

Kommunikation und Kognition von Fledermäusen

Mirjam Knörnschild

Fledermäuse sind mit herausragenden vokalen Fähigkeiten ausgestattet, die es ihnen nicht nur ermöglichen ihre Umgebung mit Echoortung zu erfassen, sondern auch sich miteinander zu verständigen. Während das wissenschaftliche Interesse an Echoortung bereits 1941 begann (Griffin & Galambos, 1941), wurden die Vokalisationen von Fledermäusen, die der sozialen Kommunikation die-

nen, erst deutlich später wissenschaftlich untersucht (Übersicht bei Fenton, 1985). Seitdem häufen sich die Hinweise darauf, dass Fledermäuse ein hochkomplexes Kommunikationssystem besitzen. Männchen verschiedener Fledermausarten singen (Abb. 1), um Konkurrenten abzuschrecken und um Paarungspartner zu werben (Übersicht bei Smotherman et al., 2016), ebenso wie Singvögel es tun.

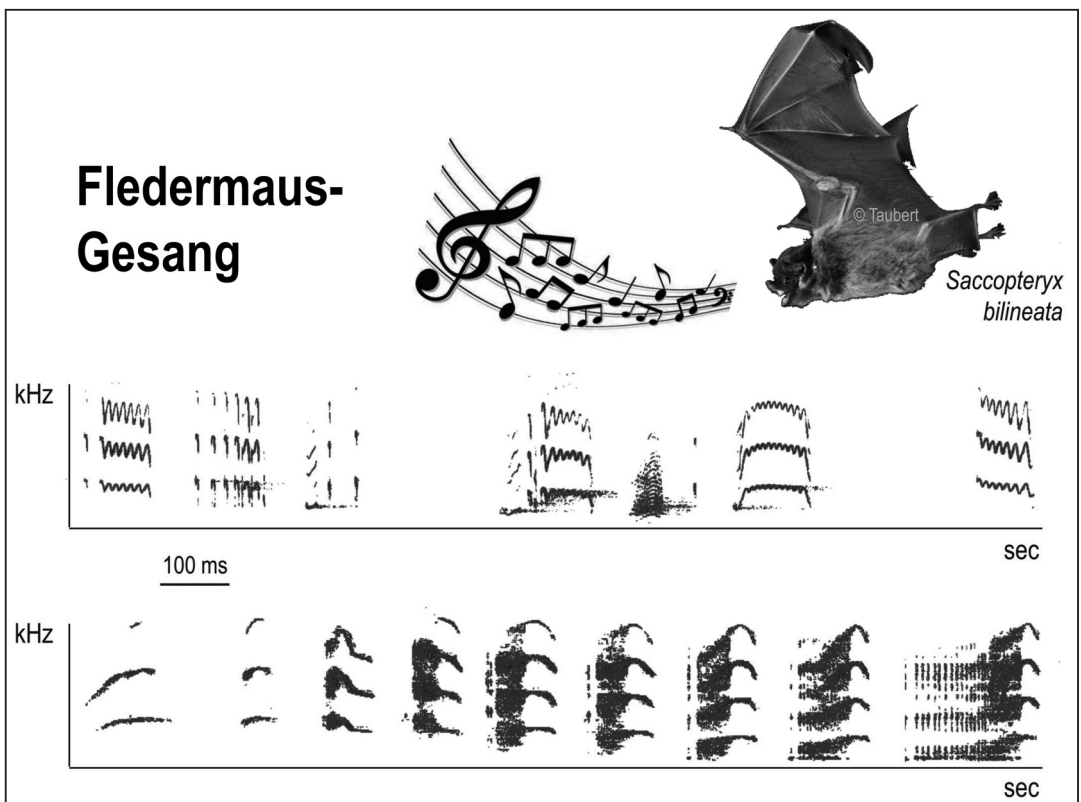


Abb. 1: Balz- und Territorialgesang (Exzerpte) der Großen Sackflügel-Fledermaus *Saccopteryx bilineata*, die das komplexe Kommunikationssystem von Fledermäusen illustrieren.

Foto von B. Taubert.

Zudem kommunizieren Fledermäuse eine Vielzahl von sozial relevanten Informationen in ihren vielfältigen Vokalisationen, darunter individuelle Identität (z.B. Gillam & Chaverri, 2012), Gruppenzugehörigkeit (z.B. Boughman, 1997), Herkunftsgebiet (z.B. Davidson & Wilkinson, 2002) und so weiter.

