

**Untersuchungen zur multimodalen Orientierung
bei der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*
(Fam. *Phyllostomidae*)**

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Miriam Schlangen

aus

Bonn

Bonn 2000

1	EINLEITUNG	5
2	MATERIAL UND METHODEN.....	9
2.1	VERSUCHSTIERE.....	9
2.2	VERSUCHSANLAGEN.....	9
2.2.1	<i>Oktagonale Flugarena.....</i>	<i>10</i>
2.2.2	<i>Viertelkreisarena.....</i>	<i>12</i>
2.3	VERSUCHSDURCHFÜHRUNG.....	13
2.4	VERSUCHSANSÄTZE.....	14
2.4.1	<i>Oktagonale Flugarena.....</i>	<i>14</i>
2.4.1.1	Andressur unter Standardbedingungen	14
2.4.1.2	Änderung der Beleuchtungsposition relativ zur Ausflugrichtung	15
2.4.1.2.1	Position der Hangplatzbeleuchtung	15
2.4.1.2.2	Hell- und Dunkel Versuche	15
2.4.1.2.3	Drehung der Startbox um 90° unter Beibehaltung der Beleuchtungsposition	15
2.4.1.2.4	Drehung der Startbox um 90° mit Veränderung der Beleuchtungsposition.....	16
2.4.1.3	Attrappenversuche	16
2.4.1.4	Anhebung des Arenabodens.....	16
2.4.2	<i>Viertelkreisarena.....</i>	<i>17</i>
2.4.2.1	Experiment A.....	17
2.4.2.1.1	Standardsituation.....	17
2.4.2.1.2	Drehen der Startbox.....	17
2.4.2.1.3	Verschieben der Landmarken.....	18
2.4.2.1.4	Drehen der Startbox und gleichzeitiges Verschieben der Landmarken	18
2.4.2.2	Experiment B.....	18
2.4.2.2.1	Standardsituation.....	18
2.4.2.2.2	Verschiebung der Landmarken nach links.....	19
2.4.2.2.3	Verschiebung der linken bzw. rechten Seitenwand	19
2.4.2.2.4	Gleichzeitige Verschiebung beider Seitenwände (hell/dunkel)	19
2.5	DATENAUFNAHME UND DATENANALYSE	19
2.5.1	<i>Wahl des Landeplatzes</i>	<i>20</i>
2.5.2	<i>Abweichung von der idealen Fluglinie.....</i>	<i>20</i>
2.5.3	<i>Flugweg.....</i>	<i>20</i>
2.5.4	<i>Flugdauer, bzw. Fluggeschwindigkeit.....</i>	<i>21</i>
2.5.5	<i>Anzahl der Flügelschläge pro Flug.....</i>	<i>21</i>
2.5.6	<i>Kopf-Rumpf-Winkel.....</i>	<i>21</i>
2.5.7	<i>Kopf-Ziel-Winkel.....</i>	<i>22</i>
2.5.8	<i>Ziel-Fehlwinkel.....</i>	<i>23</i>
2.5.9	<i>Körper-Ziel-Winkel.....</i>	<i>23</i>
2.5.10	<i>Auswertung der Echoortungslaute</i>	<i>23</i>
2.6	STATISTIK.....	23

3	ERGEBNISSE	25
3.1	OKTAGONALE FLUGARENA	25
3.1.1	<i>Eingewöhnung und Andressur</i>	25
3.1.2	<i>Flugbahn und Hangplatzwahl</i>	25
3.1.3	<i>Flugdauer</i>	36
3.1.4	<i>Kopf-Rumpf-Winkel</i>	36
3.1.5	<i>Anzahl der Flügelschläge pro Flug in der Standardsituation</i>	39
3.1.6	<i>Anzahl der Ortungslaute</i>	40
3.2	VIERTELKREISARENA	45
3.2.1	<i>Experiment A</i>	45
3.2.1.1	<i>Eingewöhnung und Andressur</i>	45
3.2.1.2	<i>Flugbahn und Wahl des Landeplatzes</i>	46
3.2.1.3	<i>Geschwindigkeit</i>	52
3.2.1.4	<i>Kopf-Rumpf-Winkel</i>	53
3.2.1.5	<i>Anzahl der Flügelschläge pro Flug</i>	54
3.2.1.6	<i>Ziel-Fehlwinkel</i>	57
3.2.1.7	<i>Körper-Ziel-Winkel und Kopf-Ziel-Winkel</i>	60
3.2.1.8	<i>Ortungslaute</i>	63
3.2.1.8.1	<i>Anzahl der Laute pro Flug</i>	63
3.2.1.8.2	<i>Verteilung der Ortungslaute in verschiedenen Phasen des Fluges</i>	66
3.2.2	<i>Experiment B</i>	72
3.2.2.1	<i>Eingewöhnung und Andressur</i>	72
3.2.2.2	<i>Flugbahnen</i>	73
3.2.2.3	<i>Wahl des Landeplatzes</i>	76
3.2.2.4	<i>Geschwindigkeit</i>	77
3.2.2.5	<i>Kopf-Rumpf-Winkel</i>	80
3.2.2.6	<i>Ziel-Fehlwinkel</i>	81
3.2.2.7	<i>Körper-Ziel-Winkel und Kopf-Ziel-Winkel</i>	84
3.2.2.8	<i>Ortungslaute</i>	89
3.2.2.8.1	<i>Anzahl der Laute pro Flug</i>	89
3.2.2.8.2	<i>Verteilung der Ortungslaute in verschiedenen Phasen des Fluges</i>	90
4	DISKUSSION	96
5	ZUSAMMENFASSUNG	109
6	LITERATUR	111
7	DANKSAGUNG	116
8	LEBENS LAUF	117

1 Einleitung

Fledermäuse (Chiroptera) gehören mit fast 1000 Arten zu einer der artenreichsten Säugetiergruppen. Diesen Erfolg verdanken sie ihrer Flugfähigkeit und der Fähigkeit zur Echoortung, die sie vom Licht als umweltabbildendes Medium unabhängig macht und ihnen damit ein nahezu konkurrenzloses Leben in der Nacht ermöglicht.

Die nächtliche Lebensweise bewirkte gleichzeitig die hohe mystische Besetzung dieser Tiergruppe. Den Menschen blieb es lange Zeit ein Rätsel wie die Tiere bei völliger Dunkelheit so sicher und gewandt fliegen können.

Lazzaro Spallanzani (1798), Bischof von Pavia und berühmter Naturforscher, bemühte sich gegen Ende des 18. Jahrhunderts dieses Rätsel zu lösen. Er vermutete, daß dem Gehör eine wichtige Rolle bei der Orientierung dieser Tiere zukommt. Erweitert wurden seine Versuche von Louis Jurine (1798), der blinden Fledermäusen reversibel die äußeren Gehörgänge verschloß und auf diese Weise nachwies, daß blinde Tiere vor dem Gehörgangverschluss sicher flogen, mit verschlossenen Ohren jedoch mit Hindernissen kollidierten, während sie nach Entfernung des Gehörgangverschlusses wieder sicher flogen. Etwa 130 Jahre dauerte es noch, bis das Problem in den dreißiger Jahren des 20. Jahrhunderts erneut aufgegriffen und der wissenschaftliche Nachweis für das Phänomen der Echoortung erbracht wurde (Pierce & Griffin 1938). In den folgenden Jahrzehnten wurde die erstaunliche Leistungsfähigkeit dieses Systems durch zahlreiche Arbeiten belegt (zum Überblick siehe Griffin & Grünell 1958; Novick 1963; Simmons et al. 1983).

Neben dem Echoortungssystem müssen die Tiere zur Fernorientierung aber auch andere Orientierungssysteme einsetzen, da die Reichweite der Echoortung begrenzt ist. So ist auch das visuelle System gut ausgebildet. Verschiedene Untersuchungen belegen, daß z.B. das Heimfindevermögen der Fledermäuse stark visuell orientiert ist (Barbour et al. 1966; Layne 1967). Weiterhin konnten Rother und Schmidt (1982) nachweisen, daß *Phyllostomus discolor* deutlich weniger mit Hindernissen kollidierte, wenn ihr Flugraum ausreichend beleuchtet war. Chase (1981, 1983) konnte sogar nachweisen, daß Fledermäuse in bestimmten Situationen das visuelle System gegenüber der Ultraschallorientierung bevorzugen.

Auch die anderen Sinnesleitungen sind bei den Fledermäusen gut entwickelt. So kommt beispielsweise dem olfaktorischen Sinn eine wichtige Rolle bei der Nahrungssuche zu

(Kolb 1961; Laska 1989; Obst & Schmidt 1976). Weiterhin ist er bei der Partnerwahl bedeutsam. Auch der Temperatursinn ist bei der Nahrungssuche von Bedeutung: Vampirfledermäuse wählen z.B. ihre prospektive Bißstelle an ihrem Beutetier mittels in der Nase befindlicher Thermorezeptoren aus (Kürten & Schmidt 1982).

Ein weiteres interessantes Phänomen der Orientierung bei Fledermäusen konnte Griffin (1958) mit Hilfe seiner Hindernisversuche mit *Eptesicus fuscus* aufzeigen. Es zeigte sich, daß die Tiere in einem ihnen bekannten Flugraum gegen neu errichtete Hindernisse flogen, obwohl sie in üblicher Weise Echoortungslaute aussendeten. Die Fledermäuse verließen sich also hier weniger auf äußere Sinneseindrücke als auf ihr Gedächtnis.

Auch Neuweiler und Möhres (1966, 1967) erzielten mit Hilfe von Hindernisversuchen ähnliche Ergebnisse. Sie beobachteten, daß *Megaderma lyra* in einem bekannten Raum beim Flug durch ein Gitterhindernis eine hohe Ortsstetigkeit zeigten. Weiterhin konnten Möhres und Oettingen-Spielberg (1949) bei Versuchen mit *Rhinolophus ferrumequinum* und *Myotis myotis* nachweisen, daß sich Fledermäuse in ihrem gewohnten Lebensraum oft sehr stereotyp verhalten und die Orientierung anhand des Ortsgedächtnisses im Vordergrund steht. Ihre Versuchstiere wurden über längere Zeit in einem Käfig innerhalb des Flugraums gehalten. Sie waren daran gewöhnt, durch die geöffnete Käfigtür zu einem Futterplatz und danach wieder in ihren Käfig zurück zu fliegen. Dabei war eine stereotype Wiederholung bestimmter Flugbahnen zu beobachten. Wurde der Käfig nach dem Ausflug der Tiere um 90° gedreht, suchten die zurückkehrenden Tiere die Einflugöffnung an der früheren Stelle. Möhres und Oettingen-Spielberg schließen aus ihren Untersuchungen, daß die Fledermaus bei der Erstorientierung eine Raumerinnerung aufbaut, die mit Vorrang vor den Eindrücken der äußeren Sinne, ja selbst im Widerspruch mit ihnen, bei der Wiederorientierung wirksam wird.

Für zahlreiche Tierarten konnte bisher der Nachweis für eine solche Orientierung ohne richtende Außenreize erbracht werden. Zur Beschreibung dieses Phänomens führten Mittelstaedt & Mittelstaedt (1973) das Begriffspaar *Idiothetik* und *Allothetik* ein, wobei mit *Idiothetik* eine Orientierung ohne richtende Außenreize beschrieben wird, während bei der *Allothetik* die Orientierung anhand richtender Außenreize erfolgt.

In der Vergangenheit wurde die idiothetische Orientierung insbesondere an Arthropoden untersucht. Schon Bartels & Balzer (1928) fanden bei Untersuchungen zur Orientierung von Kreuzspinnen innerhalb ihres Netzes eindeutige Beweise für ein spezielles Ortsge-

dächtnis. Barnell (1965) gelang der Nachweis eines *angle sense* bei Diplopoden, und v. Hagen konnte 1967 zeigen, daß die Winkerkrabbe, *Uca rapax*, über die Fähigkeit verfügt, sich idiothetisch zu orientieren. Detaillierte Beschreibungen des Mechanismus der idiothetischen Orientierung bei Arthropoden wurden von Burger (1972) am Beispiel des Juliden *Schizophyllum sabulosum* erarbeitet. Diese Tausendfüßler stabilisieren ihren Laufkurs idiothetisch, indem sie die passive Abwinkelung einzelner Segmente registrieren und die Werte dieser propriozeptiven Wahrnehmung in einem Gedächtnisspeicher aufaddieren. Anschließende Gegenwendungen entladen den Speicher, so daß ein erregungsfreier Zustand herbeigeführt wird, der zum erneuten Geradeauslauf führt. Eine umfassende Sammlung von Beispielen zur *Idiothetik* bei Arthropoden findet sich bei Görner (1973).

Es ist nur selten der Fall, daß ausschließlich idiothetische Informationen herangezogen werden, um Körperrotationen bzw. -translationen durchzuführen. So zeigen Diplopoden und Insekten deutliche Abweichungen von einem idiothetisch gehaltenen Laufkurs, wenn eine seitliche Lichtquelle eingeschaltet wird. Nach Abschalten dieses Reizes wird der vorher eingeschlagene Kurs durch eine korrigierende Gegenwendung wieder aufgenommen (Burger 1972). Ebenso werden die idiothetischen Orientierungsleistungen der Diplopoden durch die Perzeption der Schwerkraft beeinflusst (Mittelstaedt et al. 1976; Mittelstaedt & Mittelstaedt 1979).

Es ist davon auszugehen, daß nicht nur bei Arthropoden (s. a. Görner 1958; Mittelstaedt 1983; Rovner 1991) die idiothetischen Informationen in ein multimodales Orientierungssystem eingebunden sind (Benhamou et al. 1990). Experimentelle Arbeiten über die multimodale Einbindung der idiothetischen Signale in die Orientierung bei Vertebraten sind jedoch noch sehr rar. Es zeichnet sich aber auch hier ab, daß Tiere, die sich unter mehreren Richtungswechseln von ihrem Ausgangspunkt entfernt haben und auf einem direkten Weg zurückfinden, sowohl idiothetische, als auch allothetische Informationen nutzen (*Meriones unguiculatus*, Mittelstaedt & Mittelstaedt-Burger 1980; *Rattus spec.*, Schenk 1989; *Mesocricetus aureatus*, Etienne et al. 1985; Etienne et al. 1990; Chapis & Scardigli 1993). In diesem Zusammenhang wird die Fähigkeit der Tiere diskutiert, ein Ziel mit Hilfe eines gespeicherten Raumbildes (*cognitive* oder *mental map*) wiederzufinden (Peters 1973, 1979; Fabrigoule & Maurel 1982; Boesch & Boesch 1984). Benhamou (1990) bestreitet die Notwendigkeit einer *cognitive map* mit dem Hinweis, daß eine Orientierung anhand eines

egocentric coding von einer Landmarke zur nächsten ausreichend genau und darüberhinaus einfacher sei.

Über die Fähigkeit der Fledermäuse, idiothetische Informationen zur Orientierung zu nutzen sind bisher nur wenige Untersuchungen durchgeführt worden. Möhres und Oettingen-Spielberg (1943) sowie Neuweiler und Möhres (1966, 1967) zeigten die Möglichkeit der Orientierung nach einem Ortsgedächtnis bei Fledermäusen auf, schlossen dabei jedoch eine allothetische Orientierung nicht aus. Heblich (1993) hält eine kinästhetische Orientierung der Großen Hufeisennase, *Rhinolophus ferrumequinum*, bei Flügen nach dem Ortsgedächtnis für unwahrscheinlich.

Auch Höller (1993) wies nach, daß die neotropische Kleine Lanzennase, *Phyllostomus discolor*, einen gut bekannten Flugweg wiederfinden kann, ohne richtende Außenreize zu nutzen.

In dieser Arbeit sollte für die Vampirfledermaus *Desmodus rotundus* untersucht werden, inwiefern exogene und endogene Faktoren bei der Orientierung in zwei unterschiedlichen Fluganlagen eine Rolle spielen. Beim Flug in der ersten Flugarena stand dabei die rotatorische Flugkomponente im Vordergrund, in der zweiten Arena die translatorische.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere

Die Versuche wurden mit acht adulten *Desmodus rotundus* durchgeführt, die einer Kolonie von ca. 100 Vampirfledermäusen entstammten. Diese Kolonie wird im Zoologischen Institut der Universität Bonn gehalten; die Tiere pflanzen sich hier seit ca. 30 Jahren erfolgreich fort.

Die zur Unterfamilie der echten Vampire (Desmodontinae) gehörende Gemeine Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*, wird gemeinsam mit dem Kammzahnvampir, *Diphylla ecaudata*, und dem Weißflügelvampir, *Diaemus youngi*, der Familie der Blattnasenfledermäuse (Phyllostomidae) zugeordnet (Koopman 1988). *D. rotundus* ist der am weitesten verbreitete Vertreter dieser Unterfamilie. Er besiedelt die wärmeren Klimazonen Mittel- und Südamerikas. Vampirfledermäuse sind rein sanguivor und ernähren sich ausschließlich vom Blut homoiothermer Tiere (Schmidt 1978).

Die klimatischen Bedingungen sowohl des Kolonie- als auch des Versuchsraumes wurden konstant gehalten: Bei einer Temperatur von 24°C herrschte eine relative Luftfeuchtigkeit von ca. 80%. Durch einen 12-stündigen Hell-Dunkel-Wechsel, mit schwachem Rotlicht in der Hellphase, wurden die Aktivitätsphasen der Tiere synchronisiert und stabilisiert (Häussler & Erkert 1978). Bei täglich gleichbleibenden Versuchszeiten wurden so tageszeitabhängige Verhaltensparameter, z.B. Aktivitätsmuster, konstant gehalten (Chase 1981). Die Fütterung der Versuchstiere erfolgte ausschließlich während der verhaltensphysiologischen Experimente. Als Nahrung diente defibriniertes Rinder- oder Schweineblut, dem einmal wöchentlich ein Multivitaminpräparat (Multibionta[®], Merck) zugesetzt wurde. Wasser stand den Tieren außerhalb der Versuche *ad libitum* zur Verfügung.

2.2 Versuchsanlagen

Die Versuche wurden in zwei unterschiedlichen Flugarenen durchgeführt, um verschiedene Aspekte der Orientierung von *D. rotundus* getrennt analysieren zu können. Während in der oktagonalen Flugarena (s. 2.2.1; S. 10) die Orientierung bei rotatorischer Bewegung untersucht wurde, stand in der Viertelkreisarena (s. 2.2.2; S. 12) der Orientierungsmodus bei translatorischer Bewegung im Vordergrund.

2.2.1 Oktagonale Flugarena

Die Versuchsanlage bestand aus einem oktagonalen Hohlzylinder aus glattem Hartplastik (Trovidur[®]), mit einem Durchmesser von 100 cm und einer Höhe von 150 cm (s. Abb. 1).

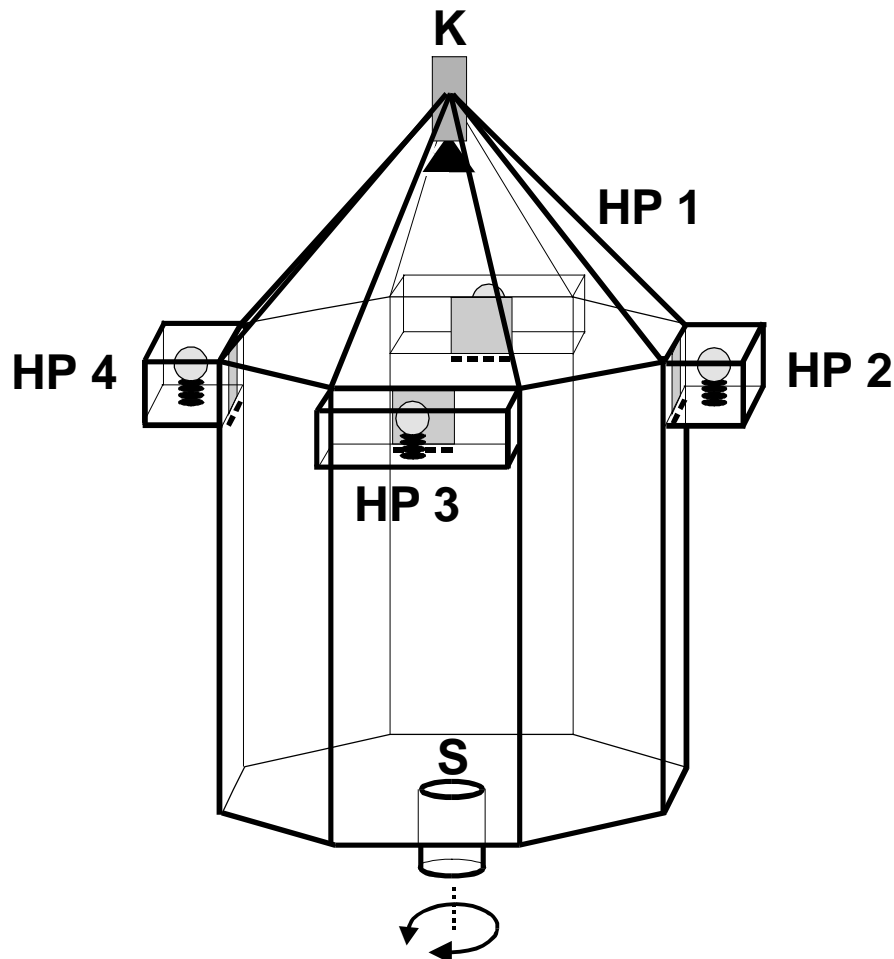


Abb. 1: Skizze der oktagonalen Flugarena (ausführliche Beschreibung im Text). **HP1-4** (grau hinterlegt): Hanggitter; **K**: Infrarot-Kamera; **S**:drehbare Startbox; **Gestrichelte Linie** unter den Hangplätzen: Futterstelle.

Oberhalb des Hohlzylinders war die Anlage durch ein oktagonales Dach in Form eines entsprechenden Hohlkegelabschnittes (Höhe: 50 cm) abgeschlossen. In der Spitze des Daches war eine infrarot-sensitive Videokamera (K in Abb. 1) (Panasonic WVBP 104) installiert, deren speziell angepaßte Optik es erlaubte, den gesamten Innenraum zu überblicken. Es war somit möglich, die Tiere während ihres Aufenthaltes in der Anlage über einen Monitor zu beobachten und ihr Verhalten auf Video aufzuzeichnen. Die notwendige Infrarotausleuchtung des Innenraumes erfolgte durch acht im Dach eingelassene Halogenlam-

pen (je 10 W) mit vorgesetzten Infrarotfiltern (Göttinger Farbfilter). Innerhalb des Hohlzylinders waren in 80 cm Höhe vier symmetrisch angeordnete Hangplätze (20 × 5 cm) aus gelochtem Kunststoff (Trovidur[®]) angebracht. Innerhalb der Anlage boten sie den Tieren die einzigen Landemöglichkeiten. Die vier Hangplätze (im folgenden HP1, HP2, HP3 bzw. HP4 genannt) konnten einzeln von hinten beleuchtet werden. Am unteren Rand der Landegitter waren kleine Futterbehälter angebracht, die vom Experimentator über einen Seilzug geöffnet und geschlossen werden konnten. Somit konnte sowohl die Position der Futterbelohnung als auch die Futtermenge kontrolliert werden. Über jedem Hangplatz befand sich ein Ultraschallmikrofon, mit dem die Echoortungslaute der Tiere aufgezeichnet werden konnten.

In der Mitte des höhenverstellbaren Bodens befand sich eine kreisrunde Öffnung (Ø 5 cm) mit einem außen angebrachten Stutzen, dessen Innenraum durch eine Schiebetür vom Flugraum der Arena abgetrennt war. An den drehbaren Stutzen ließ sich eine runde Startbox (S in Abb. 1) ankoppeln, in der sich das Versuchstier befand. Die Fledermäuse konnten die Startbox nur über eine Leiter im Inneren des Stutzens verlassen. Je nach Ausrichtung der Leiter wurde den Tieren die Eintrittsrichtung in die Versuchsarena und somit die Körperausrichtung beim Abflug vorgegeben.

Um Störungen der Versuchstiere möglichst gering zu halten, befand sich der Experimentator während der Versuche in einem benachbarten Raum. Von hier aus konnte der Versuchsablauf über einen Monitor kontrolliert werden, auch die Futterautomaten wurden von hier aus bedient. Die Registriereinheit zum Aufzeichnen der Daten befand sich ebenfalls in diesem Raum. Durch diese Maßnahmen konnte gewährleistet bleiben, daß den Tieren während der Versuche keine experimentell bedingten akustischen Orientierungsmarken zur Verfügung standen.

Die Versuche wurden zum einen "online" am Monitor verfolgt, zum anderen wurden die Flugwege der Tiere auf Video aufgezeichnet. Synchron hierzu erfolgte die Aufnahme der Echoortungslaute: Sie wurden über einen Bat-Detector (Eigenbau) in den für das menschliche Ohr hörbaren Bereich transformiert und auf der Audiospur des Videorecorders gespeichert.

2.2.2 Viertelkreisarena

Die Versuchsanlage zur Analyse der translatorischen Flugkomponente (s. Abb. 2) hatte den Grundriß eines Viertelkreises (Radius: 180 cm, Höhe: 100 cm). An der Spitze des Kreisabschnittes befand sich in 80 cm Höhe eine um ihre Vertikalachse drehbare Startbox (S in Abb. 2; \varnothing 20 cm; Höhe 22,5 cm), deren Ausflugsöffnung an der Vorderseite durch eine Schiebetür (19 × 5,5 cm) verschlossen war. Diese konnte über einen Seilzug vom Experimentator geöffnet und verschlossen werden. Durch die Ausflugsöffnung gelangten die Tiere über eine Austrittsleiter, die an der Startbox befestigt war, in die Anlage. Die Startausrichtung der Tiere konnte durch Drehung der Startbox vom Experimentator vorgegeben werden.

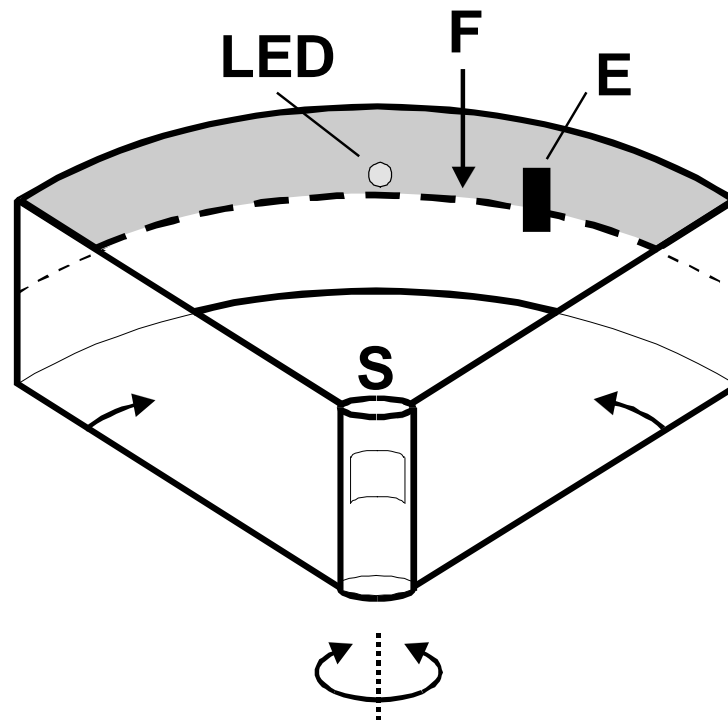


Abb. 2: Skizze der Viertelkreisarena (ausführliche Beschreibung im Text). Exemplarisch ist die Situation unter Standardbedingungen dargestellt. **E:** Echoanweiser; **F:** Futter; **LED:** Lichtanweiser; **S:** drehbare Startbox; **Gestrichelte Linie:** Futterrinne.

Der Startbox gegenüber, auf der runden Seite der Anlage, befand sich die Zielwand (Länge: 282 cm). Auf ihrer gesamten Breite war ab einer Höhe von 80 cm bis zur Oberkante der Anlage ein Hanggitter (Höhe: 20 cm) aus gelochtem Trovidur[®] angebracht. Unterhalb des Hanggitters befand sich eine Rinne, in der den Tieren während der Versuche das Futter dargeboten wurde. Hinter dem Hanggitter befanden sich als visuelle Landmarken drei wei-

ße LEDs. Eine in der Mitte der Zielwand, die zwei anderen um 35 bzw. 70 cm nach links verschoben. Die einzelnen LEDs konnten unabhängig voneinander geschaltet werden. Als Echoortungsmarke wurde ein Kunststoffquader (**E** in Abb. 2: Höhe x Breite x Tiefe: 25 x 4,5 x 4,5 cm) an der Zielwand befestigt, die Position konnte je nach Versuchsansatz variiert werden. Die beiden Seitenwände der Arena waren zum Innenraum hin schwenkbar und erlaubten eine Reduktion des Kreisausschnittes.

Nach oben war die Arena durch ein aus Nylonfäden gespanntes Netz begrenzt. Das Netz verhinderte, daß die Tiere aus der Arena fliehen konnten und ermöglichte eine uneingeschränkte Einsicht in die Flugarena. Die Beleuchtung des Innenraumes erfolgte durch Infrarotlampen (Eigenbau mit R-Panzer Filtern) und Infrarot-LEDs, die über der Anlage sowie an den Seitenwänden der Arena angebracht waren. Die Aufzeichnung des Flugweges erfolgte unter Infrarotbeleuchtung auf Videobändern (Panasonic). Zeitgleich konnten die während der Flüge ausgestoßenen Echoortungslaute auf die Audiospur des Videobandes aufgenommen werden. Dazu wurden die Laute mit Ultraschallmikrofonen, die sich hinter dem Zielgitter befanden, registriert und über einen Bat-Detector in den menschlichen Hörbereich und damit auch in den Empfindlichkeitsbereich des Videorecorders transformiert

Mit Hilfe des beschriebenen Versuchsaufbaus war sowohl die zweidimensionale Projektion des Flugweges, als auch das Echoortungsverhalten der Versuchstiere einer Analyse zugänglich.

2.3 Versuchsdurchführung

Für alle Experimente wurde eine futterbelohnte Flugdressur gewählt. Vor Beginn der Versuche wurden die Tiere an die jeweilige Versuchsarena gewöhnt. Sie wurden dazu über mehrere Wochen hinweg täglich einzeln für einige Stunden in die Arena gebracht und nur noch dort gefüttert. Nachdem sich die Tiere an die Versuchsanlage gewöhnt hatten, konnte mit den Versuchen begonnen werden. Zunächst erfolgte die Andressur der Fledermäuse auf eine definierte Standardsituation. Die Tiere absolvierten täglich bis zu 30 Flüge unter Standardbedingungen. Nach Erreichen einer Dressursicherheit von > 95 % über einen Zeitraum von mindestens zwei Wochen konnten mit jedem Individuum die verschiedenen kritischen Versuchsansätze durchgeführt werden. Die Experimente wurden in geringer Zahl im Verhältnis 1:5 (oktagonale Anlage) bzw. 1:10 (Viertelkreisarena) pseudozufällig verteilt in die Serien von Standardflügen eingeschoben, um die Tiere nicht an die veränderte

Versuchssituation zu gewöhnen. Pro Versuchstier und Situation wurden jeweils mindestens 20 kritische Flüge durchgeführt. Die Versuche fanden täglich zur gleichen Uhrzeit statt. Die Reihenfolge der Versuchstiere wurde für den gesamten Zeitraum der Experimente beibehalten. Damit sollten tageszeitabhängige Einflüsse auf die Aktivitätsmuster jedes Versuchstieres so gering wie möglich gehalten werden. Zwischen den Versuchsdurchgängen verschiedener Versuchstiere wurde der gesamte Innenraum der jeweiligen Arena mit geruchsneutralem Spülmittel (Extran[®]) gesäubert, um eine Orientierung anhand olfaktorischer Marken auszuschließen.

2.4 Versuchsansätze

Der genaue Aufbau der einzelnen Versuchsansätze (s. 2.4.1; 2.4.2.1, S. 17 und 2.4.2.2, S. 18) wird nachfolgend beschrieben. Zum besseren Verständnis sind den Beschreibungen Skizzen¹ beigefügt, in denen der Versuchsaufbau schematisch in Aufsicht auf die jeweilige Versuchsarena dargestellt ist.

2.4.1 Oktagonale Flugarena

Während der Eingewöhnungsphase war die Beleuchtung aller vier Hangplätze (HP1-4) eingeschaltet und die Tiere erhielten an jedem Hangplatz Futter.

2.4.1.1 Andressur unter Standardbedingungen

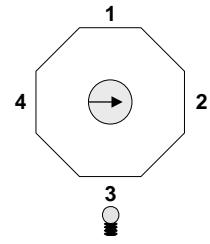
Im Verlauf der Andressur war nur noch HP3 beleuchtet. Die Startbox war so ausgerichtet, daß die Tiere beim Start in Richtung HP2 orientiert waren. Die Fledermäuse wurden ausschließlich am beleuchteten Hangplatz mit Futter belohnt.

¹ Erläuterungen zu den schematisch dargestellten Skizzen der Versuchsbedingungen:

Oktagonale Arena: Im Zentrum des Oktagon ist die Startbox als Kreis abgebildet. Die Richtung der Austrittsleiter und damit die den Tieren beim Abflug vorgegebene Körperausrichtung beim Abflug ist durch einen Pfeil () dargestellt. Die verschiedenen Hangplätze sind durch Nummern (1-4) gekennzeichnet. Um beleuchtete von unbeleuchteten Hangplätzen abzugrenzen, wurden erstere durch eine Glühbirne () symbolisiert, solche mit Landegitterattrappen durch ein entsprechend der Projektion gemustertes Symbol (, , bzw.).

Viertelkreisarena: Die Ausrichtung der Austrittsleiter, also auch die Körperlängsachse der Tiere bei Flugbeginn, ist durch einen Pfeil () in der Spitze der Viertelkreisarena symbolisiert. Die jeweiligen Positionen der erleuchteten LED () und des Echoanweisers () an der Zielwand sind angegeben. Eine Verschiebung der Seitenwände nach innen ist durch eine deutliche Einschränkung des zur Verfügung stehenden Flugareals kenntlich gemacht.

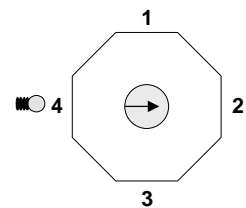
Nach Erreichen der gewünschten Dressursicherheit wurden mit jeder der vier Vampirfledermäuse unterschiedliche Versuchsansätze mit veränderten Orientierungsbedingungen durchgeführt. Die Flüge mit veränderten Orientierungsparametern wurden in die Flüge unter Standardbedingungen (2.4.1.1) eingestreut, um eine Adressur zu vermeiden.



2.4.1.2 Änderung der Beleuchtungsposition relativ zur Ausflugrichtung

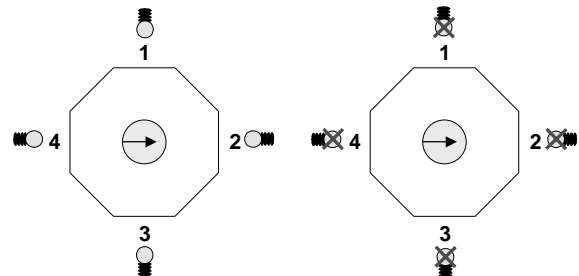
2.4.1.2.1 Position der Hangplatzbeleuchtung

Anders als unter Standardbedingungen (2.4.1.1) wurden nur HP1, HP2 oder HP4 beleuchtet. Die restlichen drei Hangplätze blieben jeweils dunkel. Die Startbox blieb unverändert auf HP2 ausgerichtet. Futter erhielten die Tiere bei den kritischen Versuchen sowohl am jetzt unbeleuchteten Standardhangplatz (HP3) als auch an dem jeweils beleuchteten Hangplatz. Exemplarisch ist die Situation mit Beleuchtung von HP4 dargestellt.



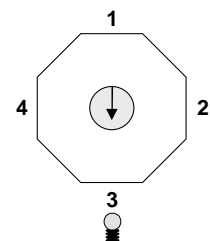
2.4.1.2.2 Hell- und Dunkel Versuche

In diesem Versuchsansatz waren entweder alle vier Hangplätze beleuchtet (Hell-Versuche) oder keiner der Hangplätze (Dunkel-Versuche). Die Ausrichtung der Startbox blieb unverändert in Richtung HP2. Futter erhielten die Tiere an allen vier Hangplätzen.



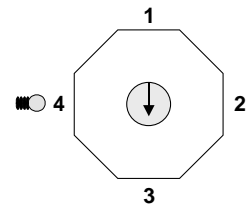
2.4.1.2.3 Drehung der Startbox um 90° unter Beibehaltung der Beleuchtungsposition

In den kritischen Flügen dieses Versuchsansatzes wurde die Startbox um 90° im Uhrzeigersinn gedreht, die Ausflugrichtung zeigte so auf HP3. Die Beleuchtung blieb unverändert an HP3. Eine Futterbelohnung erhielten die Tiere sowohl an HP3 als auch an HP4.



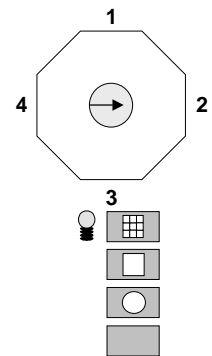
2.4.1.2.4 Drehung der Startbox um 90° mit Veränderung der Beleuchtungsposition

Auch bei diesem Versuchsansatz wurde die Startbox um 90° im Uhrzeigersinn gedreht. Gleichzeitig wurde auch die Hangplatzbeleuchtung um 90° im Uhrzeigersinn auf HP4 versetzt. In diesem Versuchsansatz wurden die Tiere an HP3 und HP4 gefüttert.



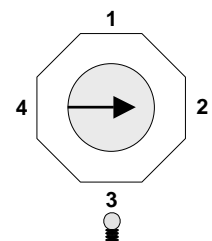
2.4.1.3 Attrappenversuche

In dieser Versuchsserie blieb sowohl die Ausrichtung der Startbox, als auch die Hangplatzbeleuchtung (HP3) unverändert. Das Landegitter an HP3 wurde jedoch durch verschiedene Attrappen ersetzt. Bei diesen Attrappen handelte es sich um glatte durchsichtige Kunststoffscheiben, an denen die Tiere nicht landen können. Die Scheiben waren mit einer schwarzen Folie beklebt und wurden von hinten durchleuchtet. In die Mitte der Folien waren verschiedene Muster geschnitten: Eine Gitterstruktur, ein Rechteck oder ein Kreis. Aus einer vierten Attrappe wurde kein Muster herausgeschnitten, sie blieb somit undurchsichtig. Bei der Gitterattrappe entsprach die Folie in Form, Muster und Lichtdurchlässigkeit dem echten Hanggitter. Die Attrappe mit dem rechteckigen Ausschnitt glich nur in Form und Helligkeit dem echten Landegitter, bei der Kreisattrappe stimmte nur noch die durchgelassene Lichtmenge mit dem Standardgitter überein. Die unterschiedlichen Muster führten zu einer abgestuften Täuschung des optischen Systems. Trotz des unterschiedlichen visuellen Eindruckes der Attrappen erscheinen sie dem Echoortungssystem unverändert.



2.4.1.4 Anhebung des Arenabodens

In diesem Experiment wurde der Boden der Arena, inklusive Einstiegsstutzen und Austrittsleiter, während der kritischen Versuche um 20 cm angehoben. Dadurch reduzierte sich die Höhe der Landegitter innerhalb der Anlage auf 60 cm. Futter- und Lichtbedingungen entsprachen der Standardsituation.



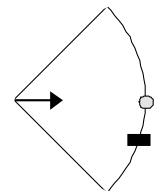
2.4.2 Viertelkreisarena

Während der Eingewöhnungsphase waren insgesamt 20 mit Blut gefüllte Trinkgefäße innerhalb der Futterrinne an der Zielwand angebracht. Dabei waren die Trinkgefäße so in die U-förmige Rinne eingelassen, daß sie für die Tiere weder eine visuelle noch eine akustische Orientierungsmöglichkeit darstellten. Mit zunehmender Eingewöhnung der Tiere wurde die Anzahl der Trinkgefäße kontinuierlich reduziert, so daß am Ende nur noch ein Gefäß genau zwischen **LED** und Echoanweiser (**E**) vorhanden war (s. Standardsituation A, 2.4.2.1.1).

2.4.2.1 Experiment A

2.4.2.1.1 Standardsituation

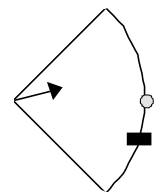
Das Ausflugsloch der Startbox war auf die Mittelachse der Anlage ausgerichtet. Direkt gegenüber diente in der Mitte der Zielwand eine LED als visueller Marker. Der Echoanweiser befand sich 35 cm rechts von der LED. Das Futter wurde genau in der Mitte zwischen LED und Echoanweiser angeboten.



Nach Erreichen der gewünschten Dressursicherheit wurden mit jedem Tier zunächst drei kritische Versuchsansätze durchgeführt. Die Bedingungen der Versuche werden im folgenden erläutert:

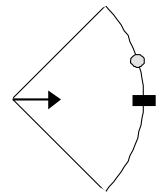
2.4.2.1.2 Drehen der Startbox

In diesem Versuchsansatz wurde die Startbox um 11° nach links gedreht, was einer Verschiebung von 35 cm auf der Zielwand entspricht. Die Positionen von LED, Echoanweiser und Futterstelle wurden nicht verändert. Futter wurde den Tieren sowohl an der alten Standardposition, als auch an einer um 35 cm nach links verschobenen Stelle an der Zielwand angeboten, bei der die relative Ausrichtung von Ausflugrichtung zu Futterstelle der Standardsituation A entsprach.



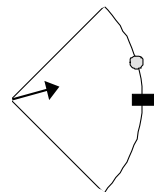
2.4.2.1.3 Verschieben der Landmarken

In diesem Versuchsdurchgang wurden LED und Echoanweiser jeweils um 35 cm nach links versetzt. Die Ausrichtung der Startbox blieb gemessen an den Standardbedingungen, unverändert. Futter wurde den Tieren an der Standardzielposition sowie genau zwischen LED und Echoanweiser angeboten.



2.4.2.1.4 Drehen der Startbox und gleichzeitiges Verschieben der Landmarken

In dieser Versuchsreihe wurden beide vorher beschriebenen Ansätze kombiniert: Die Startbox wurde um 11° nach links gedreht und die beiden Anweiser wurden um jeweils 35 cm nach links versetzt, so daß die Ausrichtung der Startbox relativ zu den Landmarken unverändert blieb. Futter wurde den Tieren am Standardziel und zentral zwischen den beiden Anweisern geboten.



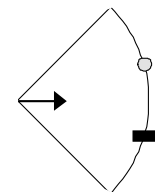
Nachdem der erste Versuchsblock abgeschlossen war, wurde das Setup leicht verändert und es erfolgte eine erneute Andressur auf veränderte Standardbedingungen.

Zwischen Experiment A und Experiment B lag eine Spanne von 6 Monaten.

2.4.2.2 Experiment B

2.4.2.2.1 Standardsituation

Der Abstand zwischen visuellem Anweiser und Echomarker wurde auf 70 cm verdoppelt, so daß die Orientierungsmarken jeweils 35 cm rechts und links von der Mitte positioniert waren. Futter wurde in der Mitte zwischen den Landmarken geboten. Da die Ausrichtung der Startbox im Vergleich zur Standardsituation A unverändert blieb, konnten die Tiere ihr Ziel nun im direkten Geradeausflug erreichen.



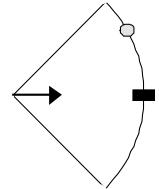
Experiment B wurde mit drei Individuen durchgeführt.

In diesem Versuchsblock wurden, nach Erreichen der notwendigen Dressursicherheit von 95% bei der Standardsituation, mit jedem Individuum vier Serien kritischer Versuche durchgeführt. Anhand dieses Versuchsblockes mit veränderten Standardbedingungen wurde das Orientierungsverhalten der Versuchstiere bezüglich einer Landmarkenorientierung

überprüft. Zusätzlich konnte eine Neuorientierung der Tiere anhand anderer Landmarken untersucht werden. Im einzelnen wurden vier Versuchsabschnitte durchgeführt.

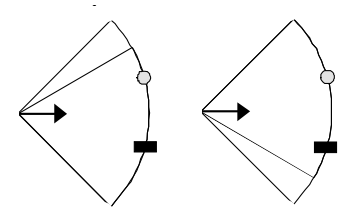
2.4.2.2 *Verschiebung der Landmarken nach links*

Sowohl Echoanweiser, als auch LED wurden um 35 cm nach links verschoben (s. 2.4.2.1.1, S. 17). Aufgrund der neuen Standardbedingungen befand sich der Echoanweiser nun in der Mitte der Zielwand (direkt gegenüber der Ausflugsöffnung) und die LED 70 cm links davon. Futter erhielten die Tiere entsprechend der Standardsituation B in der Zielwandmitte und auch zentral zwischen LED und akustischer Landmarke.



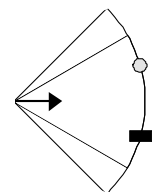
2.4.2.3 *Verschiebung der linken bzw. rechten Seitenwand*

In diesem Versuchsansatz wurde die linke oder die rechte Seitenwand der Arena um 35 cm nach innen versetzt. Die Position von LED und Echoanweiser sowie die Ausrichtung der Startbox entsprachen der Standardsituation B. Futter wurde den Tieren an ihrem Standardziel B und an dem neuen, durch die Verschiebung der linken Seitenwand vorgegebenen Zielpunkt geboten (z.B. 35 cm rechts von der Standardposition bei Verschiebung der linken Seitenwand nach innen).



2.4.2.4 *Gleichzeitige Verschiebung beider Seitenwände (hell/dunkel)*

Hier wurden gleichzeitig sowohl die linke als auch die rechte Seitenwand um 35 cm nach innen verschoben. Ihre Futterbelohnung erhielten die Tiere ausschließlich am Standardziel.



Dieses Experiment wurde auch ohne die visuelle Landmarke, d.h. in völliger Dunkelheit, durchgeführt.

