Die sozialen Laute der Gemeinen Vampirfledermaus *Desmodus rotundus* bei Konfrontation am Futterplatz unter experimentellen Bedingungen

Von Hilde Sailler und U. Schmidt[1]

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 21. 4. 1978

Abstract

Social calls of the common vampire bat (Desmodus rotundus) during aggressive behaviour at the feeding place in the laboratory

Investigated the social calls of 5 *Desmodus rotundus* in an experimental arena. Two animals at a time were allowed to feed together and all low frequency sounds (up to 25 kHz) were recorded. The bats were aquainted with each other to different degrees. So the aggressiveness varied markedly in the different combinations. The sounds were analysed by oscilloscope and sonagraph and 6 different types of calls were distinguished.

1. Attacking cry: It was allways uttered during the tournament fights. This call is quite intensive and its frequency composition and durations is very variable. There were two distinct types of attacking cries (type A: one modulated frequency between 12 and 20 kHz; type B: a fundamental at about 2 kHz and 2 to 8 harmonics). These cries allways occur in groups of 2 to 6 calls.
2. Quarrel call: It was uttered, when the bats were pushing each other side by side. It has a duration of 165 ± 91 ms ($\bar{x} \pm s$) and posesses a fundamental of ca. 2 kHz and 2 to 4 harmonics up to 10 kHz. Quarrel calls are usually slightly falling in frequency.
3. Threat call: It was heard, when the bats were threatening. These calls are short (13 ± 4 ms) and are uttered singly or in groups. Their frequency is falling from about 20 kHz to about 10 kHz.
4. Spitting: A spitting noise (duration 43 to 100 ms) with frequencies up to 10 kHz was uttered when threatening.
5. Contact call: This was the only call registered in these experiments, which was definitely not correlated to aggression. It was uttered, when two animals were grooming each other. The call is variable in frequency (5,5—14 kHz) and has no harmonics in the audible range (duration 84 ± 50 ms).
6. „Knätschlaut": This noiselike call (duration 176 ± 95 ms; frequency range 1—12 kHz) was not associated with a certain situation.

Einleitung

Soziale Lautäußerungen finden sich bei allen bisher untersuchten Chiropterenarten (z. B. Bradbury 1977: *Hypsignathus;* Bradbury und Emmons 1974: Emballonuridae; Brown 1976: *Antrozous;* Gould 1971: *Myotis* und *Eptesicus,* 1977: Phyllostomatidae; Gould et al. 1973: Phyllostomatidae; Kulzer 1958: *Rousettus;* Nelson 1964: *Pteropus;* Neuweiler 1969: *Pteropus;* Schmidt 1972: *Desmodus;* Wickler und Seibt 1976: *Epomophorus).* Die meisten dieser Lautäußerungen treten in Verbindung mit dem Paarungsverhalten und in der Mutter-Kind-Beziehung auf;

[1] Wir danken Herrn Prof. H. Schneider für die Unterstützung der Arbeit und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Hilfe.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0249 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 249—261
© 1978 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

in anderen Funktionskreisen sind soziale Laute von Fledermäusen nicht analysiert worden.

Die Gemeine Vampirfledermaus *(Desmodus rotundus)* zeigt am Futterplatz sowohl im Freiland als auch im Labor ein sehr charakteristisches innerartliches Aggressionsverhalten, bei dem auch niederfrequente, für den Menschen hörbare Laute ausgestoßen werden (Greenhall et al. 1971; Schmidt und Van de Flierdt 1973; Schmidt und Manske 1973). Diese Untersuchungen sollten zeigen, ob dabei unterschiedliche Lauttypen auftreten, die bestimmten Verhaltenssituationen zugeordnet sind.

Material und Methode

Die Experimente wurden an 5 Vampirfledermäusen *Desmodus rotundus murinus,* Wagner (3 ♂♂. 2 ♀♀) durchgeführt. Die ♂♂ R und Q und das ♀ S waren Wildfänge aus Mexiko (gefangen 1969). Das ♂ J (geboren 1973) und das ♀ P (geboren 1971) wurden in der Gefangenschaft nachgezogen. Während des Versuchszeitraumes waren die Fledermäuse einzeln in Aufenthaltskäfigen (30×20×30 cm) untergebracht. Nur zum Fressen durften sie in die Versuchsarena (110×70×100 cm), deren Decke und Seitenwände mit kunststoffbeschichtetem Maschendraht bespannt war. Die dem Beobachter zugewandte Vorderfront bestand aus Plexiglas; hier befand sich auch die Einschuböffnung für das Futterröhrchen. Die Aufenthaltskäfige waren an der Rückfront befestigt, ihre Verbindungstüren zum Flugkäfig konnten vom Platz des Experimentators aus bedient werden. Um Schallreflexionen auszuschalten, war die Versuchsarena von schalldämmenden Platten umkleidet (Abb. 1). Während der Experimente war die Arena mit Rotlicht ausgeleuchtet. Nach einer mehrwöchigen Eingewöhnungsphase, bei der die Tiere einzeln daran gewöhnt wurden, zu bestimmten Zeiten in der Versuchsarena zu fressen, wurden die Versuchstiere zu den Futterzeiten paarweise in die Arena gelassen. Eine Versuchsserie umfaßte 5 fortlaufende Versuchstage, in denen jeweils die beiden gleichen Vampire für 1 Stunde gemeinsam fressen konnten. Da nur jeweils ein Tier am Futterröhrchen Platz fand, mußte sich eine Rangordnung einstellen, die die Reihenfolge des Fressens bestimmte. Der Bekanntheitsgrad der Tiere untereinander war sehr unterschiedlich. Das ♂ R und das ♀ P lebten ständig zusammen (Kontrollgruppe; wurden erst jeweils 1 Stunde vor Versuchsbeginn getrennt), ♂ Q und ♀ S waren vor den Experimenten 3 Monate getrennt, die anderen Tiere hatten seit mehreren Jahren keinen Kontakt miteinander oder kannten sich gar nicht. Folgende Aufstellung enthält die Kombinationen in den einzelnen Versuchsserien und den Bekanntheitsgrad der Vampirfledermäuse.

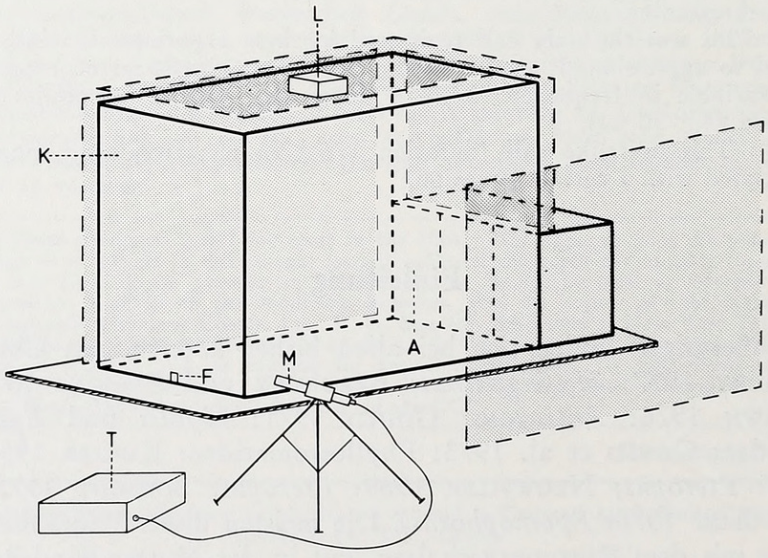

Abb. 1. Versuchsanlage. A = Aufenthaltskasten; F = Einschuböffnung für das Futterröhrchen; K = Flugkäfig; L = Lampe, M = Mikrophon, T = Tonbandgerät. Die schraffierten Flächen stellen die Platten dar, die zur Verhinderung von Schallreflexionen dienten

