© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*

I. Charakteristika der Ruhelaute einer kolumbianischen und einer mexikanischen Population

Von U. Schmidt und G. Joermann

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 1. 9. 1980

Abstract

Echolocation in the common vampire bat, Desmodus rotundus. I. Characteristics of the orientation sounds in a columbian and a mexican population

Analysed were the ultrasonic echolocation sounds of 9 *Desmodus r. rotundus* and 10 *Desmodus rotundus murinus* by different methods. The sounds of the common vampire bat are characterized by low intensity (resting sounds: max 80 dB, 10 cm in front of the mouth) and short duration (usually < 1 ms). The sounds of both subspecies have principally the same structure: Two downwards sweeping harmonics cover a frequency range of 48 to 98 kHz. In detail there are slight, but statistically significant differences. The lower frequency component starts in *D. r. rotundus* at 79 kHz, in *D. r. murinus* at 74 kHz; in the average the sounds are shorter in the Columbian population. Therefore the sweep rate in *D. r. rotundus* (41 kHz/ms) is about 50 % higher than in *D. r. murinus* (27 kHz/ms).

There are many similarities with the orientation sounds of other phyllostomatid species. The adaptation of these sounds to the special orientation requirements of the vampire bat is discussed.

Einleitung

Die systematische Zuordnung der südamerikanischen Vampirfledermäuse hat sich in den letzten Jahren stark verändert. Während früher die 3 Vampirspezies die Familie Desmodontidae bildeten, werden sie heute auf Grund karyotypischer Merkmale als Unterfamilie Desmodontinae in die Familie Phyllostomatidae (Blattnasenfledermäuse) eingereiht (Forman et al. 1968; Jones und Carter 1976). Bei der verbreitetsten Vampirart, *Desmodus rotundus*, werden 2 Subspezies unterschieden: *Desmodus r. rotundus* in Südamerika und *Desmodus r. murinus* in Mittelamerika (Schmidt 1978).

Wie alle anderen Mikrochiropteren orientieren sich auch die Vampirfledermäuse mit Hilfe des Ultraschall-Echoortungssystems. Dieses Orientierungsprinzip ist bei den verschiedenen Fledermäusen sehr unterschiedlich ausgebildet und zeigt eine starke Anpassung an die Aufgaben, die bei der Nahrungslokalisation auftreten (Neuweiler 1977a). Innerhalb der Phyllostomatiden findet sich die größte Vielfalt der Ernährungstypen. Dennoch sind die Ortungslaute der bisher untersuchten Spezies recht einheitlich (Bradbury 1970; Schnitzler 1973; Simmons et al. 1979). Ob die Vampirfledermäuse mit ihrer extremen Nahrungsspezialisation ebenfalls die Phyllostomatidenmerkmale aufweisen, konnte bisher nicht eindeutig geklärt werden, da ihre Orientierungslaute nur unvollständig analysiert waren (Novick 1963; Schmidt und Schmidt 1977).

Die Aufspaltung von *Desmodus rotundus* in zwei Unterarten wird als recht problematisch angesehen. Sie stützt sich ausschließlich auf statistische Größenunterschiede zwischen der nördlichen und südlichen Population. Lautanalysen können zur Klärung solcher systematischer Unterscheidungen beitragen. So trennte z. B. Schneider (1978) die Popu-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0129 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 129–136
© 1981 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

lationen des Mittelmeerlaubfrosches in Südfrankreich und Teneriffa an Hand ihrer Rufe. In unseren Analysen der Ruhelaute von *Desmodus rotundus* fand daher der vergleichende Aspekt zwischen beiden Unterarten besondere Berücksichtigung.

Material und Methode

Die Untersuchung der Ultraschallorientierungslaute erfolgte an 10 *Desmodus rotundus murinus* aus Mexiko und 9 *Desmodus r. rotundus* aus Brasilien. Die Fledermäuse gehören einer Vampirkolonie an, die im Zoologischen Institut der Universität Bonn gehalten wird. Die Tiere sind in einem klimatisierten Raum untergebracht, der bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70 % ständig eine Temperatur von 24 °C aufweist. Als Nahrung erhalten sie einmal täglich defibriniertes Rinder- oder Schweineblut, dem gelegentlich ein Vitaminpräparat zugesetzt wird. Unter diesen Bedingungen pflanzen sich die Tiere seit einigen Jahren regelmäßig fort (Schmidt und Manske 1973; Schmidt 1974).

