auch die eigenen Ergebnisse zeigen, daß an den sechs untersuchten Balzquartieren mit Hilfe der Diskriminanzanalyse individuelle Unterschiede des Ruftyps 1 feststellbar sind, die sich jedoch aufgrund der nur geringen interindividuellen Rufvariabilität schlecht quantifizieren lassen.

Der melodiose Ruftyp 4 dagegen ist zweifellos einer der variabelsten Sozillaute des Abendseglers. Die Rufe werden sowohl stationär am Quartier als auch im Flug abgegeben, wobei stets Interaktionen zwischen zwei Individuen beobachtet werden können. Bereits MILLER & DEGN (1981) erwähnen diesen „gesellschaftlichen" Ruf. WEID (1994) vermutet, daß er in Kombination mit anderen Rufen „zum Anlocken von Weibchen oder zum Abhalten von Männchen" eingesetzt wird und spricht ihm eine „besonders bedeutsame Rolle" im Balzgeschehen zu. Die große interindividuelle Variabilität dieses Ruftyps wird bislang in der Fachliteratur nicht erwähnt. Tatsächlich konnten im Rahmen dieser Untersuchung etwa 20 verschiedene Varianten dieses Ruftyps durch Rufaufnahmen und Sonagrammdarstellungen dokumentiert werden (PFALZER 2002). An den verhört Baumquartieren fällt auf, daß die Laute offenbar an jedem Quartier eine ganz spezifi-

sche Rufstruktur haben. Da es sich jeweils um Balzquartiere solitärer ♂♂ handelt, müssen die Rufe von unterschiedlichen Individuen stammen. Sollte es sich, wie vermutet, um eine Art individuellen „akustischen Fingerabdruck“ handeln, wäre es möglich, mittels Rufanalyse einzelne ♂♂ anhand ihrer Rufe zu identifizieren und beispielsweise an schwer zugänglichen Quartieren zu prüfen, welches Tier sich dort befindet.

Die Singflug-Rufe der Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*) wurden am häufigsten in den Monaten Juli bis Oktober registriert, mit einem Maximum im August. Rufbeschreibungen und/oder Sonagramme dieses Soziallautes liefern BARATAUD (1996), TUPINIER (1996), BARLOW & JONES (1996, 1997 a, 1997 b) sowie RUSSO & JONES (1999). Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zeigen, daß die an verschiedenen Standorten aufgezeichneten Rufe sich deutlich unterscheiden. Unter der Voraussetzung, daß männliche Zwergfledermäuse in der Paarungszeit individuelle Balzterritorien besetzen (GERELL & LUNDBERG 1985, LUNDBERG & GERELL 1986), ist davon auszugehen, daß es sich an jedem Aufnahmestandort jeweils um die Rufe eines Individuums handelt. Die Singflug-Rufe besitzen ein großes Potential für eine hohe Rufvariabilität, da sie – wie der „Zwischer-Ruf“ des Abendseglers – aus mehreren Einzelelementen bestehen. Individuelle Unterschiede sind möglich in der Anzahl der Rufelemente sowie in deren Ruffrequenz und Frequenzmodulationsmuster. Bereits BARLOW & JONES (1997 a) vermuteten, daß die „songflight calls“ von *P. pipistrellus* und *P. pygmaeus* ein individuelles Erkennen ermöglichen könnten. Die eigenen Untersuchungen quantifizieren nun erstmals die individuellen Rufunterschiede der Singflug-Rufe dieser Fledermausart.