1. Versuchsserie:	♂ R — ♀ P	Kontrollgruppe
2. Versuchsserie:	♂ R — ♂ J	kennen sich nicht
3. Versuchsserie:	♂ R — ♂ Q	seit 7 Jahren getrennt
4. Versuchsserie:	♂ R — ♀ S	kennen sich nicht
5. Versuchsserie:	♂ Q — ♀ P	kennen sich nicht
6. Versuchsserie:	♂ Q — ♂ J	kennen sich nicht
7. Versuchsserie:	♂ Q — ♀ S	seit 3 Monaten getrennt
8. Versuchsserie:	♂ J — ♀ P	seit ca. 4 Jahren getrennt
9. Versuchsserie:	♂ J — ♀ S	kennen sich nicht
10. Versuchsserie:	♀ P — ♀ S	kennen sich nicht

Alle Verhaltensweisen, die während des Versuchs auftraten, wurden protokolliert. Während des einstündigen Experiments wurden mit einem Sennheiser Kondensator-Mikrophon MKH 415 auf ein Uher-4200-Stereo-Tonbandgerät (19 cm/s) alle Laute im Flugkäfig aufgezeichnet. Das Mikrophon war an der rechten Längsseite des Käfigs ca. 40 cm vom Futterplatz entfernt installiert (Abb. 1). Die Dauer der Laute wurde anhand von Oszillogrammen (Oszillograph Tektronix Typ 564 B) ausgemessen und die mittlere Lautlänge und ihre Standardabweichung bestimmt, der Frequenzaufbau wurde mit einem Sonagraphen Key-Electric 7029 ermittelt.

Ergebnisse

Ethologische Beobachtungen

Der Grad der Aggression drückt sich bei *Desmodus* in unterschiedlichen Verhaltensweisen aus (Schmidt und Van de Flierdt 1973). Die stärkste Form der Aggression zeigt sich in einem Kommentkampf. Er beginnt mit Flügeltrommeln auf den Unter-

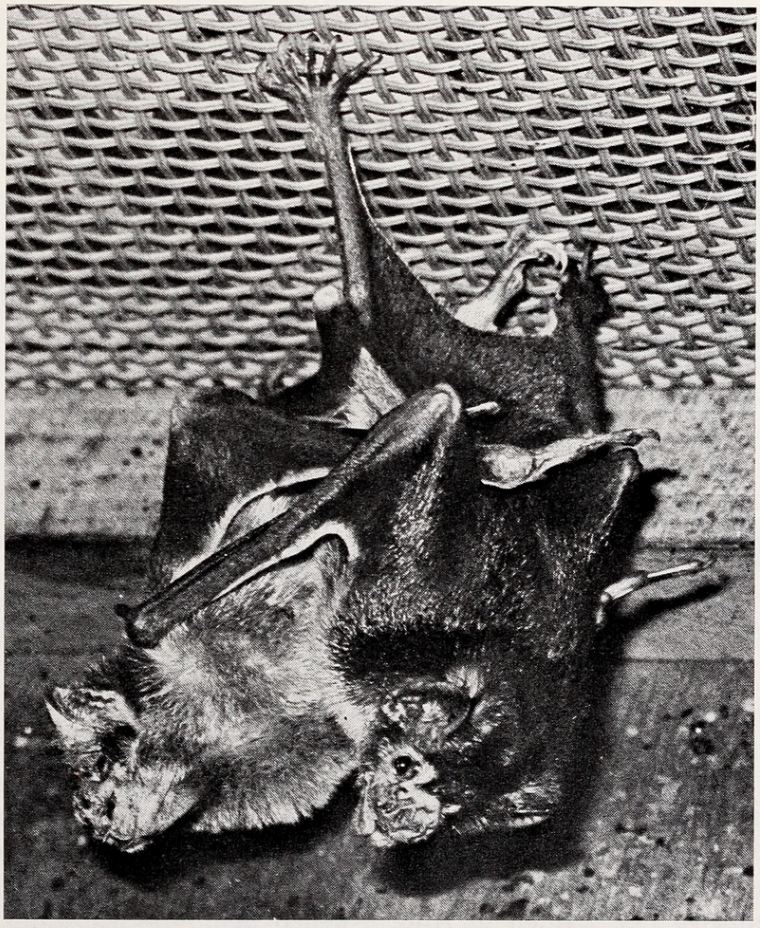

Abb. 2. Beim Kampf an der Käfigdecke umklammern sich zwei ♂ ♂ Vampirfledermäuse

grund. Stellt sich der Angegriffene dem Kampf, so schlagen sich beide Kontrahenten mit den zusammengefalteten Flügeln, bis einer flieht. Die Kämpfe dauern nur wenige Sekunden; sie können sowohl auf dem Boden als auch an Wand und Decke des Käfigs ausgetragen werden. Häufig preßt der Überlegene mitten aus dem Flügelschlagen heraus dem Schwächeren die Flügel fest an den Körper. Erst wenn der so Umklammerte sich ganz still verhält, läßt der Gegner ab und entfernt sich (Abb. 2).

Die nächst schwächere Form der Aggression ist das Breitseitschieben. Die Gegner nähern sich dabei breitseits und jeder versucht den anderen vom Platz zu schieben. Heftiges Breitseitschieben geht häufig in einen Kampf über. Den Kampfhandlungen und dem Breitseitschieben geht meist ein Drohen voraus. Dabei macht sich der Drohende möglichst groß und nähert sich steifbeinig dem Gegner; in einiger Entfernung klopft er mit einem Flügel ein- oder mehrmals auf den Boden.

Eine weitere Drohhaltung wurde bei der Kombination ♂ J — ♂ R beobachtet. Beide Tiere hingen sich, die Köpfe einander zugewandt, um wenige Zentimeter versetzt, mit ca. 5 cm Abstand, an der Decke gegenüber. Sie hielten sich mit Daumen- und Fußkrallen am Draht fest und pendelten mit dem Kopf und dem Vorderkörper hin und her, während sich die Schnauzen einander näherten. Lagen die Köpfe fast auf gleicher Höhe, fuhren beide gleichzeitig zurück und das Pendeln begann von neuem. Dieses Verhalten konnte auch in Breitseitschieben und in Kampf übergehen. Die Pendelbewegungen wechselten mit Nickbewegungen des Kopfes ab. Ab und zu wurde diese Drohhaltung von Flügelklopfen begleitet.

In diesen Experimenten zeigten die beiden Tiere ♂ J und ♀ S mehrmals eine Verhaltensweise, die bei Jungtieren als Beschwichtigungsgeste sehr stark ausgeprägt ist (Schmidt und Manske 1973). Dabei wird der dem Angreifer zugewandte, zusammengefaltete Flügel angehoben und der Oberkörper zur Seite geneigt. Es konnte auch hier nie beobachtet werden, daß daraufhin ein Angriff erfolgte.