2.5 Datenaufnahme und Datenanalyse

Das Verhalten der Tiere wurde während ihres gesamten Aufenthaltes in der jeweiligen Versuchsarena mit Hilfe einer infrarot-sensitiven Videokamera (Panasonic WVBP 104) beobachtet und auf Videoband aufgezeichnet. Parallel dazu wurden die Echoortungslaute über einen Bat-Detector (Eigenbau) in den hörbaren Bereich transformiert und zeitgleich auf der Audiospur des Videorecorders (Panasonic) gespeichert.

Die Auswertung der Videoaufnahmen erfolgte mit Hilfe einer FAST-ScreenMachine-overlay-Karte "off-line" per Computer. Auf diese Weise konnte jeder einzelne Flugweg der acht Individuen in seiner zweidimensionalen Projektion analysiert werden. Die zeitliche Auflösung für die Rekonstruktion des Flugweges betrug 40 ms. Pro Datenpunkt wurden jeweils drei, für eine Charakterisierung des Fluges informative Koordinaten von "Kopf" (= Nasenblatt des Tieres), "Nacken" und "Uropatagium" (= distales Ende der Uropatagiummittellinie) ermittelt (s. Höller 1995). Neben der rein deskriptiven Betrachtung des Flugweges und der Analyse der Landeposition konnte so mit Hilfe der Meßdaten eine detaillierte Beschreibung von Position und Ausrichtung der Tiere im Verlauf jedes Fluges erfolgen.

Zusätzlich war es möglich, die Audiodaten der einzelnen Flüge zu analysieren. Dazu wurden die Echoortungslaute mit Hilfe einer speziellen Software (Höller 1995) digitalisiert und in Form von Oszillogrammen auf dem Monitor dargestellt. Als Ortungslaute identifizierte Laute konnten dann den einzelnen Flugabschnitten zugeordnet werden.

Die Flüge der Versuchstiere wurden unter verschiedenen Kriterien analysiert, die im folgenden detailliert beschrieben werden:

2.5.1 Wahl des Landeplatzes

Bei den Versuchen in der oktogonalen Versuchsanlage wurde ermittelt, an welchem Hangplatz die Tiere landeten. Bei den Flügen in der Viertelkreisarena wurde die Landeposition exakt bestimmt und ihr Abstand vom Ziel der jeweiligen Standardsituation ermittelt.

2.5.2 Abweichung von der idealen Fluglinie

In beiden Versuchsarenen wurde zu definierten Zeitpunkten des Fluges (nach 10, 50 und 90 % der Gesamtflugstrecke) die Abweichung des Flugweges von der direkten Start-Ziel-Verbindung ermittelt.

2.5.3 Flugweg

Zur Rekonstruktion des Flugweges wurden die Nackenkoordinaten der Tiere während des Fluges bestimmt und graphisch dargestellt. Auf diese Weise erhielt man eine zweidimensionale Projektion der Flugbahn.

2.5.4 Flugdauer, bzw. Fluggeschwindigkeit

Die Bestimmung der Flugdauer erfolgte indirekt, indem die Anzahl von Einzelbildern (= Frames) zwischen Start und Landung ermittelt wurde. Ein Frame ist durch die zeitliche Auflösung (25 Einzelbilder pro Sekunde) der Videoanlage definiert und entspricht 40 ms. Die mittlere Fluggeschwindigkeit der Tiere errechnete sich aus der Wegstrecke, die pro Gesamtflugdauer zurückgelegt wurde.

2.5.5 Anzahl der Flügelschläge pro Flug

Um zu überprüfen, ob beim Flug eine Korrelation zwischen Ortsgedächtnisleistungen in Form idiothetischer Komponenten und der gespeicherten Flügelmotorik besteht, wurde die Anzahl der Flügelschläge pro Flug ausgezählt. Von jedem Tier wurden je fünf Standardflüge der fünf ersten und fünf letzten Versuchstage auf dieses Kriterium hin untersucht.

2.5.6 Kopf-Rumpf-Winkel

Die Drei-Punkt-Messungen ("Kopf", "Nacken" und "Uropatagium") erlaubten es, über den gesamten Flugweg den Winkel zwischen Kopf und Rumpf zu bestimmen (Abb. 3, S. 22). In Abhängigkeit von der zeitlichen Auflösung der Videoanlage erfolgte eine Winkelbestimmung in 40 ms-Intervallen. Zu diesem Zweck wurden die gemessenen rechtwinkligen Koordinaten in Polarkoordinaten transformiert. Daraus wurde die Ausrichtung des Körpers (Linie zwischen "Uropatagium" und "Nacken") und der Kopf-Längsachse ("Kopf" – "Nacken" - Achse) ermittelt. Aus diesen Daten konnte anschließend der Differenzwinkel als Kopf-Rumpf-Winkel (Φ_{KR} , S. Formel 1 und Abb. 3, S. 22) berechnet werden.

$$\Phi_{KR} = 180 + \arctan\left(\frac{X_N - X_U}{Y_N - Y_U}\right) - \arctan\left(\frac{X_K - X_N}{Y_K - Y_N}\right)$$

Formel 1: Kopf-Rumpf-Winkel Φ_{KR} mit X_K , Y_K und X_N , Y_N und X_U , Y_U als karthesische Koordinatenpaare der drei Meßpunkte „Kopf“, „Nacken“ und „Uropatagium“.

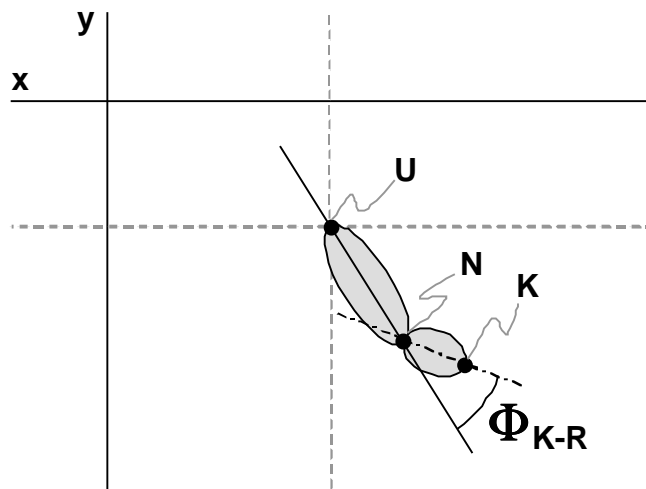


Abb. 3: Schematische Darstellung zur Bestimmung des Kopf-Rumpf Winkels (Φ_{KR}) der Tiere in der Versuchsarena anhand der drei Meßpunkte "Kopf", "Nacken" und "Uropatagium" (**K**, **N** und **U**). Die Körper- bzw. die Kopflängsachse der Tiere ist jederzeit durch die Verbindung der Punkte "Uropatagium-Nacken-" bzw. "Nacken-Kopf" definiert. Der Kopf-Rumpf Winkel ergibt sich aus der relativen Lage von Kopf- und Körperlängsachse.

2.5.7 Kopf-Ziel-Winkel

Mit Hilfe des Kopf-Ziel-Winkels läßt sich genau bestimmen, zu welchem Zeitpunkt der Kopf der Federmäuse exakt auf das Ziel ausgerichtet war. Zur Berechnung des Kopf-Ziel-Winkels (Φ_{KZ} , Formel 2 und Abb. 3) wurde der Ursprung des imaginären Koordinatensystems in den Meßpunkt "Nacken" verschoben und so gedreht, daß die Abszisse den Zielpunkt kreuzt. Der Winkel zwischen der Abszisse und der Kopf-Längsachse bildet den Kopf-Ziel-Winkel.

$$\Phi_{RZ} = 180 + \arctan\left(\frac{X_Z - X_N}{Y_Z - Y_N}\right) - \arctan\left(\frac{X_K - X_N}{Y_K - Y_N}\right)$$

Formel 2: Kopf-Ziel Winkel Φ_{KZ} als Zielausrichtung des Kopfes mit X_Z , Y_Z und X_K , Y_K und X_N , Y_N als karthesische Koordinatenpaare des Ziels bzw. der Meßpunkte "Kopf" und "Nacken".

2.5.8 Ziel-Fehlwinkel

Weiterhin wurde die Abweichung der tatsächlichen Landeposition eines Tieres von der Zielstelle in Form des Ziel-Fehlwinkels bestimmt. Er beschreibt die Abweichung [°] zwischen der Geraden, die Start- und Zielpunkt verbindet und der Geraden Start- tatsächliche Tierposition.

2.5.9 Körper-Ziel-Winkel

Der Körper-Ziel Winkel (Φ_{LAZ} , S. Formel 3) erlaubt Angaben darüber, wann die Längsachse des Körpers auf das Ziel ausgerichtet ist und das Tier dieses direkt anfliegt. Er wird analog zum Kopf-Ziel-Winkel (s. 2.5.8) berechnet, mit dem Ursprung des gedachten Koordinatensystems am Meßpunkt "Uropatagium".

$$\Phi_{LAZ} = 180 + \arctan\left(\frac{X_Z - X_U}{Y_Z - Y_U}\right) - \arctan\left(\frac{X_N - X_U}{Y_N - Y_U}\right)$$

Formel 3: Körper-Ziel-Winkel Φ_{LAZ} als Zielausrichtung des Körpers mit X_Z , Y_Z und X_N , Y_N und X_U , Y_U als karthesische Koordinatenpaare des Ziels bzw. der Meßpunkte "Nacken" und "Uropatagium".

2.5.10 Auswertung der Echoortungslaute

Die Auswertung der simultan aufgezeichneten Echoortungslaute erfolgte in Hinblick auf ihre Anzahl und die zeitliche Verteilung im Verlauf der einzelnen Flüge. Dies ermöglicht Aussagen darüber, wie die Tiere auf eine neue Situation reagieren: Durch den Vergleich von Anzahl und Verteilungsmuster der Echoortungslaute zwischen Standardsituation und kritischen Versuchen können Rückschlüsse auf den verwendeten Orientierungsmodus gezogen werden.

2.6 Statistik

Die gesamte statistische Auswertung erfolgte mit SPSS 7.5 für Windows (© SPSS Inc. 1996). Da es sich bei den Ergebnissen um nicht normalverteilte Daten handelte, kamen für die statistische Überprüfung nur nicht-parametrische, d.h. verteilungsfreie Verfahren zum Einsatz. Als stärkster verteilungsfreier Test wurde der U-Test nach Mann-Whitney benutzt. Der Test setzt eine kontinuierliche Verteilung der Meßdaten auf mindestens Ordinalniveau

voraus, stellt aber ansonsten keine Bedingungen an die Parameter, aus denen die Stichprobe entnommen wird. Er besitzt eine Effizienz von 95,5 %. Im allgemeinen wurde zweiseitig getestet. Es wurde ein Signifikanzniveau von 5% ($p < 0,05$) gefordert.

3 Ergebnisse

3.1 Oktagonale Flugarena

In den Flügen unter Standardbedingungen war in dieser Versuchsarena der Hangplatz 3 beleuchtet und die Startbox so ausgerichtet, daß die Tiere beim Start in Richtung HP2 orientiert waren (s. 2.4.1.1, S. 14). Anschließend wurden die bereits beschriebenen kritischen Versuchsansätze durchgeführt:

- *Änderung der Position der Hangplatzbeleuchtung (s. 2.4.1.2.1, S. 15)*
- *Hell- und Dunkel-Versuche (s. 2.4.1.2.2, S. 15)*
- *Drehung der Startbox um 90° mit und ohne Beibehaltung der ursprünglichen Beleuchtungsposition (s. 2.4.1.2.3, S. 15 und 2.4.1.2.4, S. 16)*
- *Attrappenversuche (s. 2.4.1.3, S. 16)*
- *Anhebung des Arenabodens (s. 2.4.1.4, S. 16)*

3.1.1 Eingewöhnung und Andressur

Der eigentlichen Andressur ging eine mehrwöchige Eingewöhnungszeit voraus, in der die Tiere täglich einzeln für mehrere Stunden in die Anlage gesetzt wurden. Alle vier Versuchstiere zeigten während dieser Phase ein einheitliches Verhalten: Nachdem die Startbox an die Anlage angekoppelt war, verließen sie diese sehr schnell, und verharrten anschließend für die gesamte Zeit vollkommen regungslos am Boden der Arena. Auch nach der festgelegten Eingewöhnungszeit von drei Wochen änderte sich dieses Verhalten zunächst nicht, so daß die Dressurphase mehrere Monate dauerte. Im Anschluß an diese Phase sehr geringer Aktivität lernten die Tiere dann innerhalb von vier Wochen den Standardhangplatz anzufliegen und hier zu fressen. Zum Ende der Andressur hatten die Fledermäuse eine Dressursicherheit von mehr als 95 % erreicht und behielten diese auch bis zum Ende der Versuche bei.

3.1.2 Flugbahn und Hangplatzwahl

Als Flugbahnen wurden die zweidimensionalen Projektionen der Nackenkoordinaten in 40 ms-Intervallen während des Fluges aus der Aufsicht betrachtet (s. 2.5.3, S. 20). Diese Darstellung erlaubte eine Untersuchung der Variabilität im Flugverhalten.

Standardsituation

Die Flugbahnen der vier Versuchstiere zeigten individuelle Unterschiede (Abb. 4 a - d, S. 27). Während Versuchstier DC das Ziel in einer leichten Linkskurve anflog, näherten sich die drei anderen Fledermäuse dem Standardhangplatz in einer Rechtskurve. Diese war bei Tier DB am stärksten ausgeprägt. Betrachtet man die Standardabweichungen der einzelnen Meßpunkte in X-Richtung fällt auf, daß diese bei allen Fledermäusen sehr klein waren, d.h. die Tiere erreichten das Ziel innerhalb eines engen Flugkorridors. Ausnahme bildet hier Versuchstier DE, bei dem die Standardabweichungen der einzelnen Meßpunkte höher lagen als bei den drei anderen Tieren.

Alle vier Tiere landeten in der Standardsituation zu 100 % am Hangplatz 3.

Kritische Versuche

Zunächst wurden die **Flugwege** der vier Versuchstiere in den einzelnen kritischen Versuchen betrachtet, wobei das Hauptaugenmerk auf den Gemeinsamkeiten bzw. Unterschieden zum Standardflugweg lag.

Auf die unterschiedlichen Veränderungen in den kritischen Versuchen reagierten die vier Versuchstiere sehr ähnlich. So unterschieden sich die Flugbahnen in den kritischen Versuchen zur **Änderung der Position der Hangplatzbeleuchtung** (Abb. 5, S. 28), in den **Hell-Dunkel-Versuchen** (Abb. 6, S. 29) und in der Versuchsreihe **Anhebung des Arena-bodens** (Abb. 7, S. 30) nicht von den Flugbahnen der Standardsituation. Eine Ausnahme stellte hier Versuchstier DC in der **Hell-Situation** dar. Dieses Tier veränderte bereits nach 25 % der Flugstrecke seine Flugbahn und flog den Standardhangplatz geradliniger an als unter Standardbedingungen.

Bei allen Flugbahnen waren die Standardabweichungen der einzelnen Meßpunkte klein (auf eine Darstellung wird aus Gründen der Übersichtlichkeit verzichtet), d.h. die Tiere erreichten auch hier, wie im Standard, das Ziel innerhalb eines engen Flugkorridors. Bei **Drehung der Startbox um 90°** (Abb. 8, S. 31) verschoben sich die Flugbahnen entsprechend mit dem Uhrzeigersinn. Diese Drehung der Flugwege war unabhängig von der Beleuchtungsposition, die sich entweder an HP3 oder an HP4 befand. Auch hier waren die Standardabweichungen der einzelnen Meßpunkte sehr klein.

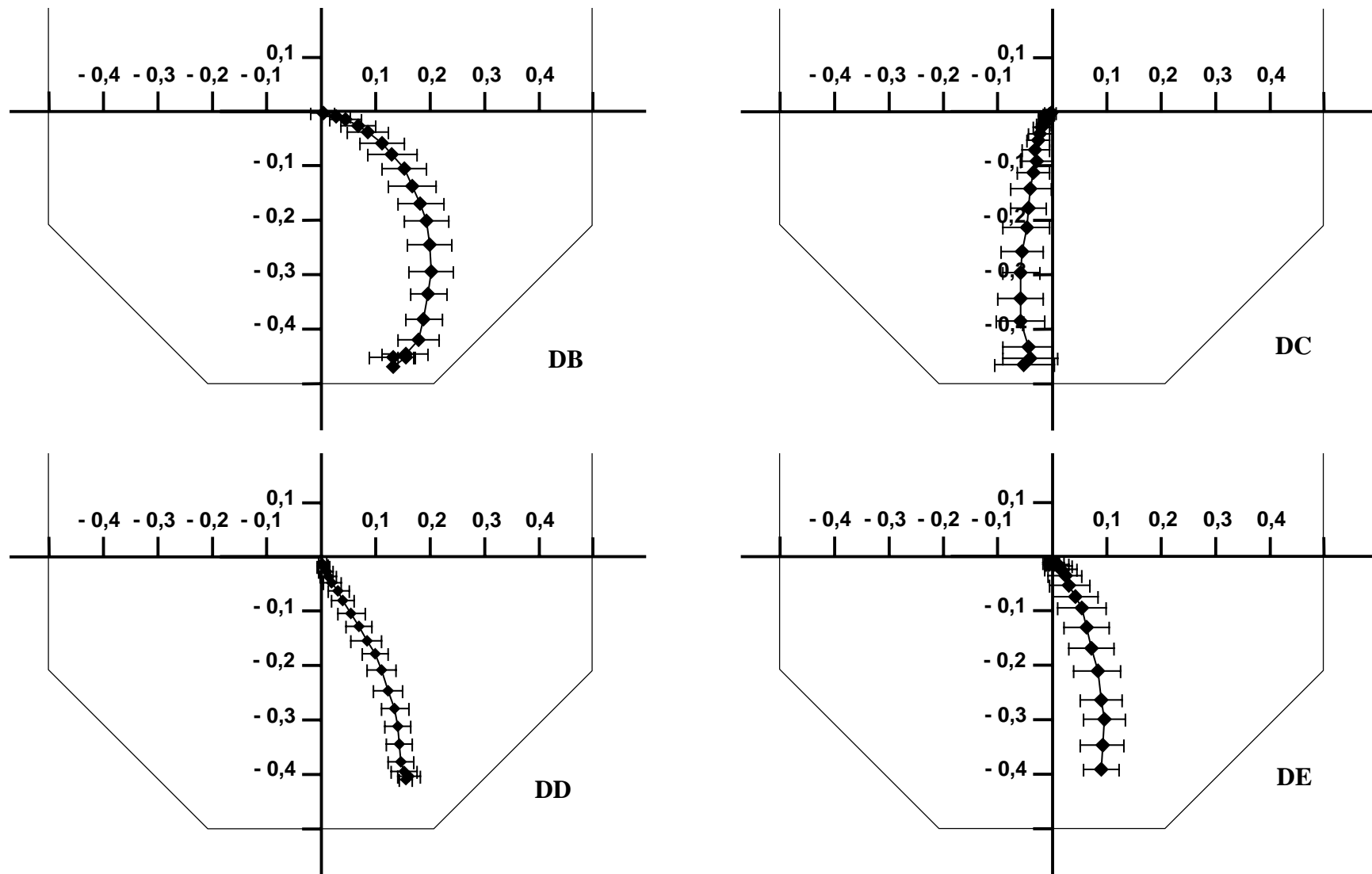


Abb. 4: Projektion der Flugwege der Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung in X-Richtung, jew. n=20). Die Zahlen geben die horizontale Entfernung [m] von der Startbox an (Position der Startposition = 0).

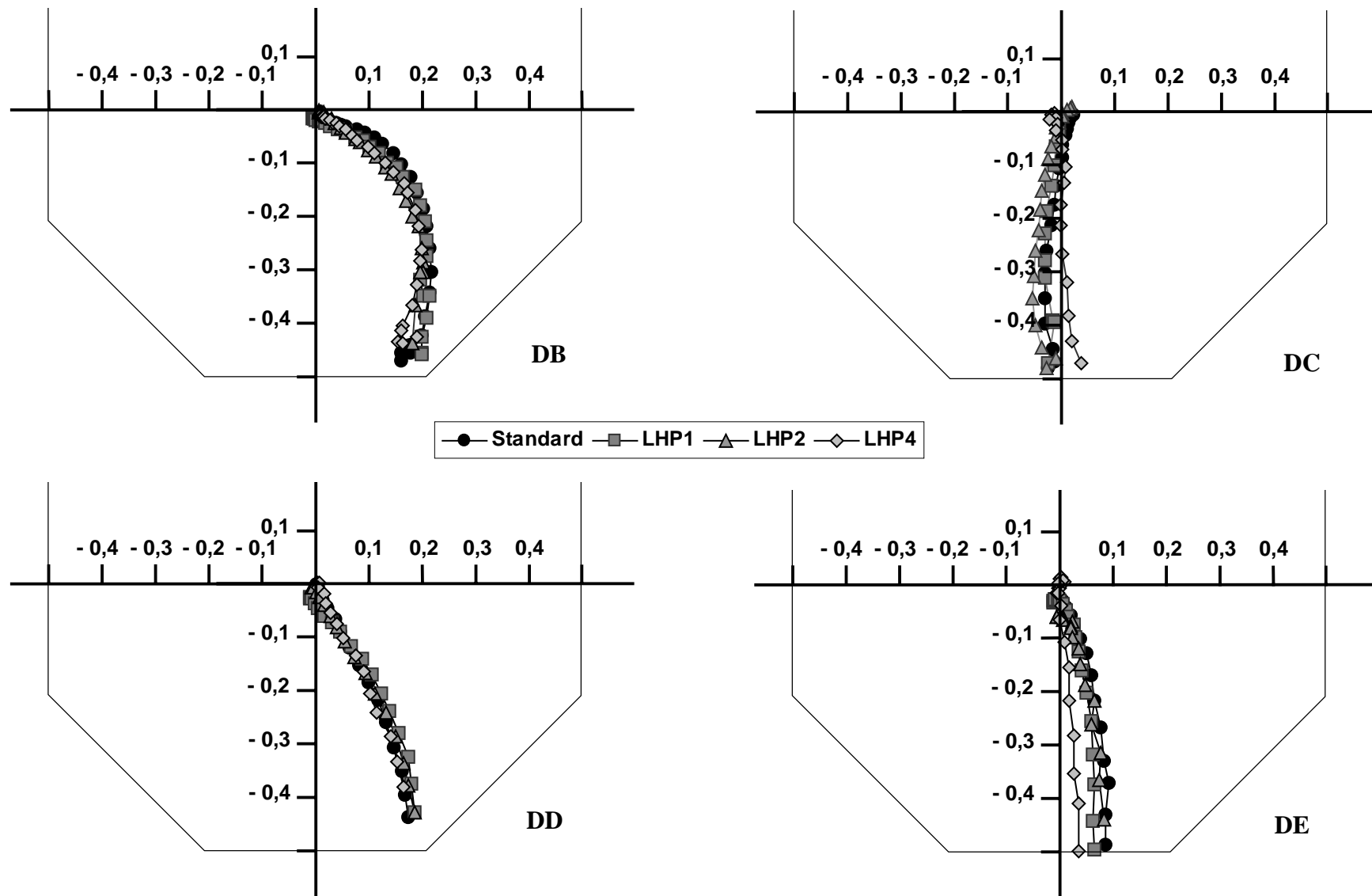


Abb. 5: Projektion der Flugwege der Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) in der Versuchsserie **Verschieben der Beleuchtungsposition** beim Anflug an den Standardhangplatz (Mittelwerte). Die Zahlen geben die horizontale Entfernung [m] von der Startbox an (Position des Startpunkts = 0).

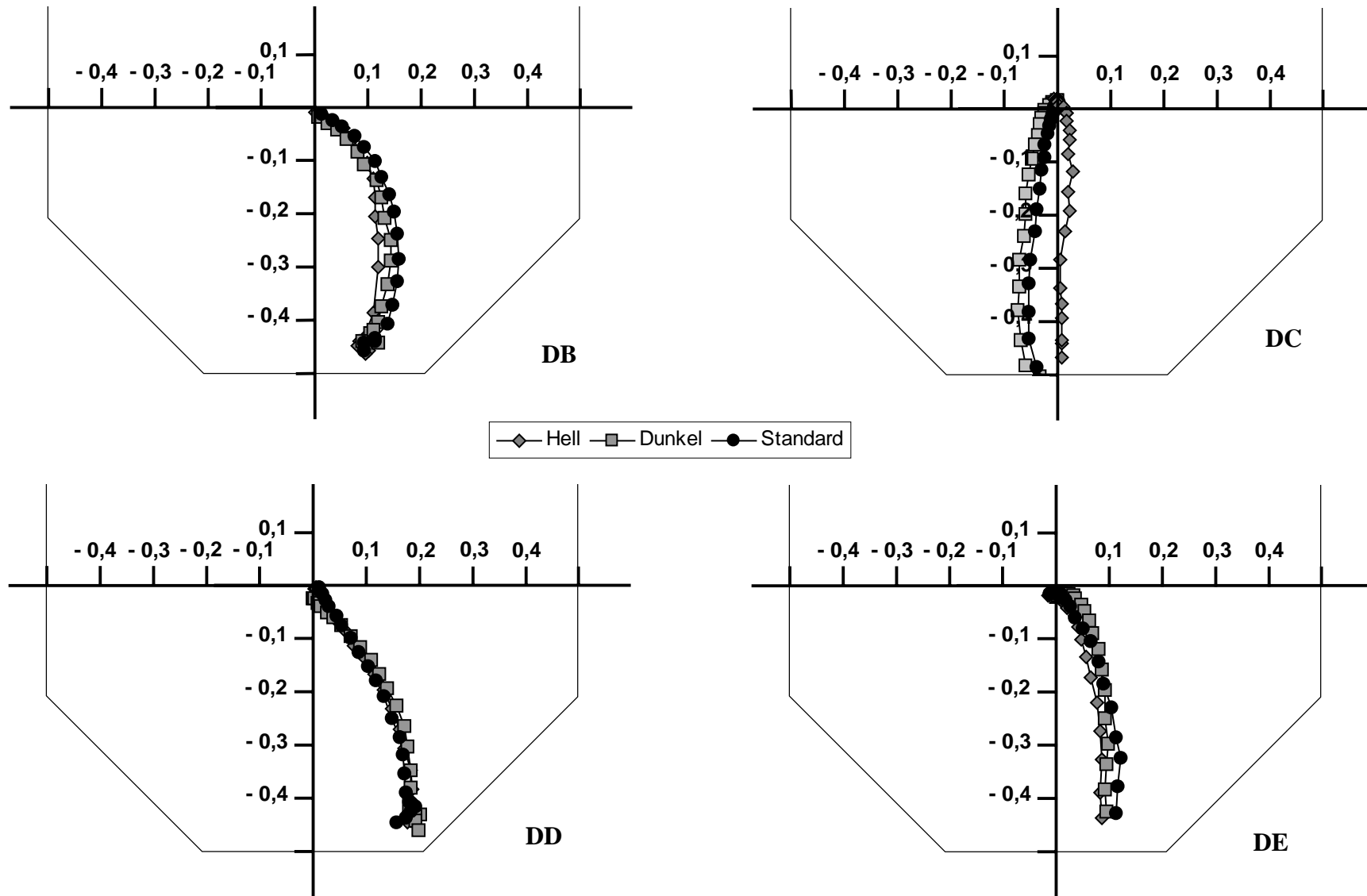


Abb. 6: Projektion der Flugwege der Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) in den Situationen **Hell und Dunkel** beim Anflug an den Standardhangplatz (Mittelwerte). Die Zahlen geben die horizontale Entfernung [m] von der Startbox an (Startposition = 0).

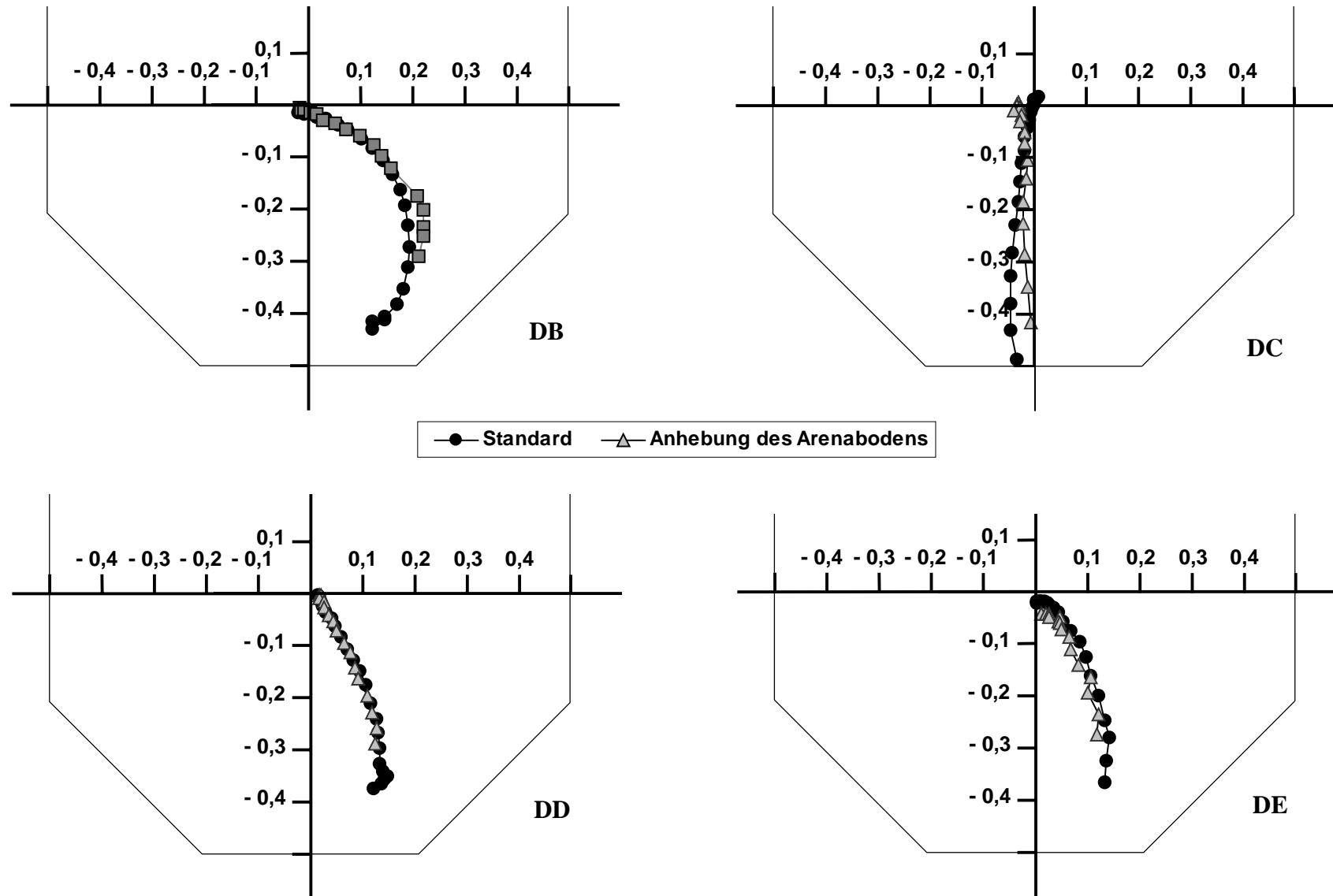


Abb. 7: Projektion der Flugwege der Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) bei **Anhebung des Arenabodens** bei Anflug an den Standardhangplatz (Mittelwerte). Die Zahlen geben die horizontale Entfernung [m] von der Startbox an (Startposition bei 0).

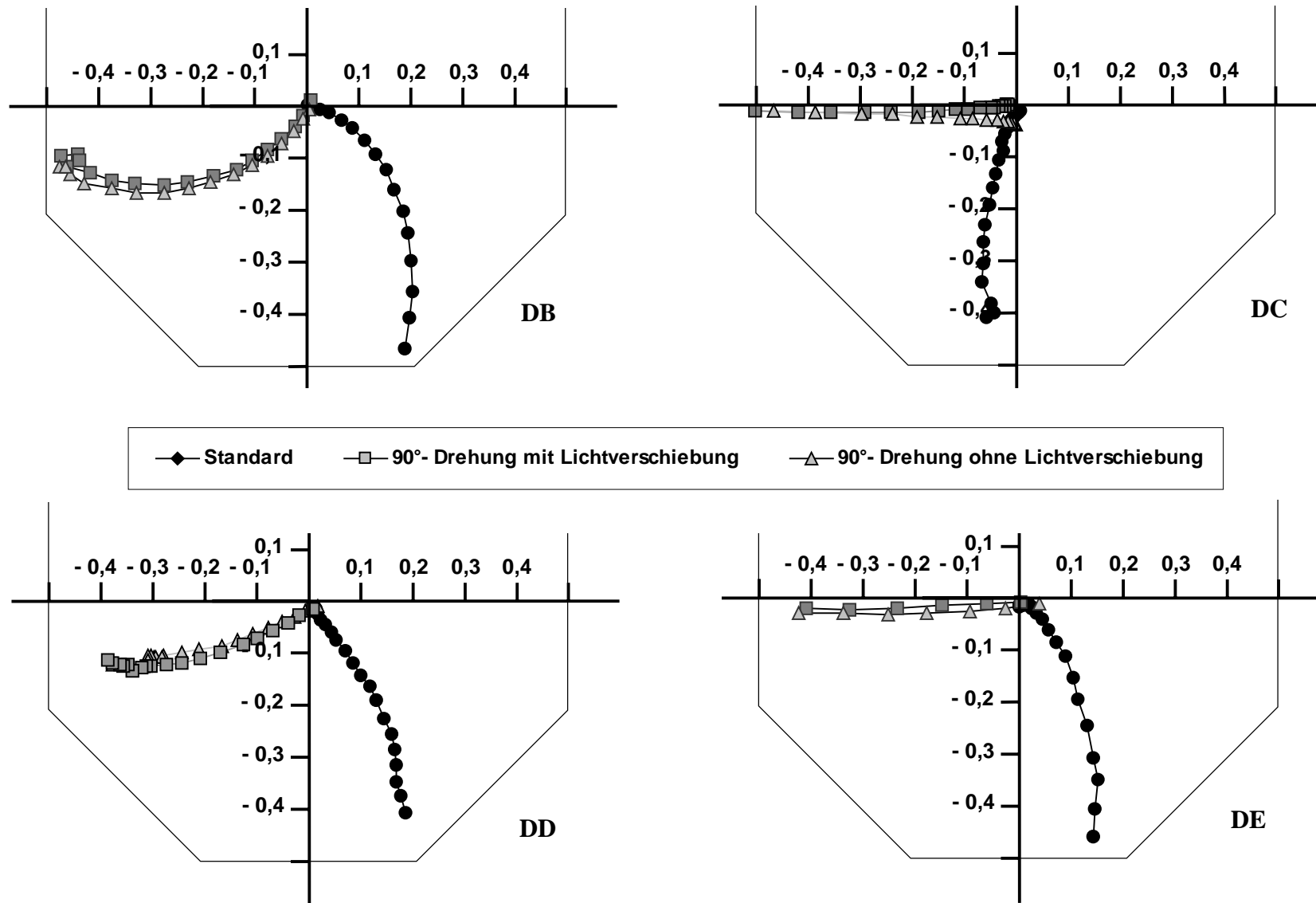


Abb. 8: Projektion der Flugwege der Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) bei **90°-Drehung der Startbox** (Mittelwerte). Die Zahlen geben die horizontale Entfernung [m] von der Startbox an (Startposition = 0).

In den **Attrappenversuchen** zeigten die vier Fledermäuse große individuelle Unterschiede und die größten Abweichungen von ihren Standardflugbahnen. Man muß allerdings berücksichtigen, daß z.T. nur sehr wenige Flüge auf den HP3 vorliegen. Die Stärke der Abweichung von der Standardflugbahn nahm bei allen Individuen mit steigender Stilisierung des Standardhanggitters durch die Attrappen zu. Während es bei Fledermaus DC erst bei der Attrappe mit Kreisprojektion zu einem abweichenden Flugweg kam, setzte dieses Flugverhalten bei Tier DD bereits bei der Attrappe mit Rechteckprojektion ein. Bei Einsatz der Kreisprojektion flog dieses Tier dagegen keinmal den HP3 an. Fledermaus DE wich bereits bei der Attrappe mit Gitterprojektion von der Standardflugbahn ab, bei den übrigen Attrappenversuchen kam es sogar noch zu einer Vergrößerung der Abweichung. Bei Individuum DB hingegen fielen die Abweichungen nicht so groß aus wie bei den anderen Tieren.

Im folgenden soll nun die **Hangplatzwahl** der Tiere in den einzelnen kritischen Experimenten dargestellt werden, wobei wieder nach Gemeinsamkeiten und Unterschieden zur Standardsituation gesucht wird.

In den Versuchssituationen **Hell-Dunkel** und **Anhebung des Arenabodens** landeten alle vier Tiere entsprechend der Standardsituation ausschließlich am Standardhangplatz. In der Versuchsreihe **Drehen der Startbox um 90°** mit und ohne Beibehaltung der Beleuchtungsposition landeten sie dagegen immer an dem in Flugrichtung nächsten HP4.

Bei **Verschiebung der Beleuchtungsposition** wichen die Tiere z.T. auch auf benachbarte Hangplätze aus (Abb. 9, S. 33). Befand sich das Licht am HP2, also den Tieren bei Austritt aus der Startbox direkt gegenüber, flogen alle vier Tiere in bis zu 45 % aller Flüge diesen beleuchteten Hangplatz an (DB: 30 %, DC: 45 %, DD: 25 %, DE: 35 %). Bei den übrigen Flügen landeten die Tiere an HP3. Befand sich das Licht hingegen im Rücken der Tiere, d.h. an HP4, landete keine der vier Fledermäuse am beleuchteten Hangplatz, sondern alle vier Tiere flogen fast ausschließlich den Standardhangplatz an. Nur Versuchstier DD und DE landeten je einmal auch am unbeleuchteten HP2. Befand sich die Beleuchtungsposition an HP1 (LHP1), flogen drei der vier Tiere nur den Standardhangplatz an, lediglich Versuchstier DC wählte in dieser Situation einmal den unbeleuchteten HP2, in 15 % der Flüge den beleuchteten HP1 und flog in den restlichen 80 % der Flüge den Standardhangplatz an.

In den **Attrappenversuchen** verhielten sich alle vier Fledermäuse tendenziell gleich (Abb. 10, S. 34). Sie flogen entweder an HP3, wichen alternativ auf den in Flugrichtung nächsten

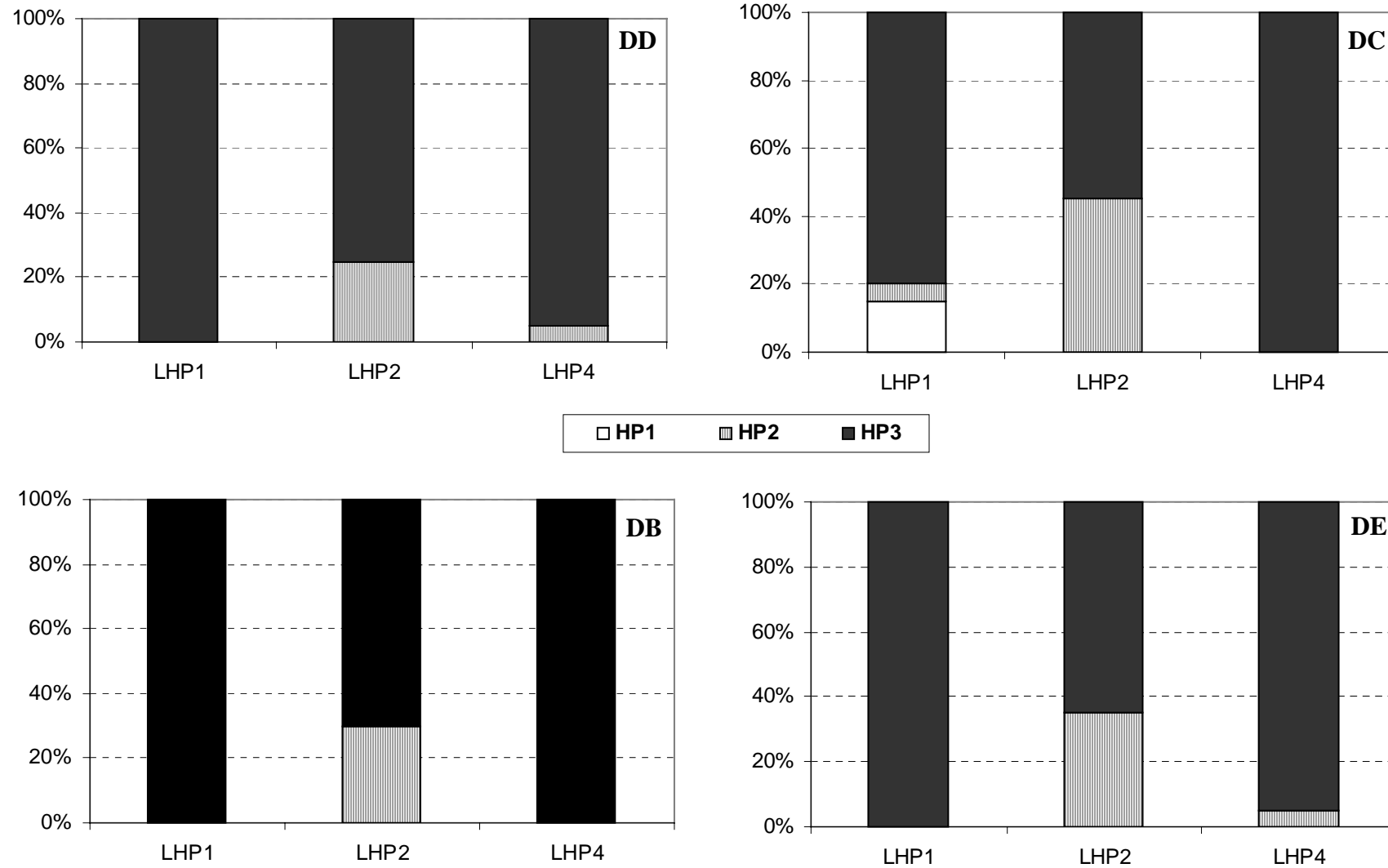


Abb. 9: Hangplatzwahl der vier Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) bei Verschiebung der Hangplatzbeleuchtung (n=20/Experiment).

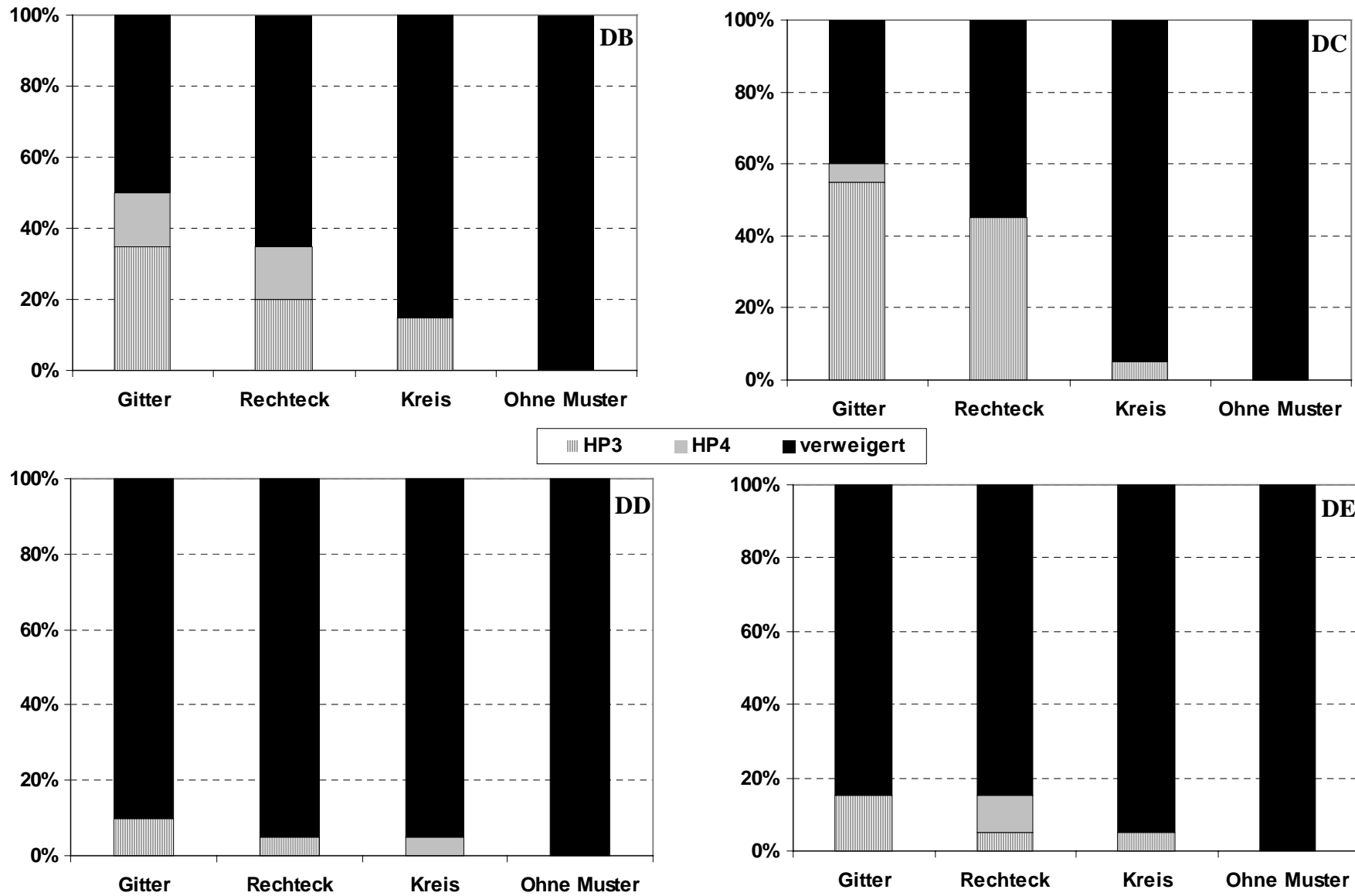


Abb. 10: Hangplatzwahl der vier Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) in den Attrappenversuchen (n=20/Experiment).