### Schl u ß f o l g e r u n g e n

Auf die Frage nach der Bedeutung individueller Rufstrukturen bei Fledermäusen gibt es bislang nur wenige plausible Antworten. Am besten wurde in der Vergangenheit die Mutter-Kind-Kommunikation untersucht. Die bereits erwähnten akustischen Erkennungsmechanismen ermöglichen es den Fledermausmüttern kolonie-

bildender Arten, ihr eigenes Jungtier innerhalb einer kopfstarken Kolonie möglichst schnell und ohne größeren Energieverbrauch wiederzufinden. Dies erscheint vor dem Hintergrund der k-Strategie der Fledermäuse durchaus sinnvoll, da die Jungenaufzucht für die Fledermausmütter eine bedeutende Investition darstellt. Bei solitär lebenden Fledermausarten besteht hingegen die Notwendigkeit für eine individuelle Fernerkennung der Jungtiere nicht. Deren Lokalisation sollte im wesentlichen über das Ortsgedächtnis oder bei einem Ortswechsel bzw. nach einem Absturz des Jungtieres vom Hangplatz über unspezifische Verlassenheitslaute möglich sein. Tatsächlich konnten bei Jungtieren der solitär lebenden Weißgrauen Fledermaus (*Lasiurus cinereus*) keine individuellen Lautstrukturen der Verlassenheitslaute festgestellt werden (KOEHLER & BARCLAY 1988).

Die hochvariable und individuell spezifische Lautstruktur der hier untersuchten Abendsegler- und Zwergfledermaus-Rufe adulter Tiere in der Paarungszeit sollte es den Empfängern ermöglichen, bestimmte Individuen an ihren Rufen (wieder)erkennen zu können. Dabei stellt sich die Frage, welche Rolle dies für die Partnerwahl der ♀♀ spielt? Gibt es beispielsweise Präferenzen für bestimmte ♂♂, die jährlich immer wieder auf gesucht werden? Als Paarungssystem wird bei vielen Fledermausarten eine Ressourcenverteidigungs-Polygynie beschrieben (z.B. LUNDBERG & GERELL 1986). Dabei verteidigt ein territoriales ♂ eine Ressource – beispielsweise das Paarungsquartier – und versucht, möglichst viele ♀♀ anzulocken und sich mit diesen zu verpaaren. Allerdings können ♀♀ innerhalb einer Fortpflanzungsperiode auch von mehreren ♂♂ begattet werden. So stammen Zwillinge des Abendseglers (*N. noctula*) gelegentlich von verschiedenen Vätern (MAYER et al. 1991). RANSOME (in ROSSITER et al. 2000) beobachtete, daß ♂♂ der Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*) über einen Zeitraum von bis zu 16 Jahren regelmäßig dasselbe Balzterritorium besetzten und auch regelmäßig von denselben ♀♀ besucht wurden. ROSSITER et al. (2000) wiesen schließlich mit molekularbiologischen Methoden nach, daß manche ♀♀ über mehrere Jahre Jungtiere des gleichen Vaters austrugen. Dies spricht für eine Bevorzugung bestimmter

Balzquartiere (bzw. bestimmter ♂) durch die ♀. Auch die bereits erwähnte Zugwegtreue der Großabendsegler-♀ (SCHMIDT 1988) sowie deren Aufsuchen traditioneller „Rastgebiete“ und bestimmter Quartiere darin lassen ähnliches bei dieser als Langstreckenwandererbekanntem Art vermuten. Welche Qualitäten jedoch ein ♂ vorweisen muß, um bei der Partnerfindung möglichst erfolgreich zu sein, ist nicht bekannt. Möglicherweise spielt die Ausstattung und Lage des Paarungsquartiers eine Rolle. Das Vorhandensein nahrungsreicher Jagdgebiete in der Nähe der Paarungsquartiere scheint für die ♀ der Zwergfledermaus (*P. pipistrellus* s. l.) wichtig zu sein (LUNDBERG 1989). Die individuellen Balzrufe der ♂ dürften jedenfalls den ♀ helfen, die ♂, mit denen sie positive Erfahrungen gemacht haben, im nächsten Jahr wiederzufinden.