Die Laute wurden mit einem Ultraschall-Kondensatormikrophon (B & K 4135 mit Vorverstärker B & K 2618) aufgenommen. Diese Einheit war an einen Meßverstärker (B & K 2607) angeschlossen, der den Schalldruck der Laute anzeigte und das verstärkte Signal einem Tonbandgerät (Lennartz 6000/800) zuführte (Bandgeschwindigkeit 78 cm/s; Frequenzbereich 10–1'0 kHz). Die gesamte Registrierapparatur war kalibriert, so daß die Amplitude der aufgezeichneten Laute auf Schalldruckwerte umgerechnet werden konnte. Zur direkten Kontrolle der Ortungsaktivität diente ein Überlagerungsdetektor (QMC Bat Detector S 100).

Die Auswertung der Laute erfolgte bei verminderter Bandgeschwindigkeit mit verschiedenen Methoden: Mit Hilfe eines Speicheroszillographen (Tektronix 5113) wurde die zeitliche Folge der Lautaussendung untersucht. Die Zeitfunktion einzelner Laute wurde wegen der exakteren Ablesemöglichkeit an einem Digitaloszillographen (Nicolet Digital Oscilloscope Model 1090) analysiert. Zur Untersuchung der Frequenzzusammensetzung von kompletten Ortungslauten bzw. kürzeren Abschnitten stand ein Frequenzspektrograph (Nicolet UA 500 A mit 3-D Generator 66-2 A) zur Verfügung. Mit einem Sonagraphen schließlich ließ sich der Frequenzverlauf in der Zeit darstellen.

In ihren Aufenthaltskäfigen senden die Vampirfledermäuse nur sporadisch einige Orientierungslaute aus. Die Aufnahmen erfolgten deshalb in einem Raum, den die Tiere nicht kannten. Zur Verbesserung der Aufnahmequalität war dieser Raum mit schallabsorbierendem Material ausgekleidet. Während der Lautaufzeichnung wurden die Tiere so in der Hand gehalten, daß sie einen Abstand von genau 10 cm zum Mikrophon aufwiesen.

Ergebnisse

Wiederholrate, Amplitudenaufbau und Lautdauer

Unter o. a. Versuchsbedingungen erzeugten die Vampirfledermäuse überwiegend Einzellaute in unregelmäßigen Abständen von 40–150 ms (Wiederholrate 6–25 Laute/s). Gelegentlich kamen Doppellaute mit einem charakteristischen Intervall von 25–30 ms vor. Bei allen 19 Versuchstieren nahm die Ortungsaktivität nach $^1/_2$–1 min stark ab. Es wurden dann nur noch in längeren Abständen einige Einzellaute oder kurze Salven ausgesandt. Das hängt vermutlich damit zusammen, daß außer Mikrophon und Stativ keine reflektierenden Objekte die Aufmerksamkeit der Tiere erregen konnten. Die Laute werden durch das geöffnete Maul ausgestoßen; ihre Intensität ist sehr gering. In 10 cm Abstand vom Kopf des Tieres betrug der Schalldruck für beide Unterarten maximal 80–84 dB (Spitzenwerte relativ $2 \cdot 10^{-5}$ N/m^2). Das oszillographische Bild der Ortungslaute weist in der Regel einen 2gipfligen Verlauf auf (Abb. 1a). Zwei Intensitätsmaxima sind durch ein relatives Minimum getrennt. In der Mitte des Lautes findet sich ein Überlagerungsmuster, das auf das gleichzeitige Auftreten von mehreren Harmonischen hindeutet. Innerhalb dieses Grundschemas treten beträchtliche Variationen auf. Besonders das Amplitudenverhältnis der beiden Gipfel ist starken Schwankungen unterworfen. Individuelle Charakteristika konnten jedoch nicht aufgezeigt werden. Laute, die von einem Tier direkt nacheinander abgegeben werden, sind zwar in ihrem Aplitudenverlauf oft nahezu identisch, jedoch weisen in größeren Zeitabständen genommene Lautproben eben solche Unterschiede auf, wie sie auch bei verschiedenen Tieren auftreten. Ebenso konnte im allgemeinen Amplitu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