Aufgrund ihrer virtuellen vokalen Kommunikation sind Fledermäuse sehr gut für biolinguistische Studien geeignet. Die Biolinguistik ist ein hochgradig interdisziplinäres Forschungsfeld, das sich mit der Frage nach der Evolution der menschlichen Sprache beschäftigt (Übersicht bei Di Sciullo & Boeckx, 2011). Von großer Bedeutung sind hierbei vergleichende Studien an rezenten Arten, deren Kommunikationssystem eine oder mehrere Kernkomponenten von Sprache aufweist (Hauser et al., 2002; Christiansen & Kirby, 2003; Fitch, 2010). Diese Kernkomponenten sind 1) Imitation, also die Fähigkeit, neue Lautäußerungen zu erlernen, 2) Syntax, also die hierarchische Strukturierung von seriell produzierten Lautäußerungen und 3) Semantik, also referentielle Kommunikation anhand von spezifischen Lautäußerungen (Abb. 2). Während semantische Kommunikation im Tierreich nur sehr selten zu finden ist (z.B. bei Delphinen; Richards et al., 1984), gibt es überzeugende Belege für vokales Produktionslernen (Imitation und Modifikation) und syntaktische Kommunikation bei verschiedenen Tierarten, zum Beispiel bei Singvögeln, Papageien, Walen und bei Fledermäusen (vokales Lernen: z.B. Boughman, 1998; Prat et al., 2015; Syn-

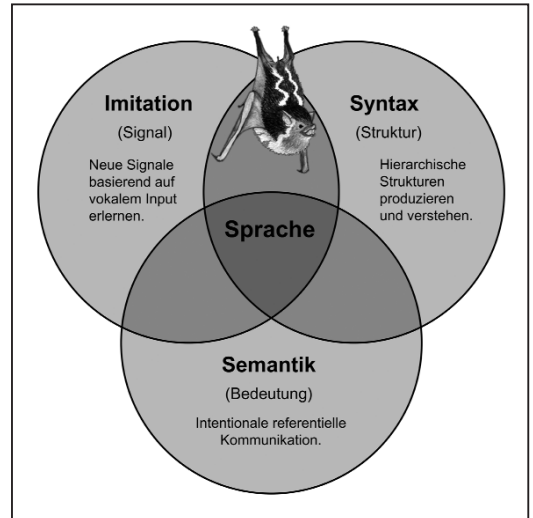


Abb. 2: Kernkomponenten menschlicher Sprache, die in Vorläuferformen auch im Tierreich vorhanden sind. Fledermäuse sind sowohl zur vokalen Imitation als auch zur syntaktischen Kommunikation in der Lage.

Fledermauszeichnung von Christina A. S. Mumm.

tax: z.B. Bohn et al., 2009; Bohn et al., 2013).

Eine Fledermausart, deren soziale Organisation und Kommunikation äußerst detailliert untersucht wird, ist die Große Sackflügelfledermaus, *Saccopteryx bilineata* (Abb. 3 und Umschlagbild). Die Große Sackflügelfledermaus hat ein sehr komplexes Sozialsystem (Übersicht bei Voigt et al., 2006; Voigt et al., 2008) und bildet ganzjährig stabile Kolonien in Tagesquartieren, in denen die Männchen miteinander verwandt sind, die Weibchen hingegen nicht (Nagy et al., 2007). Männchen verteidigen je ein Hangplatzterritorium mit einem Harem von bis zu acht Weibchen (Bradbury & Vehrencamp, 1976) im Tagesquartier. Junge Männchen ohne Harem warten in ihrer Geburtskolonie teilweise mehrere Jahre

darauf, ein Territorium übernehmen zu können (Voigt & Streich, 2003). Männchen aus anderen Kolonien werden von residenten Männchen attackiert und haben es daher schwer, sich in einer neuen Kolonie zu etablieren (Nagy et al., 2007). Da die Männchen kleiner als die Weibchen und ihnen physisch unterlegen sind (Tannenbaum, 1975), können Weibchen ihre Paarungspartner frei innerhalb der Kolonie wählen (Heckel et al., 1999). Diese intensive Konkurrenz zwischen verwandten Männchen führte zur Evolution von komplexen visuellen, olfaktorischen und akustischen Displays, mit denen Männchen entweder Rivalen abschrecken oder Weibchen anbalzen (Übersicht bei Voigt et al., 2006; Voigt et al., 2008).