Bezüglich der individuellen Rufe territorialer Fledermausmännchen drängt sich nochmals ein Vergleich mit der Revierverteidigung bei Singvögeln auf. Bei Vorspielexperimenten reagierten etwa Kohlmeisen (*Parus major*) und Buchfinken (*Fringilla coelebs*) auf die Gesänge fremder Eindringlinge wesentlich aggressiver als auf die Gesänge bekannter Reviernachbarn („neighbour-stranger discrimination“). Da vagabundierende ♂ ohne Revier eine größere Gefahr darstellen als die Nachbarn, mit denen die Reviergrenzen bereits abgesteckt wurden, ist dieses Verhalten verständlich. Durch das individuelle Erkennen der Reviernachbarn werden somit die Kosten für die Revierverteidigung gesenkt (FALLS 1982). Analog hierzu begünstigt möglicherweise die enge räumliche Nachbarschaft der Balzquartiere bzw. -territorien der beiden untersuchten Fledermausarten das Entstehen hochgradig individualspezifischer Rufe. Durch das gegenseitige Erkennen der Reviernachbarn werden offenbar auch hier die jeweiligen Kosten für die Verteidigung des Balzterritoriums gesenkt. Da die Fledermausbalz im Herbst stattfindet, könnten unnötige Revierstreitereien bei den ♂ zu einem lebensbedrohlichen Aufbrauchen der Fettreserven führen, die im Verlauf des zeitintensiven Balzgeschehens und aufgrund des im Spätherbst drastisch abnehmenden Insektenangebots kaum mehr aufgefüllt werden könnten. Abgesehen von diesen

funktionalen Selektionsfaktoren könnten auch noch andere Gründe für die Entstehung der melodiosen „Zwitscher-Rufe“ der Großabendsegler-♂ verantwortlich sein. Die musikalische Komplexität des Vogelgesanges läßt sich beispielsweise nur unzureichend durch eine rein funktionale Betrachtungsweise dieser Form der Kommunikation erklären, weshalb DAWKINS & KREBS (1981) die Ansicht vertreten, daß auch der ästhetische Gehalt der Gesänge für deren Variabilität verantwortlich ist. Beim melodiosen Ruftyp 4 des Abendseglers (*N. noctula*) wäre somit auch eine sexuelle Selektion des besten „Sängers“ durch die ♀ eine mögliche Erklärung für die große Variabilität dieses Soziallautes.

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

Ich bedanke mich bei PD Dr. JÜRGEN KUSCH und Prof. Dr. HELMUT J. SCHMIDT (FB Biologie, Abt. Ökologie, Universität Kaiserslautern) für die Möglichkeit zur Durchführung dieser Untersuchung. Ein besonderer Dank geht an ANDREAS KIEFER (Mainz) vom Arbeitskreis Fledermausschutz Rheinland-Pfalz, der besonders in der Anfangsphase dieser Arbeit hilfreiche Tipps und fachliche Anregungen beisteuerte. Für ihr Entgegenkommen bedanke ich mich des Weiteren bei den Revierförstern Herrn PLATZ (Erzhütten), Herrn WITTKOPF (Hochspeyer) und Herrn WASSER (Otterberg). Außerdem danke ich allen, die mich bei den Freilandarbeiten unterstützt haben, insbesondere CLAUDIA WEBER (Kaiserslautern), SYLVIA IDELBERGER (Neustadt a. d. Weinstraße) sowie KIRSTEN und JOCHEN SCHRÖR (Imsbach).

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

Im Rahmen einer Untersuchung zur Variabilität der Soziallaute heimischer Fledermausarten wurden an sechs Paarungs- und Balzquartieren („mating roosts“) des Abendseglers (*Nyctalus noctula*) sowie in fünf Balzterritorien der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*) Sozialrufe mittels Zeitdehnungsdetektor verhört, aufgezeichnet und einer computergestützten Rufanalyse unterzogen. Dabei konnten jeweils individuelle Rufunterschiede festgestellt werden. Sowohl der Singflug-Ruf („songflight call“) von *P. pipistrellus* als auch eine als „Zwitscher-Ruf“ bezeichnete, hochvariable Lautäußerung von *N. noctula* dienen möglicherweise als eine Art „akustischer Fingerabdruck“ zur gegenseitigen Erkennung bei der Partnerfindung und/oder der Revierverteidigung. Die Bedeutung individueller Rufstrukturen und mögliche Ursachen für deren Entstehung werden diskutiert.