HP4 aus, oder vermieden einen Anflug vollständig und verblieben auf der Startposition. Zur Entscheidung zwischen einer Vermeidung eines Anflugs bzw. einer Verweigerung des Starts wurde eine einminütige Wartezeit als Grenze gesetzt. Zögerten die Fledermäuse länger als eine Minute mit dem Start, wurde dies als Verweigerung des Anfluges gewertet. Betrachtet man die Hangplatzwahl in den einzelnen Versuchsserien wird deutlich, daß die Tiere analog zur zunehmenden "optischen" Entfremdung der Attrappe einen Anflug an den Standardhangplatz vermieden. Dies ist besonders gut bei den Versuchstieren DB und DC zu erkennen, die bei Einsatz der Gitterattrappe, die die stärkste Täuschung des optischen Systems darstellte, entweder an dieser zu landen versuchten (DB: 35%, DC: 55%), die Attrappe während des Fluges erkannten und auf den benachbarten HP4 auswichen (DB: 15%, DC: 5%) oder einen Anflug vermieden. Dieses Muster wiederholte sich bei zunehmender optischer Abstraktion von der HP-Attrappe, wobei der Anteil an verweigten Anflügen zunahm, bis die Tiere bei Einsatz der Attrappe ohne Muster schließlich einen Anflug zu 100% vermieden.

Bei **Anhebung des Arenabodens** zeigten sich die vier Versuchstiere irritiert. Sie verließen die Startbox zögernder als in den Standardversuchen und verharrten länger in der Startposition. Auch in dieser Situation kam es, wie in den Attrappenversuchen, zu einer häufigen Verweigerung des Fluges. Versuchstier DB und DC starteten nur in 30 % der kritischen Versuche (Abb. 11). Fledermaus DD verweigerte in 80 % und DE sogar in 85 % aller Fälle einen Flug. Starteten sie jedoch, landeten alle Tiere ausschließlich am Standardhangplatz HP3. Dabei landeten die Fledermäuse meist höher am Hanggitter als unter Standardbedingungen. Dieser Trend war aber statistisch nicht absicherbar.

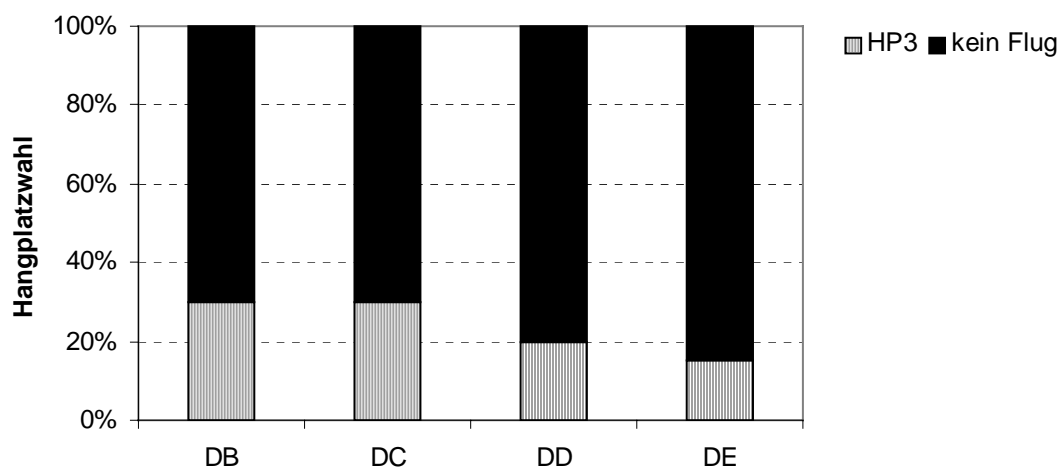


Abb. 11: Hangplatzwahl der vier Versuchstiere bei **Anhebung des Arenabodens** (n = 20 pro Experiment).

3.1.3 Flugdauer

Aufgrund der zweidimensionalen Projektion des Flugweges mit ausgeprägter vertikaler Komponente ist es bei den Versuchen im Oktagon nicht möglich Aussagen über die Flugeschwindigkeit zu treffen. Statt dessen wird hier die Veränderung der **Flugdauer** während der Andressur betrachtet. Durch die Dressur waren den Tieren Start und Ziel der Flüge vorgegeben.

Bei allen vier Tieren war eine signifikante Verkürzung der Flugdauer über den Zeitraum der Andressur zu beobachten. Dabei war die Verringerung der Flugzeit jedoch von Tier zu Tier unterschiedlich. DB benötigte in den ersten Wochen der Andressur noch durchschnittlich 1,24 s für den Flug von der Startbox zum Standardhangplatz. In der zweiten Woche war die Flugdauer mit 1,0 s signifikant kürzer ($p < 0,05$). In den folgenden Tagen wurde sie weiter verringert, bis sie am Ende der dritten Woche nur noch 0,88 s betrug. Danach konnte keine signifikante Änderung mehr nachgewiesen werden. Die Flugdauer von 0,88 s wurde auch in den anschließenden Flügen beibehalten. Versuchstier DC verhielt sich ähnlich, wobei dieses Tier bereit von Beginn an weniger Zeit für die Flugstrecke brauchte (1,0 s). In der zweiten Woche reduzierte es seine Flugdauer signifikant auf 0,88 s ($p < 0,05$), diese wurde über den gesamten weiteren Versuchszeitraum nicht mehr verändert. Versuchstier DD flog deutlich kürzer als die ersten beiden Fledermäuse. Dabei wies es über die ersten zwei Wochen eine signifikante Verkürzung der Flugdauer von 1,2 s auf 0,64 s ($p < 0,01$) auf. Danach änderte sich die Flugzeit nicht mehr. Auch Versuchstier DE besaß mit 0,64 s eine deutlich kürzere Flugzeit als die Fledermäuse DB und DC. Es erreichte diese Flugdauer nach drei Wochen, in denen es zu einer kontinuierlichen Verkürzung der Flugzeit von 1,0 s auf 0,64 s ($p < 0,005$) kam.

3.1.4 Kopf-Rumpf-Winkel

Der Kopf-Rumpf-Winkel stellt den Differenzwinkel zwischen der Ausrichtung des Körpers und der Kopflängsachse dar. Er erlaubt Aussagen über die Neigung des Kopfes an den jeweiligen Meßpunkten und gibt damit Hinweise über den von den Tieren verwendeten Orientierungsmodus. Negative Kopf-Rumpf-Winkel entsprechen immer einer Kopfwendung nach links, positive Werte einer Kopfwendung nach rechts (s. 2.5.6, S. 21).

Standardsituation

Die Kopf-Rumpf-Winkel der vier Versuchstiere schwankten in der **Standardsituation** stark und lagen im Mittel zwischen $+ 15^\circ$ und $- 7^\circ$ (Abb. 12, S. 38).

Auffällig war, daß bei drei von vier Tieren (DB, DC, DD) der Kopf während des gesamten Fluges leicht nach rechts geneigt war, die Werte lagen alle im Mittel um $+ 5^\circ$. Dies entspricht auch den Flugwegen (s. Abb. 4, S. 27), die die Tiere in der Standardsituation wählten. Etwas anders stellte sich die Situation für Versuchstier DE dar. Diese Fledermaus hatte zu Beginn des Fluges den Kopf leicht nach links geneigt und drehte ihn erst gegen Flugende wie die anderen Tiere nach rechts. Insgesamt war die Varianz innerhalb der 20 Flüge in der Standardsituation bei allen vier Tieren sehr hoch. Interessant ist, daß zwar zwischen den einzelnen Flügen eines Individuums starke Schwankungen auftraten, daß aber der Kopf-Rumpf-Winkel innerhalb eines Fluges immer nur innerhalb eines engen Bereiches schwankte.

Kritische Versuche

Diese Tendenz findet sich auch bei den kritischen Versuchen wieder, daher wird auf eine eigene Abbildung verzichtet. Bei **Verschiebung der Beleuchtungsposition** ergaben sich in allen drei Versuchssituationen ähnliche Kurvenverläufe. Auch hier war bei allen vier Tieren in den jeweiligen Situationen der Kopf leicht nach rechts geneigt, die Werte lagen im Mittel bei $+ 5^\circ$. Dies entspricht den Flugwegen bei Anflug an den HP3. Dabei traten Schwankungen von bis zu 30° auf.

Die Kurvenverläufe der **Hell-Dunkel-Situation** entsprachen ebenfalls der Standardsituation. Auch hier hatten die Tiere während des gesamten Fluges den Kopf leicht nach rechts geneigt. Die Winkel lagen zwischen $- 5,3^\circ$ und $+ 26,7^\circ$, die maximale Streuung betrug $\pm 43^\circ$ (DE in Hell-Versuchen).

Die mittleren Kopf-Rumpf-Winkel der vier Versuchstiere in den beiden **90°-Versuchen** schwankten im Mittel ebenfalls um die $+ 5^\circ$, d.h. auch hier hatten die Tiere den Kopf während des gesamten Fluges leicht nach rechts geneigt. Ausgenommen hiervon war Fledermaus DC. In den 90°-Versuchen, die eine Drehung der Beleuchtungsposition mit einschlossen, waren die Kopf-Rumpf-Winkel deutlich negativer. Sie begannen bei $-8,3 \pm 12,1^\circ$ und schwankten im folgenden um 0° . Insgesamt waren bei allen vier Tieren die Schwankungen zwischen den einzelnen Flügen eines Individuums sehr groß.

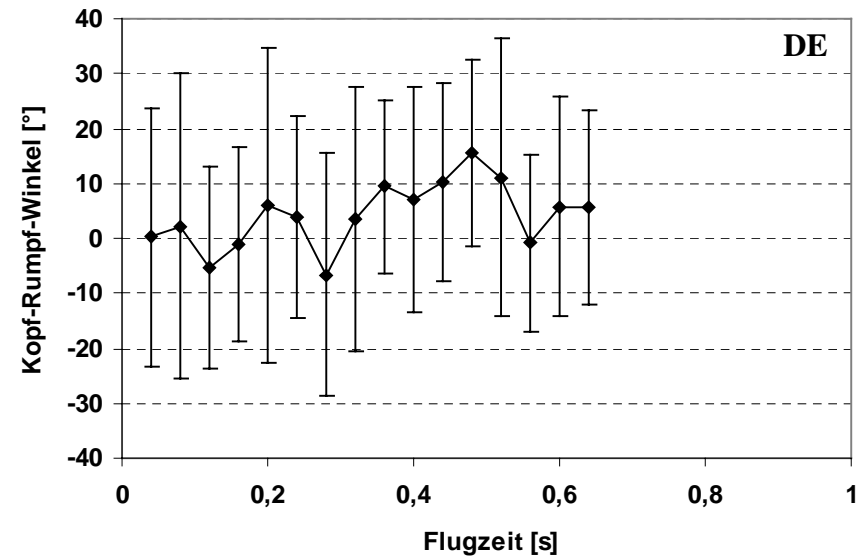
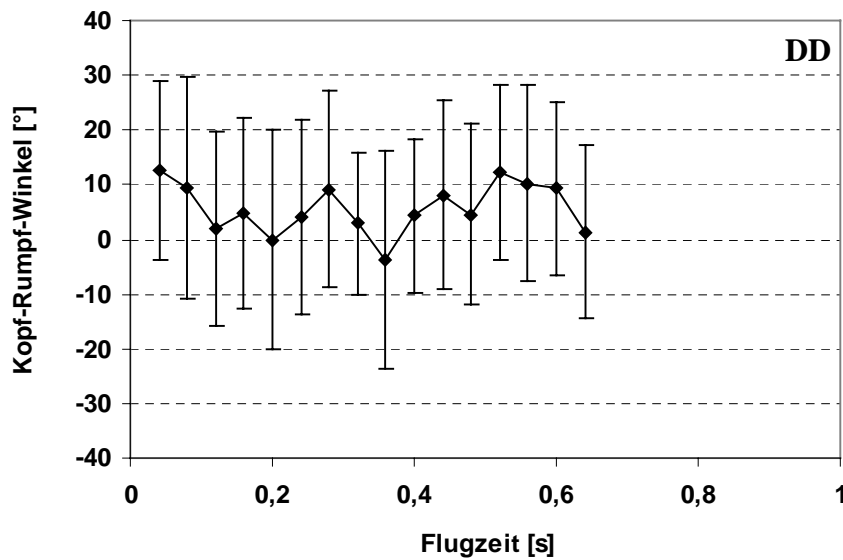
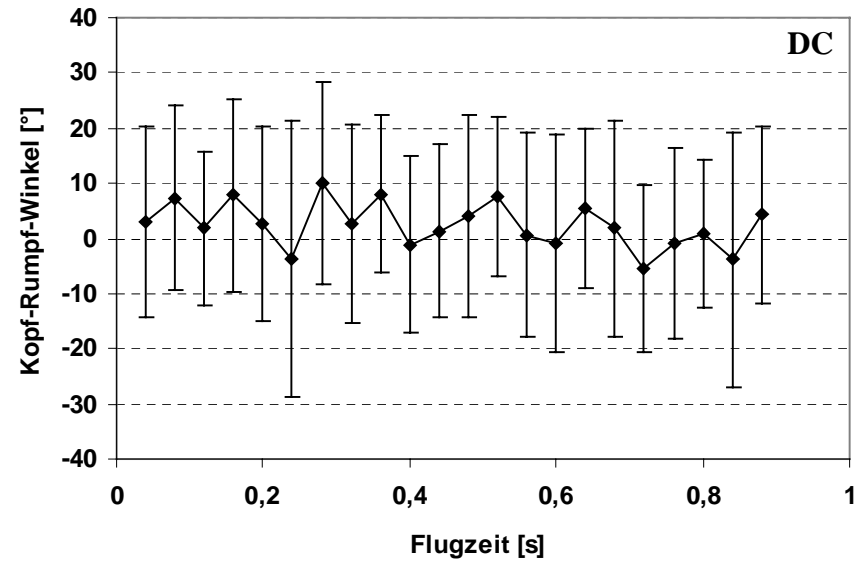
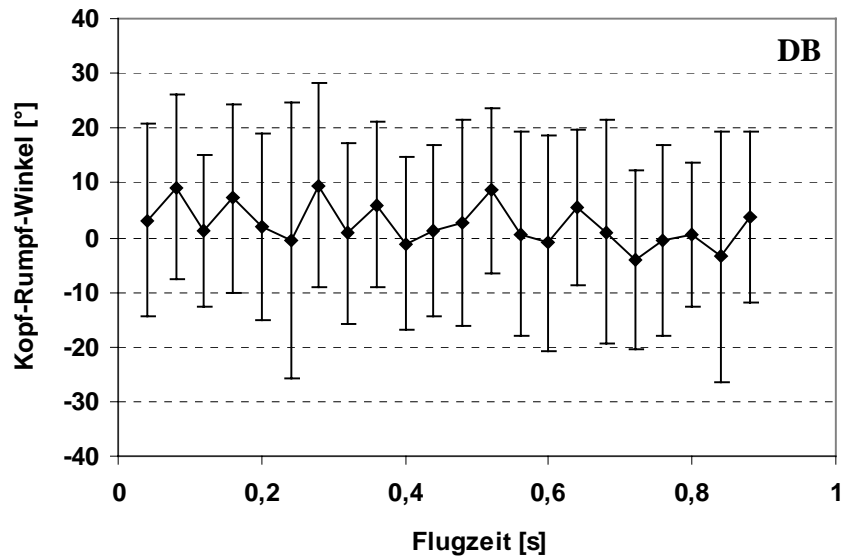


Abb. 12: Kopf-Rumpf-Winkel der vier Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

Die Kopf-Rumpf-Winkel in den verschiedenen **Attrappenversuchen** waren sich sehr ähnlich, daher sind hier nur die Versuche mit Gitterattrappe dargestellt. Diese entsprechen den Kurvenverläufen der Standardsituation, die Tiere flogen das Ziel mit einer leichten Rechtsneigung des Kopfes an.

Auch die Kopf-Rumpf-Winkel der Situation **Anhebung des Arenabodens** entsprechen den Standardkurvenverläufen. Die Winkel schwankten bei allen vier Tieren im Mittel um 5° , die Streuung zwischen den einzelnen Flügen eines Individuums war sehr hoch.

3.1.5 Anzahl der Flügelschläge pro Flug in der Standardsituation

Es wurde die Anzahl der Flügelschläge pro Flug unter Standardbedingungen ermittelt (s. 2.5.5, S. 21). Hierzu wurden von jedem Versuchstier fünf Standardflüge der ersten sowie der letzten fünf Versuchstage auf dieses Kriterium hin untersucht.

Zwischen Beginn und Ende der Experimente konnten bei keinem der vier Versuchstiere signifikante Veränderung bezüglich der Flügelschlaganzahl registriert werden (Abb. 13). DB schlug bei Versuchsbeginn im Mittel $8,85 \pm 1,01$ mal mit den Flügeln, bei Ende der Versuche $8,9 \pm 0,99$ mal. Tier DC erreichte sein Ziel sowohl bei Versuchsbeginn als auch bei Versuchsende mit im Schnitt $8,75 \pm 0,82$ Flügelschlägen. Fledermaus DD benötigte am

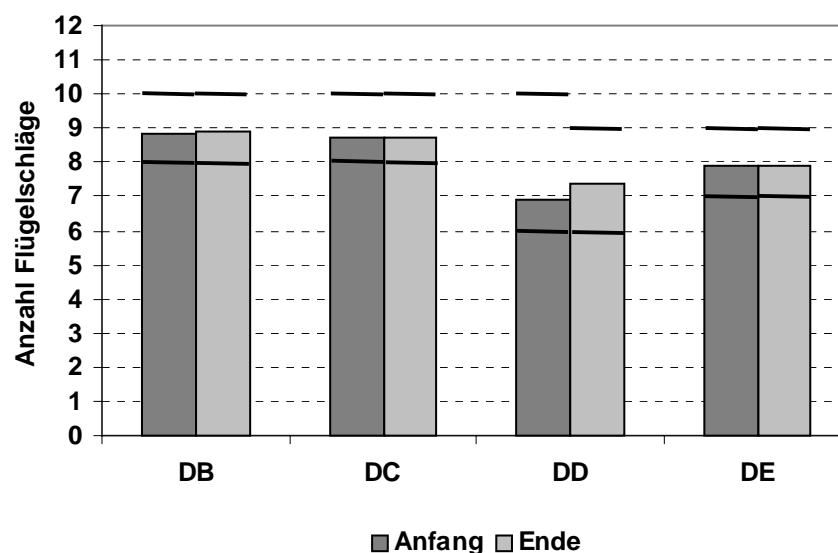


Abb. 13: Anzahl Flügelschläge der vier Versuchstiere in der Standardsituation zu Beginn der Experimente und zu Versuchsende. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte, die Querbalken geben die minimalen und maximalen Werte an.

Anfang $6,9 \pm 1,04$ Flügelschläge, am Schluß dagegen $7,35 \pm 1,06$, DE hielt die Anzahl der Flügelschläge sowohl am Anfang als auch am Ende konstant bei $7,9 \pm 0,77$ Flügelschläge. Interessanterweise waren die Schwankungen der Anzahl der Flügelschläge unabhängig von der absolut benötigten mittleren Flügelschlaganzahl nahezu identisch. Bei Fledermaus DB und DC variierte die Anzahl um drei Flügelschläge, sie brauchten minimal sieben und maximal zehn um ihr Ziel zu erreichen, bei DD um vier Flügelschläge (Min: 6, Max: 10) und bei DE um zwei.

3.1.6 Anzahl der Ortungslaute

Standard

Hier wurde die Anzahl der Laute pro Flug als Maß für die Ortungsaktivität der Fledermäuse ermittelt und über die Anzahl aller Flüge gemittelt.

Auffällig ist, daß Versuchstier DC im Standardflug deutlich häufiger ortete als die anderen drei Fledermäuse (Abb. 14). Während DB, DD und DE im Mittel nur $5,3 (\pm 2,71)$, bzw. $2,43 (\pm 1,42)$ und $2,43 (\pm 1,13)$ mal orteten, gab Fledermaus DC hier im Mittel $22,3 (\pm 6,7)$ Echoortungslaute ab. Diese Tendenz zeigte sich auch in der Mehrzahl der kritischen Versuche.

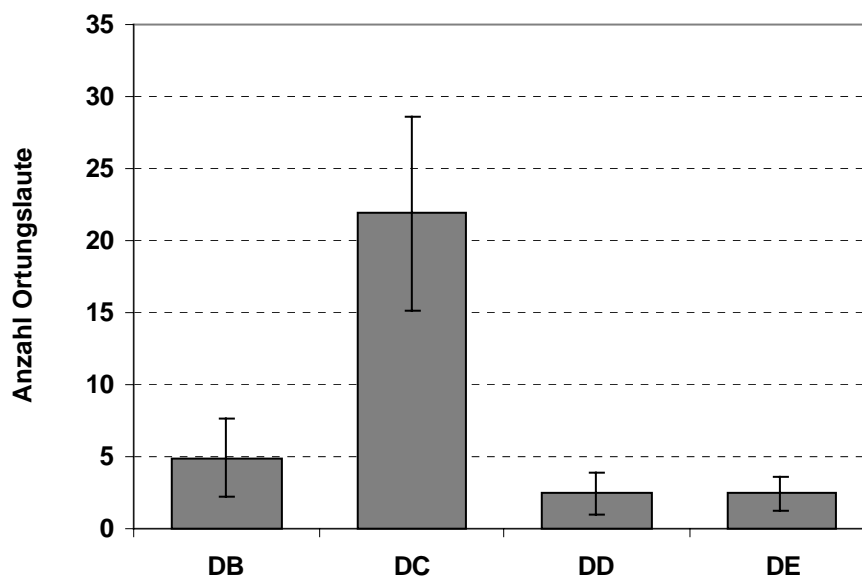


Abb. 14: Mittlere Anzahl Ortungslaute pro Flug der Versuchstiere in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

Kritische Versuche

Bei **Verschiebung der Beleuchtungsposition** blieb die Echoortungsaktivität aller vier Fledermäuse unverändert gegenüber dem Standard.

In der **Hell-Dunkel-Situation** entsprach die Lauthäufigkeit von Versuchstier DB und DD ebenfalls der Standardsituation (Abb. 15, S. 42). Bei Versuchstier DC und DE hingegen kam es zu einer signifikanten Erhöhung der Lautanzahl in den Hell-Versuchen. DB steigerte seine Rufaktivität auf 39,8 ($\pm 9,2$) Rufe pro Flug ($p < 0,001$) und DE auf 3,72 ($\pm 1,44$) Laute ($p < 0,05$).

Eine identische Tendenz zeigte sich interessanterweise auch bei **Drehung der Startbox um 90°** (Abb. 16; S. 43). Während die Lautanzahl von DB und DD sich wieder nicht von der Standardsituation unterschied, erhöhten DC und DE ihre Ortungsaktivität signifikant gegenüber dem Standard. DC ortete bei Drehen der Startbox mit gleichzeitiger Drehung der Beleuchtungsposition im Mittel 36,7 ($\pm 12,9$) mal ($p < 0,001$) und bei unveränderter Beleuchtungsposition $32,72 \pm 9,23$ mal ($p < 0,001$). Fledermaus DE ortete 5,1 ($\pm 2,7$) mal ($p < 0,005$) bzw. 4,8 ($\pm 2,6$) mal ($p < 0,005$).

In den **Attrappenversuchen** änderten die Versuchstiere DB, DD und DE die Lautabgabe im Vergleich zum Standard nicht, einzig bei Versuchstier DC ließ sich eine Steigerung der Echoortungsaktivität bei Einsatz der Gitter- und der Rechteckattrappe registrieren. Bei Bewertung dieser Ergebnisse muß man allerdings beachten, daß nur die Ortungslaute ausgewertet wurden, die beim Anflug an den Standardhangplatz abgegeben wurden. Da in manchen Fällen nur wenige Flüge an den HP3 vorlagen, ist die Stichprobengröße z.T. sehr klein. Aus diesem Grund liegen auch keine Daten über die Echoortungsaktivität bei Einsatz der Attrappe ohne Muster vor.

Bei **Anhebung des Arenabodens** veränderte sich die Rufaktivität bei keinem der vier Versuchstiere signifikant gegenüber dem Standard (Abb. 17; S. 44). Versuchstier DB gab in dieser Situation im Mittel 7,5 ($\pm 5,3$) Laute ab, DC ortete 22,1 ($\pm 10,03$) mal, bei Fledermaus DD ließen sich im Mittel 3,1 ($\pm 0,7$) Laute registrieren und DE stieß im Schnitt 2,3 ($\pm 0,3$) Echoortungsrufe aus.

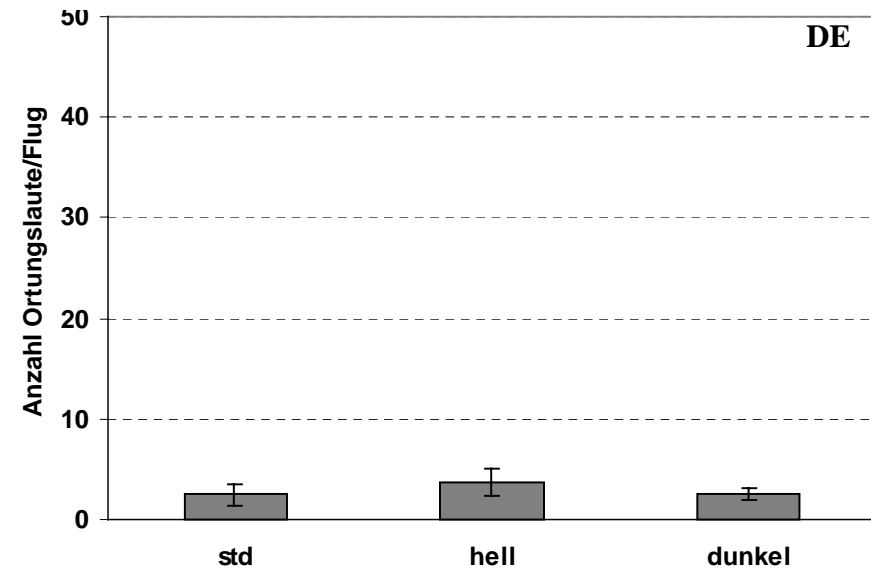
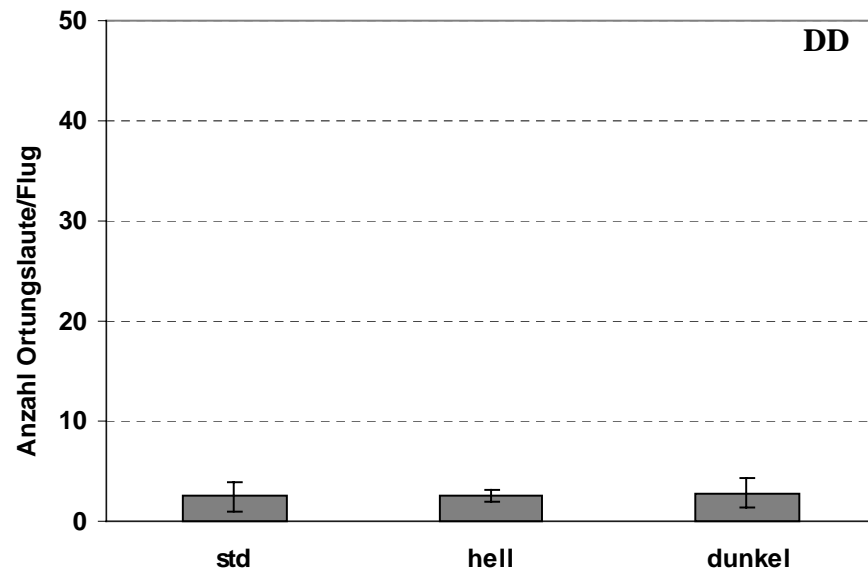
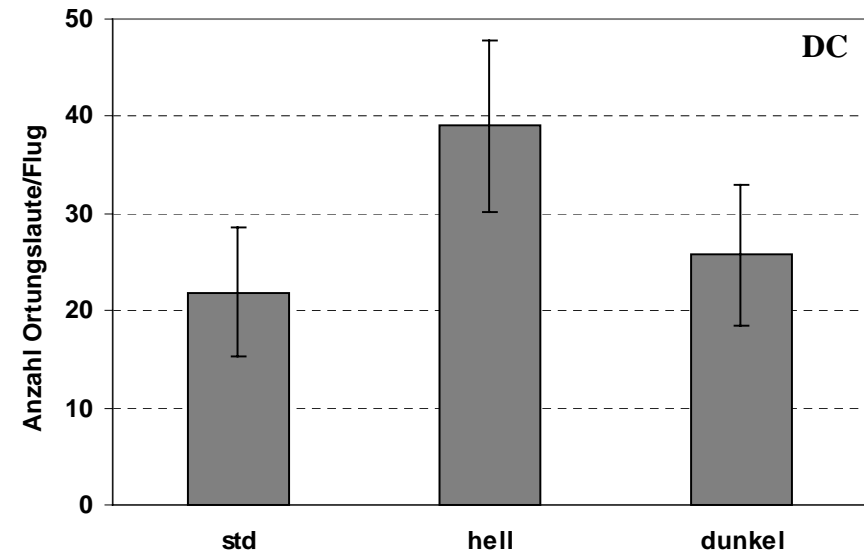
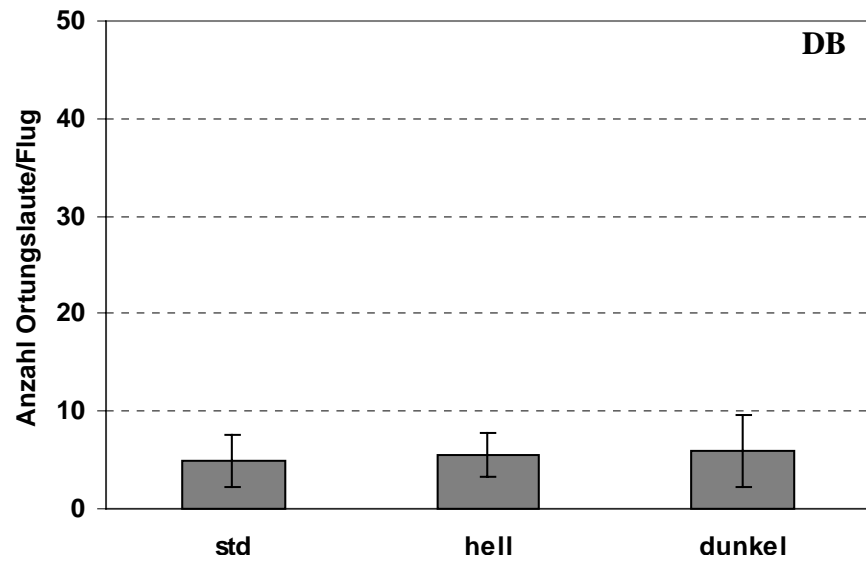


Abb. 15: Mittlere Anzahl Ortungslaute pro Flug der Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) in den **Hell- und Dunkel-Versuchen** (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

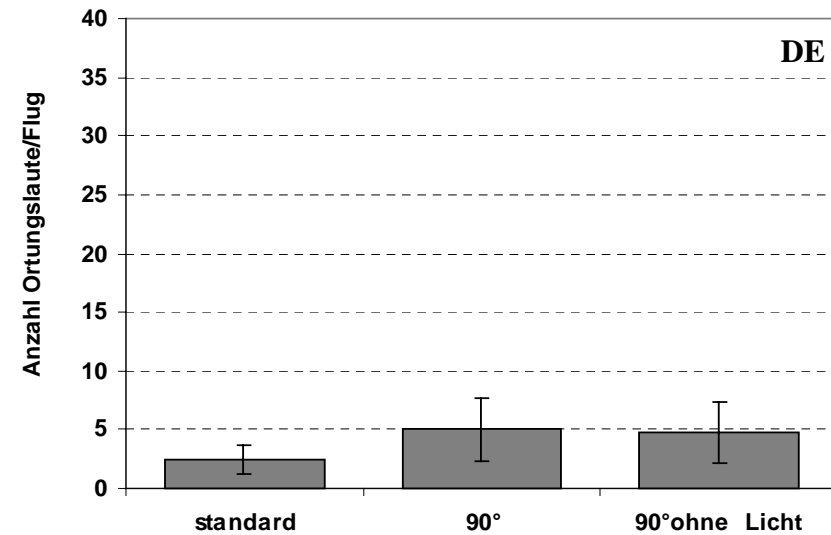
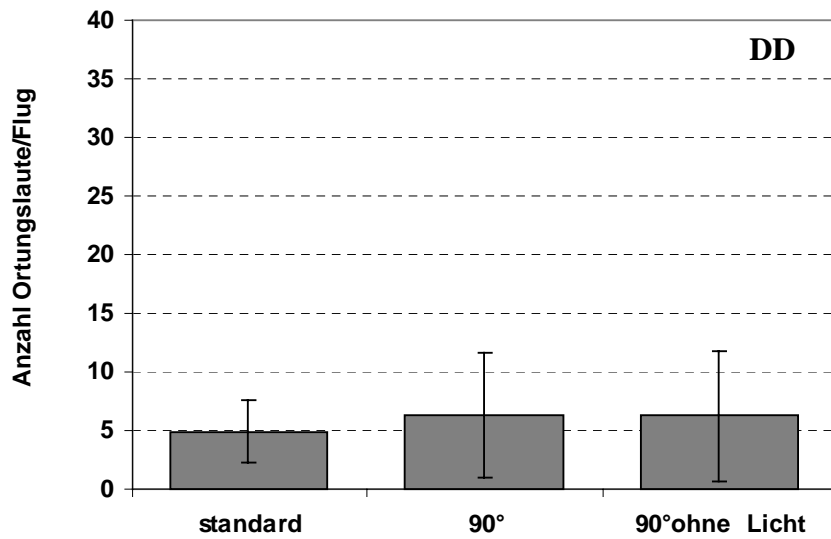
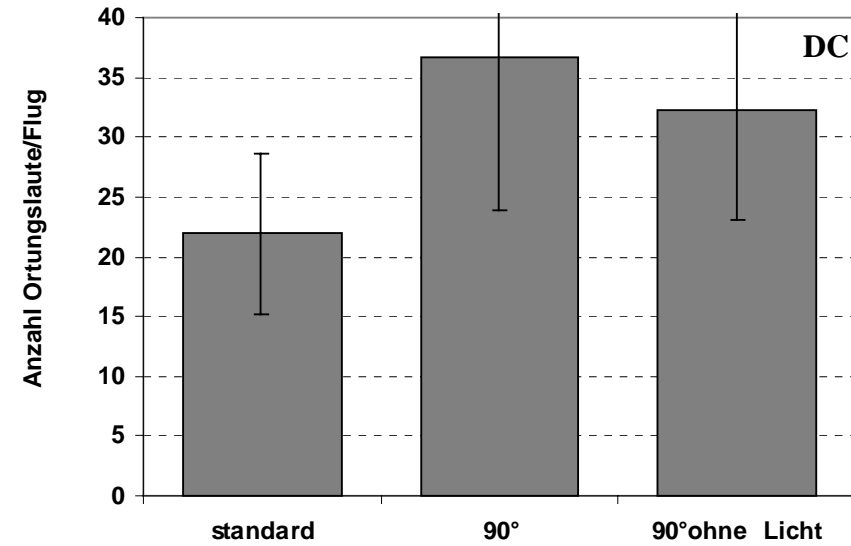
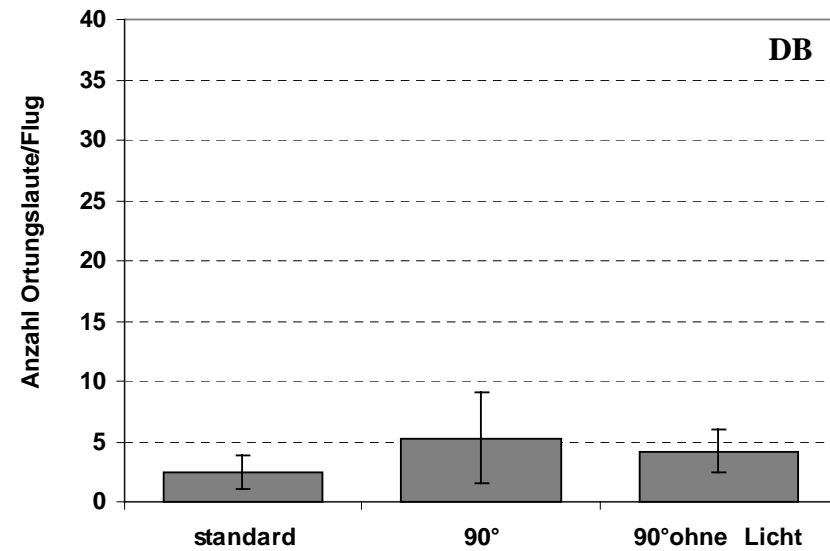


Abb. 16: Mittlere Anzahl Ortungslaute pro Flug der Versuchstiere (DB, DC, DD, DE) bei **Drehung der Startbox mit und ohne Lichtdrehung** (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

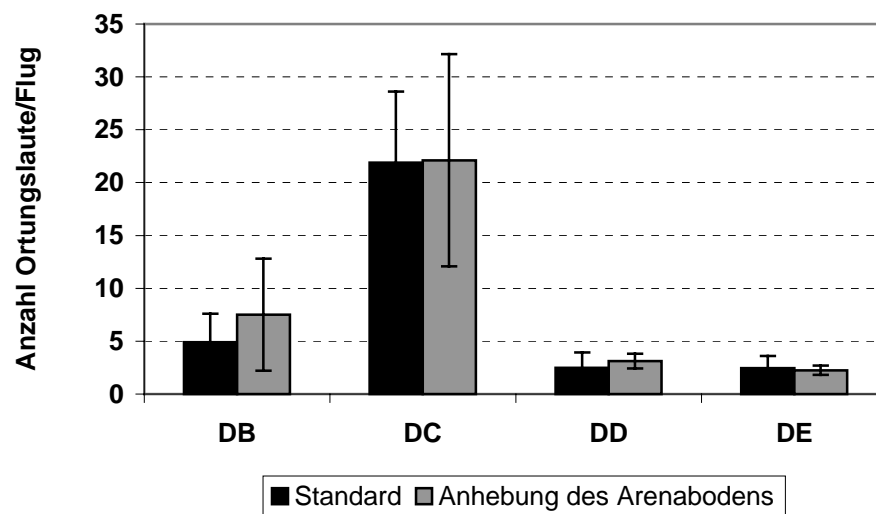


Abb. 17: Mittlere Anzahl von Ortungslauten pro Flug der vier Versuchstiere bei **Anhebung des Arenabodens** (Mittelwerte mit Standardabweichung).

3.2 Viertelkreisarena

In dieser Versuchsanlage stand die translatorische Flugkomponente im Vordergrund.

3.2.1 Experiment A

In diesem Versuchsblock war die Ausflughöffnung der Startbox im Standard auf die Mittellinie der Anlage ausgerichtet (s. 2.4.2.1.1, S. 17). Eine direkt gegenüber in die Zielwand eingelassene LED diente als visueller Marker, der Echoanweiser befand sich 35 cm weiter rechts. Es wurden drei kritische Versuchsansätze durchgeführt:

- *Drehen der Startbox* (s. 2.4.2.1.2, S. 17)
- *Verschieben der Landmarken* (s. 2.4.2.1.3, S. 18)
- *Drehen der Startbox und gleichzeitiges Verschieben der Landmarken* (s. 2.4.2.1.4, S. 18)

Die Auswertung der Ergebnisse dieser drei Versuchsansätze sowie der Standardflüge erfolgte nach den bereits aufgeführten Kriterien (s. 2.5, S. 19).

Zum besseren Verständnis werden zunächst die Standardflugbahnen der vier Tiere dargestellt und anschließend die Wahl des Landplatzes in der Standardsituation. Danach werden die Flugwege und die Landpositionen jedes Tieres in den kritischen Situationen, normiert auf die individuelle Landposition in der Standardsituation beschrieben. Anschließend folgt die Feinanalyse, in der gemäß Kapitel 2.5 die Standardflüge und die kritischen Situationen hinsichtlich der verschiedenen Kriterien untersucht und verglichen wurden.

3.2.1.1 Eingewöhnung und Andressur

Als Eingewöhnungsphase wird der Zeitraum bezeichnet, welcher der eigentlichen Dressur vorausgeht. Die Tiere werden in dieser Phase an die Versuchsanlage gewöhnt und mit der prinzipiellen Dressuraufgabe vertraut gemacht. Der Eingewöhnung folgt dann die eigentliche Dressur, in der die Fledermäuse die gestellte Aufgabe erlernen müssen.

Alle vier Versuchstiere zeigten in der Eingewöhnungsphase ein ähnliches Verhalten. Sie verließen in den ersten Tage die Startbox nicht und mußten in ihren Aufenthaltskäfigen nachgefüttert werden. Erst nach einer Woche flogen sie in die Versuchsarena und landeten an der Futterstelle.

Auch in der nachfolgenden Andressurphase verhielten sich die Tiere einheitlich. Sie verließen die Startbox sehr schnell, landeten jedoch zunächst vorwiegend in einer der beiden Ecken der Versuchsarena. Erst nach vier Wochen lernten die Tiere ihr vorgegebenes Standardziel anzufliegen, erreichten aber dann innerhalb von nur zwei Wochen (ca. 400 Flüge pro Tier) die geforderte Dressursicherheit (s. 2.3, S. 13).

3.2.1.2 Flugbahn und Wahl des Landeplatzes

Als Flugbahnen wurden die zweidimensionalen Projektionen der Nackenkoordinaten in 40 ms-Intervallen während des Fluges aus der Aufsicht betrachtet (s. 2.5.3, S. 20). Diese Darstellung erlaubt eine Untersuchung der Variabilität im Flugverhalten.

Standardsituation

In die Auswertung unter Standardbedingungen gingen die Flüge der vier Versuchstiere ein, die sie im Verlauf der dreimonatigen Trainingszeit absolvierten. Die Flugbahnen sind in Abb. 18 (S. 47) dargestellt. Die Abszisse der Graphiken 18 entspricht der Mittelachse der Flugarena. Eine Abweichung von der Mittellinie der Arena nach rechts stellt sich durch negative Werte dar, eine Abweichung nach links entsprechend durch positive Werte. Das Standardziel lag in Experiment A um 17,5 cm rechts von der Mittellinie (s. 2.4.2.1.1, S. 17).

Die Flugbahnen der vier Tiere in der Standardsituation waren individuell unterschiedlich (Abb. 18, S. 47). Während die Fledermäuse D1, D3 und D4 unmittelbar nach dem Start weit über die direkte Start-Ziel-Verbindung hinaus nach rechts flogen und sich dann im letzten Drittel des Fluges nach links wendeten, um das Ziel anzufliegen, drehte Versuchstier D2 nach dem Start leicht nach links ab, um dann kurz vor der Landung nach rechts zu fliegen. D2 erreichte das Ziel also in einer Rechtskurve, die anderen drei Tiere in einer Linkskurve.

Betrachtet man die Landepositionen in der Standardsituation (Abb. 19, S. 48), so wird deutlich, daß keines der vier Tiere exakt am Standardziel landete. Die größte Abweichung zeigte dabei Fledermaus D2, die 17,47 (\pm 7,13) cm links vom Standardziel landete. Die anderen drei Tiere landeten deutlich näher am Standardziel D1 wich nur 0,2 (\pm 3,04) cm nach links ab, D3 5,5 (\pm 2,29) cm und D4 7,5 (\pm 4,66) cm).