Saccopteryx bilineata hat nicht nur eine komplexe soziale Organisation, sondern auch ein vielfältiges Lautrepertoire (Behr & von Helversen, 2004), das teilweise durch vokales Lernen erworben wird (Knörnschild, 2014). Jungtiere durchlaufen eine mit dem Menschen vergleichbare Babbelphase, in der das artspezifische Lautrepertoire eingeübt wird (Knörnschild et al., 2006). Mindestens eine angeborene Lautäußerung (der Isolationsruf der Jungtiere, mit dem sie v.a. mit ihrer Mutter kommunizieren) wird durch soziale Einflüsse von Artgenossen modifiziert (Knörnschild et al., 2012), während eine andere Lautäußerung (der Territorialgesang der Männchen) durch Imitation eines adulten Tutors von Grund auf erlernt wird

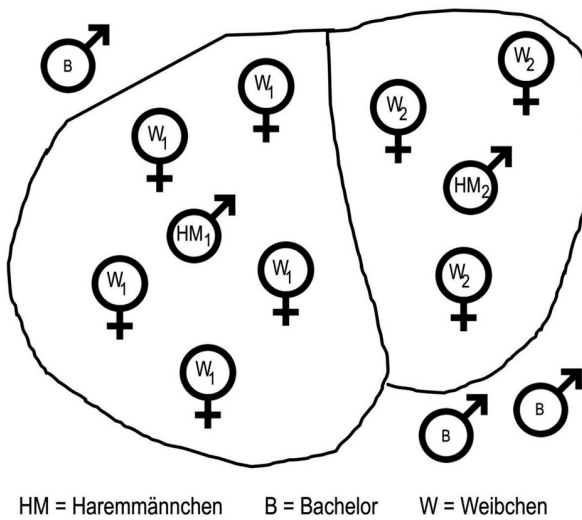


Abb. 3: Soziale Organisation im Tagesquartier der Großen Sackflügelfledermaus *Saccopteryx bilineata*. Die Grafik verdeutlicht zwei direkt nebeneinander liegende Hangplatzterritorien, in denen Weibchen zusammen mit jeweils einem Haremmännchen übertagen. Männchen ohne Territorium flankieren die etablierten Hangplatzterritorien. Das Foto zeigt einen Harem an der Außenseite eines neotropischen Brettwurzelbaums, der aus drei Weibchen und einem Haremmännchen (ganz links) besteht.

(Knörnschild et al., 2010). Jungtiere beiderlei Geschlechts erlernen den Territorialgesang, indem sie erwachsenen Männchen zuhören und aus einfachen Vorläufergesängen eine korrekte Wiedergabe des adulten Gesangsvorbilds entwickeln. Die Ähnlichkeit der Jungtier-Gesangsversionen zu den Territorialgesängen ihrer Tutoren wird im Verlauf der Ontogenie immer deutlicher (Abb. 4) und tritt unabhängig vom Geschlecht der Jungtiere, ihrem Verwandtschaftsverhältnis zum Tutor und ihrer physischen Entwicklung auf. Dies belegt, dass der Territorialgesang von *Saccopteryx bilineata* durch vokale Imitation erlernt wird und seine Entwicklung somit hauptsächlich vom vokalen Input abhängig ist, dem ein Jungtier während seiner Entwicklung ausgesetzt ist (Knörnschild et al., 2010).

Momentan beschäftigt sich meine Arbeitsgruppe damit, regionale Dialekte in den Balz- und Territorialgesängen von *Saccopteryx bilineata* zu untersuchen, die durch kulturelle Tradierung entstanden sind (d.h. durch Weitergabe erlernter, regionalspezifischer Vokalisationen von Adulttieren zu Jungtieren). Zudem erforschen wir das Vorkommen und die Ontogenie von syntaktischen Strukturen in den Gesängen von Adulttieren und den Babbelsequenzen von Jungtieren. Unser Ziel ist es, *Saccopteryx bilineata* als Modellorganismus für die biolinguistische Forschung zu etablieren.