### S u m m a r y

In the course of an investigation about the variability of bat social calls in Germany, bat sounds were recorded at six different mating roosts of the noctule bat (*Nyctalus noctula*)

and at five mating territories of the common pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus*), using a time expansion detector. By means of sound analysis and multivariate statistics, individual vocal signatures were discovered. The songflight calls of *P. pipistrellus* as well as the highly variable „twitter calls“ of *N. noctula*, possibly are used for the purpose of mutual recognition as a kind of „acoustic fingerprint“ in mate attraction and/or territory defense. The meaning of individual vocal signatures in bat social calls and possible explanations for their evolution are discussed.

## Schrifttum

- BALCOMBE, J. P. (1990): Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. Anim. Behav. **39**, 960-966.
- , & McCracken, G. F. (1992): Vocal recognition in Mexican free-tailed bats: do pups recognize mothers? Ibid. **43**, 79-87.
- BARATAUD, M. (1996): Ballades dans l'in audible – Identification acoustique des chauves-souris de France. Mens (inkl. Doppel-CD).
- BARLOW, K. E., & JONES, G. (1996): *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Britain in the mating season. J. Zool., Lond., **240**, 767-773.
- , & – (1997 a): Differences in songflight calls and social calls between two phonic types of the vespertilionid bat *Pipistrellus pipistrellus*. Ibid. **241**, 315-324.
- , & – (1997 b): Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. Anim. Behav. **53**, 991-999.
- BROWN, P. (1976): Vocal communication in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus*. Z. Tierpsychol. **41**, 34-54.
- BUCHLER, E. R. (1980): Evidence for the use of scent post by *Myotis lucifugus*. J. Mammal. **61**, 525-528.
- DAWKINS, R., & KREBS, J. R. (1981): Signale der Tiere: Information oder Manipulation? In: KREBS, J. R., & DAVIES, N. B. (Hrsg.): Öko-Ethologie. Berlin, 222-242.
- ESSER, K.-H., & SCHMIDT, U. (1989): Mother-infant Communication in the Lesser Spear-nosed Bat *Phyllostomus discolor* (Chiroptera, Phyllostomidae) – Evidence for Acoustic Learning. Ethology **82**, 156-168.
- FALLS, J. B. (1982): Individual Recognition by Sounds in Birds. In: KROODSMA, D. E., MILLER, E. H., & OUELLET, H. (Hrsg.): Acoustic Communication in Birds – Volume 2: Song Learning and its Consequences, 237-278.
- GAISLER, J., HANÁK, V., & DUNGEL, J. (1979): A contribution to the population ecology of *Nyctalus noctula* (Mammalia: Chiroptera). Acta Sci. Nat. Brno (N.F.) **13**, 1-38.
- GEBHARD, J. (1997): Fledermäuse. Basel – Boston – Berlin.
- GERELL, R., & LUNDBERG, K. (1985): Social organization in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. Behav. Ecol. Sociobiol. **16**, 177-184.
- GUSTIN, M. K., & McCracken, G. F. (1987): Scent recognition between females and pups in the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. Anim. Behav. **35**, 13-19.
- HELVERSEN, O. VON (1989): Sozialrufe eines Abendsegler-Weibchens (*Nyctalus noctula*). Myotis **27**, 23-26.
- JONES, G., HUGHES, M., & RAYNER, J. M. V. (1991): The development of vocalizations in *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during post-natal growth and the maintenance of individual vocal signatures. J. Zool., Lond., **225**, 71-84.
- KOEHLER, C. F., & BARCLAY, R. M. C. (1988): The potential for vocal signatures in the calls of young hoary bats (*Lasiurus cinereus*). Can. J. Zool. **66**, 1982-1985.
- KOLB, A. (1981): Entwicklung und Funktion der Ultraschalllaute bei den Jungen von *Myotis myotis* und Wiedererkennung von Mutter und Jungem. Z. Säugetierkd. **46**, 12-19.
- LAWRENCE, B. D., & SIMMONS, J. A. (1982): Measurement of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. J. Acoust. Soc. Am. **71**, 585-590.
- LUNDBERG, K. (1989): Social organization and survival of the pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus*), and comparison of advertisement behaviour in three polygynous bat species. Dissertation, Universität Lund, Schweden.
- , & GERELL, R. (1986): Territorial Advertisement and Mate Attraction in the Bat *Pipistrellus pipistrellus*. Ethology **71**, 115-124.
- MAYER, F., HELVERSEN, O. VON, & EPPLER, J. (1991): Stammen Zwillingsgeschwister bei der Fledermaus *Nyctalus noctula* vom selben Vater? – eine Verwandtschaftsanalyse mit Hilfe von „DNA-Fingerprin- ting“. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **84**, 318-319.
- MESCHEDÉ, A., & HELLER, K.-G. (2000): Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern – unter besonderer Berücksichtigung wandernder Arten. Schr.-R. Landschaftspf. u. Natursch. **66**, 1-374.
- MILLER, L. A., & DEGN, H. J. (1981): The Acoustic Behaviour of Four Species of Vespertilionid Bats Studied in the Field. J. Comp. Physiol. **142**, 67-74.
- PFALZER, G. (2002): Inter- und intraspezifische Variabilität der Soziallaute heimischer Fledermausarten. Dissertation, Universität Kaiserslautern.
- RIEGER, I., & WALZTHONY, D. (1990): Taktile Kommunikation beim Abendsegler, *Nyctalus noctula*. Myotis **28**, 119-124.
- ROSSITER, S. J., JONES, G., RANSOME, R. D., & BARRATT, E. M. (2000): Parentage, reproductive success and breeding behaviour in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). Proc. R. Soc. Lond. (B) **267**, 545-551.
- ROTHER, G., & SCHMIDT, U. (1985): Die ontogenetische Entwicklung der Vokalisation bei *Phyllostomus discolor* (Chiroptera). Z. Säugetierkd. **50**, 17-26.
- RUSSO, D., & JONES, G. (1999): The social calls of Kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819): structure and variation (Chiroptera: Vespertilionidae). J. Zool., Lond., **249**, 476-481.
- SCHERRER, J. A., & WILKINSON, G. S. (1993): Evening bat isolation calls provide evidence for heritable signatures. Anim. Behav. **46**, 847-860.
- SCHMIDT, A. (1988): Beobachtungen zur Lebensweise des Abendseglers, *Nyctalus noctula* (Schreber, 1744), im Süden des Bezirks Frankfurt/O. *Nyctalus* (N.F.) **2**, 389-422.