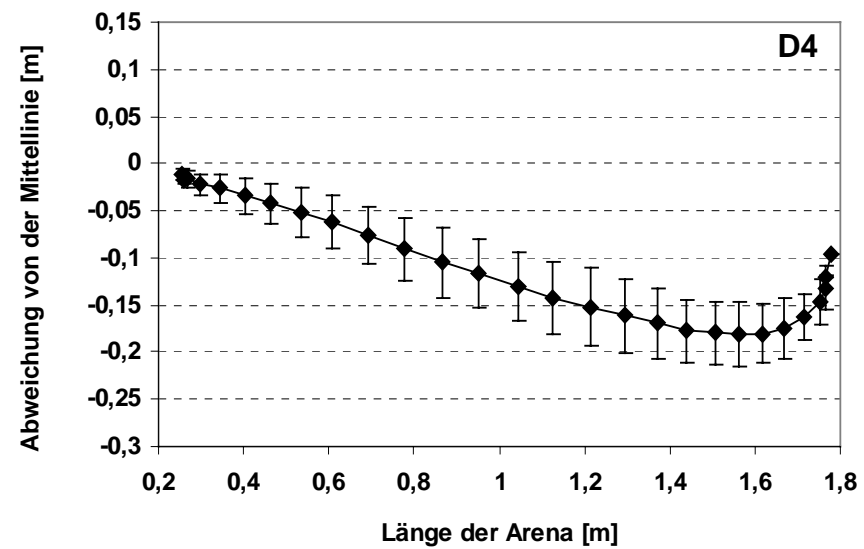
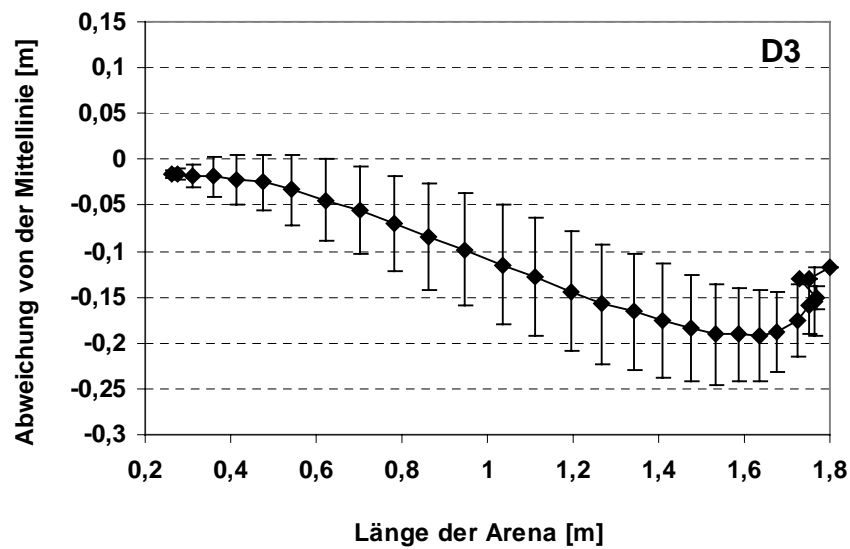
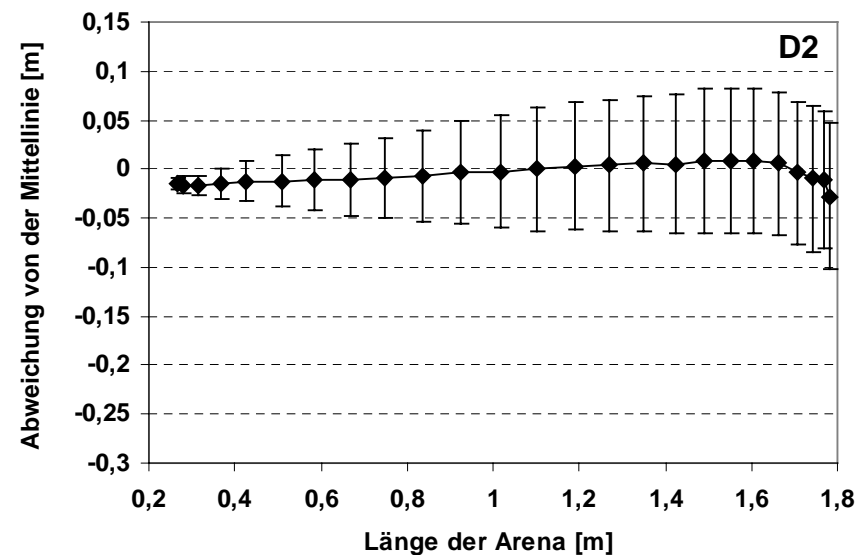
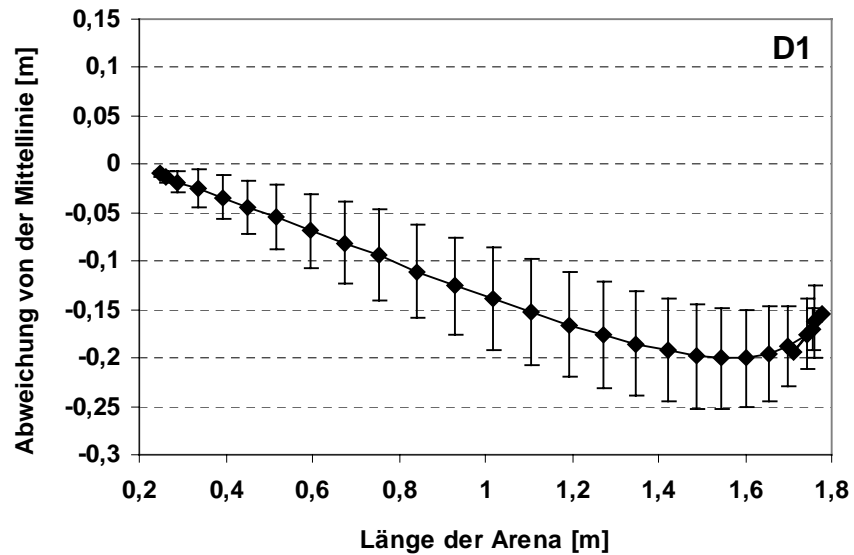


Abb. 18: Darstellung der Nackenkoordinaten der vier Tiere (D1, D2, D3, D4) als Abweichungen von der Arenamittellinie während des **Standardfluges** (Mittelwerte mit Standardabweichung in Y-Richtung, jew. n=20).

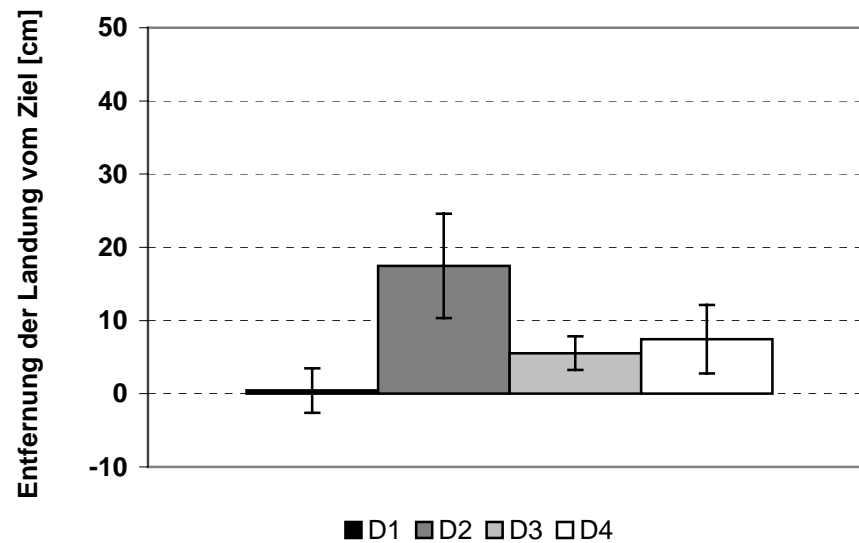


Abb. 19: Abstand der Landeposition der vier Tiere (D1-D4) in der **Standardsituation** von der exakten Zielposition (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

Kritische Versuche

Auf die Veränderungen in den kritischen Versuchen reagierten die vier Versuchstier einheitlich (s. Abb. 20, S. 49). Dargestellt sind hier die Mittelwerte von 20 Flügen in der jeweiligen kritischen Situation, normiert auf den individuellen Standardflugweg. Für eine statistische Analyse der Flugbahnen in den kritischen Versuchen wurde die Arena und somit der Flugweg in vier Sektoren unterteilt, wobei Sektor 1 dem ersten Viertel der Arena (gemessen an der Arenalängsachse), entsprechend Sektor 2 dem zweiten, Sektor 3 dem dritten und Sektor 4 dem vierten Viertel der Arena entsprach. Die einzelnen Phasen der Flugbahnen konnten so miteinander verglichen werden.

Die **Drehung der Startbox** (s. 2.4.2.1.2, S. 17) wurde von allen vier Tieren dahingehend kompensiert, daß sie an der ursprünglichen Standardposition landeten. Fledermaus D1 (Abb. 20, S. 49) startete von der gedrehten Austrittsleiter, richtete sich aber direkt in Richtung des Standardziels, so daß bereits ab dem dritten Sektor bis hin zur Landung kein signifikanter Unterschied mehr zum Standardflugweg zu ermitteln war. Auf eine **Verschiebung der Landmarken** (s. 2.4.2.1.3, S. 18) reagierten alle vier Tiere mit einer Korrektur ihres Flugweges. Das neue, durch die Landmarken markierte Ziel, lag 17,5 cm links von der Arenamittellinie. Es wird deutlich, daß Fledermaus D1 (Abb. 20, S. 49) zwar seinen Flugweg veränderte (bereits im ersten Sektor, d.h. unmittelbar nach dem Start, unter-

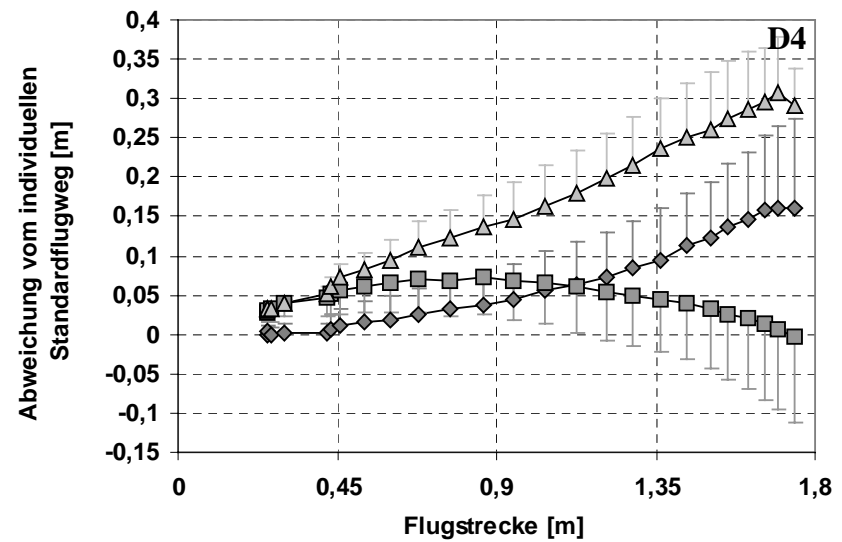
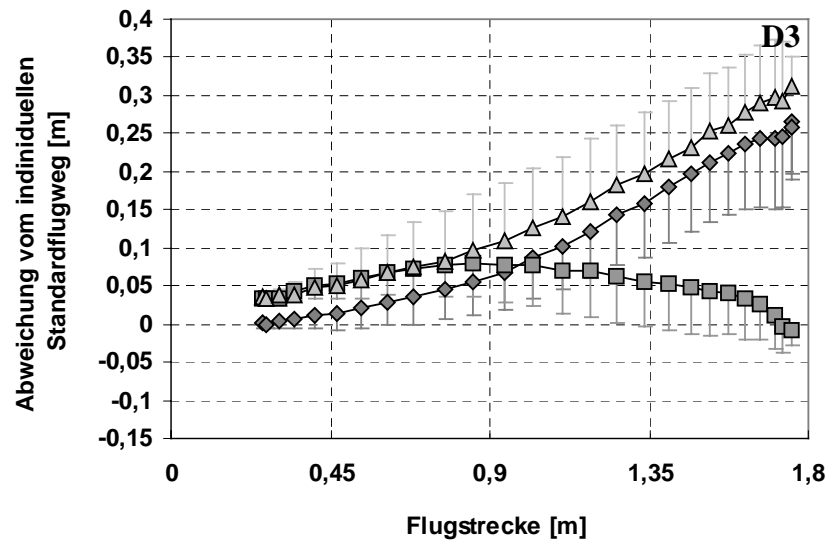
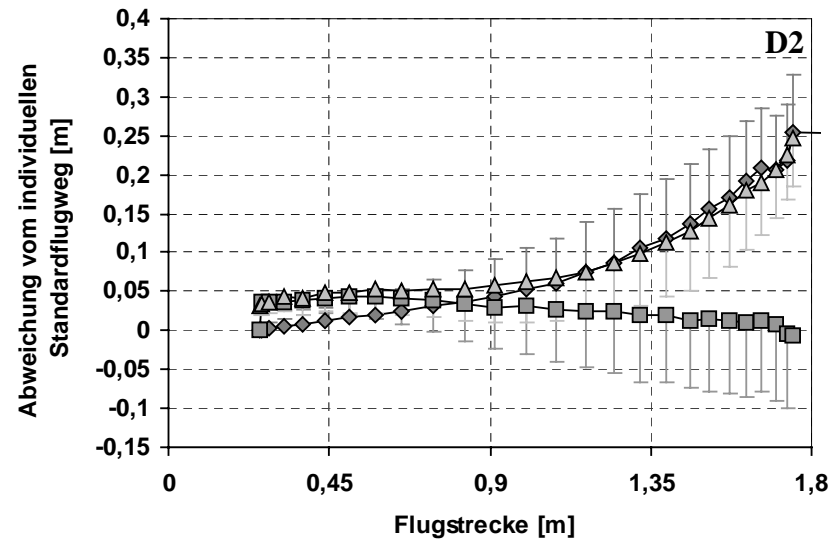
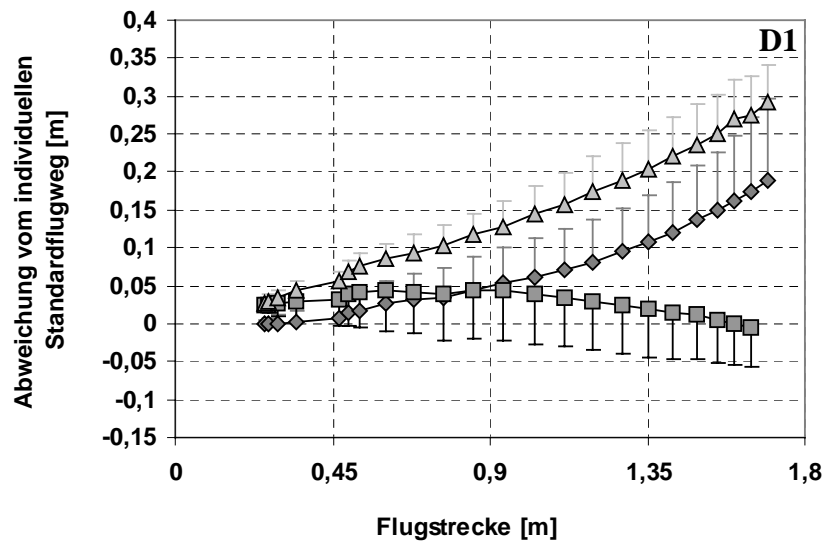


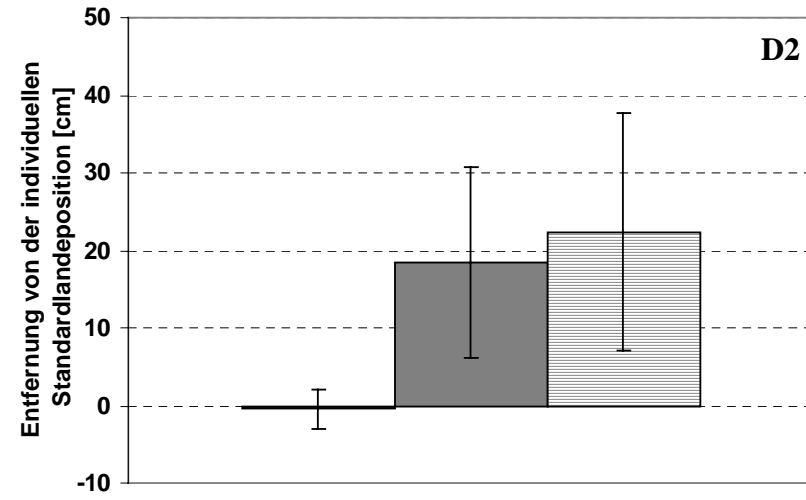
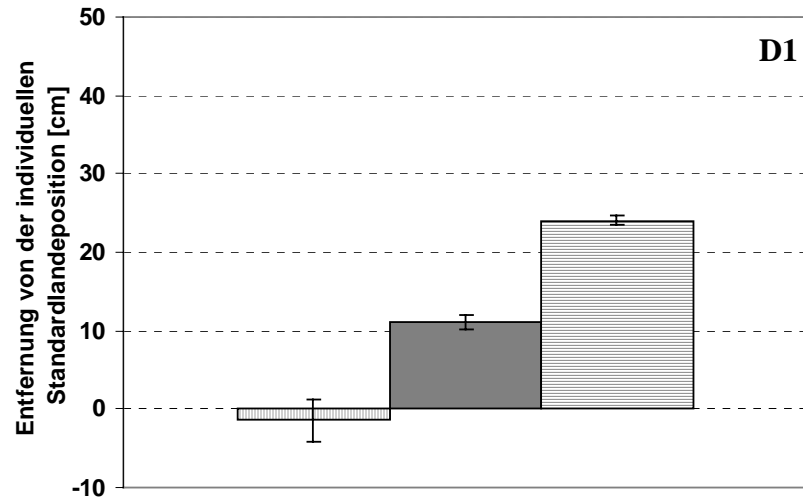
Abb. 20: Abweichung der Flugwege der vier Versuchstiere (D1-D4) vom Standardflugweg in den drei kritischen Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

schied sich der Flugweg signifikant vom Standardflugweg ($p < 0,005$; U-Test)), das neue Ziel aber dennoch nicht anflug.

Ähnlich verhielt sich auch Individuum D2 in dieser Versuchssituation (Abb. 20, S. 49). Auch bei dieser Fledermaus unterschied sich der Flugweg bereits in Sektor 1 signifikant ($p < 0,005$; U-Test) vom Standardflugweg, d.h. das Tier korrigierte bereits unmittelbar nach dem Start seinen Flugweg in Richtung des neuen Ziels. Insgesamt läßt sich festhalten, daß alle vier Tiere, aufgrund der veränderten Anweiserpositionen, direkt nach dem Start eine Korrektur der Flugbahnen vornahmen. Diese Abweichung von der Standardflugbahn war bereits unmittelbar nach dem Start, in Sektor 1 statistisch absicherbar ($p < 0,005$; U-Test).

Bei einer **Verschiebung der Landmarken mit gleichzeitiger Drehung der Startbox** (s. 2.4.2.1.4, S. 18) kam es, mit Ausnahme von Versuchstier D2, bei allen übrigen Tieren zu den stärksten Abweichungen von der Standardflugbahn. Bei allen Tieren waren in jedem der vier Sektoren signifikante Abweichungen der Flugbahnen von den individuellen Standardflugbahnen nachweisbar. Fledermaus D1, D3 und D4 (Abb. 20, S. 49) flogen nach dem Start konsequent in Richtung des neuen Ziels und änderten den Kurs über den gesamten Flugzeitraum nicht mehr. Etwas anders verhielt sich Versuchstier D2 (Abb. 20, S. 49). Auch diese Fledermaus flog auf einer vom Standardweg abweichenden Route das neue Ziel an. Da sie jedoch nicht korrekt am Ziel landete, flog sie ab dem zweiten Sektor auf der gleichen Flugroute wie bei der Verschiebung der Landmarken und landete wie in dieser Situation am Zielgitter. Bei Versuchstier D1, D3 und D4 unterschieden sich die Flugwege in dieser Situation bereits im ersten Sektor signifikant vom Flugweg in der Versuchsserie Verschieben der Landmarken ($p < 0,05$), bei Fledermaus D2 waren keine Unterschiede feststellbar.

Die Darstellung der Landepositionen in den kritischen Versuchen (Abb. 21, S. 51) macht die oben beschriebenen Tendenzen nochmals deutlich. Dargestellt sind hier die Landepositionen der vier Versuchstiere in den drei kritischen Versuchen, normiert auf die individuelle Landeposition der Standardsituation (s. Abb. 19, S. 48). Eine Abweichung von der 0-Linie nach oben in den Abbildungen (positives Vorzeichen) entspricht einer Abweichung vom Standardziel nach links, d.h. in Richtung der LED, eine Abweichung nach unten (negatives Vorzeichen) einer Abweichung vom Standardziel nach rechts, d.h. in Richtung der akustischen Landmarke.



□ Startbox rotiert □ Landmarken verschoben ▨ Kombination

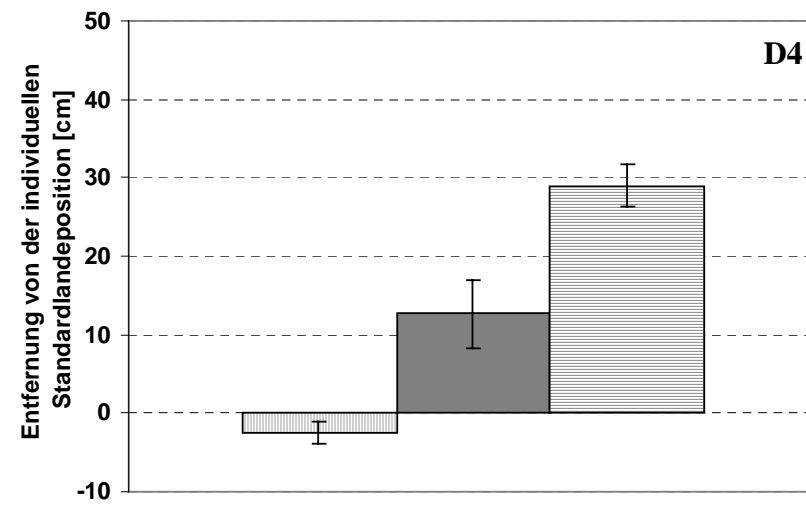
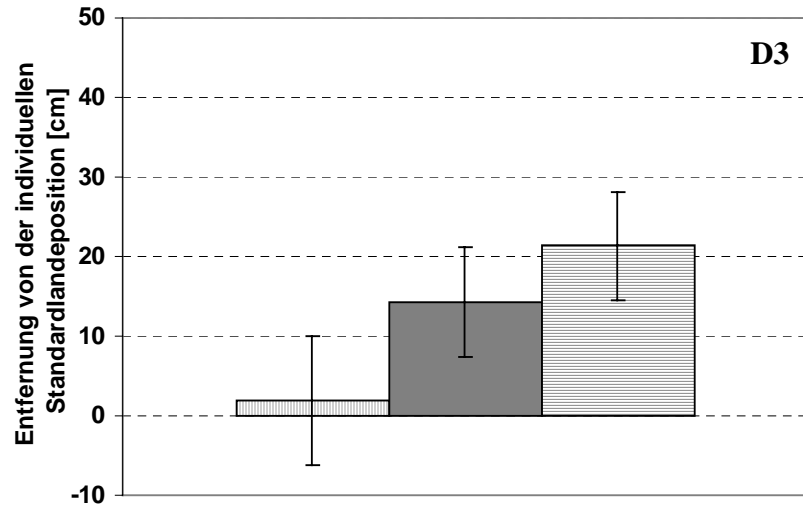


Abb. 21: Abstand der Landeposition der vier Versuchstiere (D1-D4) von der individuellen Standardlandeposition in den drei kritischen Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

Bei **Drehung der Startbox** streute die Landeposition aller vier Versuchstiere einheitlich um das Standardziel (Abb. 21, S. 51). Statistisch ließ sich diese Versuchsreihe bei keinem der Versuchstiere von der Standardsituation trennen. Im Gegensatz dazu stehen die Ergebnisse der beiden anderen kritischen Versuche. Beim **Verschieben der Landmarken** zeigten alle vier Tiere eine Abweichung nach links in Richtung des neuen, durch die verschobenen Landmarken markierten Ziels. Versuchstier D1 wich $11,21 (\pm 9,15)$ cm nach links ab, Tier D2 $21,81 (\pm 21,32)$ cm, Fledermaus D3 $14,33 (\pm 6,87)$ cm und Tier D4 $12,67 (\pm 4,4)$ cm. Trotz der großen Streuung unterschied sich diese Abweichung bei allen vier Tieren signifikant von der Standardsituation ($p < 0,005$, U-Test). In diesem Versuchsansatz lag das neue Ziel 35 cm links vom Standardziel. Auffälligerweise landete jedoch keines der Versuchstiere exakt an der neuen, durch Landmarken markierten Zielposition, sondern erreichten stets nur eine Position zwischen dem neuen und dem alten Ziel. Bei einer **Verschiebung der Landmarken mit gleichzeitiger Drehung der Startbox** verlagerte sich die Landeposition der Fledermäuse am stärksten in Richtung der neuen Zielposition. Damit kamen die vier Fledermäuse dem neuen Ziel (35 cm links von der Standardposition) am nächsten. D1 landete $24,06 \pm 0,24$ cm weiter links, D2 $22,37 \pm 25,04$ cm, D3 $21,31 \pm 6,83$ cm und Versuchstier D4 beendete seinen Flug im Mittel $29,01 \pm 2,61$ cm links vom Ziel der Standardsituation. Bei allen vier Tieren war die Abweichung der Landeposition in bezug auf die Standardsituation statistisch absicherbar ($p < 0,005$, U-Test). Mit Ausnahme von Versuchstier D2 unterschieden sich die Landepositionen der Kombination ebenfalls signifikant von der Landeposition bei alleinigem *Verschieben der Landmarken* ($p < 0,005$, U-Test).

3.2.1.3 Geschwindigkeit

Bei diesem Analyseparameter wurde überprüft wie stark die Fluggeschwindigkeit innerhalb der 20 Flüge einer Versuchssituation variierten und wie sich der Geschwindigkeitsverlauf in den unterschiedlichen Orientierungssituationen ändert. Die Geschwindigkeit wurde ermittelt, indem anhand der Videoaufnahmen zunächst zum Zeitpunkt jedes Standbildes der zum vorherigen Standbild zurückgelegte Weg bestimmt wurde. Aus der Addition aller zurückgelegten Wegstrecken ergibt sich dann die gesamte Weglänge, aus der sich mit $v = s/t$ (v = Geschwindigkeit, s = Strecke, t = Zeit) die Geschwindigkeit eines Tieres ermitteln läßt (s. 2.5.4, S. 21).

Standardsituation

Die Veränderungen der Fluggeschwindigkeiten der vier Versuchstiere in der Standardsituation (Abb. 22, S. 55) zeigen ein konstantes Muster. Die Schwankungen bewegten sich innerhalb eines Bereiches von max. 1 m/s. Im Vergleich der vier Individuen untereinander sind kaum Unterschiede erkennbar. Auf dem Weg zum 180 cm entfernten Standardhangplatz beschleunigten die Vampirfledermäuse in den Sekunden nach dem Start sehr stark und erreichten ihre Maximalgeschwindigkeit 0,4 m/s (D1 und D4) bzw. 0,45 m/s (D2 und D3) nach dem Start. Danach reduzierten sie ihre Geschwindigkeit kontinuierlich, so daß sich ein glockenförmiges Geschwindigkeitsprofil ergab. Auch die maximalen Fluggeschwindigkeiten waren sehr einheitlich und lagen zwischen 2,25 m/s (D1) und 2,49 m/s (D4).

Kritische Versuche

In den kritischen Versuchen wurde ebenfalls der Geschwindigkeitsverlauf untersucht. Da die Verläufe der Geschwindigkeitskurven denen aus dem Standardversuch sehr ähneln, wird auf eine weitere Abbildung hier verzichtet. In allen kritischen Versuchen zeigen die Geschwindigkeitskurven einen ähnlich stereotypen Verlauf wie in der Standardsituation. Die Tiere beschleunigten direkt nach dem Start und erreichten ihre Maximalgeschwindigkeit nach 0,4 s - 0,48 s. Anschließend reduzierten sie ihre Geschwindigkeit wieder kontinuierlich, so daß auch hier ein glockenförmiges Geschwindigkeitsprofil entstand. Auffällig ist allein, daß in der Versuchsreihe **Verschieben der Landmarken mit gleichzeitiger Drehung der Startbox** der Abfall der Fluggeschwindigkeiten nach Erreichen der Maximalgeschwindigkeit deutlich langsamer erfolgt als unter den drei anderen Versuchskonditionen. Insgesamt sind die Geschwindigkeitskurven der einzelnen kritischen Situationen bei keinem der Tiere statistisch voneinander trennbar.

3.2.1.4 Kopf-Rumpf-Winkel

Der Kopf-Rumpf-Winkel ist der Differenzwinkel zwischen der Körperlängsachse und der Längsachse des Kopfes (s. 2.5.6, S. 21). Über die Neigung des Kopfes während des Fluges lassen sich Aussagen über den bevorzugten Orientierungsmodus treffen. Negative Kopf-Rumpf-Winkel entsprechen immer einer Kopfwendung nach links, positive Werte einer Kopfdrehung nach rechts.

Standardsituation

Die Kopf-Rumpf-Winkel der vier Versuchstiere lagen in der Standardsituation (Abb. 23, S. 56), bei allen Versuchstieren im Mittel zwischen 0 und -5° . Dabei traten z.T. sehr große Abweichungen zwischen den einzelnen Flügen eines Tieres auf (bis zu $\pm 15^\circ$). Interessant ist bei der Analyse der Standardflüge, daß zwar zwischen den einzelnen Flügen eines Individuums starke Schwankungen auftraten, daß aber der Kopf-Rumpf-Winkel innerhalb eines Fluges nahezu konstant gehalten wurde (ohne Abb., Schwankungen unter 10°).

Kritische Versuche

In allen kritischen Versuchssituationen ergaben sich nahezu identische Kurvenverläufe. In keinem Fall waren signifikante Unterschiede zur Standardsituation nachweisbar. Bei **Verschieben der Landmarken mit gleichzeitiger Drehung der Startbox** (s. 2.4.2.1.4, S. 18) bewegten sich die Kopf-Rumpf-Winkel ebenfalls zwischen -5° und 0° . Auffällig war hier jedoch, daß die Schwankungsbreite bei allen Tieren innerhalb der 20 Flüge am Ende des Fluges besonders groß wurde. Es ergaben sich Standardabweichungen von bis zu $\pm 20^\circ$.

3.2.1.5 Anzahl der Flügelschläge pro Flug

Es wurde die Anzahl der Flügelschläge pro Flug ermittelt, wobei von jedem Versuchstier fünf Standardflüge der ersten sowie der letzten fünf Versuchstage auf dieses Kriterium hin untersucht wurden (s. 2.5.5, S. 21).

Insgesamt war die Variabilität in der Zahl der Flügelschläge sowohl innerhalb eines Individuums als auch zwischen den verschiedenen Tieren gering (Abb. 24, S. 57). Tier D1 benötigte im Mittel 8,0 Flügelschläge ($\pm 0,86$), um die gesamte Flugstrecke zu bewältigen, während D2 einen, D3 und D4 im Mittel nur zwei Flügelschläge mehr benötigten. Auch innerhalb der Individuen schwankte die Anzahl der Flügelschläge pro Flug um 3 (D1, D2), bzw. 2 Flügelschläge (D3, D4). Die zunehmende Flugerfahrung in der Arena hatte keinen Einfluß auf der Zahl der Flügelschläge pro Flug. Unterschiede zwischen Versuchsbeginn und Versuchsende waren nur minimal und statistisch nicht nachweisbar.

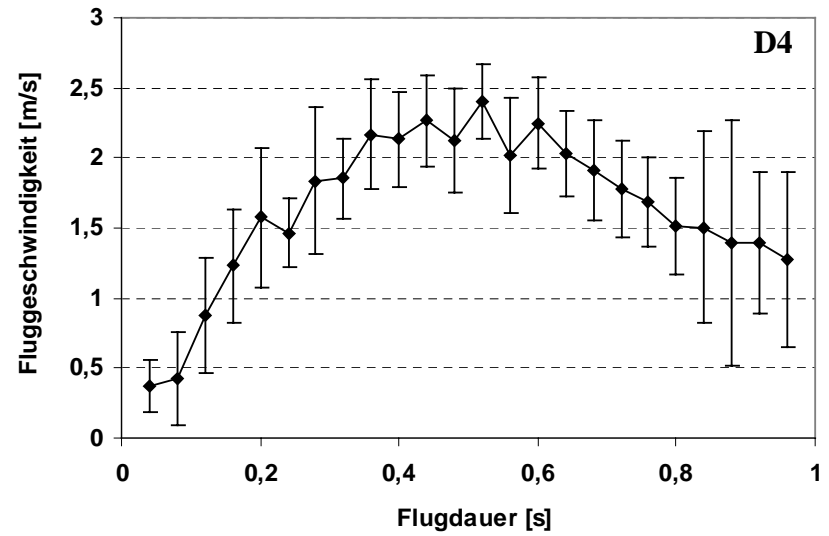
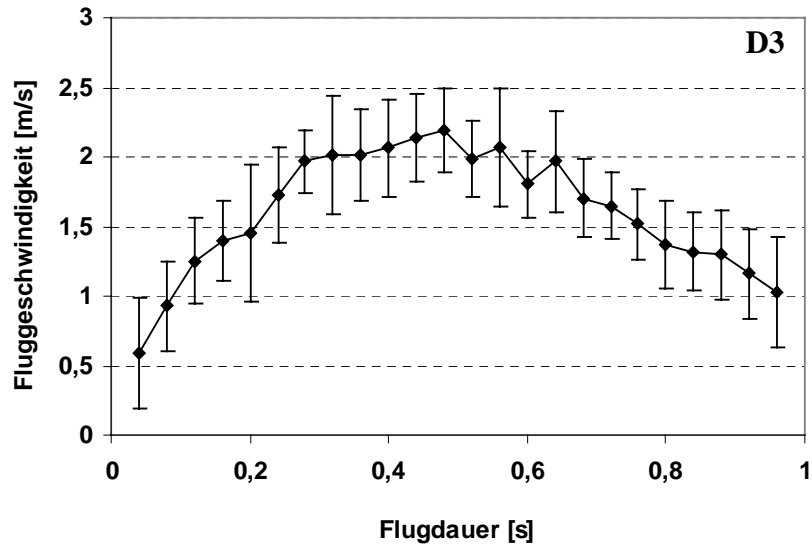
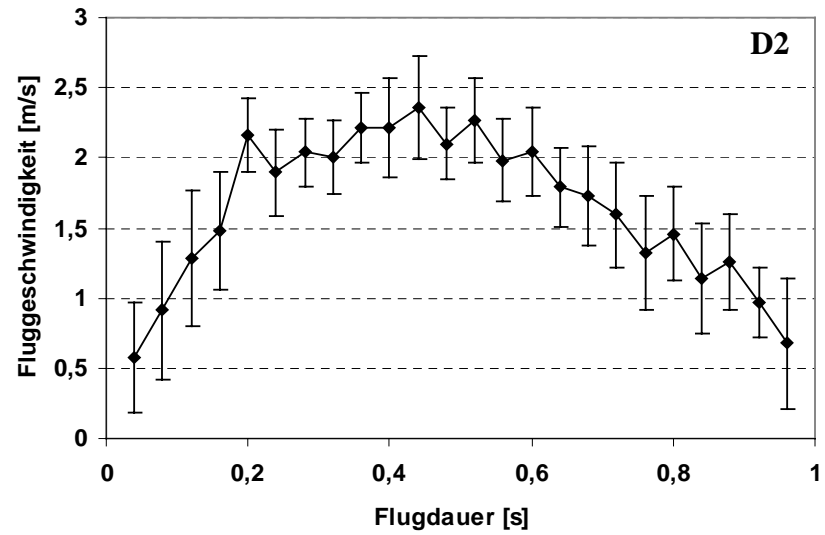
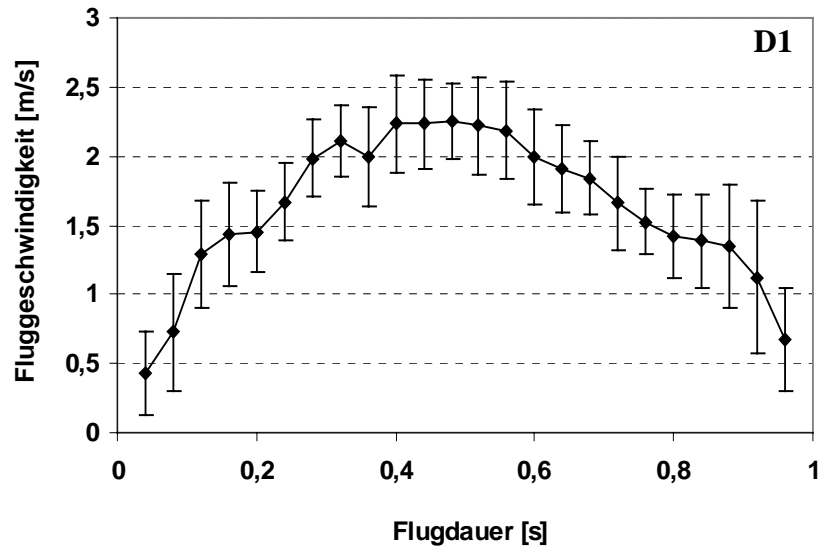


Abb. 22: Geschwindigkeitskurven der vier Versuchstiere (D1-D4) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

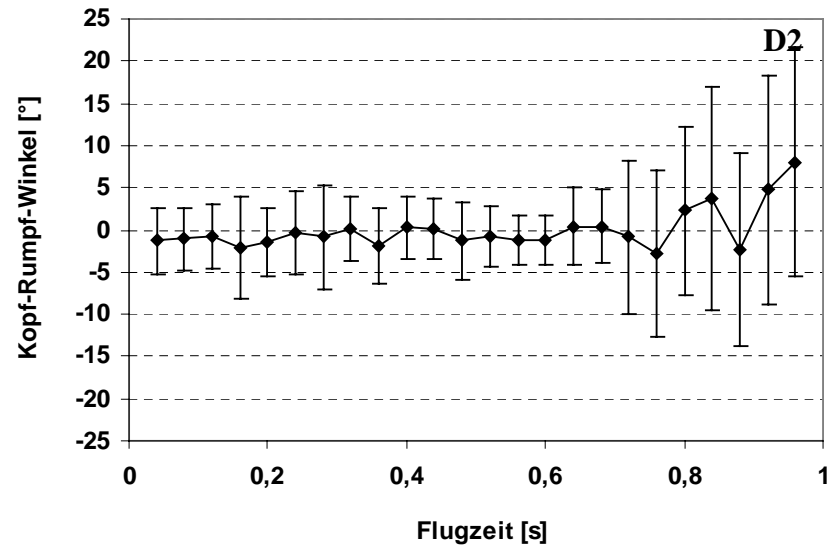
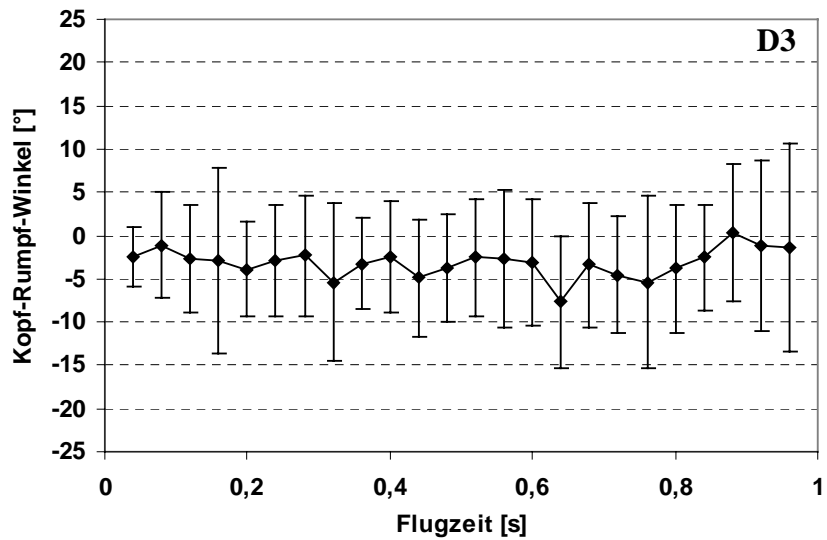
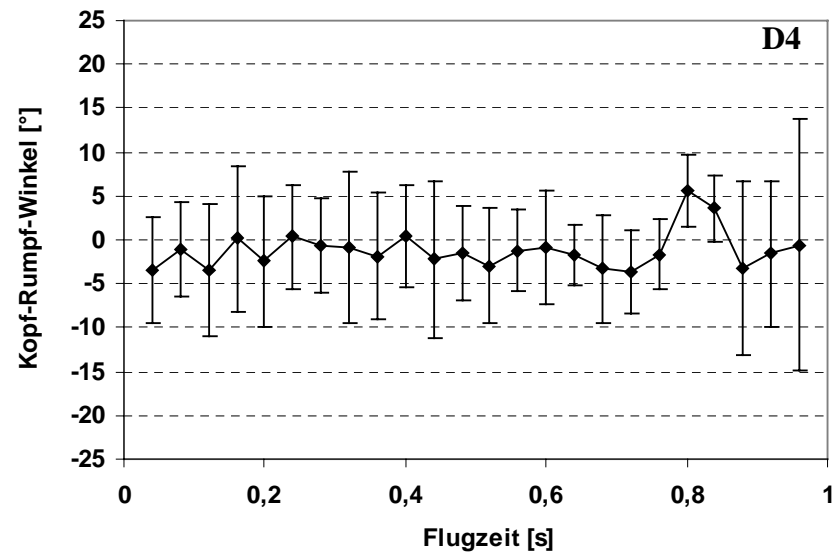
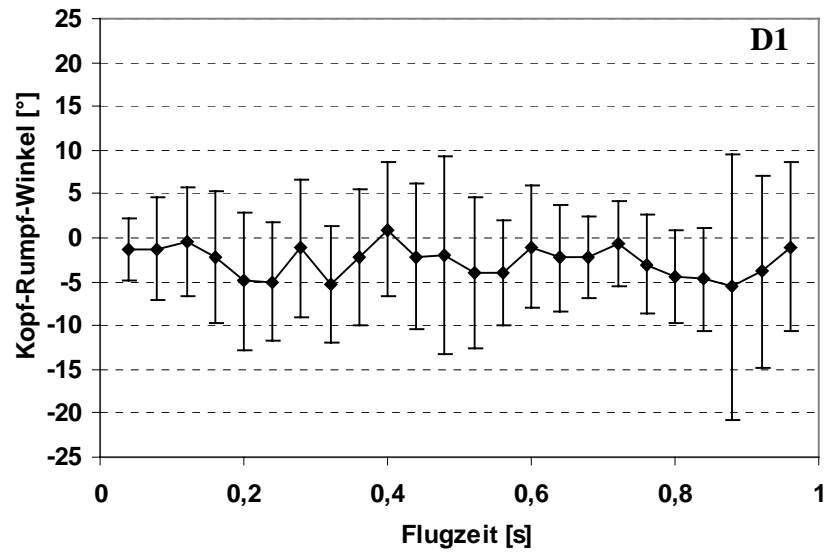


Abb. 23: Kopf-Rumpf-Winkel der vier Versuchstiere (D1, D2, D3, D4) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

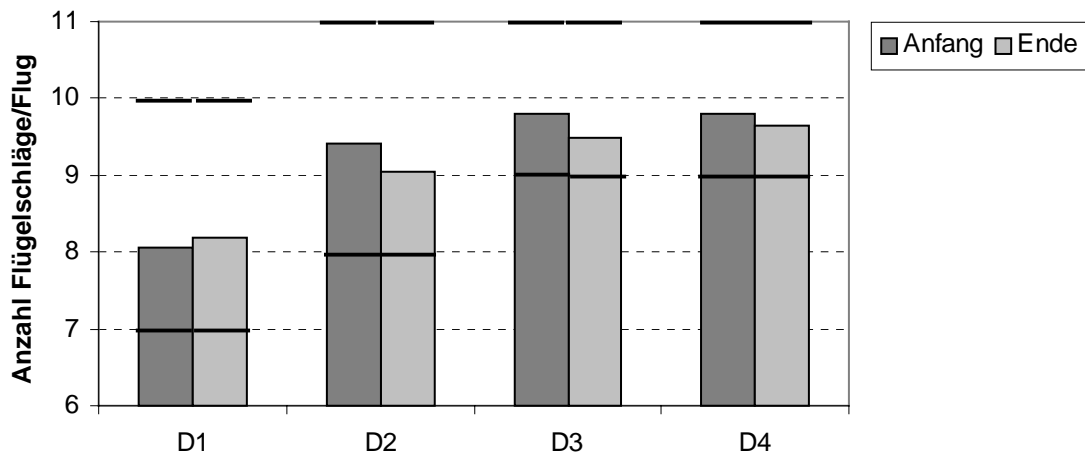


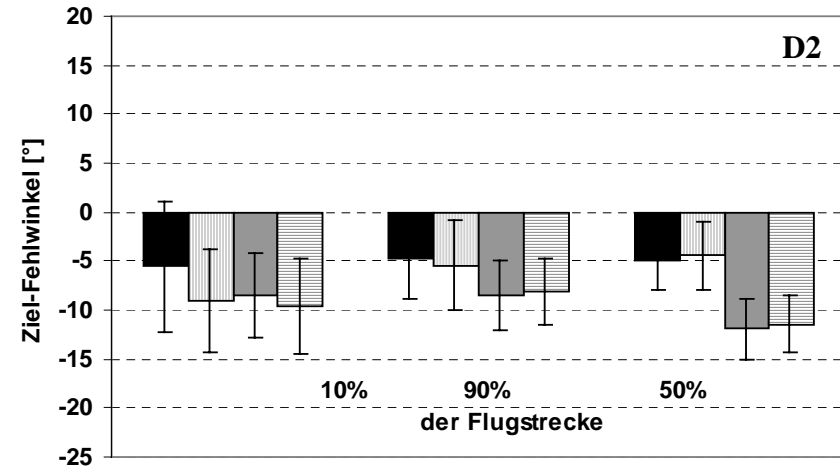
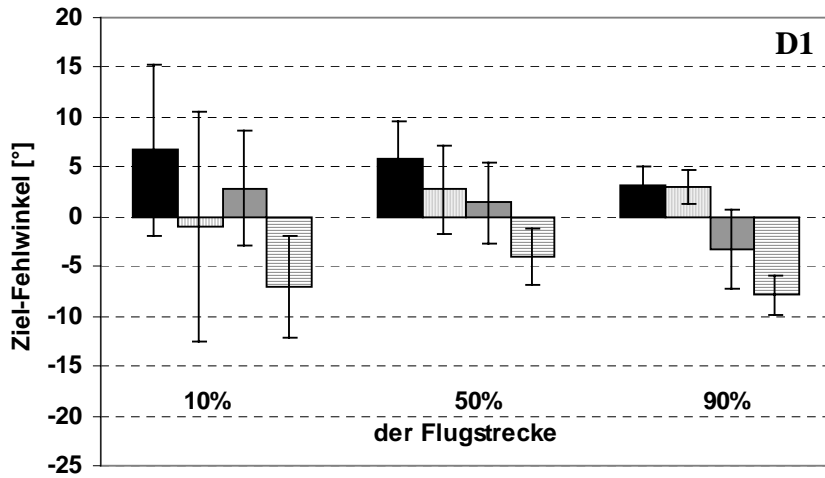
Abb. 24: Anzahl Flügelschläge der vier Versuchstiere zu Beginn der Experimente und gegen Ende der Untersuchungen (Mittelwerte, $n=5$). Die schwarzen Linien markieren jeweils die minimalen und maximalen Werte.

3.2.1.6 Ziel-Fehlwinkel

Die Abweichung der Flugbahn der Fledermäuse von der direkten Start-Standardziel-Verbindung wird als Ziel-Fehlwinkel (s. 2.5.8, S. 23) bezeichnet. Er beschreibt den Winkel zwischen der Geraden Start-Standardziel und der Geraden Start-tatsächliche Tierposition und wurde nach 10, 50 und 90 % der Flugstrecke ermittelt. Ein Vergleich der Ziel-Fehlwinkel zu den unterschiedlichen Zeitpunkten in den verschiedenen Versuchsansätzen erlaubt Angaben über das Orientierungsverhalten der Tiere während der verschiedenen Situationen. Positive Ziel-Fehlwinkel entsprechen einer Abweichung von der direkten Start-Ziel-Verbindung nach rechts, negative entsprechend einer Abweichung nach links.