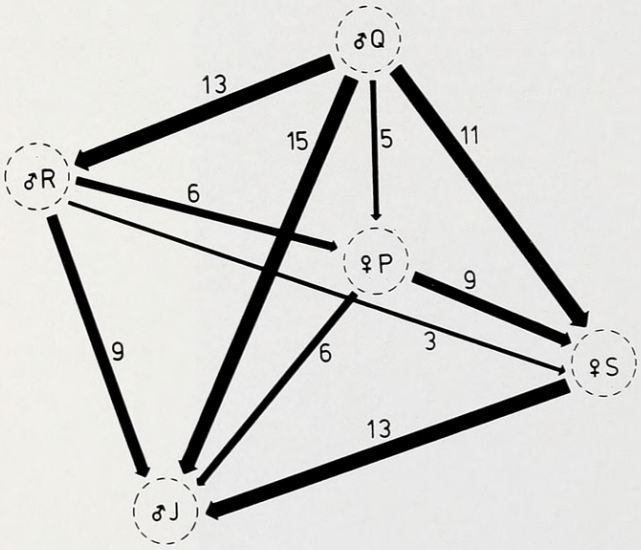

Abb. 3. Dominanzverhältnis der 5 Versuchstiere. Die Pfeildicke gibt die Abstufung der Dominanz an (dicke Pfeile = starke Dominanz; dünne Pfeile = schwache Dominanz). Die Pfeilrichtung ist mit der Dominanzrichtung identisch. (s. Text)

Die verschiedenen Gruppierungen ergaben eindeutige Dominanzverhältnisse zwischen den Einzeltieren: ♂ Q war allen anderen überlegen, gefolgt von ♂ R; ♂ J erwies sich in allen Kombinationen als das rangniedere Tier. Abb. 3 zeigt die Dominanzverhältnisse zwischen den Versuchstieren. Der Grad der Dominanz wurde durch ein Punktsystem ermittelt. Für jeden Versuchstag wurden 3 Punkte verteilt (1. Pkt.: erstes Tier am Futter; 2. Pkt.: erstes Tier gesättigt; 3. Pkt.: Mehrzahl der Konfrontationen gewonnen). Die Zahlen in Abb. 3 geben den Punkteabstand zwischen den Einzeltieren an.

Die meisten Auseinandersetzungen und aggressiven Handlungen fanden am ersten Tag statt. Schon am zweiten Tag geht die Anzahl der Gesamtaggressionen stark zurück (Abb. 4). Der Unterschied erwies sich als hoch signifikant (t-Test: $p < 0{,}001$). In den folgenden Tagen blieb die Anzahl der aggressiven Handlungen auf einem konstanten Niveau. Die einander bekannten Tiere (♂ R – ♀ P; ♂ Q – ♀ S) besitzen von Anfang an eine gleichbleibend niedrige aggressive Aktivität.

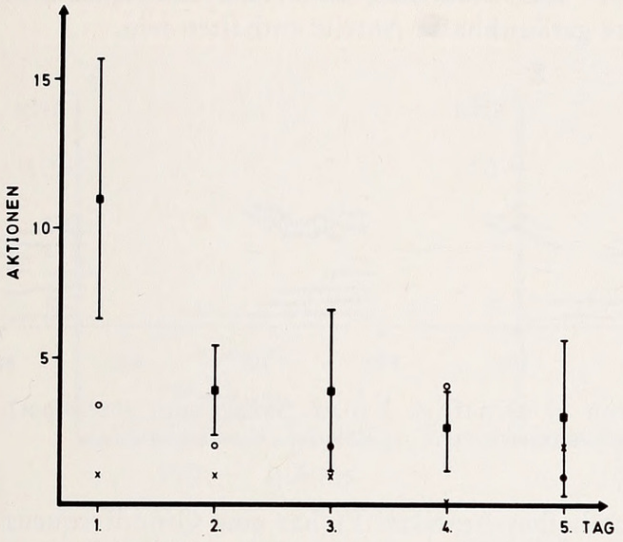

Abb. 4. Abhängigkeit der Anzahl der aggressiven Aktionen von den Versuchstagen. ■ = Gesamtzahl der aggressiven Handlungen an den Begegnungen ($\bar{x} \pm s$) ohne die Kombination ♂ R — ♂ J; ♂ R — ♀ P; ♂ Q — ♀ S; ○ = Aggressive Handlungen aus der Begegnung ♂ Q — ♀ S; x = Aggressive Handlungen aus der Begegnung ♂ R — ♀ P

Analyse der sozialen Laute

Angriffsschrei

Angriffsschreie traten nur beim Kommentkampf auf. Immer wenn eine Vampirfledermaus einen Artgenossen angriff begann sie gleichzeitig diese Kampflaute auszustoßen. Genauso abrupt wie sie einsetzten, hörten die Schreie auf, wenn der Kampf beendet war. Während die Fledermäuse schrien, trommelten sie mit den Flügeln auf den Boden. Bei der Lautregistrierung wurden immer gleichzeitig die Schreie und das Flügeltrommeln aufgenommen. Die Bewegungen während des Kampfes liefen so schnell ab, daß nicht erkennbar war, wer von den Kämpfenden jeweils die Laute ausstieß. Anhand der Sonagramme war kein Überlappen zweier Schreie ersichtlich, was auf Lautäußerungen von beiden Kontrahenten gedeutet hätte, auch der Zeitabstand zwischen den Lauten einer Sequenz ist sehr gleichmäßig. Da die Kampfschreie eine große Variationsbreite im Lautaufbau aufweisen, war anhand der Lautaufnahmen nicht zu unterscheiden, ob eine Lautgruppe von nur einem Tier oder beiden Kontrahenten stammte. Da auf Fotografien nur der Angreifer das Maul weit geöffnet hält, erscheint es jedoch wahrscheinlich, daß die Schreie nur vom Angreifer ausgestoßen werden.

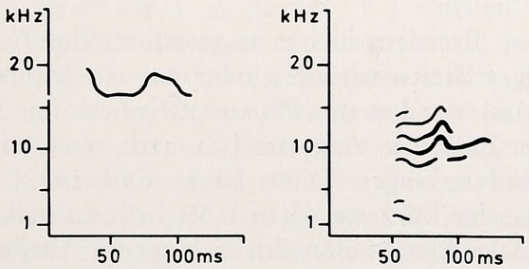

Abb. 5. Angriffsschreie. Links: A-Typ; rechts: B-Typ (nach Sonagrammen gezeichnet). Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Bei den 65 ausgewerteten Schreien ergab sich eine Lautlänge von 82 ± 32,7 ms ($\bar{x}$ ± s). Der längste Schrei dauerte 219 ms, der kürzeste nur 30 ms. Bei dieser Lautform ließen sich zwei Lauttypen unterscheiden, die als A-Typ und B-Typ bezeichnet wurden (Abb. 5). In der Lautlänge zeigten sie keine signifikante Abweichung, aber sie besitzen einen sehr unterschiedlichen Frequenzaufbau: Der A-Typ ist tonhaft, stark frequenzmoduliert; sein Frequenzbereich liegt zwischen 12 und 20 kHz. Die Modulation erstreckt sich, beliebig auf- und abfallend, über eine Frequenzbandbreite von 2 bis 7 kHz. Es können kurze geräuschhafte Anteile enthalten sein.