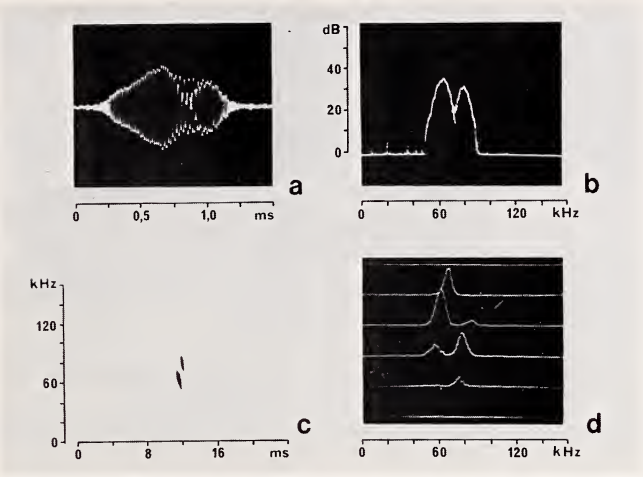

Abb. 1. Analyse eines Ortungslautes von *Desmodus rotundus murinus* mit verschiedenen Methoden. *a* = Oszillogramm; *b* = Frequenzspektrogramm des Gesamtlautes (Ordinate: Intensität, Abszisse: Frequenz); *c* = Sonagramm (Ordinate: Frequenz, Abszisse: Zeit); *d* = Kurzzeitspektrogramme (zeitlicher Abstand der Linien: 0,3 ms, Überlappung: 50 %)

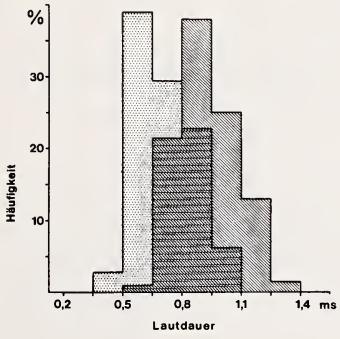

Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der Lautdauer bei je 20 Ruhelauten von 9 *Desmodus r. rotundus* (punktiert) und 10 *Desmodus rotundus murinus* (schraffiert), Breite der Klassen: 0,15 ms

denverlauf kein Unterschied zwischen *D. r. rotundus* und *D. r. murinus* nachgewiesen werden.

An den Oszillogrammen von je 20 Ortungslauten pro Tier wurde die Lautdauer bestimmt. Dabei ergab sich eine recht hohe Variationsbreite. So schwankte die Dauer der einzelnen Laute bei *D. r. rotundus* zwischen 0,44 ms und 1,03 ms, bei *D. r. murinus* zwischen 0,64 ms und 1,11 ms. Im Mittel wies die südliche Unterart mit 0,71 ms kürzere Laute auf als die nördliche mit 0,92 ms (Abb. 2). Die Differenz der Mittelwerte ist nach dem zweiseitigen t-Test nach Student hoch signifikant ($t = 13{,}4$; $p < 0{,}001$). Wegen der großen Variationsbreite erlauben einzelne Meßwerte jedoch keinen Rückschluß auf die Zugehörigkeit zu einer der beiden Unterarten.