Ein zweiter Forschungsschwerpunkt meiner Arbeitsgruppe beschäftigt sich mit der sozialen Kognition von Fledermäusen. Wir erforschen dabei neben der vokalen Imitation eine weitere Form

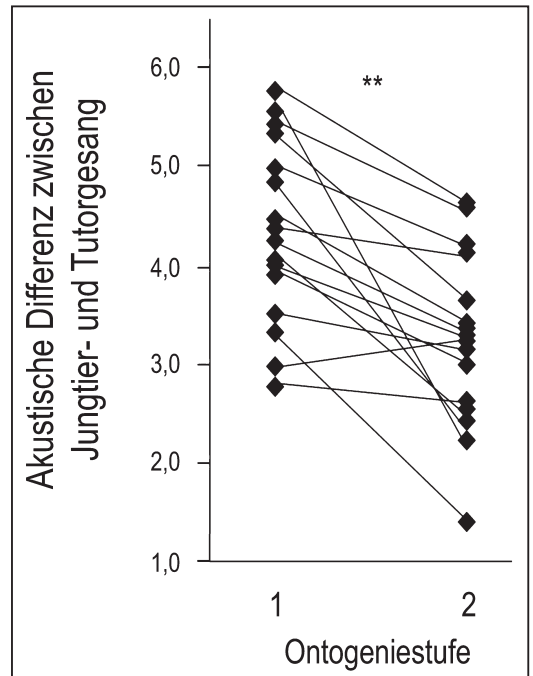


Abb. 4: Vokale Imitation des Territorialgesangs bei *Saccopteryx bilineata*. Die Grafik zeigt, dass die Unterschiede zwischen Jungtiergesang und Tutorgesang im Verlauf der Ontogenie deutlich abnehmen, d.h. die Jungtiere imitieren den Gesang adulter Männchen zunehmend korrekt. Ontogeniestufe 1: nicht flugfähige Jungtiere, Ontogeniestufe 2: flugfähige Jungtiere. Grafik aus Knörnschild et al., 2010.

von sozialem Lernen, nämlich das Erlernen von Fouragierverhalten und -strategien. Hierfür untersuchen wir verschiedene neotropische Fledermausarten, vor allem Blumenfledermäuse (z.B. Pallas' Langzungenfledermaus, *Glossophaga soricina*). Da diese nektarivoren Fledermäuse äußerst energieeffizient fouragieren (von Helversen & Winter, 2003) und zudem pro Nacht mehrere Hundert Fouragierentscheidungen (d.h. Anflüge an Blüten) treffen müssen (von Helversen, 1995), welche durch passiv-akustische

Signale der fledermausbestäubten Pflanzen beeinflusst werden (von Helversen & von Helversen, 1999; Simon et al., 2011), sind sie sehr gut dafür geeignet, den Einfluss von sozialer Kognition auf das Fouragierverhalten zu untersuchen. Wir verfolgen hierfür zwei verschiedene Ansätze. Zum einen beschäftigen wir uns damit, unter welchen Umständen individuelles Lernen (Lernen durch Versuch und Irrtum) in Konflikt mit sozialem Lernen (Lernen von einem Artgenossen) steht. Zum anderen erforschen wir, ob vertikales Lernen (von Mutter zu Jungtier) auftritt und inwieweit horizontales Lernen (von Adulttier zu Adulttier) Artgrenzen überschreiten kann.

Danksagung

Ich danke besonders Prof. Dr. Otto von Helversen, Prof. Dr. Elisabeth Kalko, Prof. Dr. Marco Tschapka und PD Dr. Frieder Mayer für ihre exzellente und motivierende Unterstützung meiner Forschung sowie meinen KollegInnen Martina Nagy und Markus Metz für die erfolgreiche Zusammenarbeit und die stets anregenden Diskussionen. Für die finanzielle Förderung danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der Baden-Württemberg Stiftung, National Geographic und der Studienstiftung des deutschen Volkes.

Literatur

Behr, O. and von Helversen, O., 2004. Bat serenades - complex courtship songs of the

- sac-winged bat (*Saccopteryx bilineata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 106-115.
- Bohn, K.M., Schmidt-French, B., Schwartz, C., Smotherman, M. and Pollak, G.D., 2009. Versatility and Stereotypy of Free-Tailed Bat Songs. *PLoS ONE* 4, e6746.
- Bohn, K.M., Smarsh, G.C. and Smotherman, M., 2013. Social context evokes rapid changes in bat song syntax. *Anim. Behav.* 85, 1485-1491.
- Boughman, J.W., 1997. Greater spear-nosed bats give group-distinctive calls. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40, 61-70.
- Boughman, J.W., 1998. Vocal learning by greater spear-nosed bats. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 227-233.
- Bradbury, J.W. and Vehrencamp, S.L., 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I: Field studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1, 337-381.
- Christiansen, M. and Kirby, S., 2003. Language evolution: consensus and controversies. *Trends. Cogn. Sci.* 7, 300-307.
- Davidson, S.M. and Wilkinson, G.S., 2002. Geographic and individual variation in vocalizations by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera: Emballonuridae). *J. Mammal.* 83, 526-535.
- Di Sciullo, A.M. and Boeckx, C., 2011. *The Bilingualistic Enterprise*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Fenton, M.B., 1985. *Communication in the Chiroptera*. Indiana Univ. Press, Bloomington.
- Fitch, W.T., 2010. *The Evolution of Language*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Gillam, E.H. and Chaverri, G., 2012. Strong individual signatures and weaker group signatures in contact calls of Spix's disc-winged bat, *Thyroptera tricolor*. *Anim. Behav.* 83, 269-276.
- Griffin, D. and Galambos, R., 1941. The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats. *J. Exp. Zool.* 86, 481-505.
- Hauser, M.D., Chomsky, N. and Fitch, W.T., 2002. The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298, 1569-1579.
- Heckel, G., Voigt, C.C., Mayer, F. and von Helversen O., 1999. Extra-harem paternity in