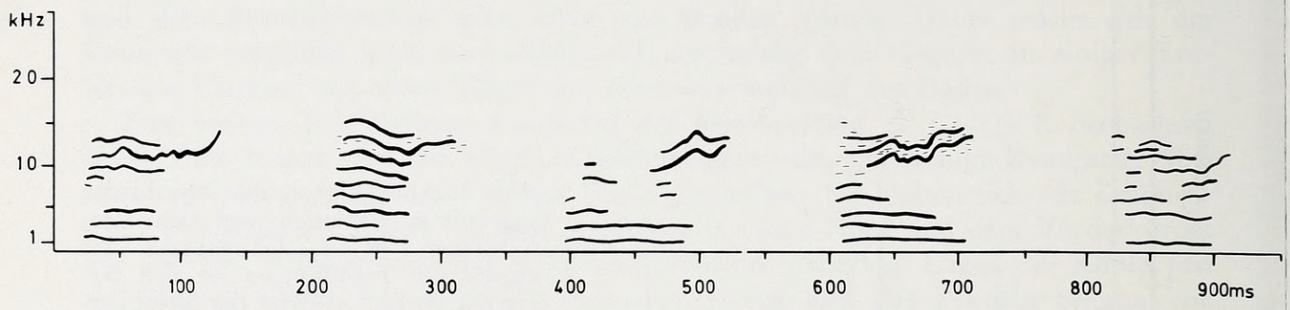

Abb. 6. Lautsequenz bei einem Angriff von ♂ Q auf ♂ J (nach Sonagramm gezeichnet). Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Der B-Typ ist klanghaft mit geräuschhaften Anteilen. Er hat eine Grundfrequenz um 2 kHz und weist zahlreiche Obertöne auf. Die Zahl der Harmonischen variiert sehr stark. Es können 2 bis 8 Obertöne vorhanden sein. Welche Harmonischen wegfallen, ist ebenfalls sehr unterschiedlich. Auch die Intensität der einzelnen Harmonischen innerhalb eines Lautes ist variabel. Die Bandbreite der Modulation beträgt 2 bis 3 kHz. Ein geräuschhafter Anteil ist sowohl im unteren (bis 10 kHz) als auch im höheren Frequenzbereich (bis 20 kHz) zu finden. Sehr häufig tritt eine Mischform beider Typen auf, wobei dem B-Typ ein A-Anteil vor- oder nachgeschaltet ist (Abb. 6,1. Laut). Die Angriffsschreie treten immer in Lautgruppen auf, in denen zumeist beide Lautformen vorkommen. 2 bis 4 Schreie pro Gruppe sind die Regel. Die Sequenzen beginnen meist mit einem Laut des A-Typs, daran reihen sich Laute des B-Typs und Übergangsformen. Die Pausen zwischen den einzelnen Schreien haben mit ca. 72,5 ms etwa die gleiche Länge wie die Laute selbst. In die Lautsequenz sind kurze Varianten des B-Typs eingeschoben. Sie können sowohl am Anfang als auch in der Mitte und am Schluß auftreten. Sie zeigen keine, bzw. eine geringe Modulation und enthalten einen stark geräuschhaften Anteil. Bei 14 Lauten dieses Typs, die wir bei extrem langen Sequenzen vorfanden, lag die Lautlänge bei 23,9 ± 4 ms. Der längste Schrei dauerte 28 ms, der kürzeste 15 ms. Diese kurze Variante des B-Typs unterscheidet sich in der Lautlänge vom normalen B-Typ hoch signifikant ($p < 0{,}0001$).

Streitlaut

Die Streitlaute sind dem Breitseitschieben zugeordnet. Ihre Wiederholungsrate hängt davon ab, ob ein heftiges Breitseitdrücken oder nur ein leichtes Drängeln stattfindet. Bei steigender Aggression werden die Pausen zwischen den Lauten kürzer und die Laute selbst intensiver. Läßt die Aggressivität nach, werden auch die Laute leiser, und die Intervalle werden länger. Diese Laute sind 165,8 ± 91,5 ms lang (der längste dauerte 557 ms, der kürzeste 43 ms). Es ließen sich keine Gruppierungen zu Sequenzen feststellen. Auch hier fanden sich in längeren Aktionsphasen kurze Varianten eingestreut — bis zu 4 Lauten hintereinander —, deren mittlere Lautlänge 20,6 ± 10 ms betrug (die maximale Lautlänge lag bei 39 ms, der kürzeste Laut war

8,7 ms lang). Die beiden Lautvarianten zeigten einen hoch signifikanten Unterschied in der Lautlänge ($p < 0{,}0001$). Der Frequenzaufbau der Streitlaute wurde an 47 Sonagrammen untersucht. Sie haben einen klanghaften Aufbau und enthalten 2 bis 4 Harmonische. Die kurzen Varianten haben ausschließlich nur 2 Obertöne. Ihre Grundfrequenz liegt bei 2 kHz. Auch sie sind frequenzmoduliert, meist leicht abfallend von 2 auf 1 kHz. Es können ebenfalls geräuschhafte Bestandteile enthalten sein, die bis zu 10 kHz reichen (Abb. 7, B).

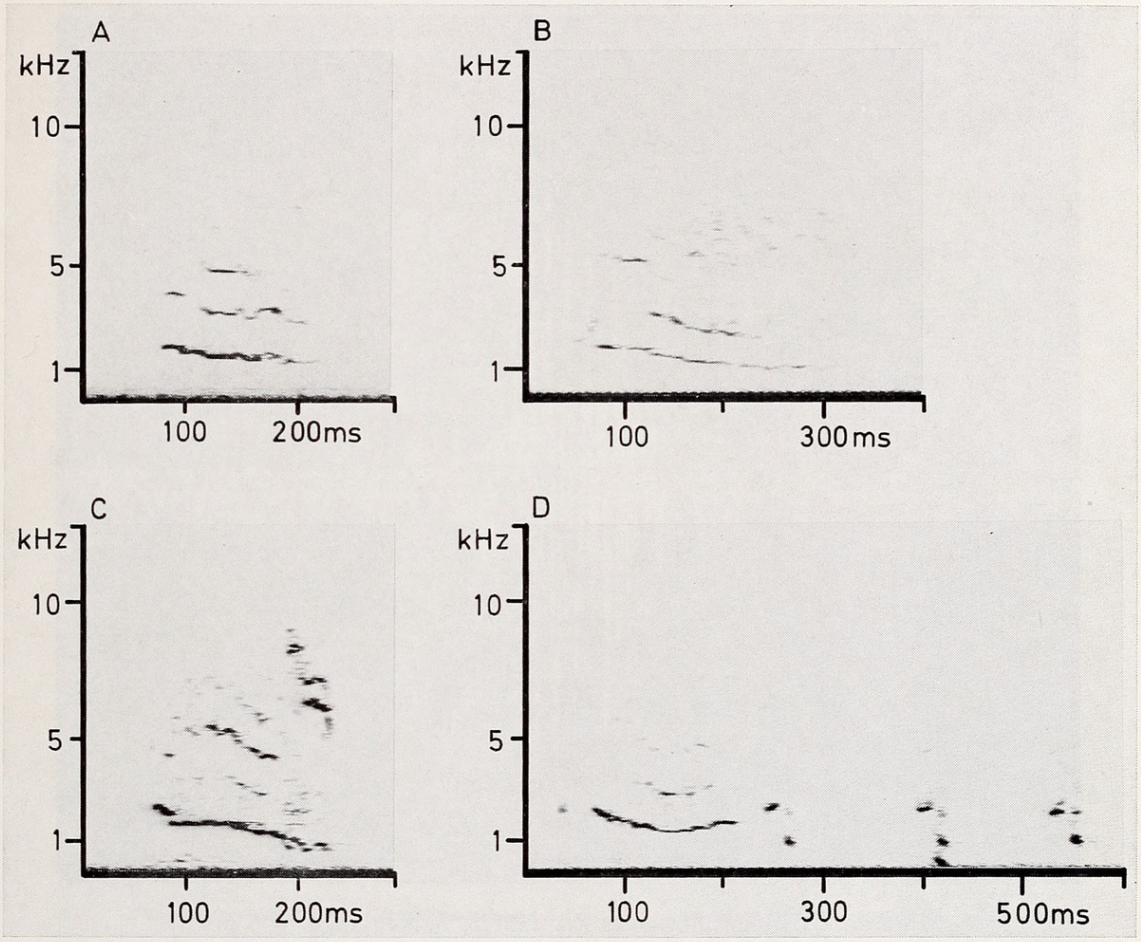

Abb. 7. Sonagramme der Streitlaute. A = Laut mit 4 Harmonischen; B = Laut mit 3 Harmonischen und geräuschhaftem Anteil; C = 2 Laute mit 4 und 3 Harmonischen; D = 4 Streitlaute: erster Laut mit Harmonischen, die 3 folgenden Laute sind kurze Streitlaute. Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Drohlaute