- SCHMIDT, U., JOERMANN, G., & SCHMIDT, C. (1981): Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). Z. Säugetierkd. 47, 143-149.
- SLUTTER, J. W., & HEERDT, P. F. VAN (1966): Seasonal habits of the Noctule Bat (*Nyctalus noctula*). Arch. Néerl. Zool. 16, 423-439.
- THOMSON, C. E., FENTON, M. B., & BARCLAY, R. M. C. (1985): The role of infant isolation calls in mother-infant reunions in the little brown bat, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). Can. J. Zool. 63, 1982-1988.
- TUPINIER, Y. (1996): L'univers acoustique des chiroptères d'Europe. Société Linnéenne de Lyon. Mens.
- WALTER, D. (1998): Untersuchungen zur Variabilität von „Kontakt“-Rufen männlicher Abendsegler *Nyctalus noctula* (SCHREBER, 1744). Unveröff. Diplomarbeit, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg.
- WEID, R. (1994): Sozialrufe männlicher Abendsegler (*Nyctalus noctula*). Bonn. zool. Beitr. 45, 33-38.
- ZINGG, P. E. (1988): Eine auffällige Lautäußerung des Abendseglers, *Nyctalus noctula* (Schreber) zur Paarungszeit (Mammalia: Chiroptera). Revue suisse Zool. 95, 1057-1062.