Standardsituation

Die Abweichung der Ziel-Fehlwinkel von der direkten Start-Ziel-Verbindung von Versuchstier D1 wurde mit zunehmender Flugstrecke immer kleiner (Abb. 25, S. 58). Nach 10 % der Flugstrecke betrug sie noch $6,6 \pm 8,5^\circ$, und nach 90 % des Fluges nur noch $3,2 \pm 1,8^\circ$. Versuchstier D2 zeigte ähnliche, aber nicht so stark ausgeprägte Tendenzen (Abb. 25, S. 58). Auch bei dieser Fledermaus verringerte sich der Ziel-Fehlwinkel mit zunehmender Flugstrecke. Er betrug nach 10 % des Fluges $-5,6 \pm 6,7^\circ$, nach 50 % $-4,8 \pm 3,9^\circ$ und nach 90 %, kurz vor der Landung, ebenfalls $-4,8 \pm 3,1^\circ$. In diesem Fall hatten alle Ziel-Fehlwinkel negative Vorzeichen, da D2 sein Ziel in einer Rechtskurve anflog (s. Abb. 18, S. 47). D3 zeigte nach 10 % des Fluges einen sehr kleinen mittleren Ziel-Fehlwinkel von $-1,6 \pm 10,8^\circ$. Dieser stieg dann nach 50 % auf $3,5 \pm 3,8^\circ$ an, um bei 90 % der Flugstrecke



■ Standard □ Startbox rotiert ▒ Landmarken verschoben ▨ Kombination

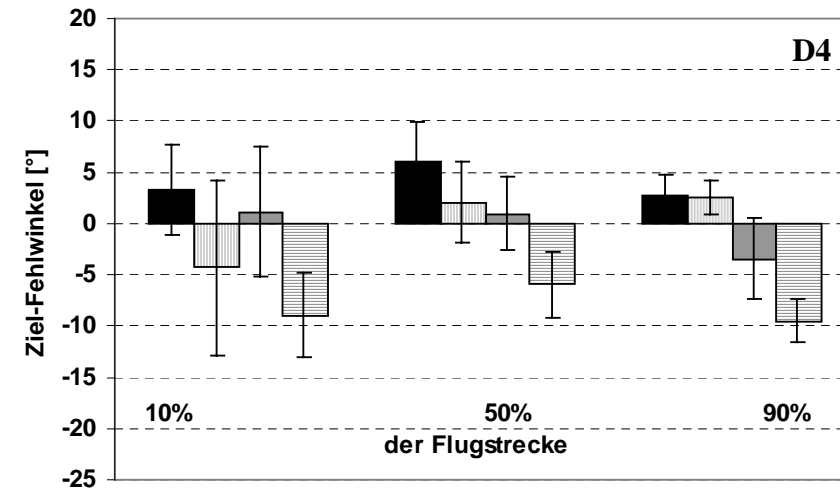
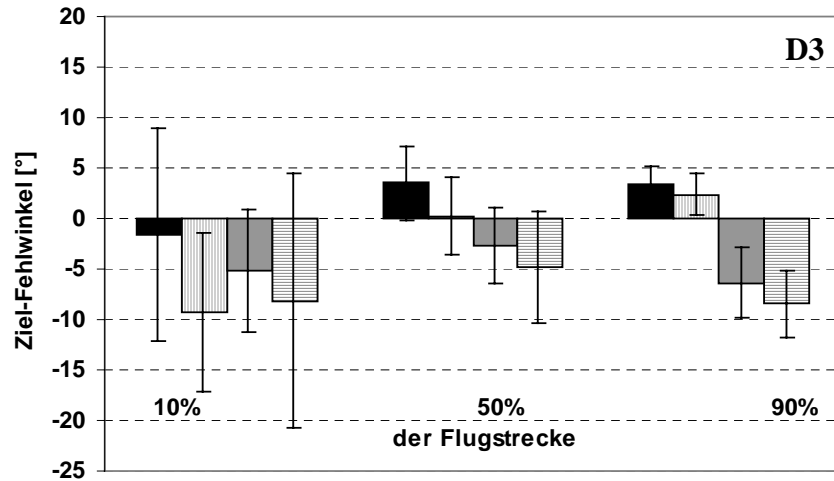


Abb. 25: Ziel-Fehlwinkel der vier Versuchstiere (D1-D4) in den vier Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

wieder auf $3,4 \pm 1,7^\circ$ abzufallen. Insgesamt waren die Ziel-Fehlwinkel also deutlich kleiner als bei den beiden anderen Versuchstieren, was auf einen direkteren Flug hindeutet. Fledermaus D4 begann ihren Flug mit einer relativ geringen Abweichung von der direkten Fluglinie ($3,3 \pm 4,4^\circ$ bei 10 %), der Ziel-Fehlwinkel stieg nach 50 % der Strecke auf $6,1 \pm 3,7^\circ$ an, um dann nach 90 % der Flugstrecke wieder auf $2,7 \pm 2,1^\circ$ abzufallen (Abb. 25, S. 58).

Kritische Versuche

In der kritischen Situation **Verschieben der Landmarken** (s. 2.4.2.1.3, S. 18) zeigten alle Tiere an allen 3 Meßpunkten deutlich von der Standardsituation abweichende Ziel-Fehlwinkel. Bei 90 % der Flugstrecke war die Position der Tiere eindeutig in Richtung der neuen Position der Landmarken verschoben (D1: $-3,3 \pm 4,13^\circ$; D2: $-11,9 \pm 3,1^\circ$; D3: $-6,4 \pm 3,5^\circ$; D4: $-3,5 \pm 3,9^\circ$). Anders stellte sich die Situation beim **Drehen der Startbox** (s. 2.4.2.1.2, S. 17) dar. Nach 10 % des Fluges war die Abweichung dieses Ziel-Fehlwinkels von dem der Standardsituation erwartungsgemäß am größten.

Nach 50 % des Fluges näherten sich die Positionen der Tiere jedoch wieder dem Standard an. D1 wich hier um $2,7 \pm 4,4^\circ$ von der direkten Start-Ziel-Verbindung ab, Tier D2 um $-5,8 \pm 4,7^\circ$, D3 nur um $0,2 \pm 3,9^\circ$ und D4 um $2,0 \pm 4,1^\circ$. Kurz vor der Landung, nach 90 % des Fluges, erreichten die Ziel-Fehlwinkel aller vier Tiere fast exakt die individuellen Standardwerte. Die deutlichste Abweichung von den Standardwerten zeigte sich einheitlich im **kombinierten Versuchsansatz**. Alle Tiere nahmen von Beginn an Kurs auf das neue Ziel, das sich links vom Standardziel befand. Auch der Grad der Abweichung des Ziel-Fehlwinkels an den verschiedenen Meßpunkten verlief bei allen Tieren ähnlich: bei 10 % und bei 90 % waren die Abweichungen am stärksten, während sie in der Mitte des Flugweges deutlich schwächer ausgeprägt waren. Bei Tier D1 war die Abweichung des Ziel-Fehlwinkels im Vergleich zum Standard von allen Tieren am geringsten (10 %: $-6,9 \pm 5,1^\circ$; 50 %: $-4,1 \pm 2,9^\circ$; 90 %: $-7,8 \pm 1,9^\circ$), bei Fledermaus D4 mit $-8,9 \pm 6,3^\circ$ bei 10 %, $-5,9 \pm 3,3^\circ$ bei 50 % und $-9,5 \pm 2,1^\circ$ Abweichung bei 90 % am größten. Versuchstier D4 nahm in diesem Versuchsansatz im Gegensatz zur Situation *Verschieben der Startbox* sehr viel früher Kurs auf das neue Ziel. Bereits nach 10 % der Flugstrecke war die Abweichung mit $-9 \pm 8,9^\circ$ signifikant höher. Dieser Trend fand sich während des gesamten Fluges: nach 50 % und 90 % der Strecke war die Abweichung mit $-9,8 \pm 2,0^\circ$ signifikant höher als in der Situation *Verschieben der Startbox* (hier kompensierte das Tier die Drehung und landete

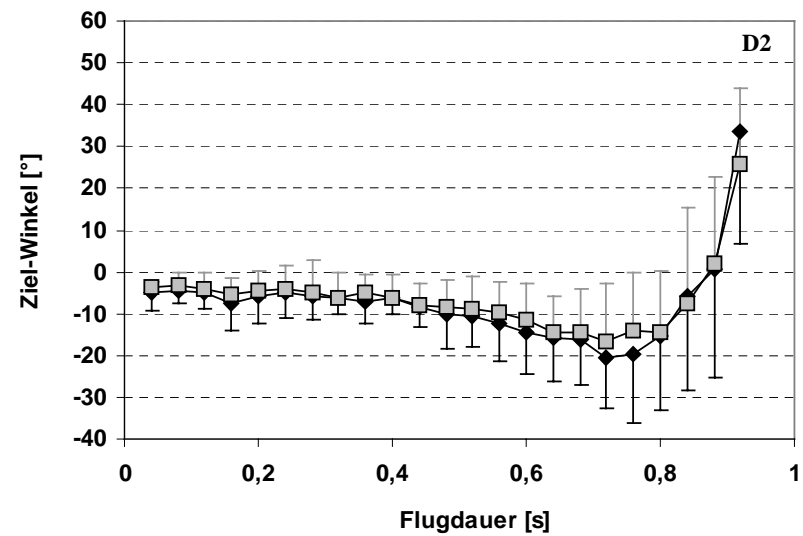
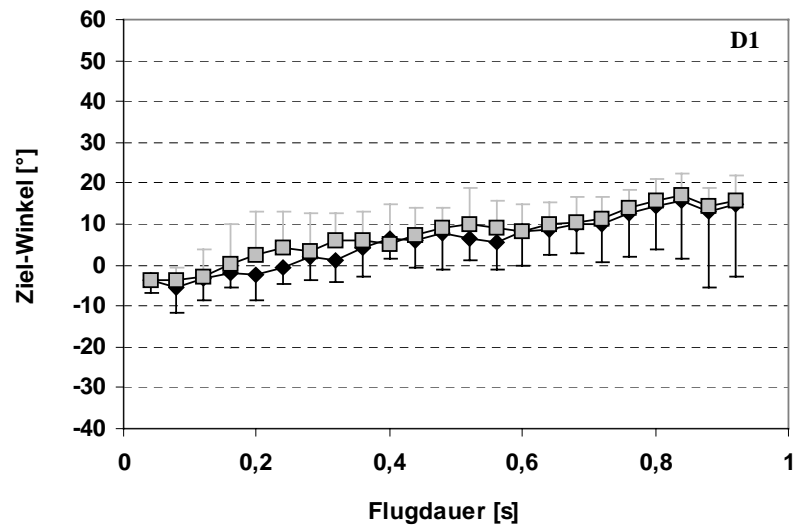
am Standardziel, s. oben), überstieg aber auch signifikant die Werte der Situation *Ver-schieben der Landmarken*.

3.2.1.7 Körper-Ziel-Winkel und Kopf-Ziel-Winkel

Der Körper-Ziel-Winkel wird berechnet als Winkel zwischen der Abszisse eines imaginären Koordinatensystems mit Ursprung im Uropatagium der Fledermaus (so gedreht, daß die Abszisse den Zielpunkt kreuzt) und der Körperlängsachse des Tieres (s. 2.5.9, S. 23). Er erlaubt Angaben darüber, wann die Längsachse des Tieres auf das Ziel ausgerichtet ist und das Tier dieses direkt anfliegt. Ein Körper-Ziel-Winkel von 0° entspricht einer exakten Ausrichtung des Körpers auf das Standardziel, das in diesem Fall 17,5 cm rechts von der Mittellinie der Arena lag. Eine Abweichung nach links von der Abszisse entspricht in den Grafiken einer positiven Änderung der Körper-Ziel-Winkel (positive Vorzeichen), negative Körper-Ziel-Winkel zeigen eine Abweichung nach rechts von der exakten Zielausrichtung an (negative Vorzeichen). Der Kopf-Ziel-Winkel wurde entsprechend ermittelt, der Ursprung des imaginären Koordinatensystems lag hier im Nacken (s. 2.5.7, S. 22).

Standardsituation

Auffällig war, daß sich die Kopf-Ziel-Winkel und Körper-Ziel-Winkel in keinem der Fälle voneinander unterschieden. Die Kurvenverläufe dieser beiden Winkel waren bei allen vier Tieren in allen Versuchssituationen nahezu identisch. Exemplarisch dargestellt sind hier die Kurvenverläufe der Kopf-Ziel- und Körper-Ziel-Winkel der vier Tiere in der Standardsituation (Abb. 26, S. 61). Im folgenden wurde auf die Darstellung der Körper-Ziel-Winkel verzichtet und allein die Kopf-Ziel-Winkel der vier Tiere in den verschiedenen Versuchssituationen dargestellt (Abb. 27, S. 62). Betrachtet man den Verlauf Körper-Ziel- und Kopf-Ziel-Winkel aller vier Versuchstiere in der Standardsituation so wird deutlich, daß alle Tiere bereits beim Start aus der Startbox gerade auf das Ziel zufliegen. Entsprechend der Flugwege verliefen die Kurven dann individuell unterschiedlich. D1, D3 und D4 zeigten eine Abweichung der Körper- und Kopflängsachse nach links vom direkten Flugweg, Versuchstier D2 hingegen eine Abweichung nach rechts. Auffällig ist, daß keines der vier Tiere gegen Ende des Fluges eine exakte Ausrichtung von Kopf und Körper auf das Standardziel zeigte. Vielmehr wichen die beiden Winkel bei allen vier Versuchstieren gemäß ihrer Landeposition (s. 3.2.1.2, S. 46) von der direkten Start-Ziel-Verbindung ab.



◆ Kopf-Ziel-Winkel □ Körper-Ziel-Winkel

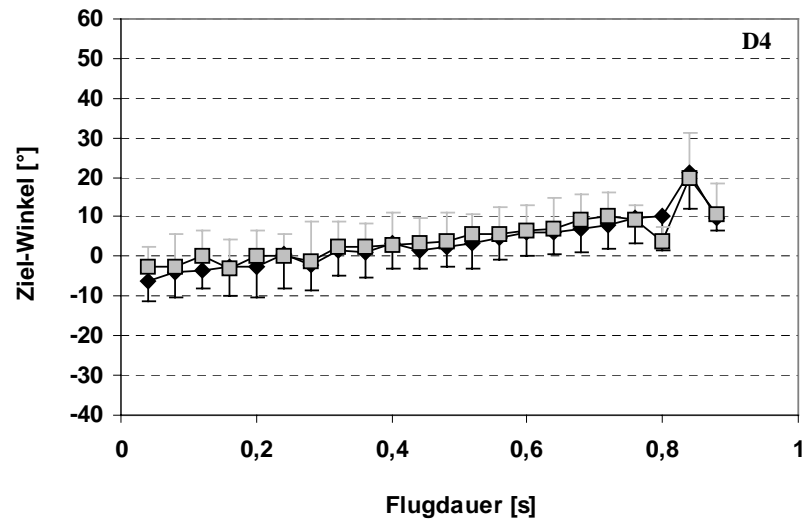
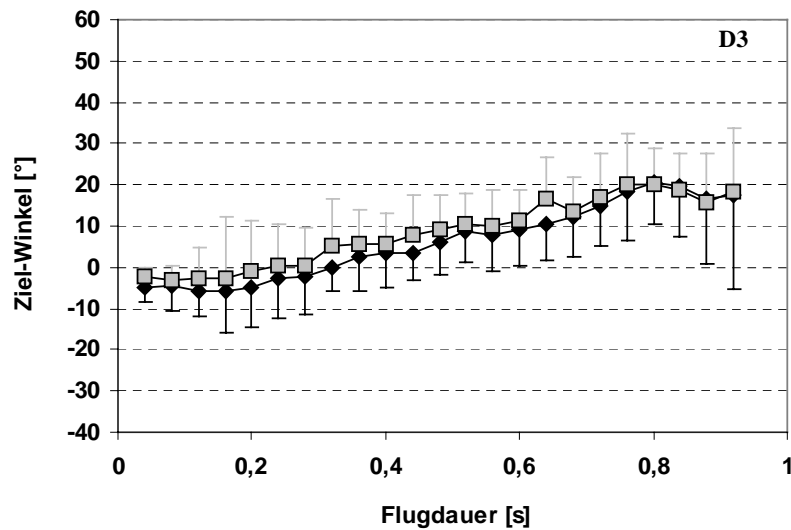
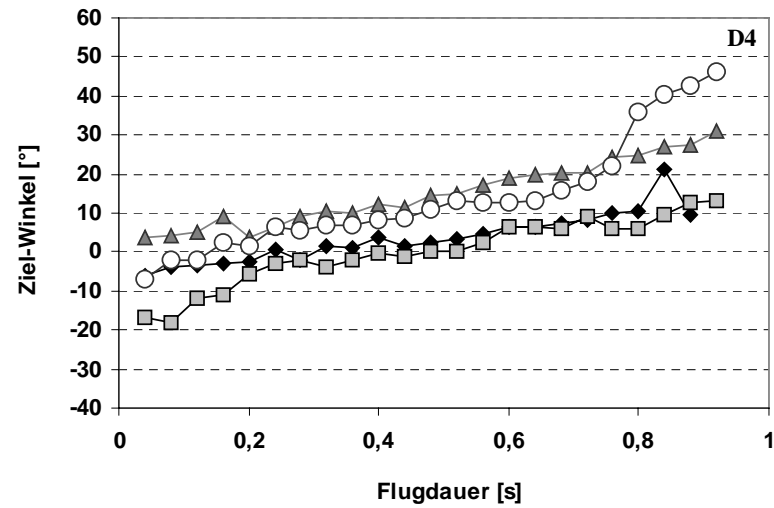
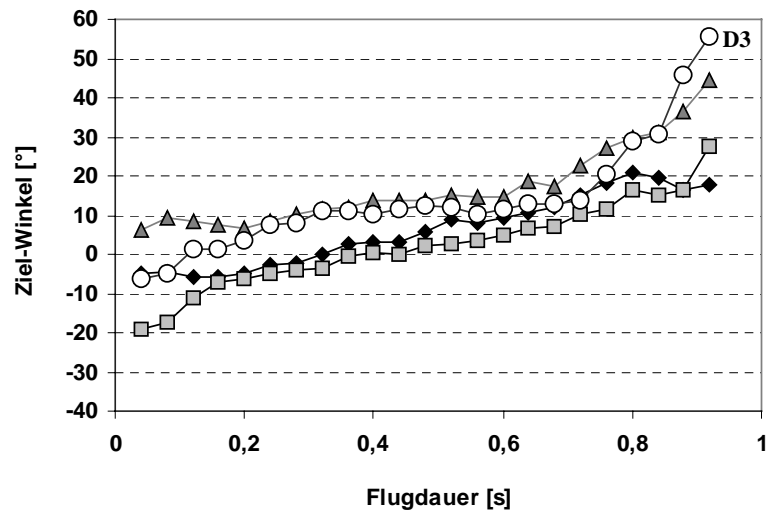
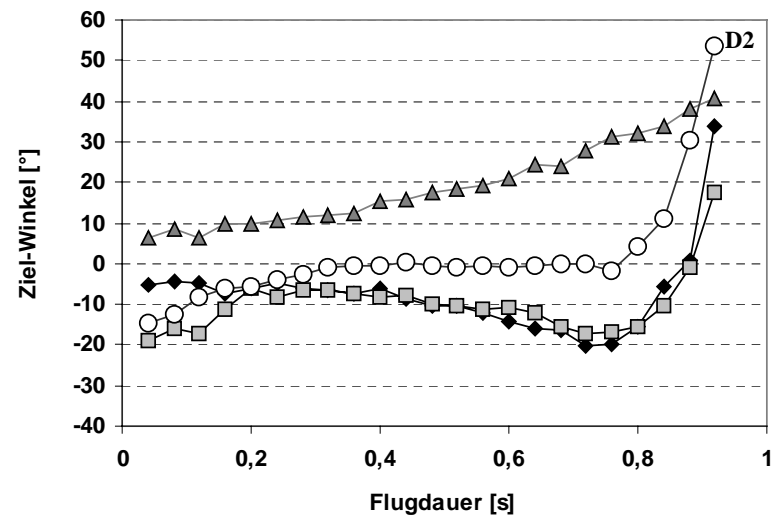
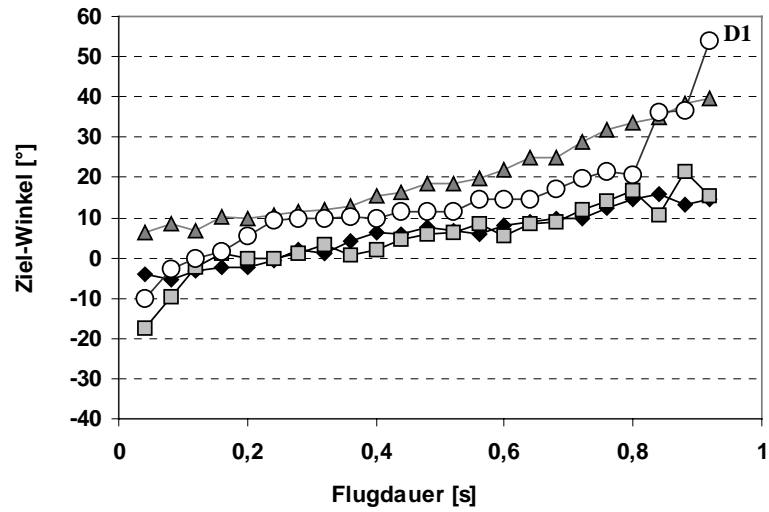


Abb. 26: Kopf-Ziel- und Körper-Ziel-Winkel der vier Versuchstiere (D1-D4) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).



- ◆ Standard
- ▲ Landmarken verschoben
- Startbox rotiert
- Kombination

Abb. 27: Kopf-Ziel-Winkel der vier Versuchstiere (D1-D4) in den vier Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

Kritische Versuche

Im Versuchsblock **Verschieben der Landmarken** (s. 2.4.2.1.3, S. 18) (Abb. 27, S. 62) lag das Versuchsziel links vom Standardziel. Alle vier Tiere richteten schon unmittelbar nach dem Start den Kopf auf dieses neue Ziel aus. Sie starteten in einem Winkel von $5 \pm 10^\circ$ und landeten mit einem Winkel zwischen 30° (D4) und 40° (D1, D2, D3). In der Versuchssituation **Drehen der Startbox** (s. 2.4.2.1.2, S. 17) starteten die Tiere zwar mit einer vorgegebenen Ausrichtung, alle vier Fledermäuse drehten den Kopf jedoch unmittelbar nach dem Start nach links, in Richtung des Standardziels. Fledermaus D1 landete mit einem Kopf-Ziel-Winkel von $15 \pm 5^\circ$, Individuum D2 erreichte das Standardziel mit einer Ausrichtung des Kopfes von $19 \pm 15^\circ$, D3 mit einer Ausrichtung von $30 \pm 5^\circ$ und D4 hielt den Kopf in einem Winkel von $11 \pm 7^\circ$ zum Standardziel. Einen ähnlichen Verlauf hatten die Winkel auch beim **Verschieben der Landmarken mit gleichzeitiger Drehung der Startbox** (s. 2.4.2.1.4, S. 18). D1 startete mit einer Ausrichtung des Kopfes von $-12 \pm 5^\circ$ und landete mit einer Ausrichtung von $52 \pm 10^\circ$. Fledermaus D2 hielt den Kopf bei Flugbeginn mit einem Winkel von $-15 \pm 10^\circ$ zum Standardziel und hatte bei der Landung einen Kopf-Ziel-Winkel von $52^\circ \pm 15^\circ$.

Ähnlich verliefen die Werte des Kopf-Ziel-Winkels von Versuchstier D3 (Abb. 27, S. 62). D4 startete ebenfalls mit einem Kopf-Ziel-Winkel von $8 \pm 5^\circ$ und hatte bei der Landung einen Winkel von $48 \pm 20^\circ$. Insgesamt wird deutlich, daß die Tiere in allen Versuchssituationen den Kopf in Richtung des durch die Landmarken markierten Ziels wendeten und in den kritischen Versuchen mit Ausnahme der Versuchsreihe *Startbox rotiert* nicht auf das Standardziel. Am stärksten waren die Abweichungen vom Standardziel in der Versuchsreihe *Verschieben der Landmarken*.

3.2.1.8 Ortungslaute

3.2.1.8.1 Anzahl der Laute pro Flug

Für diesen Auswertungsparameter wurde die Anzahl der Laute pro Flug ermittelt und über alle 20 Flüge einer Versuchssituation gemittelt. Abbildung 28 (S. 65) zeigt vergleichend für die vier Individuen die mittlere Anzahl von Ortungslauten pro Flug für die unterschiedlichen Versuchskonditionen.

In bezug auf die Anzahl der Ortungslaute konnten deutliche Unterschiede in den einzelnen Versuchssituationen festgestellt werden. Versuchstier D1 (Abb. 28, S. 65) ortete im Standard $22,9 \pm 7,69$ mal pro Flug. Beim **Verschieben der Landmarken** (s. 2.4.2.1.3, S. 18) erhöhte es die Rufaktivität signifikant ($p < 0,005$; U-Test) auf $29,7 \pm 7,02$ Ortungslaute. Die Lautabgabe beim **Drehen der Startbox** (s. 2.4.2.1.2, S. 17) hingegen unterschied sich mit $22,75 \pm 9,13$ Lauten nicht signifikant gegenüber dem Standard ($p > 0,05$; U-Test). Beim **Verschieben der Landmarken mit gleichzeitiger Drehung der Startbox** (s. 2.4.2.1.4, S. 18) war die Lautanzahl mit $24,7 \pm 4,18$ ebenfalls nicht signifikant höher als in der Standardsituation ($p > 0,05$; U-Test). Eine völlig andere Tendenz zeigte Fledermaus D2 in den vier Versuchssituationen (Abb. 28, S. 65). Sie ortete in den Standardflügen im Mittel $31,2 \text{ mal} \pm 8,07$, beim **Verschieben der Landmarken** verringerte sich die Lauthäufigkeit signifikant ($p < 0,005$) auf $10,05 \pm 12,72$ Laute pro Flug, während sich die Lauthäufigkeit beim **Drehen der Startbox** wieder auf $30,25 \pm 10,51$ Laute erhöhte. Im **Kombinationsversuch** sank die Rufanzahl erneut auf $20,95 \pm 11,75$ Rufe pro Flug. Bei Fledermaus D3 unterschied sich die Ortungsaktivität in den vier kritischen Versuchsansätzen nicht (Abb. 28, S. 65; $p > 0,05$, U-Test). Es rief im **Standard** $18,45 \pm 5,66$ mal, beim **Verschieben der Landmarken** $24,5 \pm 13,54$ mal beim **Drehen der Startbox** $22,31 \pm 7,85$ mal und bei der **Kombination** $17,75 \pm 9,14$ mal. Auch bei Fledermaus D4 unterschied sich die Rufanzahl in den kritischen Versuchen nicht von der Standardsituation ($p > 0,05$, U-Test) (**Standard**: $30,11 \pm 8,7$; **Verschieben der Landmarken**: $33,15 \pm 9,40$; **Startbox rotiert**: $29 \pm 6,49$; **Kombinationsversuch**: $29,21 \pm 11,35$ Laute pro Flug). Die stärkste Ortungsaktivität zeigte also Fledermaus D2.

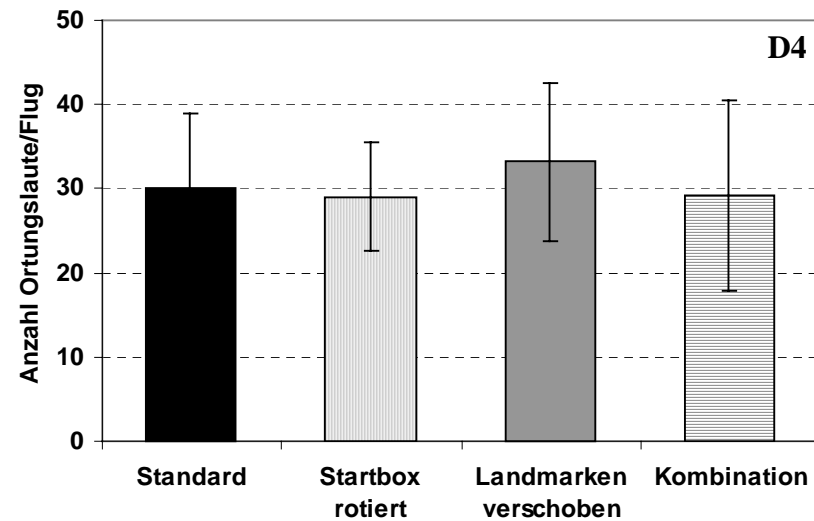
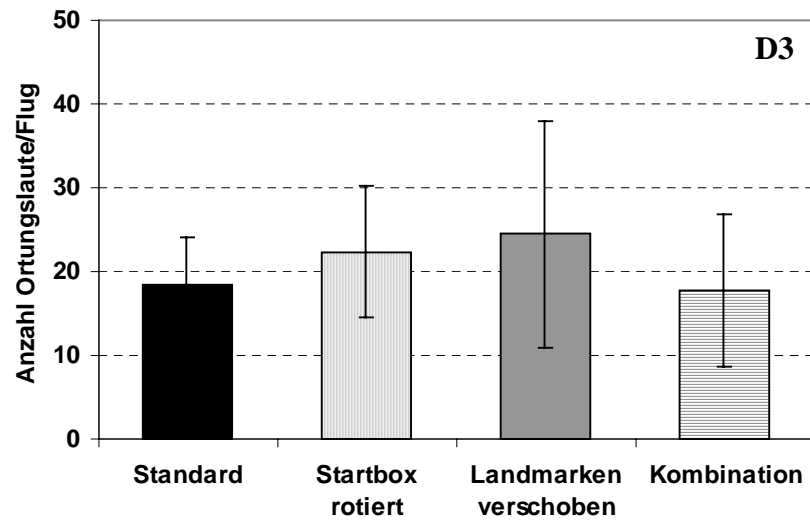
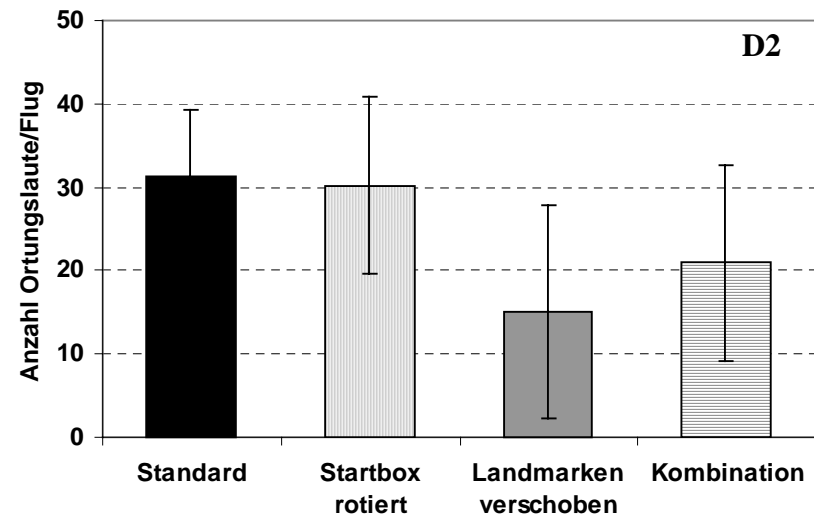
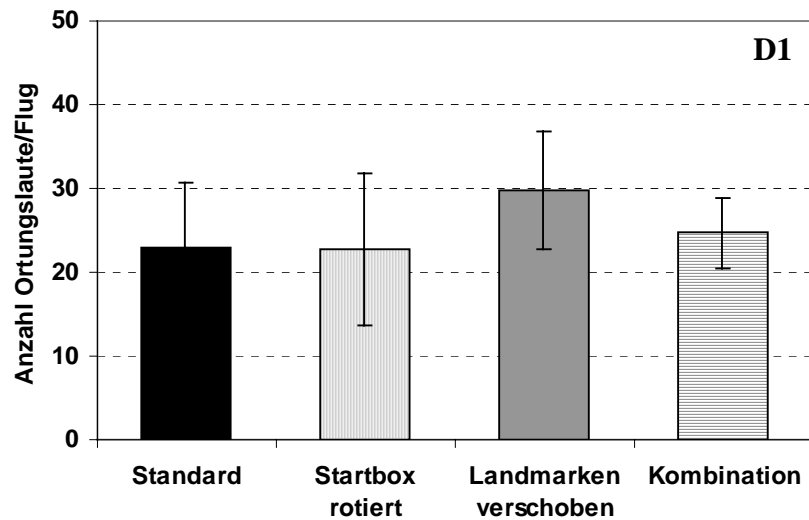


Abb. 28: Anzahl Ortungslaute/Flug der vier Versuchstiere (D1-D4) in den vier Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

3.2.1.8.2 Verteilung der Ortungslaute in verschiedenen Phasen des Fluges

Um eine genauere Aussage über die Verteilung der Laute im Verlauf des Fluges treffen zu können, wurde die Arena in 4 Quartile unterteilt und die Häufigkeitsverteilung sowie die Richtung der Ortungslaute während der Flugphasen ermittelt (Abb. 29 - 32, S. 68 - 71). Das erste Quartil umfaßt 0-25 %, das zweite Quartil 25-50 %, das dritte Quartil 50-75 % und das vierte 75-100 % des Radius der Fluganlage. Auf der Abszisse der Grafiken ist die Raumrichtung [°] angegeben, in die Ortungslaute ausgesandt wurden. Ein Winkel von 0° entspricht einer Ausrichtung der Laute auf die Mitte der Arena, negative Werte einer Ausrichtung der Laute nach links von der Mitte, positive Werte einer Ausrichtung nach rechts von der Mitte. Das Standardziel befand sich 12° rechts von der Mittellinie.

Standardsituation

Zu Beginn des Standardfluges von Versuchstier D1 (Abb. 29, S. 68) findet sich eine annähernd glockenförmige Verteilung der Laute mit einer leicht nach rechts verschobenen Peakspitze, d.h. die Tiere orten in Richtung des Standardziels. In diesem ersten Quartil liegt auch das Maximum der Ortungsaktivität. Diese Tendenz verschiebt sich im folgenden Viertel der Flugstrecke. Hier finden sich zwei Peaks, wobei der eine auf 0° ausgerichtet ist, der andere um 3° nach links verschoben ist. Im dritten Viertel der Flugstrecke verschiebt sich die Verteilung der Ortungslaute noch weiter nach links mit einem Maximum bei etwa -15°. Diese Tendenz verstärkt sich weiter gegen Ende des Fluges, die Ortungslaute sind hier zwischen -30° und 0° verteilt. Eine ähnliche Lautverteilung tritt auch bei D3 (Abb. 31, S. 70) und D4 (Abb. 32, S. 71) auf. Bei D2 (Abb. 30, S. 69) ist die Verteilung der Laute bereits zu Beginn der Flüge nach rechts von der Mitte verschoben, eine Tendenz die sich im weiteren Verlauf der Flüge noch verstärkt.

Kritische Versuche

Dreht man die Startbox ist die Ausrichtung der Ortungslaute nicht so eindeutig. Drei Versuchstiere orteten im ersten Viertel der Strecke am häufigsten leicht rechts von der Mitte. Mit zunehmender Entfernung vom Startpunkt verlagert sich die Ausrichtung der Ortungslaute in zunehmenden Maße nach links vom Standardziel. Kurz vor dem Ziel lag die Hauptaktivität um -11,25° (D1) bis -12° (D4), also links von der Mitte, was ungefähr der Position des Standardziels entsprach. In der Versuchssituation **Verschieben der Landmarken** ist von Flugbeginn an bei allen Tieren ein anderes Ortungsverhalten zu verzeich-

nen. Neben der signifikanten Steigerung der Ortungsaktivität (s. 3.2.1.8.1, S. 63) ist die Verteilung der Ortungslaute auf die verschiedenen Raumrichtungen der Flugarena deutlich anders als bei den Standardflügen. Bereits innerhalb des ersten Viertels der Flugstrecke orteten alle Tiere verstärkt nach links vom Standardziel. Die Verteilung zeigt einen deutlichen Peak bei ca. -11° . Dieser Peak bleibt die ganze Wegstrecke erhalten, verschiebt sich mit Annäherung an das Ziel immer mehr nach links und liegt im letzten Viertel bei $-22,5^\circ$ (D1) bis -25° (D4). Die Ortungsaktivität bleibt bei D1 und D4 im Verlauf der Flugstrecke nahezu gleich, während sie bei D2 und D3 bereits ab dem 2. Viertel der Flugstrecke stark abnimmt. Die eindeutigste Ausrichtung der Ortungslaute auf ein bestimmtes Ziel zeigte sich im **kombinierten Versuchsansatz**. Alle vier Tiere zeigten schon zu Flugbeginn eine Ausrichtung der Ortungslaute nach links vom Standardziel, d.h. in Richtung des neuen Ziels. Der Peak lag bei allen vier Versuchstieren bei $-22,5^\circ$. D2 und D3 gaben in diesem ersten Viertel die meisten Laute ab. Mit zunehmender Flugstrecke verschob sich die Richtung der maximalen Lautabgabe einheitlich nach links und lag im letzten Viertel bei etwa -34° . In diesem Viertel war die Ortungsaktivität von Tier D1 und D4 am größten, von D2 und D4 dagegen am geringsten.

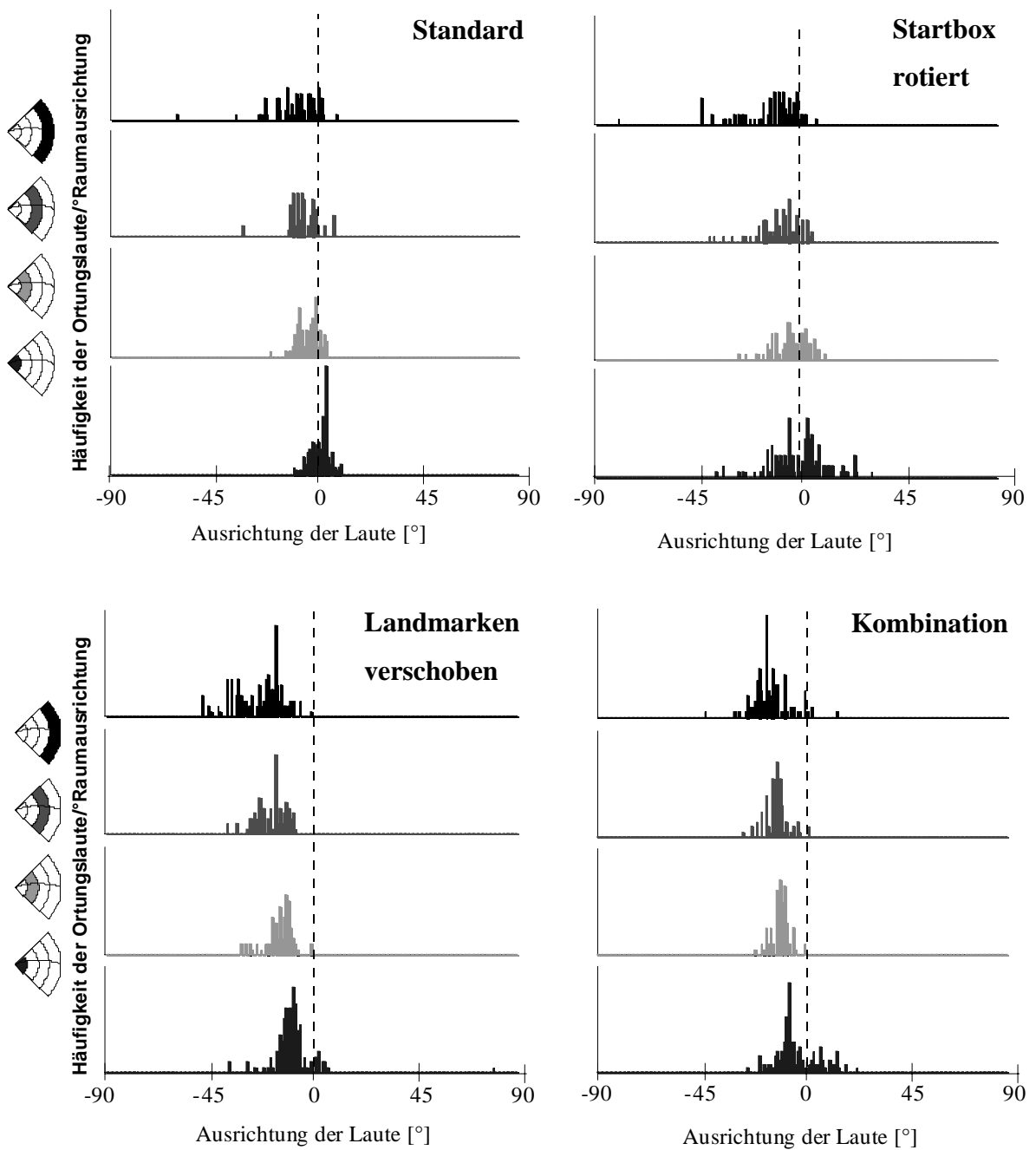


Abb. 29: Verteilung und Ausrichtung der Echoortungslaute von Versuchstier **D1** in den vier Versuchssituationen in den vier Quartilen der Flugarena (jew. n=20).

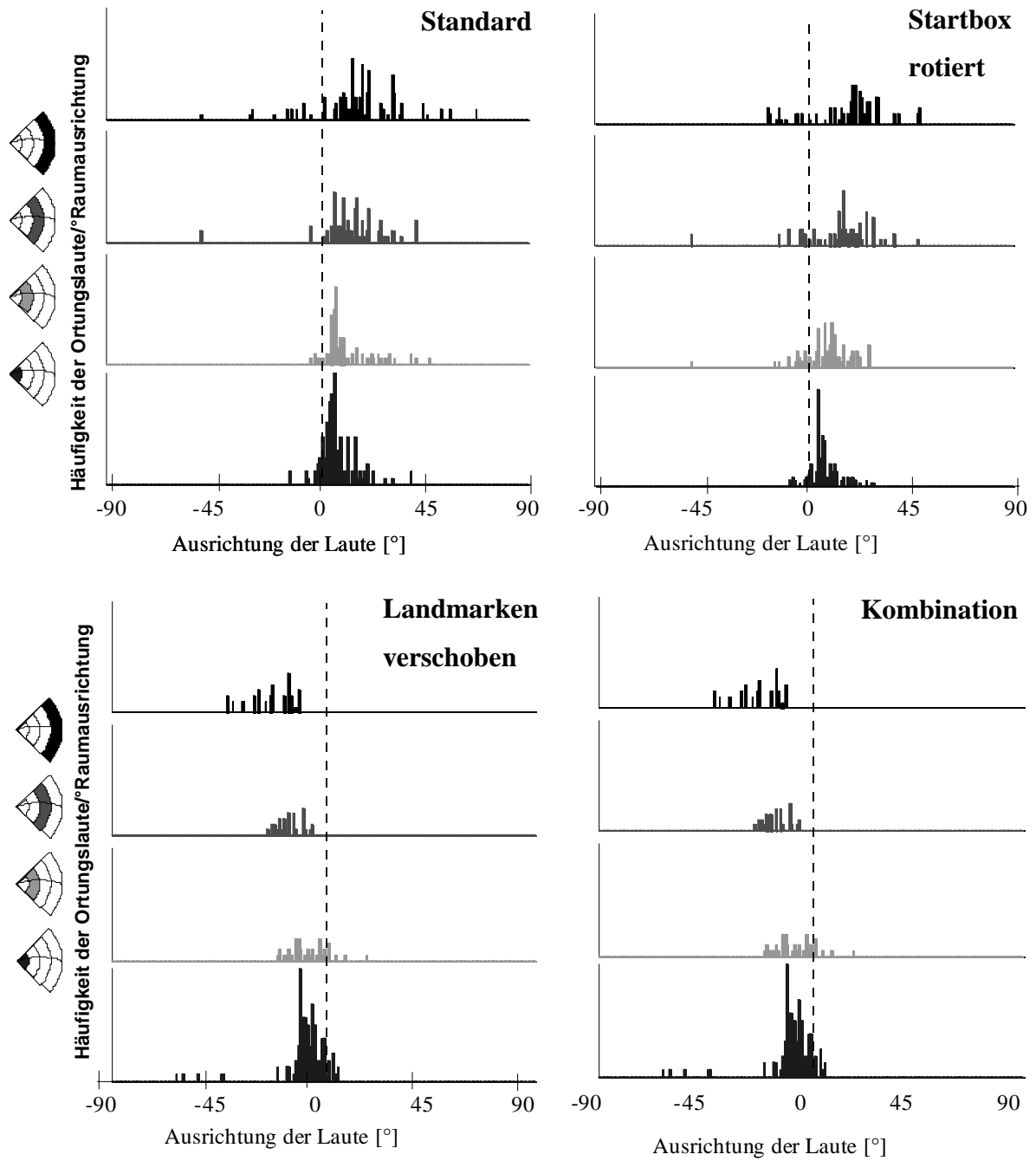


Abb. 30: Verteilung und Ausrichtung der Echoortungslaute von Versuchstier **D2** in den vier Versuchssituationen in den vier Quartilen der Flugarena (jew. $n=20$).