Der Drohlaut ist am häufigsten beim Drohen zu hören. Vor allem bei den Drohnick- und Drohpendelbewegungen zwischen ♂ R und ♂ J wurden sie ausgestoßen; dabei nahmen Lautstärke und Wiederholungsrate um so mehr zu, je näher sich die Köpfe kamen. Auch beim Drohklopfen wurden die Laute geäußert, besonders in den Phasen, die in Breitseitschieben oder in Kampf übergehen konnten. Als Drohlaute äußern die Vampire kurze, sehr hohe Laute. Nach dem Höreindruck lassen sie sich als Zirplaute bezeichnen. Sie treten einzeln oder in Salven auf, dabei bestehen die Salven aus 2 bis 4 Einzellauten. Aus Messungen an 234 Zirpern ließ sich eine durchschnittliche Länge von 13,4 ± 4 ms ermitteln (der längste Laut dauerte 26 ms, der kürzeste 4 ms). Bei den 51 untersuchten Lautgruppen betrug der Abstand zwischen den Lauten ca. 40 ms (die Extremwerte lagen bei 10 bzw. 70 ms). Die Wiederholungs-

raten der Zirper wie der Zirpserien hängen vom Erregungsgrad der Tiere ab. In Zeitabschnitten, in denen nicht sehr heftig gedroht wurde, waren die Intervalle sowohl bei den Einzellauten als auch bei den Serien wesentlich länger, als in Phasen stärkerer Aggressivität, wo die Pausen zwischen den Lauten insgesamt kürzer wurden. Der Frequenzaufbau dieser Drohlaute ist sehr einförmig. Der Frequenzbereich reicht von 10 kHz bis über 20 kHz; der Laut ist stark abfallend frequenzmoduliert (Abb. 8).

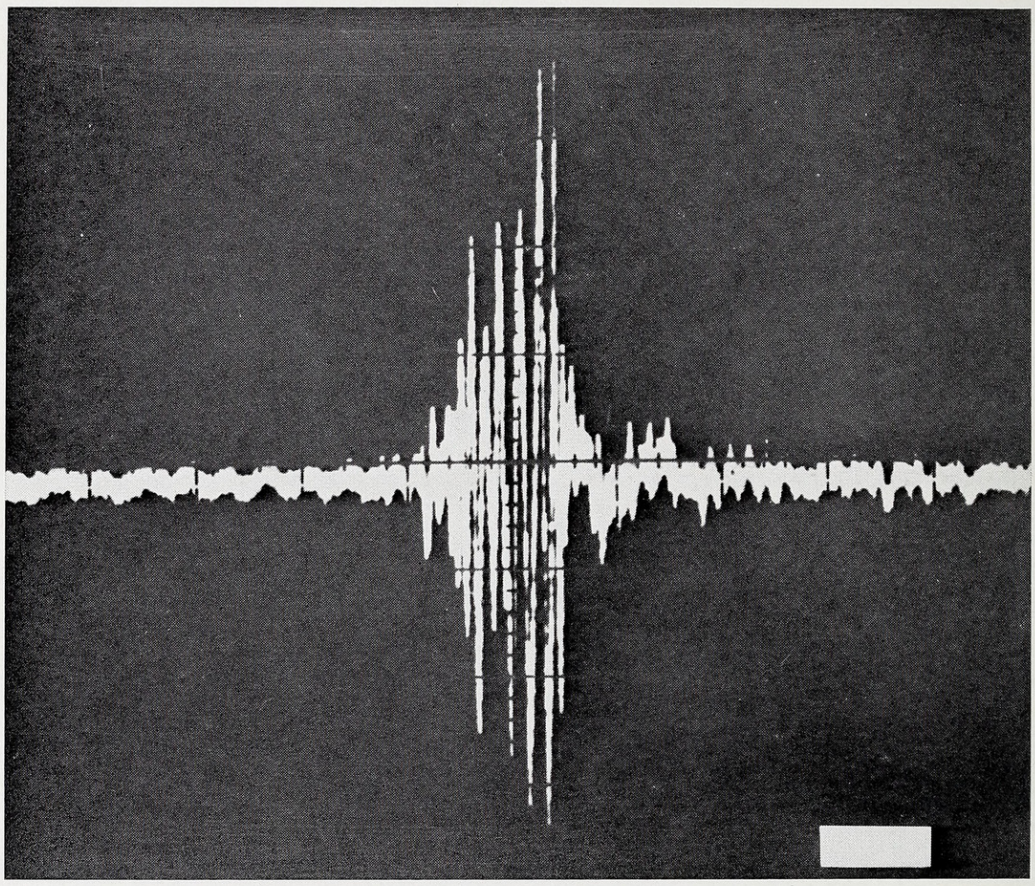

Abb. 8. Oszillogramm eines Zirplautes; Balkenlänge = 6 ms

Ein zusätzlicher Drohlaut, der aber nur sehr selten zu hören war, trat vorwiegend zusammen mit dem Drohklopfen auf. Nach einem Kampf mit ♂ J äußerte ♂ R öfters ein tonloses Fauchen. Es war ebenfalls zu hören, wenn er ♀ S vertreiben wollte, während er am Futtertrog stand. Dabei drehte er sich schnell um, klopfte mit dem Flügel auf den Boden und stieß 3 bis 4 dieser fauchenden Laute aus. Diese sind geräuschhaft, die Frequenzen reichen bis 10 kHz, ihre Länge liegt zwischen 43 und 100 ms.

Kontaktlaut

Die Kontaktlaute werden sehr häufig beim Putzen und Begrüßen geäußert. Dieser einzige eindeutig nicht aggressive Laut besitzt nur eine sehr geringe Intensität. Die Lautlänge reicht von 20,3 bis 160 ms ($\bar{x} \pm s = 84{,}7 \pm 49{,}5$ ms). Auch hier hängen die Lautlänge und die Pausen zwischen den Lauten von dem Erregungsgrad der Tiere ab. Die Kontaklaute sind tonhaft ohne Obertöne, die Frequenzen reichen von 5,5 bis 14 kHz. Sie sind sehr mannigfaltig moduliert. Die Modulationsbreite kann bis zu 5,5 kHz umfassen. Modulierte Abschnitte können mit frequenzkonstanten abwechseln.