Frequenzaufbau

Die Laute von *Desmodus* sind frequenzmoduliert und streng harmonisch aufgebaut. Der Grundton liegt im Bereich von 30 bis 35 kHz, ist aber nur bei wenigen Lauten und mit geringer Intensität vorhanden. Die Hauptenergie verteilt sich auf 1. und 2. Oberton, die allein im Sonagramm erscheinen (Abb. 1c). Bei einigen Lauten tritt zusätzlich mit geringer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Intensität ein 3. Oberton auf. Die Anfangs- und Endfrequenzen von 1. und 2. Oberton, gemessen am Spektrographen, sind der Tabelle 1 zu entnehmen. Die Hauptunterschiede der Unterarten liegen in der Anfangsfrequenz des 1. Obertones. Bei *D. r. rotundus* beginnt diese Harmonische im Mittel mit 79,3 kHz, bei *D. r. murinus* mit 74,4 kHz. Der Unterschied ist statistisch hoch signifikant (zweiseitiger t-Test; $t = 6{,}6$; $p < 0{,}001$). Die Endfrequenz liegt bei beiden Unterarten im gleichen Bereich (ca. 48 kHz). Deshalb umfaßt der 1. Oberton bei *D. r. murinus* nur einen Frequenzbereich von 0,63 Oktaven gegenüber 0,74 Oktaven bei *D. r. rotundus*. Der 2. Oberton ist mit 0,57 Oktaven bei beiden Unterarten gleich umfangreich. Ebenfalls fast identisch ist der von beiden Frequenzkomponenten zusammen überdeckte Bereich. Er reicht von 48 kHz bis ca. 98 kHz, umfaßt also etwas mehr als eine Oktave (Abb. 1b). Dieser charakteristische Frequenzumfang wird auch bei Veränderung der Lautdauer sehr genau eingehalten.

Lautparameter der Ruhelaute von *Desmodus r. rotundus (D.r.r.)* und *Desmodus rotundus murinus (D.r.m.)*

		f_A		f_{max}		f_E		Okt	
		$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
1. Ob.	*D.r.r.*	79,3	3,5	65,2	3,0	47,5	1,4	0,74	0,08
	D.r.m.	74,4	2,8	63,5	2,8	48,1	1,7	0,63	0.09
2. Ob.	*D.r.r.*	99,7	3,3	78,1	2,8	66,9	3,2	0,57	0,09
	D.r.m.	97,7	2,6	78,1	2,2	65,7	2,6	0,57	0,07

Für den 1. und 2. Oberton (Ob.) sind die Anfangs- (f_A) und Endfrequenz (f_E) (jeweils in kHz), die Frequenz der maximalen Intensität (f_{max}) sowie der Frequenzumfang in Oktaven (Okt) aufgeführt. Es wurden von 9 *D.r.r.* und 9 *D.r.m.* jeweils 5 Laute ausgewertet.

Die einzelnen Harmonischen sind nicht während des gesamten Lautes präsent (Abb. 1d). Der Ortungslaut beginnt mit dem 1. Oberton; dieser erreicht nach einem Drittel der Lautdauer seine maximale Intensität, wodurch der erste Gipfel im Oszillogramm entsteht. Hier beginnt auch der 2. Oberton, der nach 2 Dritteln der Lautdauer sein Amplitudenmaximum besitzt und bis kurz vor Ende des Lautes vom schwach vorhandenen 1. Oberton begleitet wird. Falls vorhanden, tritt der Grundton in der ersten, der 3. Oberton in der zweiten Lauthälfte auf.

Der genaue Frequenzverlauf von je 2 Lauten von 9 *D. r. rotundus* und 9 *D. r. murinus* wurde mit Hilfe des Digitaloszillographen ausgewertet. Dazu erfolgte an 5 Meßpunkten jeden Lautes (Anfang, ¼, ½, ¾, Ende) eine Bestimmung der Periodendauer. Nach Umrechnung aller Werte auf den 1. Oberton normierten wir die Meßwerte so, daß der Anfang des Lautes die relative Frequenz 1, das Ende die Frequenz 0 erhielt und ordneten die Zwischenwerte in diese Skala ein. Die Frequenz weist bei beiden Unterarten eine