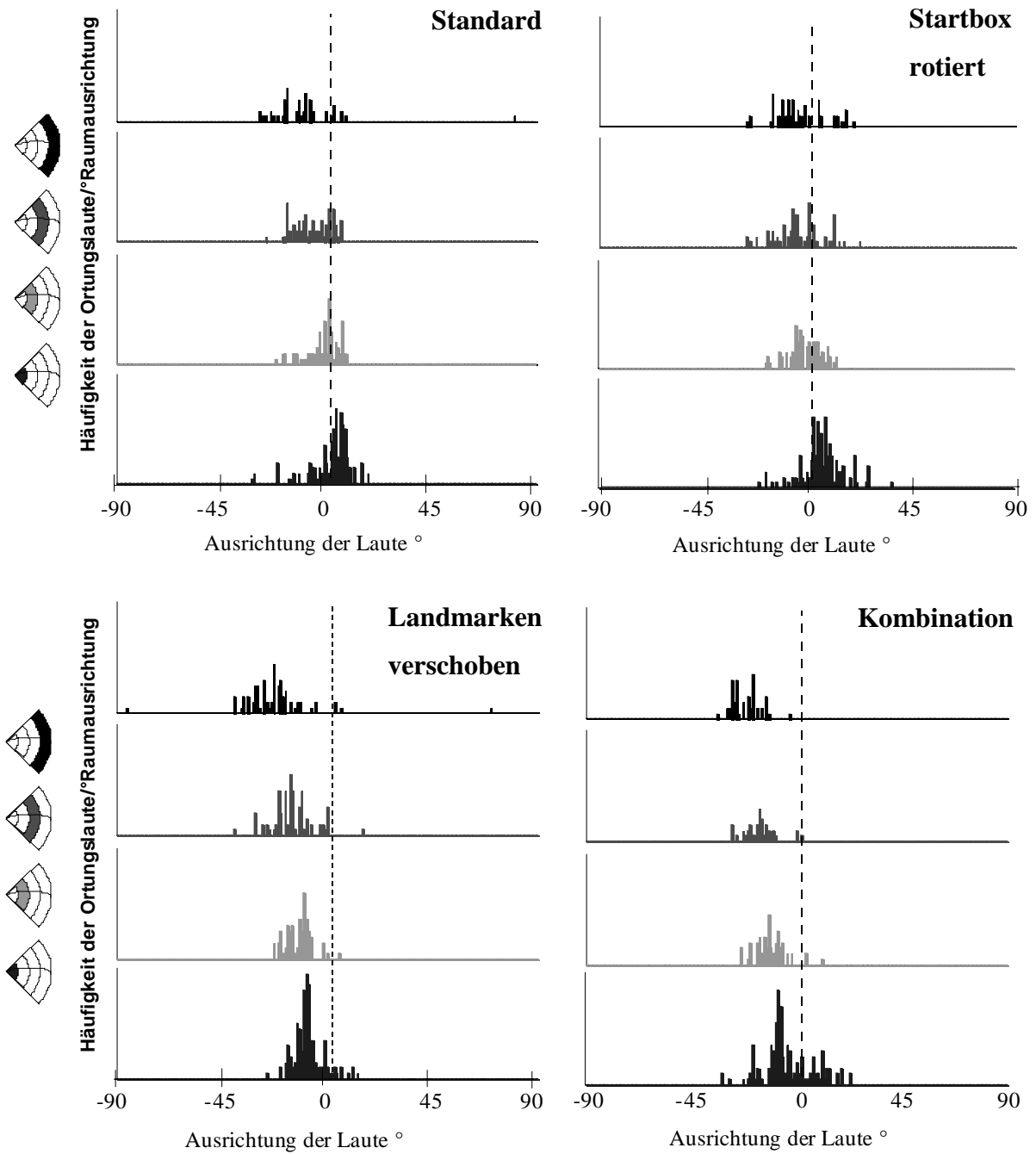


Abb. 31: Verteilung und Ausrichtung der Echoortungslaute von Versuchstier **D3** in den vier Versuchssituationen in den vier Quartilen der Flugarena (jew. n=20).

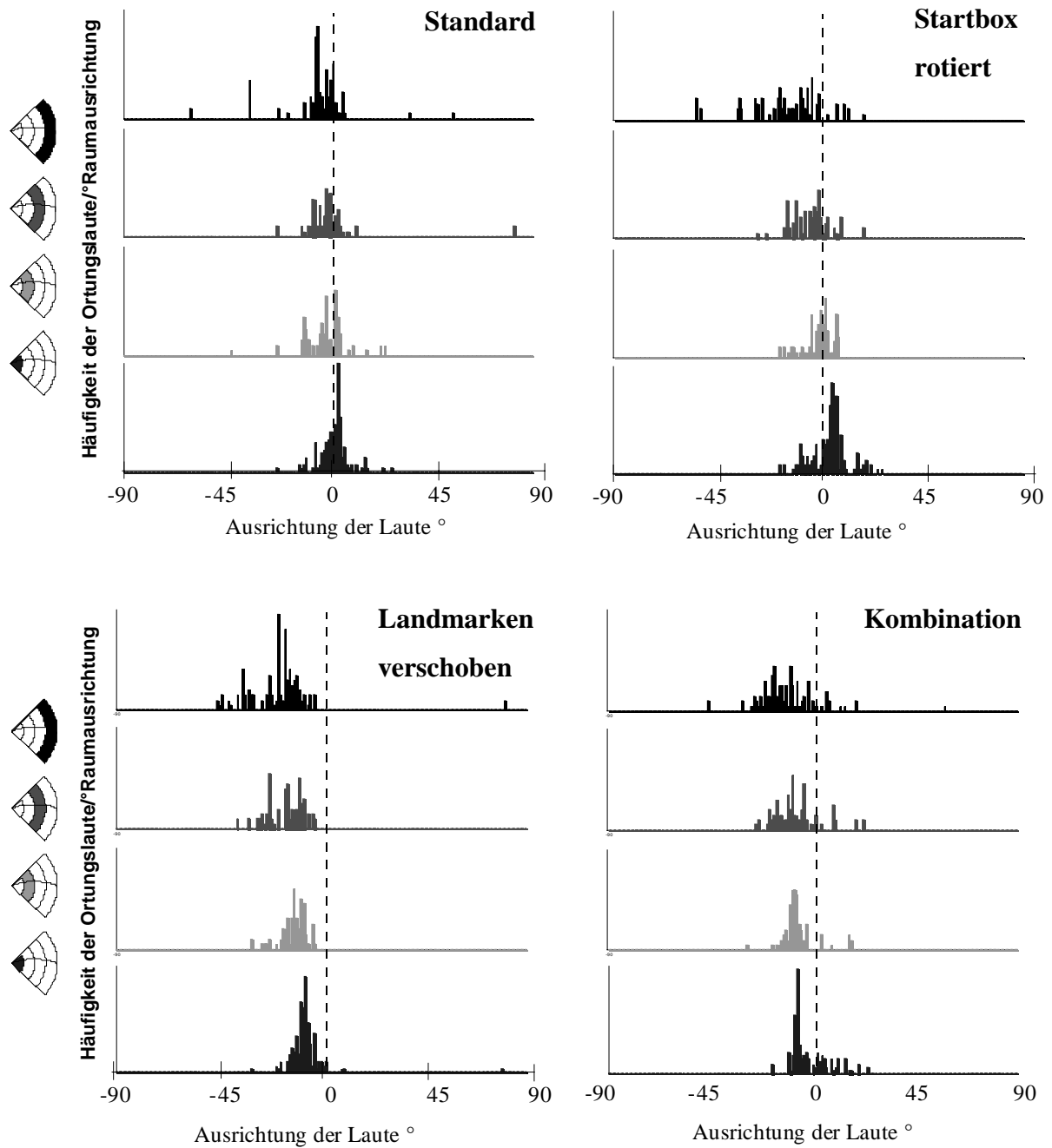


Abb. 32: Verteilung und Ausrichtung der Echoortungslaute von Versuchstier **D4** in den vier Versuchssituationen in den vier Quartilen der Flugarena (jew. n=20).

3.2.2 Experiment B

In diesem Versuchsblock wurde der Abstand zwischen visuellem Anweiser und Echomarker auf 70 cm verdoppelt, so daß die Orientierungsmarken jeweils 35 cm rechts und links von der Mitte positioniert waren (s. 2.4.2.2, S. 18). Unter den neuen Standardbedingungen wurden folgende kritische Versuchsansätze durchgeführt:

- *Verschieben der rechten Seitenwand* (s. 2.4.2.2.3, S. 19)
- *Verschieben der linken Seitenwand* (s. 2.4.2.2.3, S. 19)
- *Gleichzeitiges Verschieben beider Seitenwände* (s. 2.4.2.2.4, S. 19)

Auch der Versuchsansatz **Verschieben der Landmarken** (s. 2.4.2.2.2, S. 19) wurde unter den veränderten Standardbedingungen durchgeführt. Es zeigte sich jedoch, daß die Tiere auf das Verschieben der Landmarken **nicht** mehr reagierten: Die Landeposition unter Standardbedingungen und bei verschobenen Landmarken waren identisch. Diese Versuche wurden daher nicht detailliert ausgewertet.

Die Ergebnisse der übrigen drei kritischen Versuchsansätze sowie der Standardflüge wurden wie in den vorausgehenden Experimenten analysiert (s. 2.5, S. 19).

3.2.2.1 Eingewöhnung und Andressur

Auf diese veränderten Standardbedingungen erfolgte eine erneute Andressur (s. 2.4.2.2.1, S. 18). Die drei Fledermäuse zeigten in dieser Phase ein einheitliches Verhalten: Sie verließen die Startbox schnell und flogen unmittelbar los, landeten zunächst jedoch in einer der beiden Ecken der Versuchsarena. Bereits innerhalb von zwei Wochen lernten die Tiere das neue Standardziel anzufliegen; alle drei Individuen erreichten schnell die gewünschte Dressursicherheit von > 95 %.

Zunächst werden die Flugbahnen der Tiere während der Standardsituation ausgewertet. Anschließend werden die Flugwege in den kritischen Situationen bezogen auf den Standardflugweg und die Wahl des Landeplatzes in den vier Versuchssituationen betrachtet. Nach diesem Überblick über das Flugverhalten der drei Tiere in den einzelnen Versuchssituationen folgt die Feinanalyse der entsprechenden Parameter.

3.2.2.2 Flugbahnen

Zur Bestimmung der Flugbahnen wurde die zweidimensionale Projektion der Nackenkoordinaten in 40 ms-Intervallen während des Fluges aus der Aufsicht betrachtet (s. 2.5.3, S. 20). Diese Darstellung erlaubt eine Untersuchung der Variabilität im Flugverhalten. Die Flüge der kritischen Versuche wurden auf den Standardflug normiert, d.h. die Flugbahnen wurden relativ zu den Standardflügen betrachtet. Für eine detaillierte Analyse wurde die Arena in vier Sektoren unterteilt, wobei Sektor eins das erste Viertel, Sektor zwei das zweite Viertel, Sektor drei das dritte Viertel und Sektor vier das letzte Viertel des Radius der Arena beinhaltet. Aufgrund dieser Aufteilung war es möglich, die Flugbahnen in vier Phasen einzuteilen und diese miteinander zu vergleichen.

Standardsituation

Die Tiere erreichten das Standardziel auf individuell verschiedenen Flugbahnen (Abb. 33, S. 74). Während Versuchstier D1 nach dem Start zunächst nach links flog, dann aber wieder nach rechts abdrehte, um sich dem Ziel zu nähern, flogen D2 und D3 zunächst nach rechts und drehten dann nach links ab. Bei allen drei Tieren war die Variabilität zwischen einzelnen Flügen gering.

Kritische Versuche

Auf eine **Verschiebung der rechten Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) reagierte Versuchstier D1 mit einer Korrektur des Flugwegs in Richtung des neuen, durch die Verschiebung der Seitenwand um 35 cm nach links versetzten, Ziels (Abb. 34, S. 75). Bereits am Ende des ersten Sektors, sowie in allen folgenden Sektoren, unterschied sich der Flugweg signifikant vom Standardflugweg ($p < 0,05$; U-Test). Die Versuchstiere D2 und D3 hingegen zeigten in diesem Versuchsansatz in keinem der vier Sektoren eine signifikante Abweichung vom Standardflugweg ($p > 0,05$; U-Test). Da sie ihre Landeposition im Vergleich zur Standardsituation nicht veränderten, trat auch keine Korrektur des Flugweges auf. Auf eine **Verschiebung der linken Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) reagierte Fledermaus D1 nicht (Abb. 34, S. 75). Sie flog das Standardziel auf ihrem gewohnten Flugweg an, dieser unterschied sich in keinem der Sektoren vom Standardflugweg ($p > 0,05$; U-Test). Entsprechend der verschobenen Landeposition mußten die Tiere D2 und D3 ihren Flugweg nach Verschieben der linken Seitenwand verändern. Bereits im ersten Sektor unterschied sich der Flugweg beider Tiere signifikant vom jeweiligen Standardweg ($p < 0,05$; U-Test).

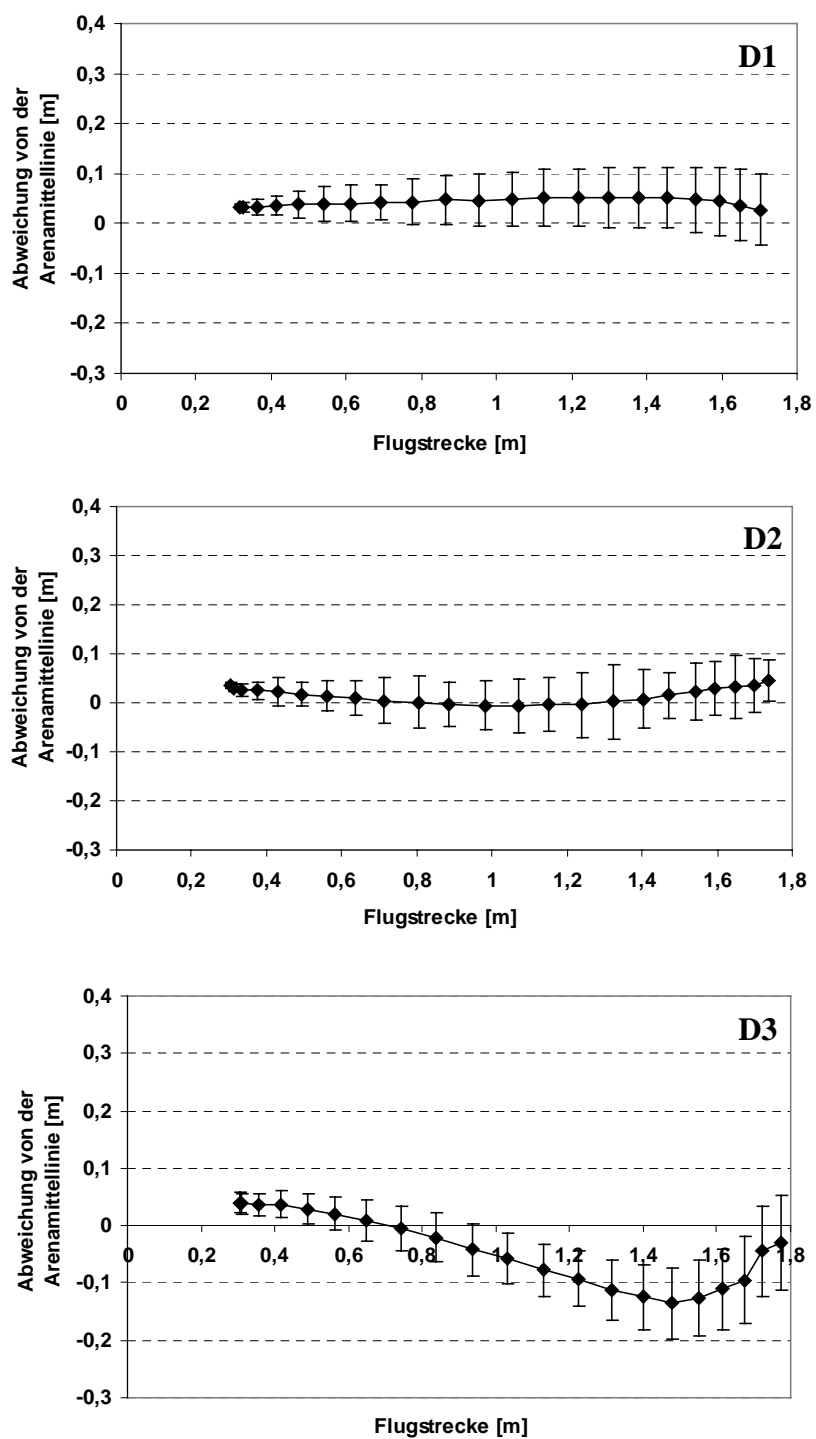


Abb. 33: Darstellung der Nackenkoordinaten der drei Versuchstiere (D1-D3) in der Standard-situation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. $n=20$).

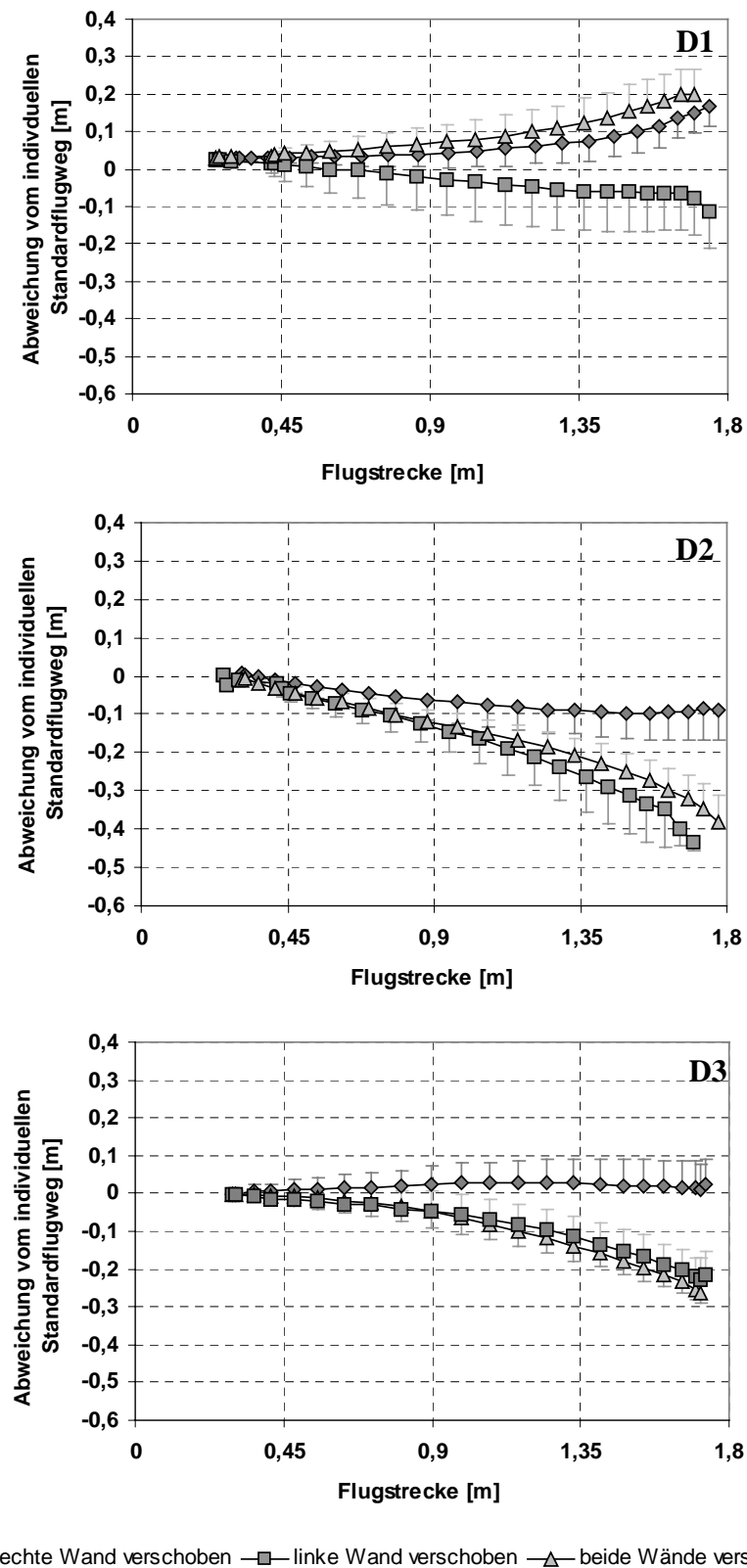


Abb. 34: Abweichung der Flugwege der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) vom individuellen Standardflugweg in den drei kritischen Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

Genauso verhielten sich die beiden Fledermäuse bei einer **gleichzeitigen Verschiebung beider Seitenwände** (s. 2.4.2.2.4, S. 19) (Abb. 34, S. 75). Bereits unmittelbar nach dem Start korrigierten sie die Flugroute in Richtung des neuen Ziels. Die Flugwege dieser beiden kritischen Versuchsansätze waren in allen Sektoren identisch. Bei D1 dagegen entsprach der Flugweg mit zwei verschobenen Seitenwänden demjenigen bei rechter verschobener Seitenwand. Die Flugwege dieser beiden kritischen Versuche waren in keinem der Sektoren unterschiedlich, jedoch war der Flugweg im ersten Sektor signifikant anders als der Standardflugweg ($p < 0,05$; U-Test).

3.2.2.3 Wahl des Landeplatzes

Eine positive Änderung der Landeposition entspricht einer Abweichung nach links vom Standardziel, eine negative Änderung einer Abweichung nach rechts.

Standardsituation

In der Standardsituation landeten alle drei Tiere exakt an der vorgegebenen Landeposition.

Kritische Versuche

Bei **Verschiebung der rechten Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) verhielten sich die drei Versuchstiere unterschiedlich (Abb. 35, S. 78). Während Fledermaus D2 und D3 nach Verschiebung der rechten Seitenwand ihre Landeposition nicht änderten ($p > 0,05$, U-Test), landete Versuchstier D1 eindeutig links vom Standardziel, im Mittel um $57,28 \pm 41,03$ cm ($p < 0,05$, U-Test). D1 überkompensierte also die Verschiebung der Seitenwand und landete noch weiter links von der Standardposition, als durch das Verschieben der Seitenwände um nur 35 cm vorgegeben wurde. Bei **Verschieben der linken Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) zeigte sich das genau entgegengesetzte Bild. Während Versuchstier D1 keine nachweisbare Reaktion zeigte, verlagerten die beiden anderen Fledermäuse ihre Landeposition signifikant ($p < 0,05$, U-Test) nach rechts: Tier D2 landete $42,43 \pm 15,34$ cm und Individuum D3 $29,82 \pm 25,42$ cm rechts von der Standardlandeposition. In diesem Fall überkompensierte D2 also die Verschiebung der Seitenwand. Bei der **Kombination der beiden Versuchsansätze** (s. 2.4.2.2.4, S. 19) zeigte sich folgendes Bild: Fledermaus D1 landete wie schon bei verschobener rechter Wand links vom Standardziel ($36,12 \pm 19,87$ cm), während Versuchstier D2 und D3 rechts vom Standardziel landeten. Dabei verschob sich die Landeposition von D2 um $32,06 \pm 23,43$ cm nach rechts und von

D3 um $30,24 \pm 18,53$ cm. Bei allen drei Tieren unterschied sich die Landeposition signifikant vom Standardziel ($p < 0,05$; U-Test).

3.2.2.4 Geschwindigkeit

Bei diesem Analyseparameter (s. 2.5.4, S. 21) wurde überprüft wie stark die Fluggeschwindigkeit in den 20 Flügen einer Versuchssituation variiert und wie sich der Geschwindigkeitsverlauf in den unterschiedlichen Orientierungssituation ändert.

Standardsituation

Der Verlauf der Fluggeschwindigkeit ist bei den einzelnen Flügen eines Tieres sehr einheitlich (Abb. 36, S. 79). Die Schwankungen betragen maximal 1 m/s. Auch sind kaum interindividuelle Unterschiede zwischen den Geschwindigkeitskurven zu erkennen. Alle Tiere beschleunigten auf dem Weg zum 180 cm entfernten Standardziel in den ersten Millisekunden nach dem Start sehr stark und erreichten nach 0,44 s (D1 und D2), bzw. nach 0,42 s (D3) ihre jeweilige Maximalgeschwindigkeit von $2,23 \pm 0,62$ m/s (D1), $2,24 \pm 0,83$ m/s (D2), bzw. $2,26 \pm 0,84$ m/s (D3). Danach reduzierten die drei Fledermäuse ihre Geschwindigkeit kontinuierlich bis zur Landung.

Kritische Versuche

Entsprechend wurde der Geschwindigkeitsverlauf in den kritischen Versuchen analysiert. In allen kritischen Versuchen zeigen die Geschwindigkeitskurven einen nahezu identischen Verlauf wie in der Standardsituation. Allein die Schwankungsbreite war bei **Verschieben der rechten Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) etwas größer. Für D1 und D2 betrug sie maximal 1,2 m/s, bei Versuchstier D3 1,82 m/s. Auch hier waren keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Individuen feststellbar. Versuchstier D1 und D3 erreichten in dieser Situation etwas geringere Maximalgeschwindigkeiten als in der Standardsituation (D1: $2,21 \pm 0,84$ m/s; D3: $2,5 \pm 1,8$ m/s), D2 dagegen eine etwas höhere ($2,5 \pm 0,23$ m/s). Auch nach **Verschieben der linken Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) veränderten sich die Geschwindigkeitsprofile nicht, sondern waren identisch mit den anderen Versuchssituationen. Die Streuung betrug maximal 1m/s. Die maximale Fluggeschwindigkeit war bei allen drei Versuchstieren etwas höher als in der Standardsituation (D1: $2,25 \pm 0,25$ m/s; D2: $2,47 \pm 0,6$ ms; D3: $2,49 \pm 0,76$ m/s).

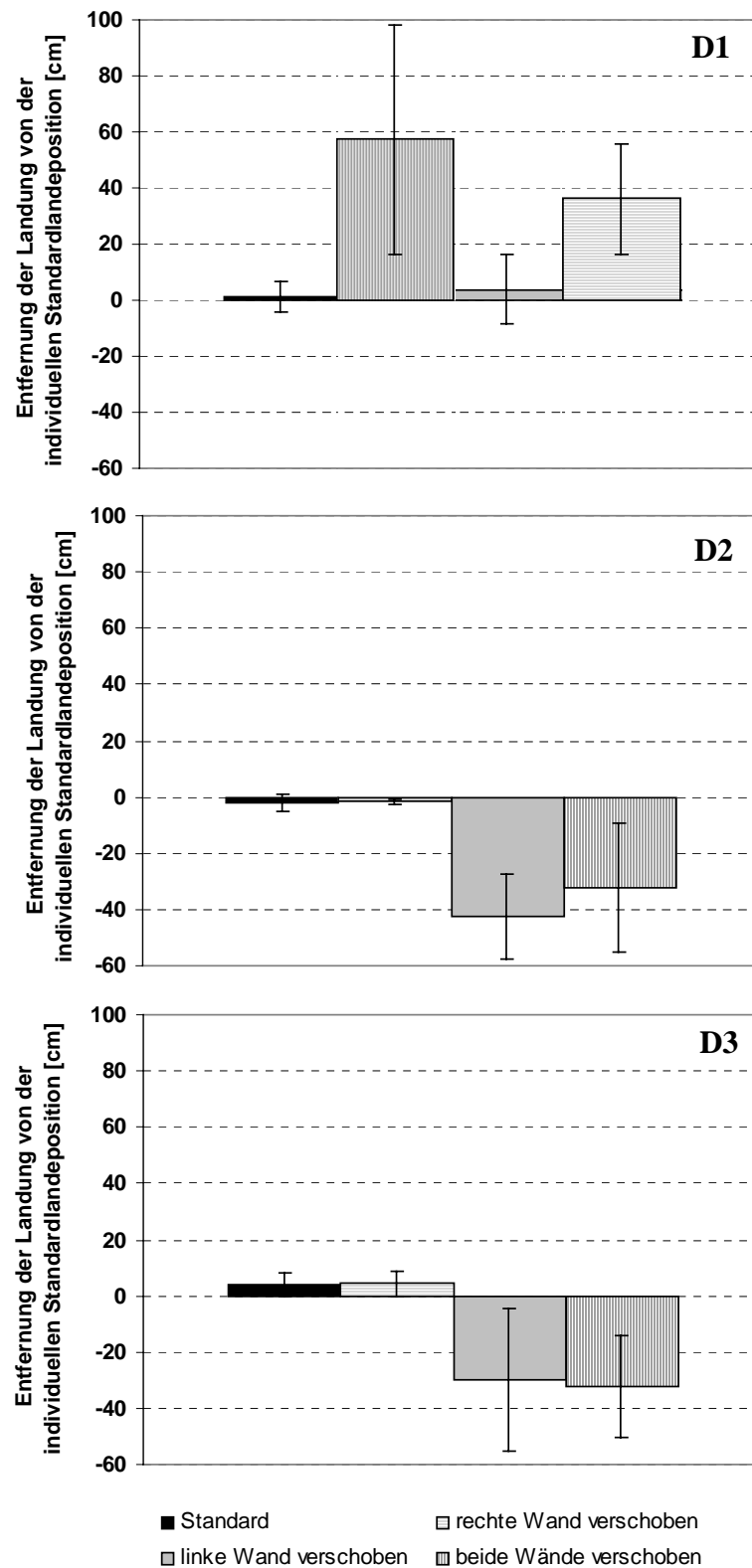


Abb. 35: Entfernung der Landeposition (cm) der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) in der Standardsituation und den drei kritischen Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

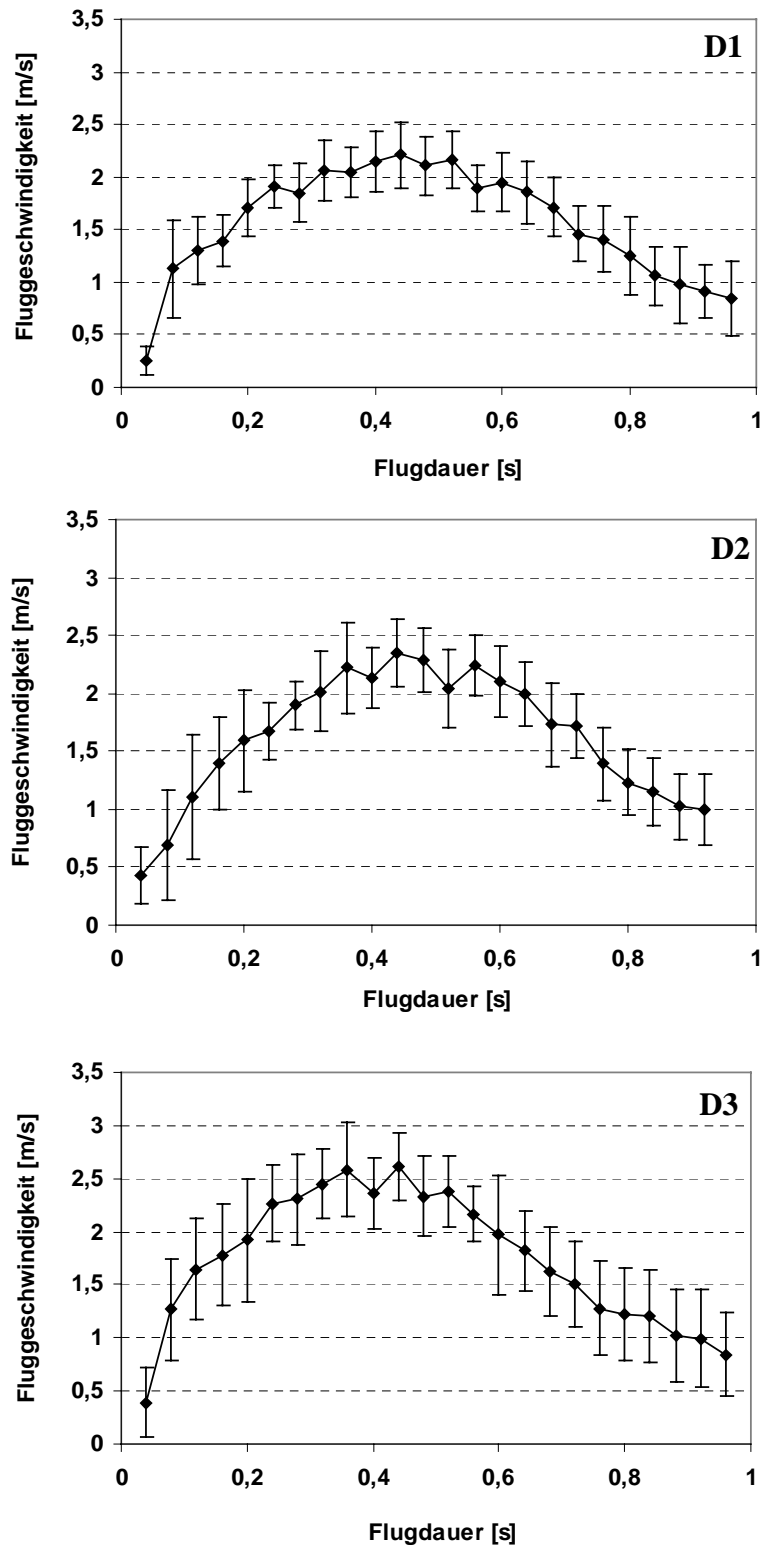


Abb. 36: Geschwindigkeitskurven der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. $n=20$).

Vergleicht man die Geschwindigkeitsprofile der jeweils 20 Flüge der drei Versuchstiere beim **gleichzeitigem Verschieben beider Seitenwände** (s. 2.4.2.2.4, S. 19) so wird deutlich, daß auch hier alle Kurven eng beieinander lagen und keine interindividuellen Unterschiede auftraten; die Variabilität zwischen den einzelnen Flügen war mit maximal 1 m/s wieder sehr gering. Betrachtet man alle Versuchssituationen im Vergleich ist festzuhalten, daß es weder in den Geschwindigkeitsprofilen noch in der Maximalgeschwindigkeit signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Tieren oder den verschiedenen Versuchsbedingungen gab.

3.2.2.5 Kopf-Rumpf-Winkel

Entsprechend dem *Experiment A* wurde auch hier der Kopf-Rumpf-Winkel ermittelt (s. 2.5.6, S. 21).

Standardsituation

Die Kopf-Rumpf-Winkel der drei Versuchstiere lagen während der Standardflüge (Abb. 37, S. 83) im Mittel zwischen -5° und 5° . Dabei traten z.T. sehr große Schwankungen zwischen den einzelnen Flügen eines Tieres auf. So bewegte sich der Kopf-Rumpf-Winkel von D1 maximal zwischen $-5,12^\circ$ und $5,25^\circ$.

Kritische Versuche

In allen kritischen Situationen ergaben sich nahezu identische Kurvenverläufe. In der Situation **Verschieben der rechten Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) lagen Kopf-Rumpf-Winkel bei allen Tieren einheitlich zwischen -5° und 0° , die Variabilität zwischen den einzelnen Flügen eines Tieres war auch hier auffällig hoch (Abb. 36, S. 79). Beim **Verschieben der linken Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) waren die Kopf-Rumpf-Winkel weniger einheitlich als unter den vorherigen Bedingungen: Bei D1 lagen sie zwischen -5° und $+5^\circ$, was der Standardsituation entsprach. Bei D2 und D3 hingegen schwankten die Kopf-Rumpf-Winkel erheblich stärker zwischen -10° und $+10^\circ$. Darüber hinaus war auch die Variabilität zwischen den einzelnen Flügen eines Individuums stark erhöht, was aus den extrem hohen Standardabweichungen abzulesen ist. **Verschob man beide Seitenwände gleichzeitig** (s. 2.4.2.2.4, S. 19), ergab sich folgendes Bild (Abb. 36, S. 79): Die Kopf-Rumpf-Winkel aller Tiere lagen meist zwischen -5° und $+5^\circ$, waren also vergleichbar mit der Standardsituation. Die Schwankungsbreite war wieder geringer als im vorher darge-

stellten Versuchsansatz. Insgesamt kann man feststellen, daß es nur beim Verschieben der linken Seitenwand zu leichten Abweichungen kam, in allen anderen Situationen war der Verlauf der Kopf-Rumpf-Winkel sehr ähnlich.

3.2.2.6 Ziel-Fehlwinkel

Entsprechend *Experiment A* wurde auch hier der Ziel-Fehlwinkel (s. 2.5.9, S. 23) ermittelt. Ein positiver Ziel-Fehlwinkel entspricht einer Abweichung von der direkten Start-Ziel-Verbindung nach rechts, ein negativer Ziel-Fehlwinkel entsprechend einer Abweichung nach links.

Standardsituation

Bei Versuchstier D1 wurde die Abweichung von der direkten Start-Ziel-Verbindung mit zunehmender Flugstrecke immer kleiner (Abb. 38, S. 84). Sie betrug nach 10 % des Fluges $2,0 \pm 2,78^\circ$ nach 50 % des Weges $1,3 \pm 1,9^\circ$ und nach 90 % nur noch $-0,4 \pm 1,7^\circ$. Bei Versuchstier D2 zeigt sich ein ähnlicher Flugverlauf mit abnehmenden Ziel-Fehlwinkeln bei Annäherung an das Standardziel. Bei Versuchstier D3 stellte sich die Situation genau entgegengesetzt dar. Bei dieser Fledermaus stieg der Ziel-Fehlwinkel im Standardversuch mit Annäherung an das Standardziel an. Betrug er nach 10 % der Flugstrecke nur $-0,6 \pm 2,7^\circ$, war er nach 50 % schon auf $3,5 \pm 1,8^\circ$ und nach 90 % sogar auf $3,8 \pm 2,7^\circ$ angestiegen.

Kritische Versuche

In der kritischen Situation **Verschieben der rechten Seitenwand** (s.2.4.2.2.3, S. 19) zeigt sich bei allen Tieren eine ähnliche Veränderung der Ziel-Fehlwinkel im Verlauf des Fluges (Abb. 38, S. 84): Der Winkel stieg bis zu Hälfte der Flugstrecke zunächst an, um dann bei weiterer Annäherung an das Ziel wieder abzunehmen. Das Ausmaß der Abweichung ist jedoch bei allen Tieren stark unterschiedlich. Bei Versuchstier D1 waren die Abweichungen im Vergleich zur Standardsituation am größten. Bereits nach 10 % der Flugstrecke unterschied sich der Ziel-Fehlwinkel von Versuchstier D1 signifikant vom Winkel der Standardsituation ($p < 0,005$; U-Test). Er betrug zu diesem Zeitpunkt $-4,2 \pm 3,0^\circ$ und erreichte nach 90 % der Strecke $-4,7 \pm 4,1^\circ$. Der negative Wert weist daraufhin, daß das Tier nach links von der Arenamitte korrigierte. Die beiden anderen Versuchstiere zeigten geringere Abweichungen der Ziel-Fehlwinkel im Vergleich zur Standardsituation. An keinem Punkt der Flugstrecke waren signifikante Unterschiede nachzuweisen. D2 erreichte nach

90 % der Flugstrecke den gleichen Wert wie in der Standardsituation. Ein völlig anderes Bild ergab sich in der Situation **Verschieben der linken Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19). Bei allen drei Tieren nahm hier der Ziel-Fehlwinkel mit zunehmender Flugstrecke zu (Abb. 38, S. 84). Anders als im vorher beschriebenen Versuchsansatz (Verschieben der rechten Seitenwand) sind hier die Abweichungen der Ziel-Fehlwinkel von D1 mit maximal $-2,3^\circ$ nur etwa halb so groß wie bei den beiden anderen Versuchstieren. Der Ziel-Fehlwinkel von Versuchstier D1 unterschied sich an allen drei Meßpunkten signifikant vom Standardversuch, er unterschied sich aber gleichzeitig auch signifikant von den Werten der Situation "Verschieben der rechten Seitenwand". Nach 10 % Strecke lag er bei $-1,4 \pm 4,3^\circ$, nach 50 % bei $-2,1 \pm 4,9^\circ$ und nach 90 % bei $-2,4 \pm 4,0^\circ$. Er bewegte sich damit also immer zwischen den Werten der *Standardsituation* und der Situation "Verschieben der rechten Seitenwand". Bei den beiden anderen Versuchstieren ist die Abweichung des Ziel-Fehlwinkels bei *Verschieben der linken Seitenwand* dagegen fast immer größer als in den vorhergehenden Versuchssituationen (Ausnahme: D3, 50 % - Wert). So betrug der Ziel-Fehlwinkel von Versuchstier D2 nach 10 % der Strecke $2,8 \pm 2,9^\circ$, nach 50 % $3,9 \pm 3,8^\circ$ und nach 90 % $4,6 \pm 2,9^\circ$ und wich damit an allen drei Meßpunkten signifikant vom Standard ab. Bei Versuchstier D3 betrug er nach 10 % $1,2 \pm 3,1^\circ$, nach 50 % $2,8 \pm 3,1^\circ$ und nach 90 % $4,8 \pm 1,9^\circ$. Ein signifikanter Unterschied zum Standard ließ sich bei diesem Tier nur nach 90 % der Strecke nachweisen. **Verschob man beide Wände gleichzeitig** (s. 2.4.2.2.4, S. 19) ähnelte der Verlauf der Ziel-Fehlwinkel zu den unterschiedlichen Meßzeitpunkten bei D1 ungefähr der Situation nach Verschieben der rechten Seitenwand. Die Abweichung nahm zunächst zu und fiel dann nach 90 % der Strecke wieder ab. Bei D2 und D3 dagegen verliefen die Ziel-Fehlwinkel ähnlich wie nach Verschieben der linken Seitenwand: Sie stiegen vom Start bis zum Ende der Flugstrecke kontinuierlich an. Kurz vor der Landung, nach 90 % der Flugstrecke, entsprachen die Ziel-Fehlwinkel aller drei Fledermäuse dagegen annähernd der Situation nach Verschieben der linken Seitenwand (D1: $-2,6 \pm 3,4^\circ$; D2: $5,1 \pm 3,80^\circ$; D3: $4,8 \pm 1,9^\circ$).

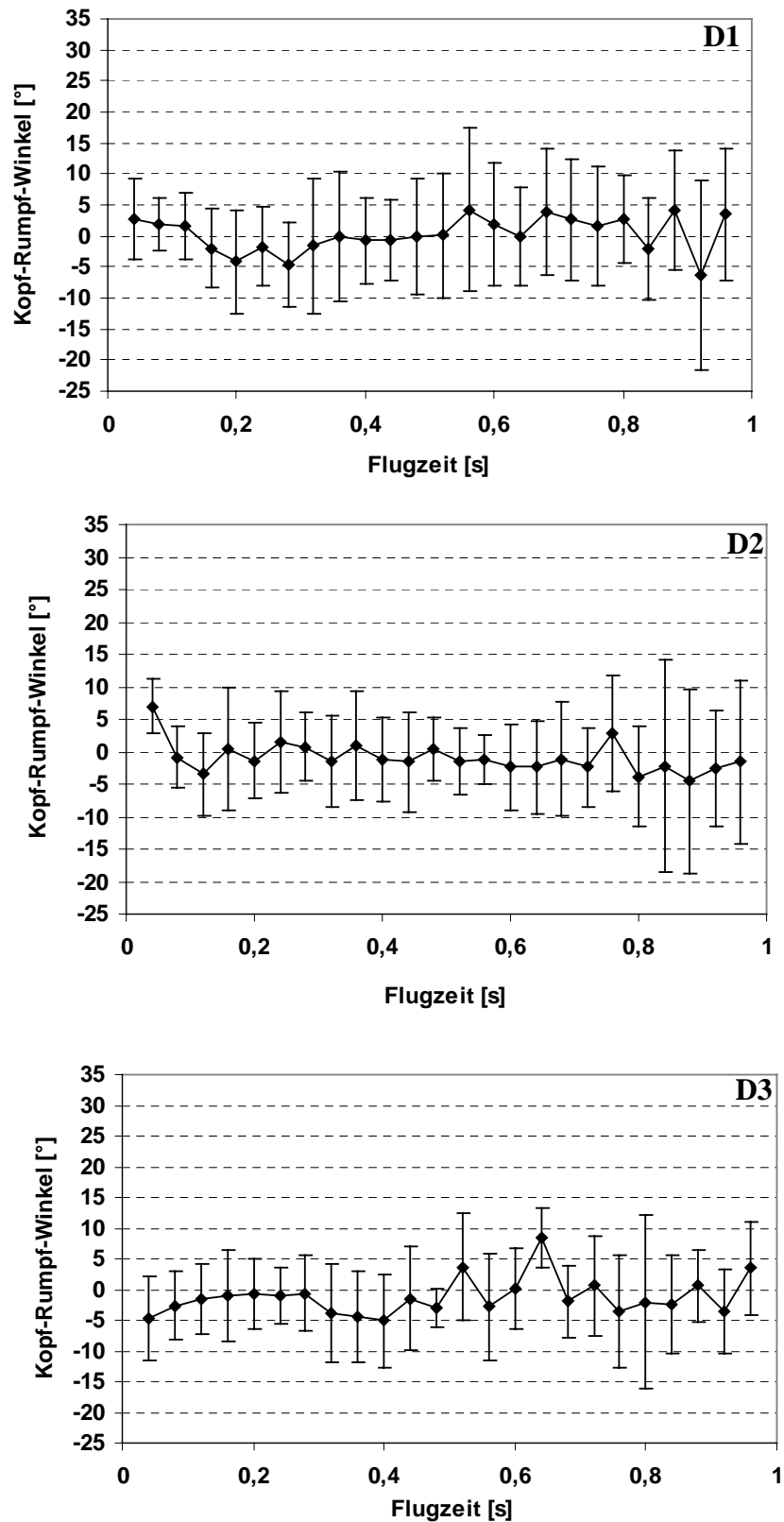


Abb. 37: Kopf-Rumpf-Winkel der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

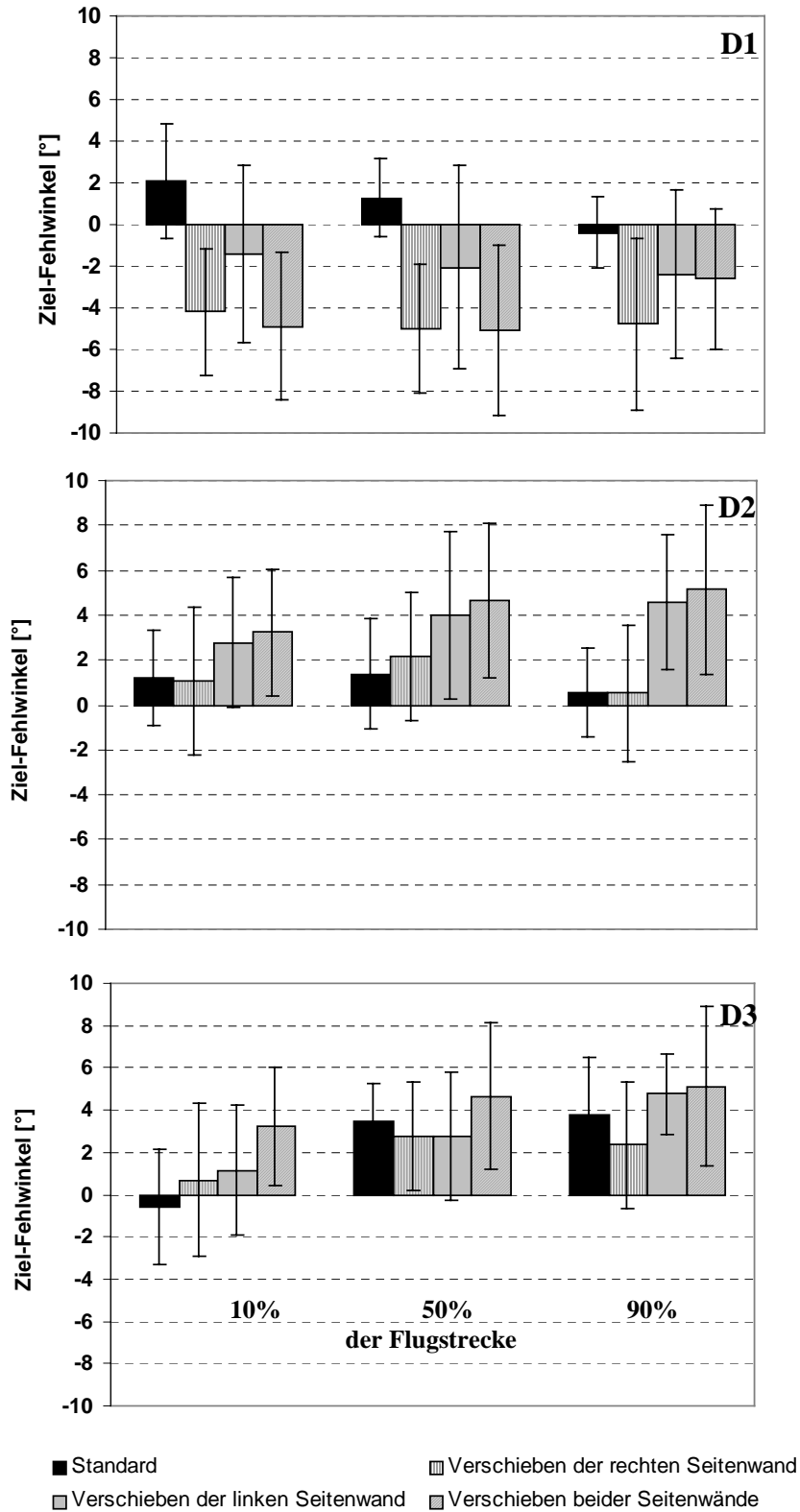


Abb. 38: Ziel-Fehlwinkel der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) in den vier Versuchssituationen nach 10%, 50% und 90% der Wegstrecke (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. $n=20$).