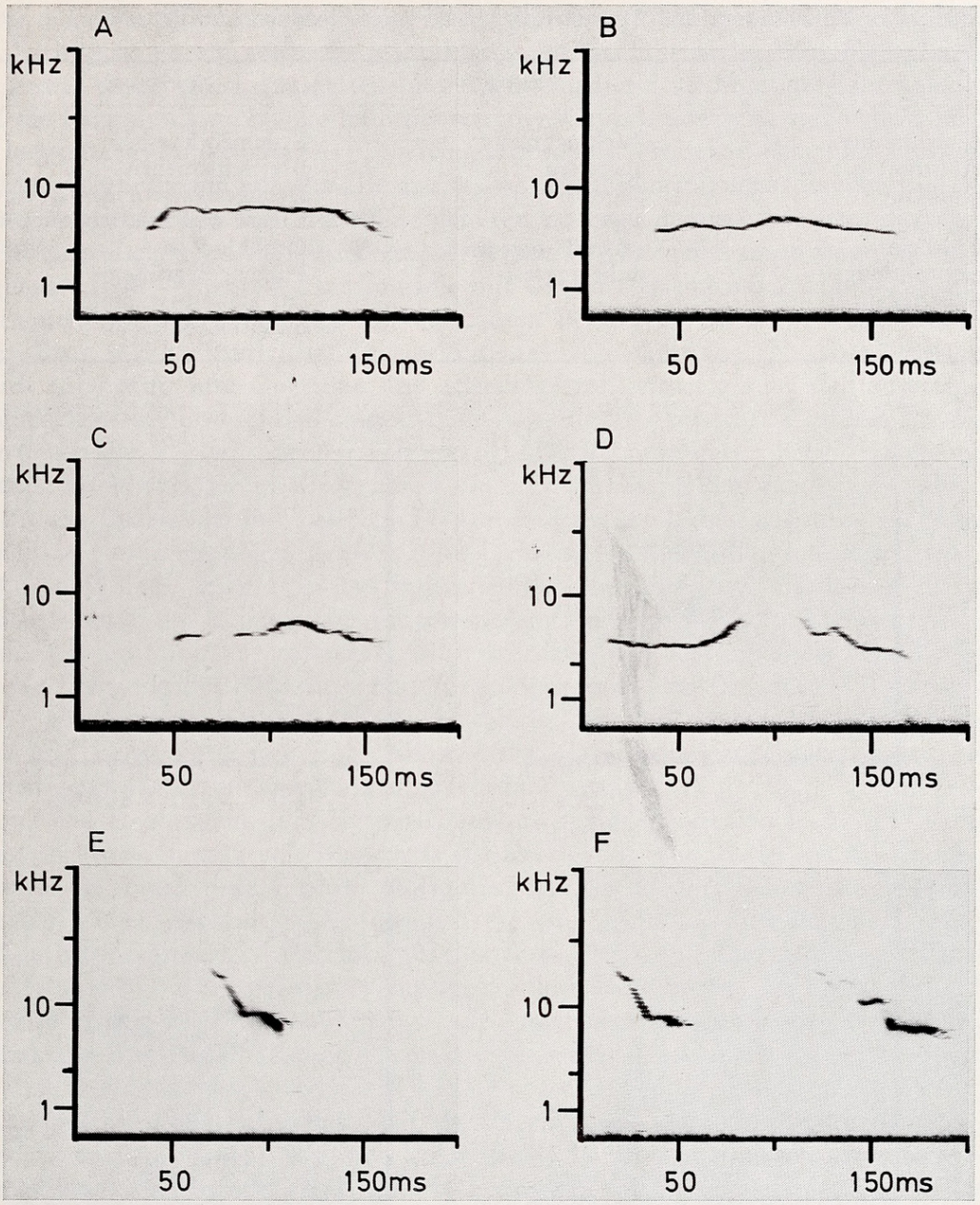

Abb. 9. Sonagramme verschiedener Kontaktlaute. Bei D und F jeweils 2 Laute kurz hintereinander (es ist nicht zu klären, ob sie von einem oder von zwei Tieren ausgestoßen werden). Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Die Laute können sowohl mit höheren als auch mit tieferen Frequenzen enden, als sie begonnen haben (Abb. 9).

Knätschlaut

Dieser Laut ist im Gegensatz zu den 5 zuvor beschriebenen Lauten keiner bestimmten Situation zuzuordnen. Er wird beim Putzen, beim Orten eines unbekannten Objektes und beim Angriff auf eine Fliege geäußert.

Die Knätschlaute haben eine durchschnittliche Lautlänge von 176,4 ± 94,5 ms. Die Lautlängen schwankten bei den 22 ausgewerteten Lauten zwischen 402 und 54 ms. Die Knätscher sind vorwiegend geräuschhaft. Es können aber klanghafte Anteile vorhanden sein (Abb. 10, D). Die Frequenzen reichen von 1 bis 12 kHz (Abb. 10).

Vorkommen und Aggressionsgrad der verschiedenen Lauttypen

Lauttyp	Aggressionsgrad	Vorkommen
Angriffsschrei	stark aggressiv	Kommentkampf
Streitlaut	aggressiv	Breitseitschieben
Drohlaut	aggressiv	Drohgesten, vor Kommentkampf und Breitseitschieben
Fauchen	schwach aggressiv	Drohklopfen
Kontaktlaut	nicht aggressiv	Putzen, Begrüßen
Knätschlaut	?	auf keine bestimmte Situation bezogen

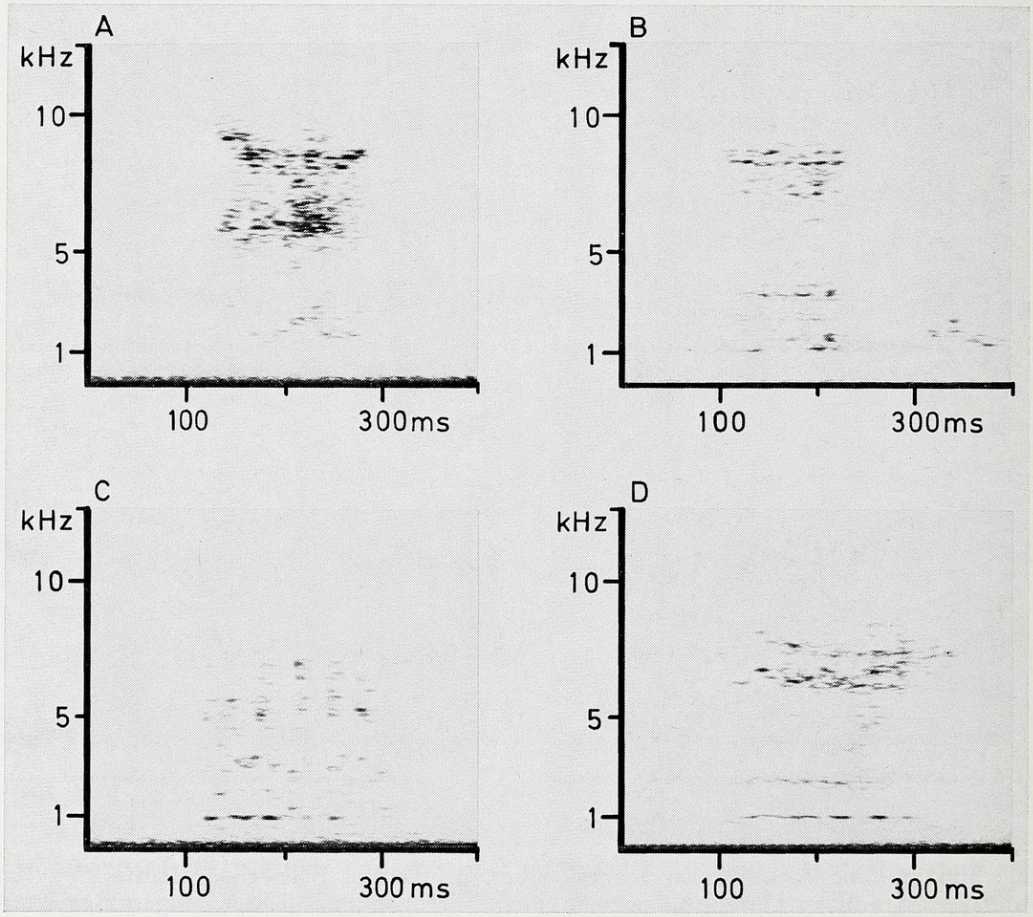

Abb. 10. Sonagramme verschiedener Knätschlaute. Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Diskussion

Intraspezifisches Kampfverhalten – ritualisiertes Kämpfen und nicht ritualisiertes Kämpfen – scheinen bei den Fledermäusen sehr häufig aufzutreten. So beobachteten Wickler und Uhrig (1969) bei *Lavia frons* Auseinandersetzungen mit Reviernachbarn. *Saccopteryx leptura* (Bradbury und Emmons 1974) verjagt Artgenossen – auch Individuen der eigenen Gruppe – aus seinem Jagdgebiet. Andere Fledermausarten (Dwyer 1970; Brosset 1976: Vespertilionidae; Fenton und Kunz 1977: Phyllostomatidae) verteidigen Territorium und Harem gegen Eindringlinge und Rivalen. Einige Arten streiten um die besten Ruheplätze (Kulzer 1969: Molossidae; Kulzer 1958; Nelson 1965; Neuweiler 1969; Wickler und Seibt 1976: Pteropidae).