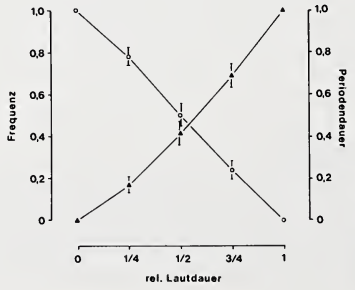

Abb. 3. Normierte Frequenz (○—○) und Periode (▲—▲) an 5 Zeitpunkten der Ruhelaute von *Desmodus rotundus murinus* ($\bar{x} \pm s$)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

annähernd lineare Modulation auf; nach einem Viertel des Lautes ist etwa ein Viertel des Frequenzhubes durchlaufen (entsprechendes gilt für die Meßpunkte ½ und ¾). Bei linearem Frequenzabfall ist die Kurve der Periodendauer zwangsläufig hyperbolisch (Abb. 3).

Die Lautcharakteristika beider Unterarten sind in Abb. 4 zusammengefaßt. Bei *D. r. rotundus* führt die höhere Anfangsfrequenz des 1. Obertones und die geringere Lautdauer

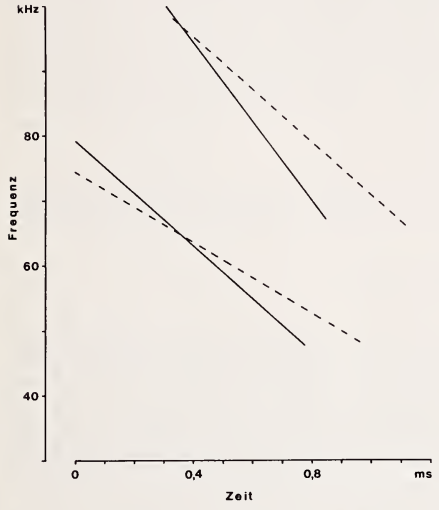

Abb. 4. Rekonstruierter Frequenzverlauf von 1. und 2. Oberton der Ruhelaute von *Desmodus r. rotundus* (ausgezogene Linien) und *Desmodus rotundus murinus* (gestrichelte Linien)

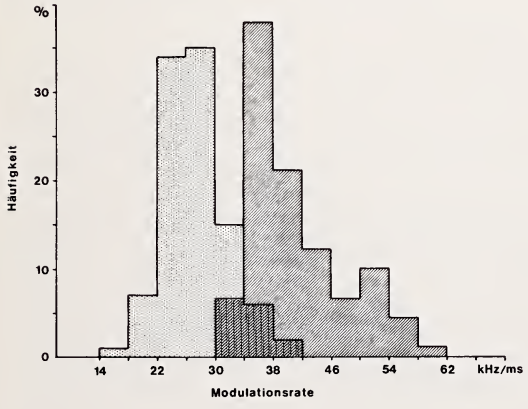

Abb. 5. Häufigkeitsverteilung der Modulationsrate des 1. Obertones bei je 10 Lauten von 9 *Desmodus r. rotundus* (schraffiert) und 10 *Desmodus rotundus murinus* (punktiert). Breite der Klassen: 4 kHz/ms

zu einem deutlich steileren Frequenzabfall. Die Modulationsrate – das Verhältnis von Frequenzhub zu benötigter Zeit – beträgt für den 1. Oberton 41 kHz/ms gegenüber 27 kHz/ms bei *D. r. murinus*. Für den 2. Oberton sind die Modulationsraten jeweils um die Hälfte höher. Wie aus der Häufigkeitsverteilung der Modulationsrate hervorgeht, treten trotz großer Variationsbreite dieses Parameters nur geringfügige Überschneidungen zwischen den Unterarten auf (Abb. 5). Betrachtet man jeweils die Mittelwerte der einzelnen Tiere, so konnten zumindest die 19 Versuchstiere vollständig getrennt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Diskussion