3.2.2.7 Körper-Ziel-Winkel und Kopf-Ziel-Winkel

Auch hier wurde, wie im Experiment A, der Körper-Ziel-Winkel berechnet (S. 2.5.7, S. 22 und 2.5.9, S. 23).

Standardsituation

Die Verläufe der Kopf-Ziel- und Körper-Ziel-Winkel unterschieden sich in keinem der Fälle signifikant voneinander, die Kurvenverläufe waren nahezu identisch. Exemplarisch sind hier die Kurvenverläufe der Kopf-Ziel- und Körper-Ziel-Winkel der drei Versuchstiere in der Standardsituation dargestellt (Abb. 39, S. 87). Es wird deutlich, daß alle drei Tiere in der Standardsituation sowohl ihren Kopf als auch ihren Körper unmittelbar nach dem Start in Richtung des Standardzieles ausrichteten. Sie starteten alle sowohl mit einem Kopf-Ziel-, als auch mit einem Körper-Ziel-Winkel von 0° . Die Kurven verliefen dann entsprechend der Flugwege, alle drei Tiere zeigten eine leichte Abweichung der Körper- und Kopflängsachse nach rechts.

Kritische Versuche

In den drei kritischen Versuchssituationen wurde stellvertretend nur der Kopf-Ziel-Winkel dargestellt (Abb. 40, S. 88). Im Versuchsblock **Verschieben der rechten Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19; Abb. 40, S. 88) kam es zu größeren individuellen Unterschieden. Versuchstier D1 richtete seinen Kopf unmittelbar nach dem Start zunächst auf das Standardziel aus, der Kopf-Ziel-Winkel hatte einen Wert von $5 \pm 10,2^\circ$. Bereits nach dem ersten Viertel des Fluges drehte das Tier seinen Kopf jedoch immer stärker nach links und erreichte gegen Ende des Fluges einen Kopf-Ziel-Winkel von $55^\circ \pm 10^\circ$. Versuchstier D2 startete ebenfalls mit einem Kopf-Ziel-Winkel von etwa 5° (Abb. 40, S. 88). Danach richtete sich das Tier in dieser Versuchssituation ebenfalls leicht nach links aus, der Kopf-Ziel-Winkel stieg aber nur bis auf maximal 20° , die Fledermaus neigte Kopf und Körper also weniger stark nach links. Auch Versuchstier D3 startete mit einer Ausrichtung des Kopfes auf das Standardziel (Abb. 40, S. 88), behielt diese im Laufe des weiteren Fluges zunächst bei, richtete sich dann aber leicht nach links aus, so daß der Kopf-Ziel-Winkel nach ca. 75 % der Flugstrecke bei $22,1 \pm 10,5^\circ$ lag. Bis zur Landung drehte das Tier den Kopf dann wieder in Richtung des Standardziels, der Kopf-Ziel-Winkel hatte hier einen Wert von $13,1 \pm 25,5^\circ$. **Verschob man die linke Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) zeigte sich folgendes Bild: Versuchstier D1 hatte beim Start eine Kopfausrichtung auf das Standardziel. Im Lau-

fe des Fluges änderte sich diese Tendenz nicht auffällig, Kopf-Ziel und Körper-Ziel-Winkel waren kurzzeitig leicht negativ, betrug bei der Landung aber wieder $18,5 \pm 30,1^\circ$. Auch Fledermaus D2 und D3 starteten mit einer Ausrichtung des Kopfes auf das Standardziel. Diese beiden Versuchstiere hielten diese Tendenz jedoch nicht während des gesamten Fluges bei, sondern zeigten immer stärkere Abweichungen nach rechts von der direkten Start-Ziel-Verbindung. Der Kopf-Ziel-Winkel von Versuchstier D2 betrug bei der Landung $-82,1 \pm 11,5^\circ$, der Winkel von Versuchstier D3 $-59,2 \pm 25,1^\circ$. Im letzten Versuchsblock **Gleichzeitiges Verschieben beider Wände** (s. 2.4.2.2.4, S. 19) war die Ausrichtung des Kopfes bei D1 nahezu identisch wie in der Versuchssituation "Verschieben der rechten Seitenwand". Bei den Versuchstieren D2 und D3 hingegen ähnelten die Verläufe von Kopf-Ziel- und Körper-Ziel-Winkel im Verlauf des Fluges in hohem Maße der Situation nach Verschieben der linken Seitenwand. Zu Beginn des Fluges waren Kopf und Körper von Versuchstier D1 auf das Standardziel ausgerichtet, die Winkel hatten entsprechend Werte um 0° . Nach dem ersten Viertel des Fluges jedoch richtete sich das Tier immer stärker nach links aus und erreichte bei der Landung einen Kopf-Ziel-Winkel von $59,4 \pm 21,1^\circ$. Einen entgegengesetzten Verlauf nahm die Kopf-Ziel-Ausrichtung von Versuchstier D2 und D3 in diesem Versuchsblock. Beide richteten sich im Verlauf des Fluges zunehmend nach rechts aus. D2 erreichte am Ende des Fluges einen Kopf-Ziel-Winkel von $-76,1 \pm 22,5^\circ$. Ähnliche Werte ließen sich auch für Versuchstier D3 ermitteln (Kopf-Ziel: $-66,6 \pm 15,2^\circ$).

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß Versuchstier D1 im Standardversuch und nach Verschieben der linken Seitenwand auf das Standardziel ausgerichtet war und bei Verschieben der rechten Seitenwand und beider Seitenwände eine Ausrichtung nach links vom Standardziel zeigte, während sich die beiden anderen Tiere genau umgekehrt verhielten: Hier kam es im Standard und beim Verschieben der rechten Seitenwand zu einer Ausrichtung auf das Standardziel. Verschob man hingegen die linke, bzw. beide Seitenwände, richteten sich die Tiere nach rechts vom Standardziel aus, d.h. die Winkel hatten negative Werte.

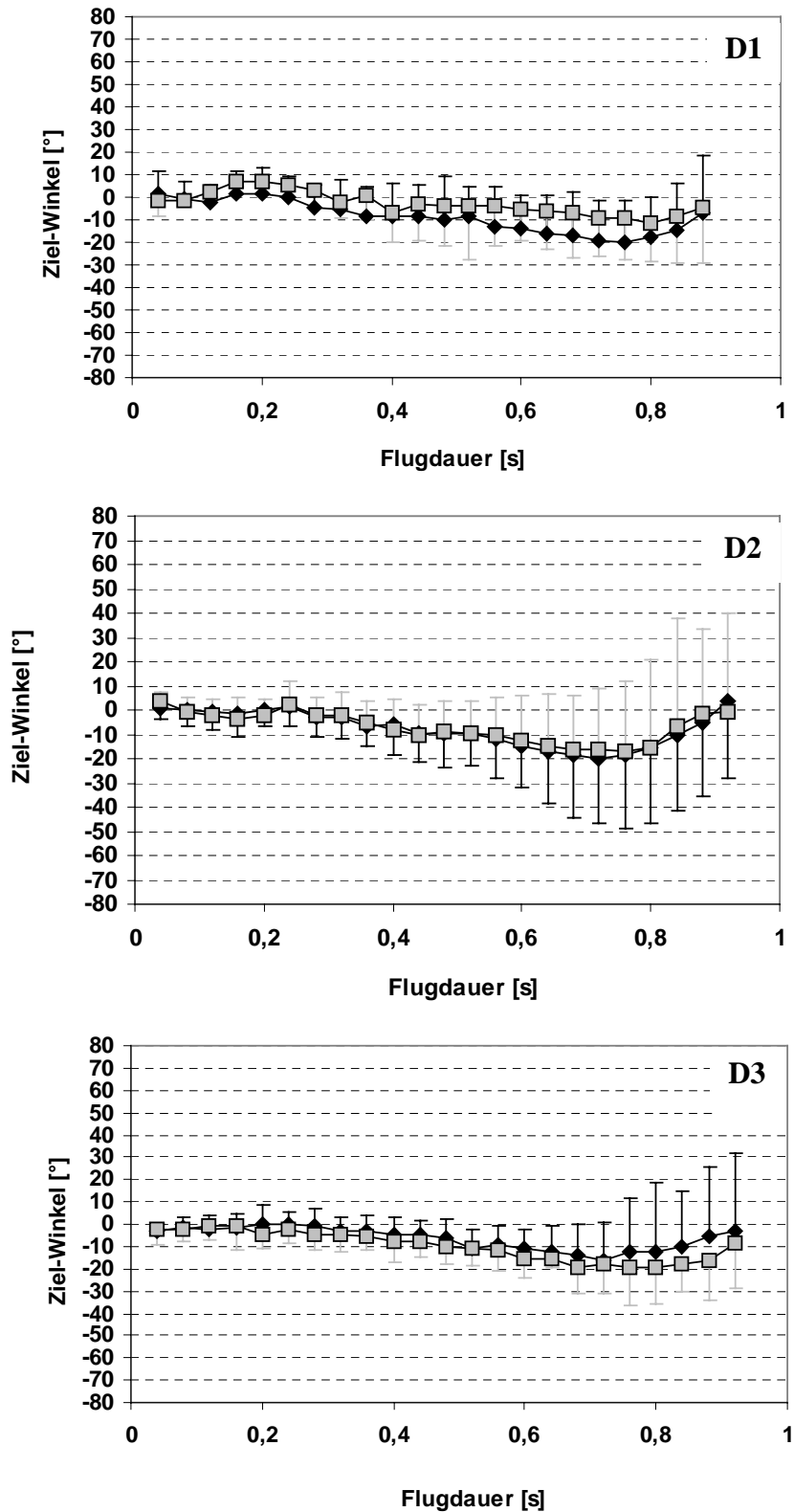


Abb. 39: Kopf-Ziel- und Körper-Ziel-Winkel der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) in der Standardsituation (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. $n=20$).

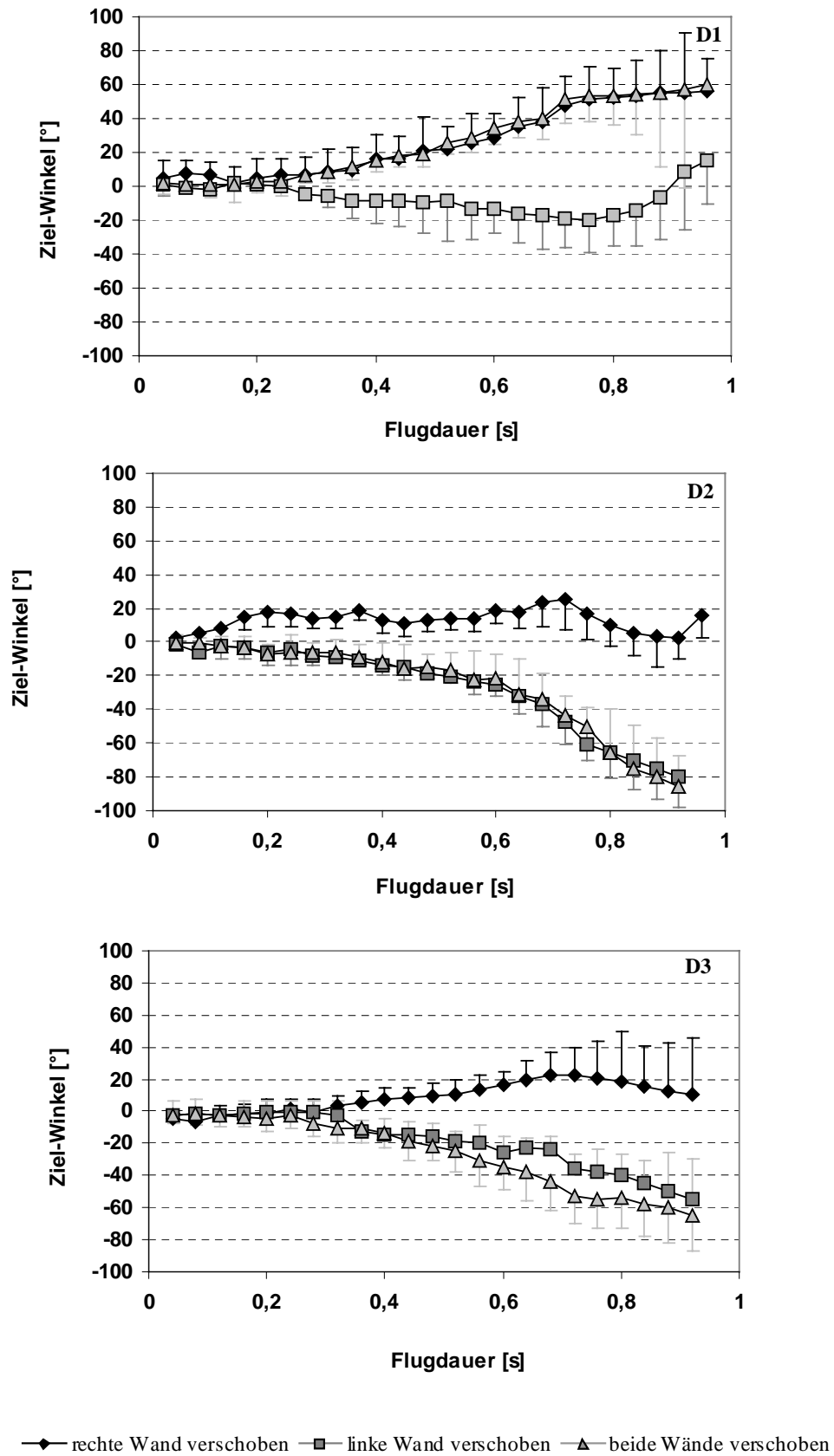


Abb. 40: Kopf-Ziel-Winkel der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) in den drei Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. $n=20$).

3.2.2.8 Ortungslaute

3.2.2.8.1 Anzahl der Laute pro Flug

Hier wurde die Anzahl der Laute pro Flug der drei Versuchstiere in den einzelnen Versuchssituationen ermittelt und über die jeweils 20 Flüge gemittelt (s. 2.5.10, S. 23).

Die Häufigkeit der Ortungslaute war in den einzelnen Versuchssituationen unterschiedlich (Abb. 41; 89). Versuchstier D1 ortete in den **Standardversuchen** im Mittel nur 3,53 mal ($\pm 1,79$). Beim **Verschieben der rechten Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) steigerte es seine Ortungsaktivität signifikant ($p < 0,005$; U-Test) auf im Schnitt $16,68 \pm 8,85$ Echoortungslaute. Beim **Verschieben der linken Seitenwand** (s. 2.4.2.2.3, S. 19) hingegen unterschied sich die Anzahl der Rufe nicht von der Standardsituation. Das Tier ortete im Mittel 4,2 mal $\pm 2,93$. **Verschob man beide Wände gleichzeitig** (s. 2.4.2.2.4, S. 19) konnte eine extreme Steigerung der Lautabgabe auf $22,21 \pm 11,91$ Laute registriert werden.

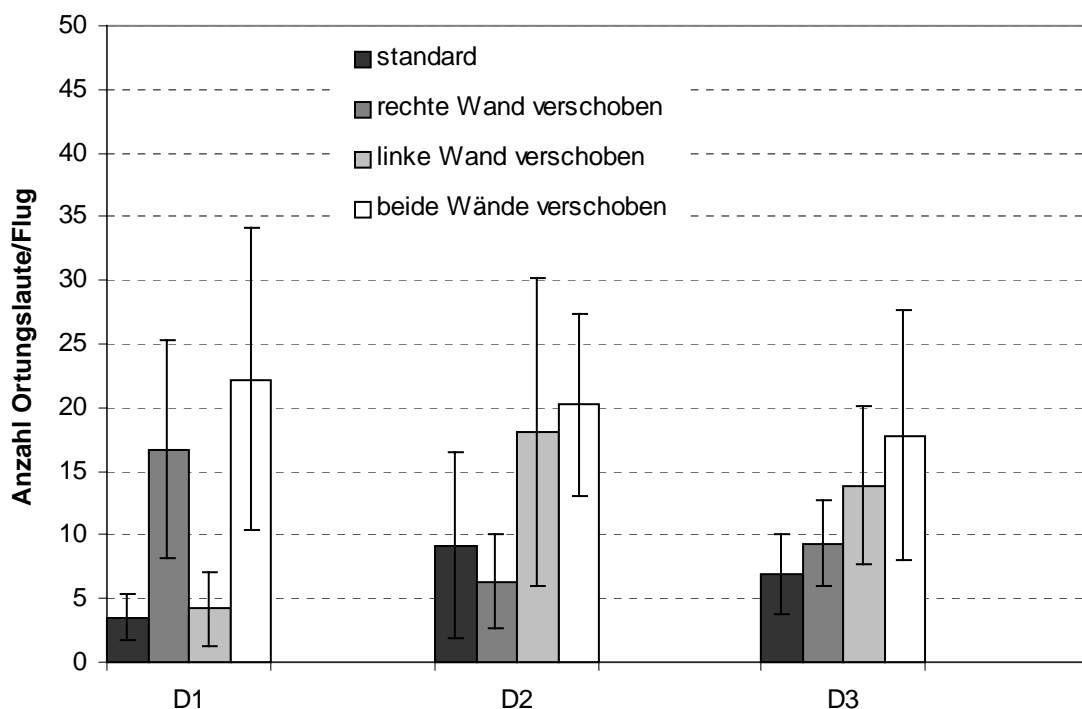


Abb. 41: Anzahl Echoortungslaute/Flug der drei Versuchstiere (D1, D2, D3) in den vier Versuchssituationen (Mittelwerte mit Standardabweichung, jew. n=20).

Dieser Wert unterschied sich signifikant vom Standardwert und der Situation *Verschieben der rechten Seitenwand* ($p < 0,005$; U-Test), nicht jedoch von der Situation *Verschieben der linken Seitenwand*. Anders stellt sich die Situation bei Versuchstier D2 dar. Diese Fledermaus ortete im **Standard** mit $9,16 \pm 7,27$ häufiger als D1. Beim **Verschieben der rechten Seitenwand** verringerte sich die Rufhäufigkeit etwas auf $6,35 (\pm 3,72)$ Laute. Dieser Unterschied ist jedoch nicht signifikant. Beim **Verschieben der linken Seitenwand** erhöhte sich die Anzahl der Laute pro Flug signifikant auf $18,11$ Laute. Beim **Verschieben beider Seitenwände** stieg die Rufaktivität noch weiter an auf $20,21 \pm 7,13$ Laute und lag damit signifikant höher als in der Standardsituation oder nach Verschieben der rechten Seitenwand. Versuchstier D3 ortete in der **Standardsituation** im Mittel $6,88 \pm 3,16$ mal. Beim **Verschieben der rechten Seitenwand** erhöhte es seine Aktivität leicht auf $9,31 \pm 3,37$ Rufe. **Verschob man die linke Seitenwand** kam es zu einer stärkeren Zunahme der Lautabgabe auf im Mittel $13,88 \pm 6,23$ Laute pro Flug. Es ortete damit signifikant häufiger als in der Standardsituation und nach Verschieben der rechten Seitenwand ($p < 0,005$; U-Test). Beim **Verschieben beider Wände** kam es nochmals zu einer Erhöhung der Ortungsaktivität auf $17,82 \pm 9,79$ Laute die nachweisbar stärker war ($p < 0,005$; U-Test) als in der Standardsituation, und nach Verschieben der rechten Seitenwand.

3.2.2.8.2 *Verteilung der Ortungslaute in verschiedenen Phasen des Fluges*

Um genauere Aussagen darüber treffen zu können, mit welcher Häufigkeit die Laute in den einzelnen Abschnitten der Arena abgegeben wurden, wurde die Arena in 4 Quartile unterteilt und die Anzahl und Richtung der Lautabgabe in diesen vier Abschnitten untersucht (Abb. 42 - 44, S. 93- 95).

Auf der Abszisse der Grafiken sind die Hauptrichtungen der Lautabgabe in Grad angegeben. Ein Winkel von 0° entspricht einer Ausrichtung auf das Standardziel, ein negativer Winkel beschreibt eine Ausrichtung nach links von der Mitte, ein positiver Winkel eine Ausrichtung nach rechts von der Mitte.

Unter Standardbedingungen gab Versuchstier D1 im ersten Viertel der Arena die meisten Laute ab (Abb. 42, S. 93). Es richtete seine Ortungslaute im Standard nach links von der Mittellinie aus, die maximale Ortungsaktivität lag bei $-9,65^\circ$. Verschob man nun die **rechte Seitenwand** (Abb. 42, S. 93) kam es zu einer deutlichen Ausrichtung der Laute nach links von der Mittellinie. Das Maximum der Lautabgabe befand sich im ersten Viertel und lag

im Mittel bei $-42,35^\circ$. Im letzten Viertel war die Rufaktivität sehr gering. Beim **Verschieben der linken Seitenwand** (Abb. 42, S. 93) gab Versuchstier D1 die Laute vorwiegend nach rechts von der Mittellinie ab. Insgesamt wurden hier weniger Laute registriert als im Standardflug, wobei auch hier die Hauptaktivität der Lautabgabe im ersten Viertel der Arena lag. Hier bildete sich ein Peak bei $11,42^\circ$ aus. Eine ähnliche Tendenz zeigte sich auch beim **gleichzeitigen Verschieben beider Seitenwände**. Abermals ließen sich die meisten Echoortungsrufe im ersten Viertel der Arena aufnehmen. Die Lautabgabe richtete sich nach links von der Zielwandmitte, mit einem Zentrum bei $-10,65^\circ$. Im letzten Viertel war die Lautabgabe am geringsten.

Auch bei Versuchstier D2 war die Rufaktivität im ersten Quartil der Versuchsarena in allen Versuchssituationen am höchsten und verringerte sich dann zum Ende des Fluges hin. Die Laute streuten im ersten Viertel der **Standardsituation** um -11° (Abb. 42, S. 93). In den nächsten Quartilen kam es zu einer deutlichen Senkung der Ortungsaktivität, die Richtung der maximalen Aktivität blieb aber gleich. Bei **Verschieben der rechten Seitenwand** zeigte sich das gleiche Bild wie im Standard (Abb. 42, S. 93). Das Maximum der Aktivität lag im ersten Viertel, die Hauptrichtung der Laute lag bei -11° . Im letzten Viertel der Arena ließen sich keine Echoortungsrufe mehr registrieren. Bei **Verschieben der linken Seitenwand** (Abb. 42, S. 93) steigerte das Tier die Lautabgabe deutlich. Auch in dieser Versuchssituation wurden die meisten Rufe im ersten Viertel der Arena, d.h. unmittelbar nach dem Start abgegeben. Die Richtung der Ortungslaute war nicht so eng begrenzt. Die Hauptaktivität lag zwischen 8° und 40° . In den folgenden drei Quartilen wurden deutlich weniger Laute abgegeben als im ersten Quartil. Die Richtung der Lautabgabe verschob sich zunehmend nach rechts. Im zweiten Quartil lag die Ortungsrichtung zwischen 10° und 45° , im dritten Quartil zwischen 20° und 70° und im vierten Quartil zwischen 45° und 90° . Insgesamt kann man feststellen, daß das Tier bereits zu Flugbeginn auf ein Ziel rechts von der Zielwandmitte ortete und sich diese Tendenz mit zunehmender Flugstrecke noch verstärkte. Beim **gleichzeitigen Verschieben beider Seitenwände** (Abb. 42, S. 93) kam es im ersten Quartil zu einer glockenförmigen Verteilung der Laute mit einem ausgeprägten Peak bei $-10,78^\circ$. In diesem Viertel wurde am häufigsten gerufen. In den folgenden Quartilen war die Lautabgabe deutlich geringer und streute ohne Vorzugsrichtung um 0° .

Auch Versuchstier D3 ortete in der **Standardsituation** nach links von der Zielwandmitte (Abb. 43, S. 94) mit einem Maximum bei $-23,45^\circ$. Das Tier ortete nur im ersten Viertel

der Arena, in den folgenden Vierteln konnten keine Laute mehr registriert werden. Beim **Verschieben der rechten Seitenwand** (Abb. 43, S. 94) lag das Zentrum der Lautabgabe bei 0° , d.h. das Tier ortete auf das Standardziel. Auch hier konnten nur im ersten und zweiten Viertel Laute registriert werden. Wurde hingegen die **linke Seitenwand verschoben** (Abb. 43, S. 94), richtete die Fledermaus die Laute nach rechts von der Zielwandmitte aus. Die Hauptaktivität lag im ersten Viertel der Arena, das Maximum streute um $36,34^\circ$. In den folgenden Vierteln sank die Echoortungsaktivität, der jeweilige Peak der Lautabgabe verschob sich weiter nach rechts. Eine ähnliche Tendenz zeigte sich beim **gleichzeitigen Verschieben beider Seitenwände** (Abb. 43, S. 94). Hier waren die Laute jedoch stärker in den mittleren Bereich der Arena ausgerichtet. Auch in dieser Versuchssituation rief D3 im ersten Viertel der Flugarena am häufigsten. Hier kam es zu einer glockenförmigen Verteilung der Laute mit einer Peakspitze bei $9,67^\circ$. Diese Spitze verschob sich in den folgenden Vierteln weiter nach rechts und lag im letzten Viertel bei $33,54^\circ$.

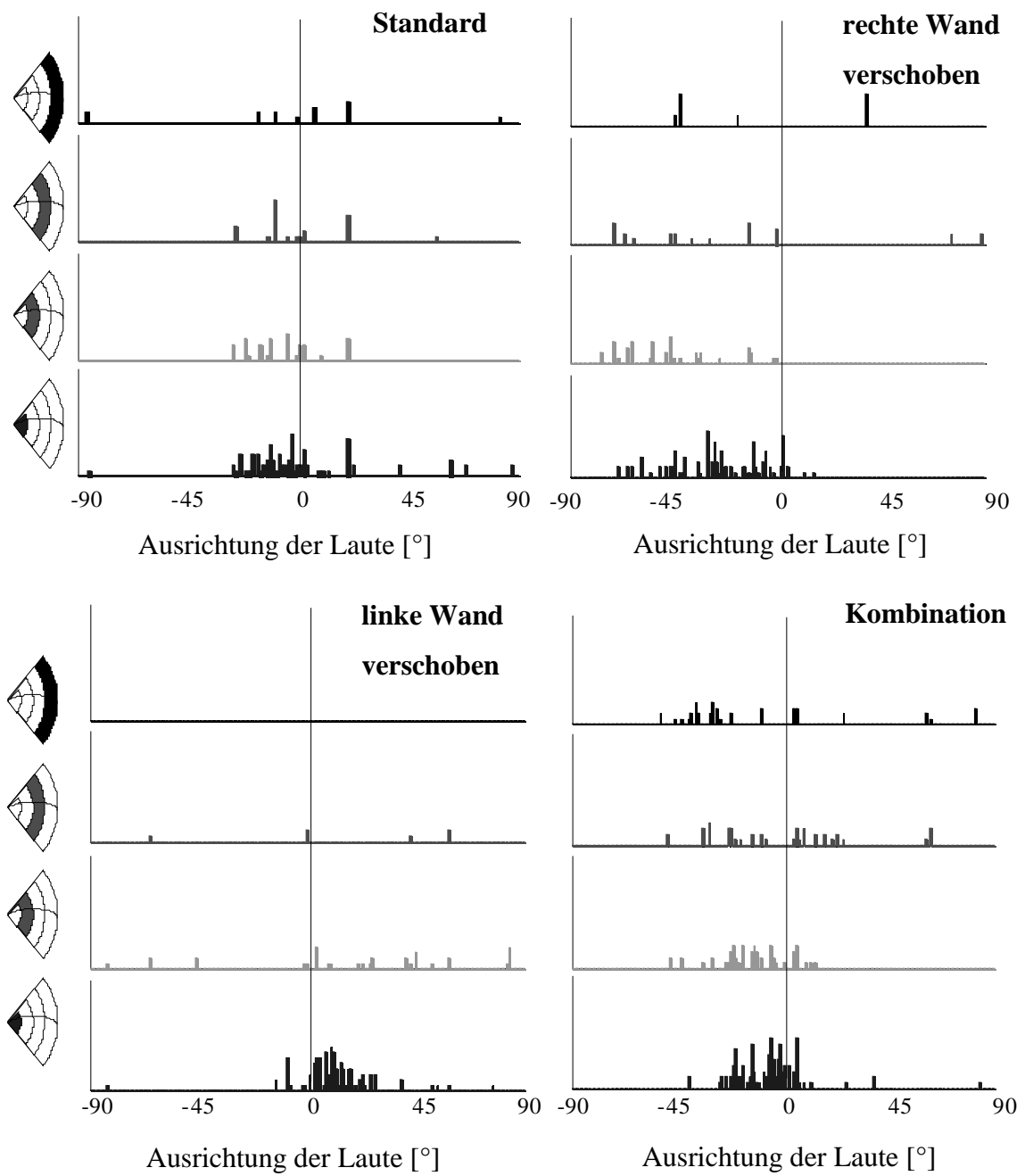


Abb. 42: Verteilung der Echoortungslaute von Versuchstier **D1** auf die 4 Quartile der Flugarena in den 4 Versuchssituationen.

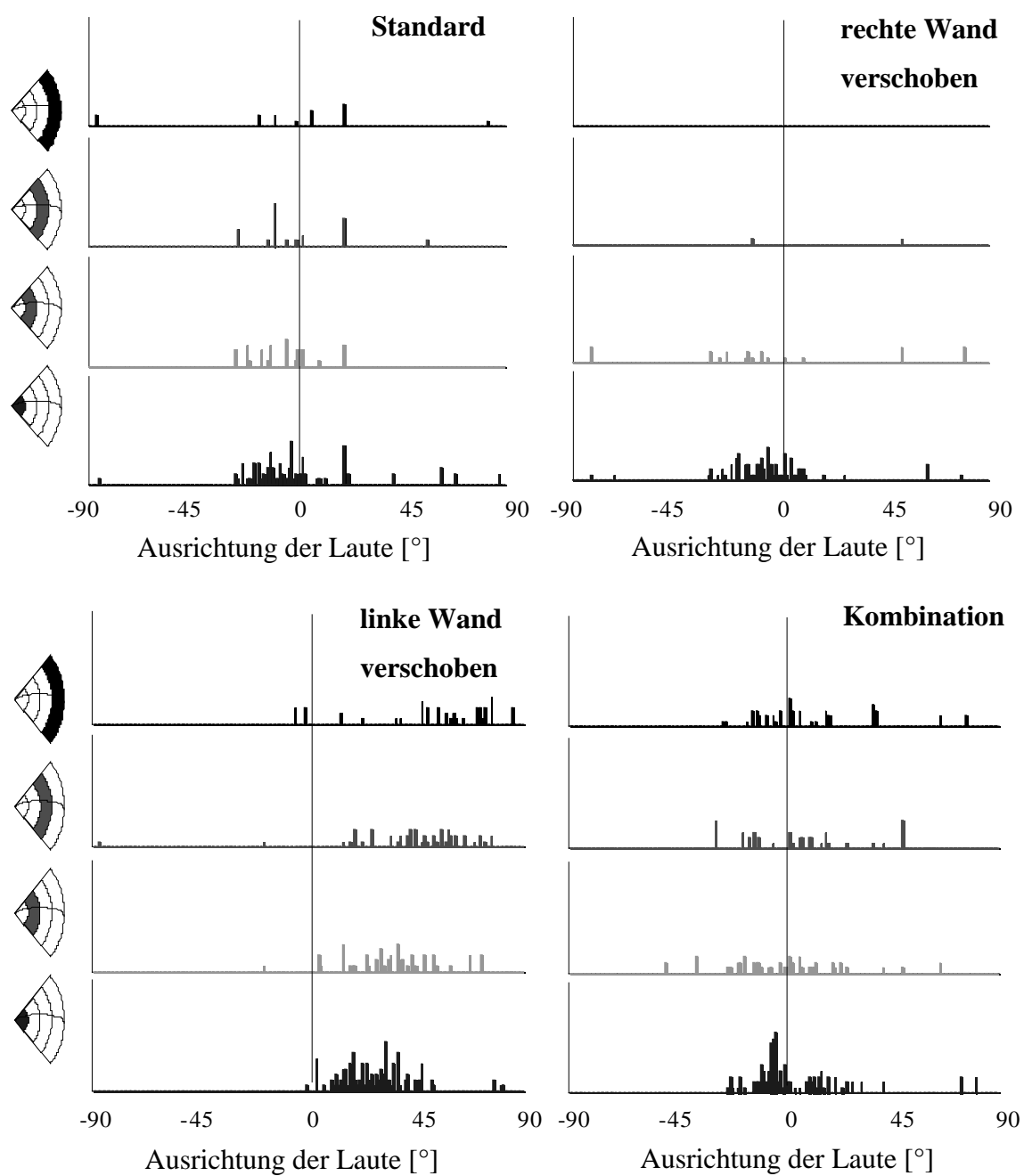


Abb. 43: Verteilung der Echoortungslaute von Versuchstier **D2** auf die 4 Quartile der Versuchssarena in den vier Versuchssituationen (jew. n=20).

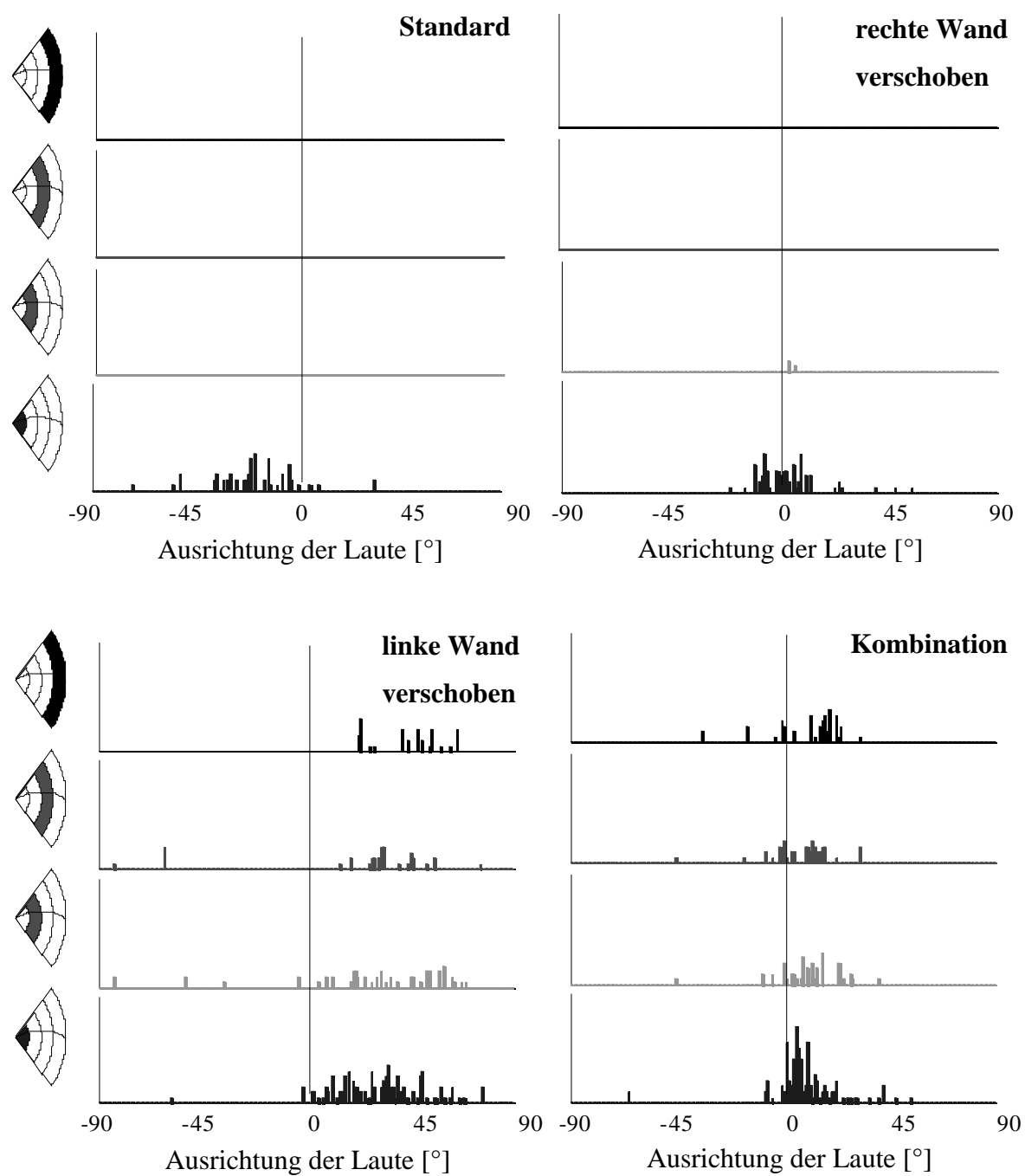


Abb. 44: Verteilung der Echoortungslaute von Versuchstier **D3** auf die 4 Quartile der Versuchsarena in den vier Versuchssituationen (jew. n=20).

4 Diskussion

Ein sich orientierender Organismus verschafft sich nach Schöne (1980) "Kenntnis über etwas", "richtet sich nach etwas" oder "findet sich in etwas zurecht", kurz gesagt er "stellt eine Beziehung zu bestimmten Sachverhalten her" und "macht sich vertraut mit etwas". Über die genaue Definition des Begriffes Orientierung war man sich lange Zeit nicht einig. Loeb (1891) faßte unter Orientierung alle Bewegungen von Lebewesen als gerichtete Reaktionen auf Außenreize zusammen. Kühn (1919) dagegen trennte erstmals die Begriffe Orientierung und Fortbewegung voneinander ab. Er gebrauchte den Begriff der Orientierung allein für die Ausrichtung eines Individuums auf ein Ziel hin und definierte die Orientierung als Vorgang der "aktiven Einstellung eines Organismus in eine bestimmte Richtung des Raumes". Für Köhler (1950) und Tinbergen (1951) dagegen beinhaltet die Orientierung nur die Orientierungsreaktion selbst, womit der orientierte Zustand aus der Definition ausgeschlossen ist.

Im folgenden soll sich auf die sehr viel umfassendere Definition von Jander (1979) bezogen werden, der unter Raumorientierung "die Fähigkeit beweglicher Organismen ihre Ausrichtung und Position relativ zum Umgebungsraum selbstkontrolliert beizubehalten oder zu verändern" versteht, womit bewußt Koordinationsbewegungen und perzeptive Orientierungsvorgänge ausgeschlossen werden.

Der Orientierungsfähigkeit der Fledermäuse wurde nach Entdeckung der Echoortung große Aufmerksamkeit geschenkt. Zahlreiche Arbeiten beschäftigen sich mit der enormen Leistungsfähigkeit dieses Orientierungssystems (z.B. Möhres 1959; Neuweiler 1985; Schnitzler & Kaipf 1992).

Neben dieser Orientierungsmöglichkeit besitzen Fledermäuse auch die Fähigkeit, sich nach dem Ortsgedächtnis zu orientieren. Verschiedene Untersuchungen zeigen, daß sich diese Tiere bei der Orientierung sehr rigide darauf verlassen und beispielsweise keine Reaktionen auf Veränderungen, wie das Einfügen von Hindernissen oder das Verschieben des Landeplatzes, zeigen (Griffin & Grinell 1958; Neuweiler & Möhres 1967; Heblich 1993). Unter natürlichen Bedingungen scheint ein solch inflexibler Orientierungsmechanismus wenig praktikabel, da bei diesen fliegenden Säugetieren jederzeit unvorhersehbare Hindernisse, z.B. fliegende Artgenossen, auftreten können. Im folgenden soll daher diskutiert werden, ob bei der Orientierung von *Desmodus rotundus* sowohl Gedächtnisinhalte (Idio-

thetik) als auch eine Orientierung anhand von Landmarken (Allothetik) für die Tiere eine Rolle spielen. Diese Begriffe wurden von Mittelstaedt & Mittelstaedt (1973) geprägt. Mit **Idiothetik** ist eine Orientierung ohne richtende Außenreize einzig aufgrund von Eigeninformationen gemeint. Die Rauminformation wird den vom Organismus selbst erzeugten Signalen entnommen. Als solche sind z.B. motorische Kommandos, propriozeptive Meldungen über die Motorik oder auch abgespeicherte Werte dieser Signale zu verstehen. Die einzige Voraussetzung für eine erfolgreiche idiothetische Orientierung ist die Startposition im Raum. Ist sie verändert, kommt man durch die stereotype Aneinanderreihung von Bewegungen zu einer neuen Zielposition. Dies bestätigen Versuche von Duelli (1975) an Gekkos. Er setzte seine Versuchstiere in der Mitte einer Arena auf eine drehbare Wärmeplatte. Bei Störungen flüchtete das Tier in einen Unterschlupf an der Arenawand. Wurde die Platte daraufhin vorsichtig gedreht, flüchtete es anschließend in eine um den Winkel der Drehung falsche Richtung.

Im Gegensatz dazu steht die **allothetische Orientierung**. Hier wird die Rauminformation aus der Lagebeziehung des Tieres zu räumlich geordneten physikalischen Faktoren gewonnen, welche vom physiologischen Zustand des Tieres unabhängig sind.

Bei der vorliegenden Arbeit wird davon ausgegangen, daß bei rotatorischen und translatorischen Flugbewegungen unterschiedliche Orientierungsmodi im Vordergrund stehen und daß somit die vorgegebene Geometrie der Flugarena Einfluß auf die gewählte Orientierungsweise während des Fluges hat.

Oktagonale Flugarena

Schon seit Mitte des 20. Jahrhunderts ist bekannt, daß Fledermäuse beim Fliegen in bekannter Umgebung ein hohes Maß an Ortsstetigkeit aufweisen (Möhres & Öttingen-Spielberg 1949; Eisentraut 1959). Heblich (1993) untersuchte das Verhalten von *Rhinolophus ferrumequinum* bei Flügen in einer bekannten Raumsituation und stellte fest, daß die Flugbahnen eines Tieres eng beieinander lagen. Auch für die Fluggeschwindigkeit konnte ein individueller und stereotyper Verlauf festgestellt werden. Die einzelnen Geschwindigkeitskurven lagen nahe beieinander und schwankten maximal in einem Bereich von 0,5 m/s. Der Vorteil individuell konstanter Flugwege und -geschwindigkeiten ist nach Rayner (1986, 1987) in einer effektiveren Energienutzung zu suchen.

In den vorliegenden Untersuchungen in der oktagonalen Flugarena konnte zwar aufgrund der zweidimensionalen Projektion des Flugweges auf den Grundriß der Arena die Flug-

strecke selbst - und damit auch die Fluggeschwindigkeit - nicht bestimmt werden, doch ließen sich indirekt über die Veränderung der Flugdauer Rückschlüsse auf das diesbezügliche Verhalten der Tiere ziehen. Insgesamt ist im Laufe der Andressur eine Verkürzung der Flugdauer zu beobachten. Auf Basis der von Heblich (1993) gewonnenen Erkenntnisse kann man sowohl eine Präzisierung des Flugweges als auch eine Optimierung der Fluggeschwindigkeit als Ursache für diese Verkürzung ansehen. Weiterhin zeigte sich nach abgeschlossener Andressur, als der Flugraum den Tieren als bekannt vorausgesetzt werden konnte, daß die Tiere ihr Ziel auf immer gleichen Wegen anflogen. Auch die Kopf-Ziel- und Körper-Ziel-Winkel zeigten keine großen Schwankungen zwischen den einzelnen Flügen eines Tieres. Ähnliche Ergebnisse erzielten auch Neuweiler & Möhres (1967) in Untersuchungen zum Ortsgedächtnis von *Megaderma lyra*. Sie konnten zeigen, daß Versuchstiere beim Flug durch ein Gitterhindernis nur wenige der zur Verfügung stehenden Durchflugsquadrate nutzten, um zum Ziel zu gelangen. Sie zeigten also ein hohes Maß an Ortsstetigkeit.