Die Gemeine Vampirfledermaus *(Desmodus rotundus)* besitzt eine komplizierte Sozialstruktur, worauf auch die Ausbildung von stark ritualisierten Kämpfen und spezifischen Beschwichtigungsgesten hindeutet. Durch ein reichhaltiges Lautvokabular wird die Kommunikation innerhalb der sozialen Gruppe gewährleistet. Allein in dem eng begrenzten Funktionskreis „Nahrungsaufnahme" treten 4 klar zu unterscheidende Lautäußerungen auf, die alle aggressiven Handlungen zugeordnet sind.

Die Angriffsschreie und Streitlaute gehören zu zwei unterschiedlichen, aggressiven Verhaltensweisen. Die Angriffsschreie werden beim Kommentkampf ausgestoßen. Der Frequenzaufbau — mehrere Harmonische mit Grundfrequenz um 2 kHz — ist analog der Lautcharakteristik von aggressiven Lauten bei Ratten (Barnett und Stewart 1975; Begg 1975). Auch die Aggressionslaute von *Pteropus* (Nelson 1964) sind ähnlich aufgebaut; ihre Obertöne sind allerdings zahlreicher als bei den Schreien der Vampire. Ein ähnliches Frequenzspektrum wie die Angriffsschreie zeigen die Lautäußerungen der ♀♀ der Gattung *Saccopteryx*. Diese Laute haben neben einer Grundfrequenz bei 4 kHz bis zu 8 Obertöne, die bis 20 kHz reichen. Leider geht aus dem Bericht von Bradbury und Emmons (1974) nicht hervor, ob diese Laute bei den aggressiven Auseinandersetzungen der ♀♀, die sehr häufig stattfinden, geäußert werden.

Die auffälligen kurzen Lautvarianten sowohl bei den Angriffsschreien als auch bei den Streitlauten könnten möglicherweise ein Ausdruck höchster Erregung sein, in der die Laute nicht mehr ganz ausgeführt werden. Eine Abhängigkeit der Lautlänge von der Erregung bei intensiven Lautäußerungen erwähnen Begg (1975) und Sales (1972) bei Ratten. Nelson (1964) beschreibt bei den australischen Flughunden kurze und lange aggressive Rufe (short call — long call), wobei die kurzen Laute den heftigeren Auseinandersetzungen zugeordnet werden.

Eine den Drohlauten der Vampirfledermaus analoge Funktion haben die Protestlaute („irritition buzz") von *Antrozous* (Brown 1976), die „barks" von *Saccopteryx bilineata* (Bradbury und Emmons 1974) und der Alarm- oder Warnruf von *Pteropus* (Nelson 1964). Stimmlose Aggressionslaute wie Keuchen oder Zischen äußerten bei Auseinandersetzungen *Pteropus* (Neuweiler 1969) und *Epomophorus* (Wickler und Seibt 1976). Auch bei den Kämpfen der Ratten (Barnett und Stewart 1975; Begg 1975) werden solche Laute eingesetzt. Der eigentliche Drohlaut (Zirper) gleicht in Funktion und physikalischen Charakteristika den Zanklauten („squabble notes") von *Antrozous* (Brown 1976).

Eine auffallende Ähnlichkeit zeigt der Zirplaut mit den Verlassenheitslauten der Jungtiere von *Desmodus* (Schmidt 1972). Beide Lauttypen sind relativ intensiv. Sie treten sowohl als Einzellaute als auch in Serien auf (Verlassenheitslaut 2 bis 5 Laute pro Serie; Zirper 2 bis 4 Laute pro Serie). Die untere Frequenz liegt bei beiden um 10 kHz, der Frequenzumfang reicht über 20 kHz hinaus. Drohlaut und Verlassenheitslaut sind stark abfallend frequenzmoduliert. Auch die Dauer der Zirplaute (13 ms) stimmen in etwa mit den Lautlängen der beiden Anteile des Verlassenheitslautes (erster Anteil: 10 bis 30 ms, zweiter Anteil: 7 bis 18 ms) überein. Die Pausen zwischen den Lauten betragen bei den Verlassenheitslauten 20 bis 30 ms, beim Zirplaut ca. 40 ms. Diese Übereinstimmungen scheinen darauf hinzudeuten, daß der Zirplaut sich aus dem Verlassenheitslaut entwickelt hat.

Der einzige eindeutig nicht aggressive Laut, der bei diesen Untersuchungen auftrat, war der Kontaktlaut. Er scheint mit dem Kontaktlaut, den das Muttertier bei Körperkontakt mit dem Jungtier äußert, identisch zu sein (Schmidt 1972). Der Kontaktlaut des Muttertieres ist sehr variabel (Lautlänge 50 bis 200 ms; Frequenzumfang: 6 bis 12 kHz). Gould (1977) beschreibt bei *Desmodus* Laute (warbles) von 56 ms Dauer, die im Ultraschallbereich liegen (56 bis 78 kHz). Sie werden bei Körperkontakt zwischen Mutter und Kind von dem Alttier geäußert. Die Anlage von Gould war nur zur Registrierung von Ultraschallanteilen konzipiert, während unsere Unter-

suchungen nur den Frequenzbereich unter 25 kHz berücksichtigen. Bei den Kontaktlauten der Muttertiere wurden stets Obertöne gefunden, die bei den Kontaktlauten zwischen Adulttieren nicht auftraten.

Der Knätschlaut unterscheidet sich im physikalischen Aufbau von den anderen Lauten. Es finden sich fast ausschließlich geräuschhafte Komponenten. Er wird ähnlich dem „irritation buzz" bei *Antrozous* bei intra- und interspezifischen Aktionen geäußert. Ein von einer 41 Tage alten Vampirfledermaus (Gould 1977) geäußerter Laut (buzz) sowie der Erkennungslaut der Jungtiere weisen den gleichen physikalischen Aufbau auf (Schmidt 1972).

Vergleiche von *Desmodus*lauten (Gould 1977) mit Lauten anderer Fledermausarten, ergaben eine größere Variabilität der Laute der Vampirfledermaus innerhalb der Individuen. Die physikalische Charakteristik der Aggressionslaute (Angriffsschrei und Streitlaut) deuten ebenfalls auf eine individuelle Charakterisierung und einen vielfältigen Informationsgehalt der Soziallaute hin. Eine Analyse der Rufe von Schimpansen (Marler und Hobbett 1975) ergab, daß die Anzahl der Harmonischen, die Frequenzmodulation, die Gesamtintensität und die Intensitätsverteilung auf die Obertöne – Parameter, die auch bei den Lauten von *Desmodus* stark variieren – zur individuellen Charakterisierung eines Lautes dienen.

Individuelles Erkennen ist bei den Chiropteren weit verbreitet. Besonders bei der Mutter-Kind-Beziehung konnte dies mehrfach nachgewiesen werden (Nelson 1965: Pteropidae; Pearson et al. 1952; Davis et al. 1968; Gould 1971; Kunz 1973: Vespertilionidae; Kulzer 1962: Molossidae; Schmidt 1972: *Desmodus;* Brown 1976: *Antrozous).* Bei diesem individuellen Erkennen spielt neben der geruchlichen Nahorientierung (Nelson 1965) auch besonders die akustische Fernorientierung (Kulzer 1962; Nelson 1964) beim Auffinden der Jungtiere eine wichtige Rolle.