Die Ultraschallortungslaute der Gemeinen Vampirfledermaus wurden zum erstenmal von Griffin und Novick (1955) und Novick (1963) beschrieben. In diesen Arbeiten wurde bereits auf die niedrige Intensität und die geringe Lautdauer hingewiesen. Die Angaben zum Frequenzverlauf der Laute sind wegen mangelnder technischer Möglichkeiten jedoch lückenhaft und z. T. widersprüchlich. Erst bei Schmidt und Schmidt (1977) findet sich eine genauere Beschreibung des harmonischen Aufbaues. Diese Ergebnisse wurden in der vorliegenden Arbeit bestätigt. Geringe quantitative Abweichungen sind auf die unterschiedlichen Analysemethoden und den größeren Stichprobenumfang zurückzuführen. Der typische *Desmodus*laut ist frequenzmoduliert und besteht aus einer Reihe von Harmonischen. Die intensivsten Komponenten sind dabei der erste und zweite Oberton. Zusammen decken sie lückenlos einen Frequenzbereich von 48 bis 98 kHz, also ca. eine Oktave ab. Das ist gerade der Bereich, für den Vernon und Peterson (1966) an Hand von Mikrophonpotentialen das beste Hörvermögen ermittelten. Zusätzlich sind manchmal der Grundton sowie ein 3. Oberton vorhanden, deren Intensität jedoch um mindestens 20 dB geringer ist, als die der anderen Komponenten. Der Aufbau des Lautes aus mehreren Harmonischen erlaubt es, ein breites Frequenzspektrum in einer extrem kurzen Zeit unterzubringen.

In bezug auf die niedrige Intensität, die geringe Lautdauer und den harmonischen Aufbau sind die Laute von *Desmodus* denen der anderen Phyllostomatiden sehr ähnlich. Allerdings enthalten die Laute vieler anderer Phyllostomatiden bis zu 5 Harmonische, die nahezu während des ganzen Lautes prominent sind; dadurch ist hier gegenüber *Desmodus* das Frequenzspektrum verbreitert (Novick 1963). Diese kurzen, frequenzmodulierten Laute, die durch mehrere Harmonische charakterisiert sind, werden häufig als „HF-Typ" dem „FM-Typ" der Vespertilioniden und Molossiden gegenübergestellt (Neuweiler 1977b). Außer den Phyllostomatiden, besitzen auch die altweltlichen Megadermatiden diesen Lauttyp. Bei allen diesen Fledermäusen handelt es sich um die unterschiedlichsten Nahrungsspezialisten – carnivore, frugivore, nectivore und sanguivore Arten –, die mit ähnlichen Orientierungssituationen konfrontiert werden. Das Problem für diese Fledermäuse besteht darin, ein unbewegtes Ziel von der komplexen Umgebung zu unterscheiden. Nach Neuweiler (1977a) und Simmons et al. (1979) sind kurze, breitbandige Ortungslaute für diese Orientierungssituation am besten geeignet, da sie in hohem Maße Informationen über Größe, Form und Oberflächenstruktur vermitteln können. Bei *Desmodus* stellt das Auffinden der relativ großen Beutetiere wie Rinder, Schweine und Esel zwar keine hohen Anforderungen an das Orientierungsvermögen, jedoch zeigen Beobachtungen, daß die Vampire beim Nahrungserwerb sehr differenziert vorgehen. So werden bestimmte Rinderrassen stärker befallen als andere (Schmidt et al. 1971), wobei je nach Rasse der Angriff bevorzugt vom Boden oder aus der Luft erfolgt (Crespo et al. 1974). Auch bei der Auswahl der Bißstellen gibt es eindeutig Präferenzen (Schmidt 1978). Oft werden von anderen Tieren gebissene Wunden übernommen oder ältere Wunden geöffnet (Greenhall et al. 1969). Die sensorische Grundlage dieses Angriffsverhaltens ist weitgehend ungeklärt. Speziell das Auffinden der Beutetiere könnte mit Hilfe des Geruchssinnes erfolgen, der bei Vampiren recht gut entwickelt ist (Schmidt 1975; Kämper und Schmidt 1977). Für ausschlaggebender hält Schmidt (1978) jedoch die passive akustische Lokalisation z. B. an Hand der Atemgeräusche. Eine derartige Orientierungsmöglichkeit wurde kürzlich unter Laborbedingungen bei *Megaderma lyra* nachgewiesen (Fiedler 1979). Inwieweit bei *Desmodus* die Beutetiere auch mit Hilfe der Echoortung lokalisiert werden, ist noch ungeklärt. Schließlich darf nicht vergessen werden, daß die jetzigen großen Beutetiere erst seit der Kolonialzeit im Verbreitungsgebiet vorhanden sind. In früherer Zeit müssen sich die Vampirfledermäuse von den wesentlich kleineren Wildtieren ernährt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

haben, deren Lokalisation – falls sie mit Hilfe der Echoortung erfolgt – einen Lauttyp wie den hier beschriebenen erfordert.