Die Ortungsaktivität der vier Versuchstiere beim Anflug an den Standardhangplatz war insgesamt sehr gering. Die typische Einteilung der Flüge in die Abschnitte freier Flug, Annäherungs- und Schlußphase konnte hier nicht getroffen werden, da bei keinem der Versuchstiere ein diesen Phasen entsprechendes, charakteristisches Ortungsmuster nachgewiesen werden konnte. Das individuelle und unregelmäßige Ortungsverhalten der Tiere könnte ein Hinweis darauf sein, daß die Echoortung für die Orientierung in bekannter Umgebung eine untergeordnete Rolle spielt. Diese Interpretation harmoniert mit den Ergebnissen von Griffin & Grinnell (1958), der mit der amerikanischen Vespertilionide *Eptesicus fuscus* Hindernisversuche in bekanntem Raum durchführte. Er stellte fest, daß die Tiere auf ein Einfügen von Hindernissen nicht mit einer Veränderung ihres Flugweges reagierten, obwohl sie Echoortungslaute ausstießen. Die Information der Echoortung schien hier also nicht orientierungsrelevant, die Orientierung nach dem Ortsgedächtnis nahm hier einen höheren Stellenwert ein.

Um die Bedeutung von Echoortung und visueller Orientierung beim Anflug an den Standardhangplatz vergleichend qualifizieren zu können, wurden die Hell-Dunkel-Versuche durchgeführt. Alle vier Tiere flogen, sowohl in der Hell- als auch in der Dunkel-Situation, ausschließlich auf den gewohnten Flugbahnen den Standardhangplatz an. Die Kurvenverläufe der Kopf-Rumpf-Winkel entsprachen dabei denen der Standardsituation. Auffälli-

gerweise orteten Versuchstier DC und DE in den Hell-Versuchen signifikant häufiger als im Standard, was für eine stark visuelle Orientierung dieser beiden Fledermäuse spricht (diese beiden Fledermäuse bemerkten, daß die Versuchsarena in dieser Versuchssituation deutlich heller war als in den anderen Versuchen, zeigten sich dadurch irritiert und orteten daher häufiger). Die erhöhte Helligkeit im Versuchsraum führte anscheinend zu einer Irritation der Tiere, die aber nur Einfluß auf das Echoortungsverhalten hatte. Alle anderen analysierten Parameter, vor allem die Hangplatzwahl, entsprachen dem Standard. Bei keinem der vier Tiere war mit zunehmender Beleuchtung der Arena eine verringerte Ortungsaktivität zu registrieren, die Hinweise auf eine noch weiter verminderte echoakustische Orientierung zugunsten der visuellen Komponente hätte geben können. Doch können sich die Tiere beim Anflug an den Standardhangplatz auch nicht vorrangig an visuellen Marken orientiert haben, da sie sonst in der Dunkel-Situation - ohne eine kompensierende Erhöhung der Echoortungsaktivität - das Ziel nicht hätten erreichen können. Die Tiere scheinen sich also in einem ihnen bekannten Flugraum vorwiegend idiothetisch zu orientieren.

Dies bestätigt sich in den Versuchen mit veränderter Beleuchtungsposition: Hier wurden, um die Bedeutung der Hangplatzbeleuchtung als visuelle Orientierungsmarke zu untersuchen, die Experimente LHP1, LHP2 und LHP4 durchgeführt, in denen die Hangplatzbeleuchtung vom HP3 auf einen der anderen Hangplätze umgeschaltet wurde. Trotz der veränderten Beleuchtungsposition flogen die Tiere in den meisten Fällen weiterhin den nun verdunkelten Standardhangplatz an und veränderten dabei ihre Ortungsaktivität nicht. Dies entspricht den Ergebnissen der Dunkel-Versuche. Es bestätigt sich also, daß die Tiere vorwiegend idiothetisch orientiert sind und nicht auf eine Veränderung der visuellen Landmarke reagieren. Weiterhin zeigt sich aber auch, daß die Tiere orientierungsrelevante, exterozeptive Wahrnehmungskomponenten zur Kurskontrolle heranziehen können. Wurde das Licht auf den Hangplatz zwei umgeschaltet (LHP2), also auf den dem startenden Tier frontal gegenüber liegenden Hangplatz, flogen die vier Individuen diesen Hangplatz nun in bis zu 45 % der Fälle direkt an und landeten dort. Die Hangplatzbeleuchtung wurde somit als charakteristisches Merkmal des Standardhangplatzes angesehen. Dieses Verhalten spricht für eine allothetische visuelle Komponente. In den Situationen LHP1 und LHP4, in denen die Beleuchtung seitenverkehrt, bzw. im Rücken des startenden Tieres positioniert war, flogen die vier Tiere überwiegend den Standardhangplatz an. Die visuelle Rauminformation scheint also besonders vor dem Start von großer Bedeutung zu sein. Wurde sie noch vor dem Abflug bemerkt, nahmen die Tiere eine Korrektur ihres Kurses vor und flo-

gen den beleuchteten Hangplatz an. Wurde sie hingegen erst nach dem Start bemerkt, war sie in den meisten Fällen von geringerer Bedeutung und nicht mehr orientierungsrelevant. Das Verhalten der Tiere läßt hier also eine allothetische Orientierungskomponente vor Flugbeginn zu und beruht nach dem Start überwiegend auf einem idiothetischen Orientierungsmodus.

Um zu überprüfen, ob sich die Tiere beim Anflug an den Standardhangplatz an innerhalb oder außerhalb der Flugarena befindlichen Landmarken orientierten, wurden zunächst die Startbox und die Beleuchtungsposition um 90° im Uhrzeigersinn gedreht. Unter diesen Bedingungen flogen alle vier Versuchstiere auf gewohntem Flugweg ihren vermeintlichen Standardhangplatz an. Dabei änderte keines der vier Tiere sein Orientierungsverhalten; alle analysierten Parameter entsprachen denen der Standardsituation. Einzig die Ortungsaktivität der Versuchstiere DC, DD und DE erhöhte sich. Unter Berücksichtigung der Ortungsaktivität unter anderen Versuchsbedingungen, läßt sich dies aber wahrscheinlich eher auf eine leichte Irritation der Tiere aufgrund der Startboxdrehung zurückführen, als auf veränderte Orientierungsparameter innerhalb oder außerhalb der Arena.

Zusätzlich wurden die Versuche mit um 90° gedrehter Startbox auch ohne eine Veränderung der Beleuchtungsposition durchgeführt. Unter diesen Bedingungen landeten ebenfalls alle vier Tiere am HP4, also an dem Hangplatz, der durch die Startboxdrehung in seiner relativen Lage dem HP3 unter Standardbedingungen entspricht. Zu einer Veränderung der anderen analysierten Parameter kam es jedoch nicht. Einzig die Echoortungsaktivität erhöhte sich wieder bei drei der vier Versuchstiere.

Die Tatsache der alleinigen Wahl von HP4 durch alle vier Versuchstiere auch in dieser Situation bestätigt, daß weder visuelle Landmarken noch andere externe oder interne Landmarken zur Orientierung genutzt werden. Vielmehr scheint einzig die Körperausrichtung beim Start entscheidend für den Flugweg zu sein. Dies entspricht der Idee der *path integration*, bei dem kinästhetische Informationen über die Zeit integriert werden und eine Orientierung durch Vektoraddition dieser Teilvektoren erfolgt. Die Befunde könnten aber auch mit dem Modell von einer Orientierung anhand von "im Gedächtnis fixierten Raumbildern" (Neuweiler & Möhres 1967) in Einklang gebracht werden. Hiernach orientieren sich die Tiere anhand einer *cognitive map*, also einer Gedächtniskarte (Gallistel 1990), in der zentralnervös gespeicherte Informationen über die Geometrie der Flugumgebung, also der Lage von einzelnen Objekten und Strukturen zueinander, als eine Art räumliche Karte

genutzt werden. In der beschriebenen Versuchssituation hätten die Fledermäuse bei ihren Orientierungsflügen zu Beginn der Andressur und während des täglichen Trainings Informationen über die Gestaltung des Flugraums sammeln und zum Aufbau einer solchen Karte nutzen können. Die *cognitive map* würde also in diesem Fall Informationen über den Standardaufbau der Arena enthalten. Durch die Drehung der Startbox wurde die Körperausrichtung der Tiere verändert, die Tiere flogen richtig zur gewohnten Zielposition. Die Beibehaltung des erlernten Flugwegs unter diesen experimentellen Bedingungen spricht für eine idiothetische Orientierung. Nutzten die Tiere dabei eine *cognitive map* um das Ziel zu erreichen, waren demnach Merkmale des Hangplatzes, bzw. Fixpunkte wie Startposition und Landeplatz weder beim Anlegen der Karte noch für die Orientierung relevant. Als Referenzen für ihre Zielerwartung schienen hier, geht man von einer *cognitive map* aus, nur die relative Lage des Hangplatzes zu den übrigen Raumparametern, wie Decke, Boden, Wände und Startposition in der Versuchsanlage relevant.

Daß Fledermäuse sich anhand bestimmter Raumstrukturen orientieren ist schon länger bekannt (Neuweiler & Möhres 1967). *Megaderma lyra* reagierte auf eine Höhenverschiebung der Bodenplatte in einem Flugtunnel mit einer entsprechenden Verschiebung ihrer Flugbahn nach oben. Um zu überprüfen, inwieweit sich die Vampirfledermäuse in der oktogonalen Versuchsarena an solchen Raumparametern orientieren, wurde der Arenaboden mit der Startbox in den kritischen Versuchen um 20 cm angehoben. Bei einer rein idiothetischen Orientierung, z.B. anhand einer *cognitive map* oder durch *path integration*, würde man erwarten, daß die Tiere 20 cm höher an ihren Hanggittern landen. Bei allen vier Tieren konnte eine geringfügige Erhöhung der Landeposition beobachtet werden, diese ließ sich jedoch bei keinem der vier Tiere statistisch sichern. Die Tiere zeigten sich jedoch von der Veränderung der Flugraumgeometrie verwirrt, was sich in einer Verweigerung des Fluges ausdrückte. In den absolvierten Flügen erhöhte sich die Echoortungsaktivität jedoch nicht. Man muß aufgrund dieser Ergebnisse davon ausgehen, daß der Abstand zwischen Boden und Landeposition nicht als maßgebender Raumparameter für die Orientierung herangezogen wurde. Möglicherweise war jedoch der Abstand zum Dach der Arena ausschlaggebend für die Wahl der Landeposition, oder die Tiere waren durch das veränderte Raumecho so irritiert, daß sie nicht mehr wie in den anderen Flügen rein idiothetisch orientiert waren, sondern hier ein großer allothetischer Input zum Tragen kam. Hierfür spricht die hohe Zahl an verweigerten Anflügen.

In einem weiteren Versuchsblock sollte untersucht werden, ob die allothetische Komponente vorrangig durch die Akustik oder durch das visuelle System getragen wird. Dazu wurden Versuche durchgeführt, bei denen das Landegitter am HP3 durch verschiedene Attrappen ersetzt wurde, die zu einer abgestuften Täuschung des visuellen Systems führten, dem Echoortungssystem aber völlig gleich erschienen. Die Attrappenversuche bestätigen die Ergebnisse aus den vorangegangenen Experimenten, nach denen die allothetische Orientierungskomponente hauptsächlich durch das visuelle System getragen zu sein scheint, wohingegen der Echoakustik eher eine untergeordnete Rolle zuzuschreiben ist. So flogen alle vier Versuchstiere die visuellen Attrappen an und versuchten dort zu landen, obwohl sie Echoortungslaute aussendeten. Dabei nahm die Anflughäufigkeit jedoch mit zunehmender Abstraktion der Hangplatzattrappe ab, bis schließlich bei der Attrappe ohne Muster alle vier Tiere zu 100 % einen Anflug verweigerten. Bis auf Versuchstier DB, welches von allen vier Tieren im Standard am häufigsten ortete, erhöhte keine der Fledermäuse dabei ihre Ortungsaktivität. Auch die übrigen Orientierungsparameter entsprachen nahezu denen unter Standardbedingungen.

Insgesamt scheint also in der oktagonalen Arena die Idiothetik bei der Orientierung im Vordergrund zu stehen. Bei einer rein idiothetischen Orientierung muß die Rauminformation, gemäß der Definition, den vom Organismus selbst erzeugten Signalen entnommen werden. Das können starre motorische Muster sein, aber auch die Messung von Dreh- und Linearbeschleunigungen. Geht man von der Kinästhetik als Grundlage aus, müßte sich das motorische Muster z.B. in einer stereotypen Wiederholung bestimmter Flügelschlagmuster oder in der Anzahl der Flügelschläge widerspiegeln. So stellte Watson anfang des 20. Jahrhunderts die Hypothese auf, daß sich Ratten mit Hilfe von selbst erzeugten motorischen Informationen in einem bekannten Raum orientieren (Watson 1908). Nach Watson sammeln die Tiere bei wiederholten Läufen zu einem bestimmten Ziel taktil-kinästhetische Erfahrungen, speichern diese im Langzeitgedächtnis und wiederholen dann im Prinzip diesen gespeicherten Ablauf. Damit brauchen sie keine externen Informationen, um an ihr Ziel zu gelangen. Geht man davon aus, daß sich die Fledermäuse beim Anflug an das Standardziel auf ähnliche Weise orientieren, muß man starre Kopf-Rumpf-Winkel und ein starres Flügelschlagmuster erwarten. Da aber die Kopf-Rumpf-Winkel zwischen den einzelnen Standardflügen große Unterschiede aufwiesen und kein einheitliches Flügelschlagmuster registriert werden konnte, muß die idiothetische Orientierung eine andere Grundlage haben. Mittelstaedt & Mittelstaedt (1980) entwickelten als Erklärungsmöglich-

keit das Modell der *path integration*. Dabei wird davon ausgegangen, daß die Fledermäuse bei ihren Flügen alle Beschleunigungen messen, sowohl translatorische als auch rotatorische, und über die Zeit integrieren. Dies ermöglicht ihnen die Strecke in einzelne Vektoren zu zerlegen und über Vektoraddition von jedem beliebigen Punkt ihres Fluges zum Ende des letzten Vektors im absoluten Raum zurückzufinden. Welche Grundlage die Idiothetik hat, kann aufgrund der vorliegenden Versuche nicht entschieden werden. Festzuhalten ist jedoch, daß die Orientierung nicht ausschließlich über die Idiothetik erfolgt, sondern stets eine allothetische Komponente vorhanden ist.

Viertelkreisarena

Nach der Andressur in dieser Arena konnte das Ziel als bekannt vorausgesetzt werden. Es zeigte sich, daß die Fledermäuse auf jeweils ähnlichen Wegen den Standardlandeplatz anfliegen. Die Flugbahnen lagen eng beieinander und bildeten einen schmalen Flugkorridor. Dies deutet auf eine Orientierung hin, die sich nicht am Ziel sondern am Weg orientiert. Die Tiere flogen dabei mit immer den gleichen Geschwindigkeiten, die Anzahl der Flügelschläge variierte jedoch zwischen den Einzelflügen. Unklar ist, über welchen Mechanismus eine solche individuelle Konstanz des Flugweges erreicht wird. Die Tiere könnten sich anhand ihrer Relativ-Positionen zu den Landmarken orientieren oder anhand der idiothetischen Information.

Um zu überprüfen inwieweit in der Viertelkreisarena die Idiothetik eine Rolle für die Wegstabilisierung spielt, wurde die Startbox, d.h. also die Ausgangsposition der Tiere, gedreht. Bei einer rein idiothetischen Orientierung würde man erwarten, daß die Tiere entsprechend der Drehung versetzt von der Standardlandeposition landen würden. Es zeigte sich jedoch, daß die Veränderung der Startausrichtung allein fast keinen Effekt auf die Wahl des Landplatzes hat. Bei keinem der vier Tiere ließ sich die Landeposition in dieser kritischen Versuchssituation von der Standardlandeposition trennen. Die Flugwege verliefen zwar zu Flugbeginn parallel, die Tiere korrigierten jedoch sehr schnell ihren Kurs und flogen das alte Ziel an. Dadurch verloren die Flugwege ihre Parallelität und die Variabilität an den einzelnen Meßpunkten wurden größer. Die Tiere verglichen offenbar ihre gespeicherte Information mit der aktuellen allothetischen Information, die sie dann auf verändertem Flugweg in Richtung der Landmarken führt. Dies entspricht den Vorstellungen von Williams und Griffin (1966): "Von besonderer Wichtigkeit für ein genaues Ortsgedächtnis ist auch die unmittelbare sensorische Kontrolle des erinnerten Ortes. Das Tier vergewissert

sich bei jedem Flug der Richtigkeit der erinnerten Daten, indem es die unmittelbaren Sinnesinformationen über den Ort mit den gespeicherten vergleicht".

Auch die übrigen Analyseparameter unterschieden sich unter diesen Versuchsbedingungen nicht von denen unter Standardbedingungen: Die Geschwindigkeitskurven lagen eng beieinander, obwohl die Tiere ihr Ziel auf variablen Wegen erreichten. Grund für die dennoch nicht von den Geschwindigkeiten unter Standardbedingungen verschiedenen Kurvenverläufe könnte der begrenzte Flugraum der Tiere sein, wodurch aufgrund der begrenzten Wegstrecke nur bestimmte Geschwindigkeiten möglich waren. Der glockenförmige Verlauf der Geschwindigkeitsprofile zeigt, daß die Tiere, nachdem sie ihr Geschwindigkeitsmaximum nach der Hälfte der Flugbahn erreicht haben, die Geschwindigkeit wieder reduzieren müssen, um den Landevorgang einzuleiten. Ob sie in einer größeren Anlage schneller geflogen wären bleibt offen. Sowohl Körper-Ziel- als auch Kopf-Ziel-Winkel entsprachen bereits wenige Millisekunden nach dem Start wieder der Standardsituation, d.h. die Flugbahnen wurden in Richtung der Standardflugbahn korrigiert. Der Echoortung kam dabei keine wichtige Rolle bei der Kompensierung der Startboxdrehung zu, bei allen vier Tieren blieb die Echoortungsaktivität gegenüber dem Standard unverändert. Auch die Ausrichtung der Echoortungslaute stimmte weitgehend mit der Standardsituation überein, was nochmals bestätigt, daß sich die Tiere unmittelbar nach dem Start wieder auf das Standardziel ausrichteten.

Man kann also auch in dieser Versuchssituation davon ausgehen, daß die Idiothetik entweder keine oder nur eine untergeordnete Rolle spielte und vorrangig die Allothetik für die Orientierung genutzt wurde. Um die Bedeutung der visuellen und akustischen Landmarken zu überprüfen wurden die Landmarken nach links verschoben. Bei einer rein allothetischen Orientierung müßten die Fledermäuse der Verschiebung der Landmarken folgen und entsprechend nach links versetzt vom Standardziel landen. Es zeigte sich, daß die Verschiebung der Landmarken einen großen Einfluß auf die Landeposition hatte, bei allen vier Versuchstieren unterschied sie sich signifikant von der Landeposition unter Standardbedingungen. Keine der Fledermäuse flog das aus der Verschiebung resultierende Ziel jedoch exakt an. Die Tiere landeten zwischen dem alten und dem neuen Ziel. Auf Basis der analysierten Parameter läßt sich folgern, daß die allothetische Orientierungskomponente erst im Flugverlauf nach einem idiothetisch orientiertem Start an Bedeutung zunimmt. So führt die Kontrolle der Position relativ zu den Landmarken im Verlauf des Fluges zu einer Korrek-

tur des Flugweges in Richtung der Landmarken. Daß Orientierung meistens in ein solch multimodales System eingebettet ist, zeigen auch Untersuchungen von Mittelstaedt & Mittelstaedt (1979). Die Autoren wiesen nach, daß sich Tausendfüßler sowohl an Außenreizen (Schwerkraft) als auch an inneren Richtungssignalen orientierten. Sie führten Versuche durch, in denen sie Tiere auf einer horizontalen Fläche laufen ließen. Gab man einen richtenden Schwerereiz, indem man die Fläche neigte, drehten sich die Tiere flächenaufwärts von ihrem bisherigen Kurs ab. Die Gegenwendung wird ausgelöst, da die Tiere den vorher eingehaltenen Kurs anhand idiothetischer Signale (Kinästhetik) wieder herzustellen versuchten. Aus beiden Informationen resultierte ein "Kompromißkurs", den man als Ergebnis einer vektoriellen Verrechnung der beiden Richtungswerte ansehen kann. Dieser "Kompromißkurs", den auch die Fledermäuse wählten, spiegelte sich in den Flugbahnen wieder. Diese verliefen anfangs parallel (kleine Standardabweichungen) und verloren dann zunehmend ihre Parallelität. Die Allothetik scheint in diesem Versuchsansatz stärker durch die Echoortung getragen zu sein. Bei zwei der vier Fledermäuse erhöhte sich die Anzahl der Rufe signifikant im Vergleich mit der Standardsituation. Auch die Ausrichtungen der Laute verschob sich in Richtung auf die verschobenen Landmarken. Es konnte also gezeigt werden, daß die Allothetik in diesem Versuchsansatz eine große Rolle spielte. Da die Tiere jedoch trotzdem nicht genau an der neuen Zielposition landeten, scheint auch die idiothetische Komponente zum Tragen zu kommen.

Durch die Kombinationsversuche konnte der Anteil der idiothetischen Orientierung noch stärker hervorgehoben werden. In dieser Versuchsreihe wurde sowohl die Startbox gedreht als auch die Landmarken verschoben. Alle vier Fledermäuse landeten unter diesen Versuchsbedingungen fast exakt an der neuen Zielposition. Dabei flogen sie die ganze Strecke auf individuellen, stereotypen Bahnen, in denen die Flugwege eng beieinander lagen. Die Echoortungsaktivität entsprach den Standardbedingungen. Dies weist daraufhin, daß die Tiere die versuchsbedingte Veränderung der Arenageometrie nicht bemerkten oder ihr zumindest keine Bedeutung zuwiesen, da die relative Lage von Startposition und Landmarken zueinander unverändert blieb. Entsprechend der Verschiebung nach links war auch die Ausrichtung der Echoortungslaute nach links verschoben.

Auch in der Viertelkreisarena kann die Grundlage für die Idiothetik nicht in der Wiederholung starrer motorischer Muster gesucht werden. Stark schwankende Kopf-Rumpf-Winkel zwischen den einzelnen Flügen eines Tieres und die Variabilität in der Anzahl der

Flügelschläge spricht gegen die Kinästhetik als Grundlage für die idiothetische Orientierung.

Während also im vorherigen Versuchsansatz, bei alleiniger Verschiebung der Landmarken, die vorwiegend idiothetische Orientierung bei Flugbeginn eine Landung am neuen Ziel "verhinderte" (eine Kurskorrektur auf Basis allothetisch gewonnener Informationen wurde erst im weiteren Verlauf des Fluges möglich), erreichten die Tiere nun mit Hilfe der unterstützend wirkenden Startboxdrehung die neue Zielposition. Bei alleiniger Startboxdrehung jedoch, waren die Fledermäuse in der Lage, den Kurs zum gewohnten Ziel hin zu korrigieren.

Nach einer Pause von einem halben Jahr wurde ein Teil der Versuche mit drei der vier Versuchstiere in einem leicht veränderten Setup wiederholt. Der Abstand zwischen LED und Echoortungsmarke wurde verdoppelt, das Ziel lag nun dem startenden Tier genau gegenüber. Zwar flogen die Tiere unter diesen leicht veränderten Versuchsbedingungen auch weiterhin zu 100 % ihr Standardziel an, doch stellte sich heraus, daß nun keines der Versuchstiere auf ein Verschieben der Landmarken mit einer Korrektur seines Flugweges reagierte. Die alten Landmarken schienen nun für die Orientierung nicht mehr ausschlaggebend zu sein. Vielmehr schienen sie durch die lange Pause und/oder die größere Entfernung von LED und Echoortungsmarke keine Rolle mehr für die Orientierung zu spielen. Dennoch erreichten die Tiere ihr Standardziel sicher und auf immer gleichen Wegen. Es mußte also überprüft werden, ob sich die Tiere nun vollständig idiothetisch orientierten oder ob neue Landmarken für die Orientierung relevant wurden. Neuweiler & Möhres (1967) konnten in ihren Hindernisversuchen mit *Megaderma lyra* nachweisen, daß der Abstand eines Durchflugortes in einem Gitternetz von der seitlichen Begrenzung orientierungsrelevant war. So flogen die Fledermäuse erfolgreicher durch ein Drahtgitter, wenn sie dieses regelmäßig an randständigen Durchflugsquadraten passierten. Daher wurden nun zunächst die beiden Seitenwände der Arena, die dominante Raumelemente darstellen, sowohl einzeln als auch simultan nach innen verschoben. Dabei zeigte sich, daß die Tiere auf diese Verschiebung der Seitenwände mit einer gleichsinnigen Verschiebung ihres Flugweges reagierten. Auffällig war, daß zwei der drei Tiere der Verschiebung der linken Wand folgten, während das dritte Tier auf die Verschiebung der rechten Seitenwand reagierte. Entsprechend korrigierten alle drei Tiere ihren Kurs, wenn beide Seitenwände gleichzeitig verschoben wurden. Sie landeten nun nicht länger am Standardziel, sondern entsprechend

des Betrags der Verschiebung nach links oder rechts versetzt. Dabei unterschieden sich die Geschwindigkeitskurven nicht von der Standardsituation. Betrachtet man die Kopf-Ziel-Winkel wird deutlich, daß die Tiere zunächst auf das Standardziel ausgerichtet sind und dann nach etwa einem Viertel des Fluges in Richtung des neuen Ziels korrigieren. Der erste Teil des Fluges scheint also auch hier vorwiegend idiothetisch orientiert zu sein, die Tiere starten mit einer bestimmten Ausrichtung in den Raum. Dann kommt es aber zu einer Überprüfung der Raumerwartung und der tatsächlichen Raumsituation und anschließender Korrektur des Flugweges.

Eine solche Orientierung anhand der Seitenwände entspricht auch den Ergebnissen die Heblich (1993) mit *Rhinolophus ferrumequinum* erzielte. Er konnte zeigen, daß sich seine Versuchstiere in einem Flugtunnel am Arenaboden orientierten. Eine Verschiebung des Bodens führte zu einer Veränderung des Flugverhaltens der Fledermäuse. Heblich schloß aus seinen Untersuchungen, daß sich seine Versuchstiere idiothetisch anhand einer "räumlichen Karte" orientierten. Nach Neuweiler und Möhres (1967) speichern Fledermäuse im Gedächtnis ein Bild ihrer Umgebung, welches in der Art einer räumlichen Karte oder *cognitive map* repräsentiert sein könnte (Gallistel 1990). Eine solche *cognitive map* soll einem im Zentralnervensystem abgespeicherten Datensatz entsprechen, der Informationen über die geometrischen Verhältnisse einzelnen Objekte der Umwelt enthält. Eine solche Karte wird durch Lernvorgänge aufgebaut. Die Fledermaus kann dann anhand "ihrer" Karte von jedem Punkt aus zu einem anderen Punkt im Flugraum finden. In der Viertelkreisarena können die Tiere bei der Andressur die notwendigen Informationen zum Aufbau einer solchen Karte gesammelt haben. Entscheidend schien dabei in dem letzten Versuchsansatz die Position der Seitenwände der Arena gewesen zu sein. Die *cognitive map* würde es den Tieren dann erlauben, auf immer gleichen Flugwegen ihr Ziel zu erreichen. Die Tiere scheinen dennoch immer einen allothetische Input in die Orientierung mit einzubeziehen, vielleicht um die mitgeführte Karte beim Eintritt in die Arena sozusagen "einzumarkieren". Verschiebt man die für die neurale Karte wichtigen Seitenwände kommt es zu einer Verschiebung des Flugweges. Diese Kontrolle zu Beginn scheint vorrangig durch die Echoortung vorgenommen zu werden. In den entsprechenden Versuchen konnte eine signifikante Erhöhung der Ortungsaktivität registriert werden. Die Laute waren bei Verschiebung der jeweils relevanten Seitenwand auf das neue Ziel hin ausgerichtet.

Insgesamt stellt sich die Orientierung der Vampirfledermäuse unter den Laborbedingungen folgendermaßen dar: Die Tiere bilden während der Andressur mit Hilfe ihrer verschiedenen Sinnessysteme eine Raumerfahrung aus (Erstorientierung). Diese ermöglicht ihnen in den folgenden Flügen eine vorwiegend idiothetische Orientierung in der Versuchsarena (Wiederorientierung). Ein allothetischer Kontaktpunkt zur Umgebung bleibt als Ausgangspunkt notwendig und ist den Fledermäusen durch die Ausrichtung der Startbox vorgegeben. Die Kurskontrolle kann dann idiothetisch erfolgen, wobei die allothetische Komponente jedoch immer mitgeführt wird, aber im Normalfall nicht zur Steuerung der Motorik eingesetzt wird. Während in der oktagonalen Arena dieser allothetische Anteil im Hintergrund bleibt, bietet er in der viertelkreisförmigen Arena die Basis für eine Flugkorrektur. In beiden Arenen sind diese Komponenten jedoch in ein multimodales System eingebettet. Das vorgeschlagene Modell zur Orientierung mittels einer Kombination aus idiothetischen und allothetischen Parametern bietet gute Möglichkeiten, den komplexen Anforderungen an die Orientierungsfähigkeit gerecht zu werden. Sowohl auf gerader Strecke, als auch innerhalb einer Kolonie scheint weder eine rein idiothetische noch eine rein allothetische Orientierung für die optimale Kurskontrolle ausreichend zu sein. Erst die Kombination beider Modalitäten garantiert eine sichere Orientierung der Tiere in ihrer Umwelt.

5 Zusammenfassung

Um das Zusammenwirken von allothetischer und idiothetischer Kurskontrolle zu untersuchen, wurde in zwei geometrisch unterschiedlichen Versuchsarenen mit insgesamt acht adulten Männchen der Art *Desmodus rotundus* eine futterbelohnte Flugdressur durchgeführt.

Durch Hell- und Dunkel-Versuche in einer oktogonalen Versuchsarena, bei denen entweder alle Hangplätze hell beleuchtet waren bzw. völlige Dunkelheit herrschte, konnte gezeigt werden, daß die Tiere vorwiegend idiothetisch den Standardhangplatz aufsuchten. Dieser Befund wurde durch Rotationsexperimente, bei denen die Startbox um 90° gedreht wurde, untermauert werden. Außerdem konnte so ausgeschlossen werden, daß sich die Fledermäuse an Merkmalen im Inneren der Arena orientierten. Experimente, bei denen andere Hangplätze als der Standardhangplatz beleuchtet wurden, bestätigten weiterhin, daß die Tiere nicht unter optischer Kontrolle ihr Ziel erreichten. Gleichzeitig wurde aber deutlich, daß die Fledermäuse sich nicht ausschließlich idiothetisch orientierten, sondern stets die Bereitschaft zur Allothetik zeigten. Wurde das Licht nämlich an einem auffälligen Hangplatz (HP2) angeschaltet, flogen die Tiere auch diesen Hangplatz an. Anders als in bisher veröffentlichten Arbeiten über das Raumgedächtnis der Fledermäuse wurden hier also idiothetische und allothetische Orientierungskomponenten simultan genutzt, womit den Tieren ein sehr leistungsfähiges Orientierungsprogramm zur Verfügung stand. Dieses wurde auch bei Experimenten mit angehobenem Arenaboden deutlich. Bei einer rein idiothetischen Orientierung würde man erwarten, daß die Tiere an einer der Erhöhung des Arenabodens entsprechenden Stelle am Landegitter landeten. Die Tiere kompensierten diese Erhöhung jedoch nahezu vollständig, zogen also allothetische Komponenten zur Orientierung heran. In Experimenten mit visuellen Attrappen konnte gezeigt werden, daß die allothetische Orientierung der Versuchstiere unter den vorgegebenen experimentellen Bedingungen weitgehend durch das visuelle System getragen wird. Die Echoortung scheint hierbei nur eine untergeordnete Rolle zu spielen.

Die Untersuchungen in einer viertelkreisförmigen Versuchsaren zeigten, daß bei einer überwiegend translatorischen Flugbewegung die allothetische Orientierungskomponente an Bedeutung gewinnt. Wurden die als Orientierungshilfen in der Arena angebotenen Landmarken verschoben, folgten die Versuchstiere dieser Verschiebung, orientierten sich folglich vorwiegend allothetisch. Dies bestätigten auch Versuche, in denen alleine die Startbox

gedreht wurde und die Position der Landmarken unverändert blieb. Hier landeten die Fledermäuse weiterhin an der durch die Landmarken definierten Standardzielstelle. In Kombinationsversuchen (Drehung und Verschiebung) konnte jedoch festgestellt werden, daß auch die Idiothetik für die Flugkontrolle herangezogen wird.

An eine Versuchspause anschließende Experimente mit leicht verändertem Standardsetup unterstrichen die Bedeutung der Landmarken als Zielmarkierung im vorangegangenen Versuchsblock. In dieser Versuchsserie jedoch traten sie als Orientierungshilfe in den Hintergrund, da die Tiere sich echoakustisch an jeweils einer der beiden Seitenwänden der Arena orientierten. Auch dies belegt den Einsatz der allothetischen Komponente im Zielanflug bei *Desmodus rotundus*.

Insgesamt zeigten die durchgeführten Versuche, daß bei der Orientierung von *Desmodus rotundus* in bekannter Umgebung sowohl die Idiothetik als auch die Allothetik von Bedeutung sind. In der oktagonalen Arena, mit vorrangig rotatorischer Flugkomponente, scheint die idiothetische Kurskontrolle im Vordergrund zu stehen, in der Viertelkreisarena mit stärkerem translatorischem Anteil dagegen, die allothetische Kurskontrolle.

6 Literatur

Barbour, R. W.; Davis, W. H.; Hassell, M. D. (1966): The need of vision in homing by *Myotis sodalis*. J. Mamm., 47: 356 - 357.

Barnell, F.H. (1965): An angle sense in the orientation of a millipede. Biol. Bull., 128: 33 - 50.

Bartels, M.; Baltzer, F. (1928): Über Orientierung und Gedächtnis der Netzspinne *Agelena labyrinthica*. Rav. Suisse Zool., 35: 247 - 258.

Benhamou, S.; Sauve, J.P.; Bovet, P. (1990): Spatial memory in large scale movements. Efficiency and limitations of the egocentric coding process. J. theoret. Biol., 145 (1): 1 - 12.

Boesch, C.; Boesch, H. (1984): Mental map in wild chimpanzees: an analysis of hammer transports for nut cracking. Primates, 25: 160 - 170.

Burger, M. - L. (1972): Der Anteil propriozeptiver Erregung an der Kurskontrolle bei Arthropoden (Diplopoden und Insekten). Verh. Dtsch. Zool. Ges. Helgoland: 220 - 225.

Chapuis, N.; Scardigli, P. (1993): Shortcut Ability in Hamsters (*Mesocricetus aureatus*) - The Role of Environmental and Kinesthetic Information. Anim. Learn Behav., 21 (3): 255 - 265.

Chase, J. (1981): Visually guided escape responses of microchiropteran bats. Anim. Behav., 29: 708 - 713.

Chase, J. (1983): Differential responses to visual and acoustic cues during escape in the bat *Anoura geoffroyi*: cue preferences and behaviour. Anim. Behav., 31: 526 - 531.

Duelli, P. (1975a): Orientierung ohne richtende Außenreize bei Reptilien (*Hemidactylus frenatus* Gekkonidae). Z. Tierpsychol. 38: 324 - 328.

Eisentraut, M. (1959): Dressurversuche zur Feststellung eines optischen Orientierungsvermögens der Fledermäuse. Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württ. 106: 34 - 37.

Ettienne, A. S.; Maurer, R.; Saucy, F. (1985): The orientation of the Golden Hamster to its nest site. The role of path integration. Experientia (Basel), 41 (9): 1226.

Ettienne, A. S.; Joris, S.; Maurer, R.; Teroni, E. (1990): Enhancing the impact of visual extra - maze cues in a spatial orientation task. Behav. Brain Res., 38 (3): 199 - 210.

- Fabrigoule, C.; Maurel, D.** (1982): Radio - tracking of foxes movements related to their home range, a cognitive map hypothesis. *Q. J. expl. Psychol. B*, 34: 195 - 208.
- Gallistel, C. R.** (1990): *The Organization of Learning*. A Bradford Book, MIT Press Cambridge, London.
- Görner, P.** (1958): Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinnne, *Agelena labyrinthica* (Cl.). *Z. vergl. Physiol.*, 41: 111 - 153.
- Görner, P.** (1973): Beispiele einer Orientierung ohne richtende Außenreize. *Fortsch. Zool.*, 21: 20 - 45.
- Griffin, D. R.; Grinnell, A. D.** (1958): Ability of bats to discriminate echoes from louder noise. *Science*, 128: 145 - 147.
- Griffin, D.R.; Mc Cue, J. J. G.; Grinnell, A. D.** (1963): The resistance of bats to jamming. *J. Exp. Zool.* 152: 229 - 250.
- Hagen, H. O. v.** (1967): Nachweis einer kinästhetischen Orientierung bei *Uca rapax*. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 58: 301 - 320.
- Haeussler, U.; Erkert, H.** (1978): Different direct effects of light intensity on the entrained activity rhythm in neotropical Bats (Chiroptera, Phyllostomidae). *Behav. Proc.*, 3: 223 - 239.
- Heblich, K.** (1993): Echoortung und Ortsgedächtnis bei der Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*), Dissertation an der Eberhard - Karls - Universität Tübingen.
- Höller, P.** (1993): Untersuchung zum idiothetischen und allothetischen Orientierungsverhalten der Kleinen Lanzennase *Phyllostomus discolor* (Phyllostomidae, Chiroptera). Dissertation an der Rheinischen - Friedrich - Wilhelms. Univ. Bonn.
- Jander, R.** (1979): Ein Ansatz zur modernen Elementarbeschreibung der Orientierungshandlung. *Z. Tierpsychol.*, 27: 771 - 778.
- Jurine, L.; Vierhaus, H.** (1975): Feldkennzeichen fliegender Abendsegler, *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), und Breitflügelfledermäuse, *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) *Säugetierkundliche Mitteilungen* 23: 212 - 222.
- Köhler, O.** (1950): Die Analyse der Taxisanteile instinktartigen Verhaltens. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 4: 269 - 304.

-
- Kolb, A.** (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. *Z. vergl. Physiol.*, 44: 550 - 564.
- Koopmann, K. F.** (1988): Systematics and Distribution. In: Greenhall, A. M.; Schmidt, U. (Hrsg.): *Natural History of Vampire Bats*. CRC Press, Boca Raton, Florida: 7 - 17.
- Kühn, A.** (1919): *Die Orientierung der Tiere im Raum*. Gustav Fischer, Jena.
- Kürten, L.; Schmidt, U.** (1982): Thermoperception in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *J. Comp. Physiol.* 146: 223 - 228.
- Laska, M.** (1989): Verhaltensphysiologische Untersuchung zur Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes bei der Brillenblattnase, *Carollia perspicillata* (Chiroptera). Dissertation, Math. Nat. Fak. Univ. Bonn, 196 pp.
- Layne, J. N.** (1967): Evidence for the use of vision in diurnal orientation of the bat *Myotis austroriparius*. *Anim. Behav.*, 15: 409 - 415.
- Loeb, J.** (1891): Über Geotropismus bei Tieren. *Pflügers Arch.* 49: 175 - 189.
- Mittelstaedt, H.; Mittelstaedt, M. - L.** (1973): Mechanismen der Orientierung ohne richtende Außenreize. *Fortschr. Zool.*, 21: 46 - 58.
- Mittelstaedt, M. - L.; Mittelstaedt, H.; Mohren, W.** (1976): Das Zusammenwirken von geotaktischer und idiothetischer Kursregelung bei *Spirostreptus*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 69: 270.
- Mittelstaedt, M. - L.; Mittelstaedt, H.** (1979): Interaction of gravity and idiothetic course control in Millipedes. *J. comp. Physiol.* 133: 267 - 281.
- Mittelstaedt, H; Mittelstaedt - Burger, M. - L.** (1980): Homing by path integration in a mammal. *Naturwiss.*, 67: 197 - 212.
- Mittelstaedt, H.** (1983): The role of multimodal convergence in homing by path integration. *Fortschr. Zool.*, 28: 197 - 212.
- Möhres, F.P.; Oettingen - Spielberg, Th.** (1949): Versuche über die Nahorientierung und das Heimfindevermögen der Fledermäuse. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*: 248 - 252.
- Möhres, F. P.** (1959): Neue Untersuchungen zur Ultraschallorientierung der Fledermäuse. *Symp. Gen. Biol. Ital.*, 9: 1 - 10.

- Neuweiler, G.** (1985): Akustische Orientierung im Raum bei echoortenden Fledermäusen. Information und Kommunikation, Naturwissenschaftliche, Medizinische und Technische Aspekte, Karlson, P. et al. (Hrsg.), Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart: 243 - 260.
- Neuweiler, G.; Möhres, F. P.** (1966): The role of spacial memory in the orientation. In: Les Systemes Sonars Animaux Biologie et Bionique, R. G. Busnel (Hrsg.): 129 - 140.
- Neuweiler, G.; Möhres, F. P.** (1967): Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblatt - Fledermaus *Megaderma lyra*. Z. vergl. Physiol., 57: 147 - 171.
- Neuweiler, G.; Möhres, F. P.** (1985): Akustische Orientierung im Raum bei echoortenden Fledermäusen In: Information und Kommunikation Naturwissenschaftliche und Technische Aspekte, Karlson, P. et al. (Hrsg.), Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart: 243 - 260.
- Novick, A.** (1963): Orientation in notropical bats. II Pyhllostomidae and Desmodontidae. J. Mamm., 44: 44 - 56.
- Obst, C.; Schmidt, U.** (1976) Untersuchungen zum Riechvermögen von *Myotis myotis*. Z. Säugetierkunde 41 (2): 101 - 108.
- Peters, R.P.** (1973): Cognitive maps in wolves and men. In: Preiser, W.F.E. (Hrsg.): Environmental design research, Vol. 2, Stroudsberg, Pennsylvania: Dowdon, Hutchinson and Ross: 247 - 253.
- Peters, R. P.** (1979): Mental maps in wolf territoriality. In: Klinghammer, E.K. (Hrsg.): The Behaviour and Ecology of wolves, New York, Stpm Press: 119 - 152.
- Pierce, G. W.; Griffin, D. R.** (1938): Experimental determination of supersonic notes emitted by bats. J. Mamm. 19: 454 - 455.
- Rayner, J. M. V.** (1986): Vertebrates flapping flight mechanics and aerodynamics, and the evolution of flight in bats. In: Nachtigall, W. (Hrsg.). Biona Report 5: Bat flight - Fledermausflug. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 27 - 74.
- Rayner, J. M. V.** (1987): The Mechanics of flapping flight in bats. In: Fenton, M. B.; Racey, P. A.; Rayner, J. M. V. (eds): Recent advances in the study of bats. Cambridge Univ. Press: 23 - 42.

- Rother, G.; Schmidt, U.** (1982): Der Einfluß visueller Information auf die Echoortung bei *Phyllostomus discolor* (Chiroptera). *Z. Säugetierkunde*, 47: 324 - 334.
- Rovner, J. S.** (1991): Evidence for idiothetically controlled turns and extraocular photoreception in Lycosid spiders. *J. Arachnol.*, 19: 169 - 173.
- Schenk, F.** (1989): A homing procedure for studying spatial memory in immature and adult rodents. *J. Neurosci. Meth.*, 26 (3): 249 - 258.
- Schmidt, U.** (1978): Vampirfledermäuse. Ed. 9 A. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- Schnitzler, H. U.; Kaipf, I.** (1992): Klassifizierung von Beuteinsekten durch Echoortung bei der Schnurrbart - Fledermaus, *Pteronotus parnellii*. *Z. Säugetierkunde*, 57 (Sonderheft zur 66. Hauptversammlung): 48 - 49.
- Schöne, H.** (1983): Orientierung im Raum. Höll, W. (Hrsg.), Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- Simmons, J. A.; Kick, S. A.; Lawrence, B. D.** (1984): Echolocation and hearing in the mouse - tailed bat, *Rhinopoma hardwickei*: acoustic evolution of echolocation in bats. *J. Comp. Physiol. A* 154: 347 - 356.
- Spallanzani, L.** (1798): Observations on the organs of vision in bats *The Physiological Magazine*, Ser. 1, Vol. 1, ed. : A. Tilloch, London: 134 - 136.
- Tinbergen, N.** (1951): *The study of instinct*, Clarendon Press, Oxford.
- Watson, J. B.** (1907): Kinesthetic and organic sensation. The role in the reaction of the white rat to the maze. *Psychol. Rev.*, Monograph Suppl., 8: 1 - 100.

7 Danksagung

Herrn Prof. Dr. Uwe Schmidt danke ich für die Überlassung des Themas und die Möglichkeit es in seiner Arbeitsgruppe zu bearbeiten. Seine stete Hilfs- und Diskussionsbereitschaft und seine konstruktive Kritik, sowie der gewährte zeitliche Freiraum - notwendig geworden durch die Geburt meiner beiden Kinder - haben viel zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Herrn Prof. Dr. Manfred Hündgen danke ich für die Übernahme des Korreferats.

Herrn Dr. Patrik Höller danke ich für die technische und praktische Hilfe bei der Durchführung dieser Arbeit.

Für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Schm 322/15-1) sowie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn (Wiedereinstiegsstipendium).

Mein Dank gilt allen, die durch ihre Diskussionsbereitschaft und ihre moralische Unterstützung zum Gelingen dieser Doktorarbeit beigetragen haben, insbesondere bedanke ich mich bei meinen Freundinnen Dr. Kirsten Hessel und Diplom Biologin Annette Doerpinghaus für die sorgfältige und kritische Durchsicht der verschiedenen Stadien dieses Manuskriptes.

Ich danke meinen Eltern für ihre umfassende und bedingungslose Unterstützung, mein besonderer Dank gilt dabei meiner Mutter, ohne deren große Hilfe diese Arbeit niemals möglich gewesen wäre.

Besonders danke ich meinem Mann Thomas für seine permanente moralische und tatkräftige Unterstützung während aller Phasen der Promotion sowie seine Anregungen und kritischen Anmerkungen beim Erstellen des Manuskriptes.

Meinen Söhnen Jakob und Tobias danke ich für alle Freude die sie mir während dieser Arbeit geschenkt haben.

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig verfaßt und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel und Quellen verwendet habe.

Bonn, den