Bei den Vampirfledermäusen müssen sich auch die adulten Tiere persönlich kennen, worauf der lange Zusammenhalt von Einzelindividuen im Freiland hindeutet (Schmidt et al. 1978). In unseren Experimenten zeigte sich, daß sich schon nach dem ersten Zusammentreffen eine Rangordnung eingestellt hatte. Schon am zweiten Versuchstag lag die Anzahl der aggressiven Handlungen auf dem Niveau einander bekannter Tiere. Es ist wahrscheinlich, daß die sozialen Laute beim individuellen Erkennen eine ausschlaggebende Rolle spielen. Dadurch wäre am Beutetier eine schnelle Klärung der Rangfolge möglich und Kämpfe, welche die Vampirfledermäuse im Freien gefährden könnten, würden vermieden.

Zusammenfassung

In Konfrontationsexperimenten am Futterplatz wurde das Verhalten der Gemeinen Vampirfledermaus *(Desmodus rotundus)* beobachtet und dabei auftretende Laute registriert und analysiert. Es fanden sich 6 unterschiedliche Lauttypen:

1. Angriffsschrei: Er tritt nur während der Kommentkämpfe auf. Sein Frequenzaufbau ist sehr variabel (Grundfrequenz um 2 kHz, zahlreiche, stark frequenzmodulierte Obertöne bis 20 kHz; Lautlänge 82 ± 32,7 ms).
2. Streitlaut: Der Streitlaut wird beim Breitseitschieben ausgestoßen. Er besitzt eine Grundfrequenz um 2 kHz, mit Obertönen bis 10 kHz und ist meist abfallend frequenzmoduliert. Die Lautlänge beträgt 165,8 ± 91,5 ms.
3. Drohlaut: Der Zirplaut wird bei Drohgesten geäußert. Er tritt als Einzellaut und in Serien auf (Lautlänge: 13,4 ± 4 ms). Sein Frequenzumfang reicht von 10 bis über 20 kHz. Dieser Laut ist stark abfallend frequenzmoduliert.
4. Fauchen: Auch das Fauchen wird als Drohlaut gedeutet. Dieser geräuschhafte Laut enthält Frequenzen bis 10 kHz (Lautlänge: 43 bis 100 ms).
5. Kontaktlaut: Dieser einzige eindeutig nicht aggressive Laut wird bei der sozialen Körperpflege und beim Begrüßen geäußert. Der Kontaktlaut ist tonhaft, ohne Obertöne und variabel frequenzmoduliert (5,5 bis 14 kHz; Lautlänge: 84,7 ± 49,5 ms).
6. Knätschlaut: Dieser geräuschhafte Laut (1 bis 12 kHz) ist keiner bestimmten Situation zuzuordnen (Lautlänge: 176,4 ± 94,5 ms).

Literatur

Barnett, S. A.; Stewart, A. P. (1975): Audible Signals during Intolerant Behaviour of *Rattus fuscipes*. Austr. J. Zool. **23**, 103—112.

Begg, R. J. (1975): The Agonistic Vocalizations of *Rattus villosissimus*. Austr. J. Zool. **23**, 597—614.

Bradbury, J. W. (1977): Lek Mating Behaviour in the Hammer-Headed Bat. Z. Tierpsychol. **45**, 225—255.

Bradbury, J. W.; Emmons, H. (1974): Social Organisation of some Trinidad Bats. I. Emballonuridae. Z. Tierpsychol. **36**, 137—183.

Brosset, A. (1976): Social Organisation in the African Bat, *Myotis boccagei*. Z. Tierpsychol. **42**, 50—56.

Brown, P. E. (1976): Vocal Communication in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus*. Z. Tierpsychol. **41**, 34—54.

Davis, W. H.; Barbour, R. W.; Hassel, M. D. (1968): Colony behavior of *Eptesicus fuscus*. J. Mamm. **49**, 44—50.

Dwyer, P. D. (1970): Social Organisation in the Bat, *Myotis adversus*. Science **168**, 1006 to 1008.

Fenton, M. B.; Kunz, T. H. (1977): Movements and Behaviour. In: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Ed. by R. J. Baker; J. K. Jones, Jr; D. C. Carter. Lubbock, Texas: Texas Tech Press. Part II, Nr. 13, 351—364.

Greenhall, A. M.; Schmidt, U.; Lopez-Forment, W. (1971): Attacking Behavior of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*, under Field Conditions in Mexico. Biotropica **3**, 136 to 141.

Gould, E. (1971): Studies of Maternal-Infant Communication and Development of Vocalization in the Bats, *Myotis* and *Eptesicus*. Comm. in Behav. Biol. **5**, 263—313.

— (1977): Echolocation and Communication. In: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Ed. by R. J. Baker; J. K. Jones, Jr; D. C. Carter. Lubbock, Texas: Texas Tech Press. Part II, No. 13, 247—279.

Gould, E; Woolf, N. K.; Turner, D. C. (1973): Double-Note Communication Calls in Bats: Occurence in Three Families. J. Mamm. **54**, 998—1001.

Kulzer, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattungen *Rousettus* Gray. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47**, 374—402.

— (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida* (Mops) *condylura* (A. Smith, 1833) Molossidae. Säugetierkdl. Mitt. **10**, 116—124.

Kunz, T. H. (1973): Populations studies of the cave bat *(Myotis velifer):* Reproduction, growth and development. Occ. paper, Mus. Nat. Hist., Univ. of Kansas **15**, 1—43.

Marler, P.; Hobbett, L. (1975): Individuality in a Long-Range Vocalization of Wild Chimpanzees. Z. Tierpsychol. **38**, 97—109.

Nelson, J. E. (1964): Vocal Communication in Australian Flying Foxes (Pteropodidae; Megachiroptera). Z. Tierpsychol. **21**, 857—870.

— (1965): Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachiroptera). Anim. Behav. **13**, 544 to 556.

Neuweiler, G. (1969): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie (*Pteropus g. giganteus*, Brünn). Z. Tierpsychol. **26**, 166—199.

Pearson, O. P.; Koford, M. R.; Pearson, A. K. (1952): Reproduction of the lump-nosed bat *(Corynorhinus rafinesquii)* in California. J. Mamm. **33**, 273—320.

Sales, G. D. (1972): Ultrasound and Aggressive Behaviour in Rats and Other Small Mammals. Anim. Behav. **20**, 88—100.

Schmidt, U. (1972): Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* und ihrer Mütter. Bonn. zool. Beitr. **23**, 310—316.

Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde **38**, 14—33.

Schmidt, U.; Flierdt, K. van de (1973): Innerartliche Aggression bei Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus)* am Futterplatz. Z. Tierpsychol. **32**, 139—146.

Schmidt, U.; Schmidt, Ch.; Lopez-Forment, W.; Crespo, R. F. (1978): Rückfunde beringter Vampirfledermäuse *Desmodus rotundus* in Mexiko, Z. Säugetierkunde **43**, 65—70.

Wickler, W.; Uhrig, D. (1969): Verhalten und ökologische Nische der Gelbflügelfledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera; Megadermatidae). Z. Tierpsychol. **26**, 726—736.

Wickler, W.; Seibt, U. (1976): Field Studies on the African Fruit Bat *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall) with Special Reference to Male Calling. Z. Tierpsychol. **40**, 345—376.

Anschrift der Verfasser: Hilde Sailler und Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn.

Schmidt, Uwe and Sailler, Hilde. 1977. "Die sozialen Laute der Gemeinen Vampirfledermaus Desmodus rotundus bei Konfrontation am Futterplatz unter experimentellen Bedingungen." *Zeitschrift für Säugetierkunde : im Auftrage der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V* 43, 249–261.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/163332
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/191465

Holding Institution
Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by
Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse
Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder.
Rights Holder: Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde
License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/
Rights: https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 22 September 2023 at 10:23 UTC