Die beiden Unterarten der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus r. rotundus* und *Desmodus rotundus murinus*, weisen nur geringe morphologische Unterschiede auf. Die nördliche Unterart ist statistisch kleiner, jedoch ist die Variationsbreite so groß, daß Einzelindividuen nicht eindeutig zugeordnet werden können (Schmidt 1978). Die Unterschiede in den Ortungslauten sind ebenfalls nur statistisch nachweisbar. Bei beiden Unterarten ist der Grundtyp des Lautes gleich; durch die im Mittel geringere Lautdauer und höhere Anfangsfrequenz des 1. Obertones bei *D. r. rotundus* ergeben sich jedoch auffällige Differenzen in der Modulationsrate. Beide Populationen lassen sich an Hand dieses Parameters eindeutig trennen. Es ist bisher unklar, ob diese Lautunterschiede auch eine funktionelle Bedeutung haben.

Danksagung

Wir danken Herrn Prof. H. Schneider für die Überlassung der Analysegeräte und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Die Ortungslaute von 9 *Desmodus r. rotundus* und 10 *Desmodus rotundus murinus* wurden mit verschiedenen Methoden analysiert. Die Laute der Gemeinen Vampirfledermaus sind charakterisiert durch niedrige Intensität (Ruhelaute: max. 80 dB in 10 cm Abstand vom Kopf) und geringe Dauer (normalerweise < 1 ms). Die Laute der beiden Unterarten zeigen das gleiche Grundschema: Zwei Harmonische mit abwärts modulierter Frequenz umfassen gemeinsam einen Frequenzbereich von 48–98 kHz. Im Detail treten geringe, statistisch jedoch signifikante Unterschiede auf. Die niedrigere Frequenzkomponente beginnt bei *D. r. rotundus* bei 79 kHz, bei *D. r. murinus* dagegen bei 74 kHz; da die Laute bei der kolumbianischen Population im Mittel kürzer sind, ergibt sich bei *D. r. rotundus* eine 50 % höhere Modulationsrate (41 kHz/ms) als bei *D. r. murinus* (27 kHz/ms).

Hinsichtlich des allgemeinen Lautaufbaues sowie der geringen Intensität ergeben sich Übereinstimmungen mit anderen Phyllostomatiden. Die Anpassung dieses Lauttyps an die speziellen Orientierungsbedürfnisse der Vampire wird diskutiert.

Literatur

Bradbury, J. W. (1970): Target discrimination by the echolocating bat *Vampyrum spectrum*. J. Exp. Zool. **173**, 23–46.

Crespo, R. F.; Fernandez, S. S.; Burns, R. J.; Mitchell, G. C. (1974): Observaciones sobre el comportamiento del vampiro comun *(Desmodus rotundus)* al alimentarse en condiciones naturales. Tecn. Pecuaria Mexico **27**, 39–45.

Fiedler, J. (1979): Prey catching with and without echolocation in the Indian False Vampire *(Megaderma lyra)*. Behav. Ecol. Sociobiol. **6**, 155–160.

Forman, G. L.; Baker, R. J.; Gerber, J. D. (1968): Comments on the systematic status of vampire bats (Family Desmodontidae). Syst. Zool. **17**, 417–425.

Greenhall, A. M.; Schmidt, U.; Lopez-Forment, W. (1969): Field observations on the mode of attack of the vampire bat *(Desmodus rotundus)* in Mexico. An. Inst. Biol. Mexico **40**, 245–252.