- the white-lined bat *Saccopteryx bilineata*. Behaviour 136, 1173–1185.
- Knörnschild, M., Behr, O. and von Helversen, O., 2006. Babbling behavior in the sac-winged bat (*Saccopteryx bilineata*). Naturwissenschaften 93, 451–454.
- Knörnschild, M., Nagy, M., Metz, M., Mayer, F. and von Helversen, O., 2010. Complex vocal imitation during ontogeny in a bat. Biol. Lett. 6, 156–159.
- Knörnschild, M., Nagy, M., Metz, M., Mayer, F. and von Helversen, O., 2012. Learned vocal group signatures in the polygynous bat *Saccopteryx bilineata*. Anim. Behav. 84, 761–769.
- Knörnschild, M., 2014. Vocal production learning in bats. Curr. Opin. Neurobiol. 28, 80–85.
- Nagy, M., Heckel, G., Voigt, C.C. and Mayer, F., 2007. Female-biased dispersal and patrilocal kin groups in a mammal with resource-defence polygyny Proc. R. Soc. Lond. B 274, 3019–3025.
- Prat, Y., Taub, M. and Yovel, Y., 2015. Vocal learning in a social mammal: Demonstrated by isolation and playback experiments in bats. Sci. Adv. 1, e1500019.
- Richards, D.G., Wolz, J.P. and Herman, L.M., 1984. Vocal mimicry of computer-generated sounds and vocal labeling of objects by a bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. J. Comp. Psychol. 98, 10–28.
- Simon, R., Holderied, M.W., Koch, C.U. and von Helversen, O., 2011. Floral acoustics: conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. Science 333, 631–633.
- Smotherman, M., Knörnschild, M., Smarsh, G. and Bohn, K.M., 2016. The origins and diversity of bat songs. J. Comp. Physiol. A., in press.
- Tannenbaum, R., 1975. Reproductive strategies in the white-lined bat. Ph.D. dissertation, Cornell University, Ithaca, New York.
- Voigt, C.C. and Streich, W.J., 2003. Queuing for harem access in colonies of the sac-winged bat. Anim. Behav. 65, 149–156.
- Voigt C.C., Heckel, G. and von Helversen, O., 2006. Conflicts and strategies in the harem-polygynous mating system of the sac-winged bat *Saccopteryx bilineata*. In: McCracken, G., Zubaid, A. and Kunz, T.H. (Eds), Functional and Evolutionary Ecology of Bats. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 269–278.
- Voigt, C.C., Behr, O., Caspers, B., von Helversen, O., Knörnschild, M., Mayer, F. and Nagy, M., 2008. Songs, scents, and senses: Sexual selection in the greater sac-winged bat, *Saccopteryx bilineata*. J. Mammal. 89, 1401–1410.
- von Helversen, O., 1995. Blumenfledermäuse und Fledermausblumen - Wechselbeziehungen zwischen Blüte und Bestäuber und energetische Grenzbedingungen. Rundgespräche der Kommission für Ökologie 10, 217–229.
- von Helversen, D. and von Helversen, O., 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. Nature 398, 759–760.
- von Helversen, O. and Winter, Y., 2003. Glossophagine bats and their flowers. Costs and benefits for plants and pollinators. In: Kunz, T. and Fenton, B. (Eds), Bat Ecology. Univ. of Chicago Press, Chicago, pp. 346–397.

Dr. Mirjam Knörnschild

Freie Universität Berlin, Institut für Biologie, AG Verhaltensbiologie

Takustr. 6, 14195 Berlin, Deutschland

mirjam.knoernschild@gmail.com