Griffin, D. R.; Novick, A. (1955): Acoustic orientation of neotropical bats. J. Exp. Zool. **130**, 251–300.

Jones, J. K.; Carter, D. C. (1976): Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. In: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, T.1. – Spec. Publ. The Museum. Texas Techn. Univ.

Kämper, R.; Schmidt, U. (1977): Die Morphologie der Nasenhöhle bei einigen neotropischen Chiropteren. Zoomorph. **87**, 3–19.

Neuweiler, G. (1977a): Recognition mechanisms in echolocation of bats. In: Recognition of complex acoustic signals. Ed. by T. Bullock. Berlin: Dahlem Workshop. 111–126.

Neuweiler, G. (1977b): Echoortung. In: Lehrbuch der Biophysik. Ed. by W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl, H. Ziegler. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag. 585–600.

Novick, A. (1963): Orientation in neotropical bats. II. Phyllostomatidae and Desmodontidae. J. Mammalogy **44**, 44–56.

Schmidt, U. (1974): Die Tragzeit der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde **39**, 129–132.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

— (1975): Vergleichende Riechschwellenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren *(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus, Phyllostomus discolor)*. Z. Süugetierkunde **40**, 269–298.
Schmidt, U. (1978): Vampirfledermäuse. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen Verlag.
Schmidt, U.; Greenhall, A. M.; Lopez-Forment, W. (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexico. Z. Säugetierkunde **36**, 360–370.
Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde **38**, 14–33.
Schmidt, U.; Schmidt, C. (1977): Echolocation performance of the vampire bat *(Desmodus rotundus)*. Z. Tierpsychol **45**, 349–358.
Schneider, H. (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Böttger, 1874, Anura, Amphibia). Zool. Anz. (Jena) **201**, 273–288.
Schnitzler, H.-U. (1973): Die Echoortung der Fledermäuse und ihre hörphysiologischen Grundlagen. Fortschr. Zool. **21**, 136–189.
Simmons, J. A.; Fenton, M. B.; O'Farrell, M. J. (1979): Echolocation and pursuit of prey by bats. Science **203**, 16–21.
Vernon, J.; Peterson, E. (1966): Hearing in the vampire bat, *Desmodus rotundus murinus*, as shown by cochlear potentials. J. Audit. Res. **6**, 181–187.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Uwe Schmidt, Gerhard Joermann, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*

II. Lautaussendung im Flug und Korrelation zum Flügelschlag[1]

Von G. Joermann und U. Schmidt

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 1. 9. 1980

Abstract

Echolocation in the common vampire bat, Desmodus rotundus. II. Sound emission during flight and correlation with wing beat

Investigated was the pattern of orientation sounds in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*, in a flight tunnel. The correlation between the emission of sounds and the position of the wings was studied by means of stroboscopic photographs.

During flight the sounds are produced in groups. Approaching the landing site the number per group is raised (from 2 to 5; the final buzz contains 10 to 14 sounds) and the pulse intervals are shortened (from 26–28 ms to 12–14 ms). Sound production and wing beat cycle (85–100 ms) are correlated so that the first sound of the group is emitted at the beginning of the upstroke; the pause is found during the downstroke. Sound duration is reduced in the approach phase from 1.4 ms to 0.4 ms; duration and repetition rates are altered in thus respect that always 4 to 5 % of the time is occupied by sounds.

The frequency of the flight sounds is similar to the resting sounds (two frequency modulated harmonics); only in the terminal phase the bandwidth of both components is cut down. The sweep rate of the lower component is raised in *Desmodus rotundus murinus* from 25–30 kHz/ms in free flight to 50–60 kHz/ms shortly before landing. During free flight a sound intensity of ca. 110 dB SPL was calculated (10 cm in front of the head). The amplitude is continually diminished down to 85 dB in the terminal phase. The functional significance of this effect is discussed.

[1] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0136 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 136–146
© 1981 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 46

Autor(en)/Author(s): Schmidt Uwe, Joermann Gerhard

Artikel/Article: Echoortung bei der Vampirfledermaus, Desmodus rotundus 129-136