Nahrungssuchstrategien der nektarivoren Fledermaus *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae) im Freiland - eine individuenbasierte Verhaltensstudie unter Verwendung von Transpondertechnik

Dissertation

der Fakultät für Biologie

der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Johannes Thiele

aus Nürnberg

München, im März 2006

Datum der Ablegung der mündlichen Prüfung: 17.07.2006

Erster Gutachter: Prof. Dr. York Winter
Zweite Gutachterin: Prof. Dr. Susanne Renner

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung **6**

Einleitung **7**

Literatur ... 8

1. Aufbau eines computergesteuerten Systems künstlicher Blüten zur Dokumentation der Nahrungssuchaktivitäten frei fliegender Fledermäuse **10**

Einleitung ... 10
Methoden ... 11
Künstliche Blüten ... 11
Versuchsrechner und Dateninterface ... 15
Software zur Versuchssteuerung ... 16
Die Untersuchungsfläche ... 18
Ergebnisse ... 21
Anzahl Nahrung suchender Tiere auf der Untersuchungsfläche ... 21
Diskussion ... 22
Literaturverzeichnis ... 23

2. Messung energetischer Parameter von Nahrung suchenden Blumenfledermäusen an einem Kunstblütensystem im Freiland **25**

Einleitung ... 25
Material und Methoden ... 26
Ergebnisse ... 28
Umfang der im Freiland ermittelten Daten ... 28
Festlegung eines energetischen Minimalkriteriums zur Datenauswahl für die Ermittlung von Tagesenergieumsatz und Zeitbudget ... 28
1. Der Tagesenergieumsatz und die Aktivitätszeit frei fliegender, die Kunstblütenanlage besuchender Blumenfledermäuse ... 29
Spezielle Methoden: Zweiphasentelemetrie zur Bestimmung eines Pausenkriteriums ... 29
1.1 Zeitbudgets der Tiere auf der Untersuchungsfläche ... 31
1.2 Auf der Untersuchungsfläche aufgenommene Nektarmenge und Tagesenergieumsatz der Tiere ... 32
2. Die Bestimmung der Fluggeschwindigkeiten frei fliegender Blumenfledermäuse ... 33
2.1 Berechnung der mittleren Fluggeschwindigkeiten der Tiere ... 34
2.2 Fluggeschwindigkeiten beim Geradeausflug über freiem Gelände ... 38
Diskussion ... 40
Der Tagesenergieumsatz der beobachteten Fledermäuse ... 40
Minimaler Energieaufwand oder maximale Flugstrecke ? ... 42
Literaturverzeichnis ... 44

3. Räumliche und zeitliche Verteilungsmuster von Nahrung suchenden Blumenfledermäusen unter experimentellem Ausschluss individueller Nahrungskonkurrenz im Freiland **47**

Einleitung ... 47
Material und Methoden ... 49
Versuchstiere ... 49

Die räumliche Verteilung der Blüten und deren Nektarproduktionsraten..... 49
Ermittlung der Zeit - und Energiebudgets der Tiere..... 51
Definition der Größe individueller Nahrungssuchareale..... 52
Überlappung der Suchareale..... 52
Ergebnisse..... 53
Die Individuendichte auf der Untersuchungsfläche..... 53
Zeitlicher Verlauf von Suchaktivität und Individuendichte..... 54
Die räumliche Verteilung der Tiere..... 55
Diskussion..... 57
Die Ressourcendichte auf der Untersuchungsfläche und die 'ideal freie Verteilung' 57
Literaturverzeichnis..... 60

4. Erlernen lokaler Ressourcenverteilungen durch Blumenfledermäuse an einem Blütenfeld aus künstlichen Blüten im Freiland 62

Einleitung..... 62
Allgemeine Methoden..... 64
Lage der Untersuchungsfläche, Markierung der Tiere..... 64
Technische Einrichtung..... 65
Ressourcendichte auf der Untersuchungsfläche..... 65
Experiment 1: inhomogene Ressourcenverteilung in räumlich und zeitlich stabiler Umwelt..... 66
Methoden..... 66
Ressourcenverteilung und zeitlicher Ablauf des Experiment 1..... 66
Statistische Analyse der Lernkurven..... 67
Ergebnis Experiment 1..... 68
Experiment 2: Erlernen einer räumlich inhomogenen Ressourcenverteilung in einer sich tageszeitlich ändernden Umwelt..... 71
Methoden..... 72
Nektarsekretionsraten und Verteilung der Blütentypen in Experiment 2..... 72
Statistische Auswertung..... 74
Ergebnis Experiment 2..... 74
1. Erlernen der aktuellen Ressourcenverteilung..... 75
2. Anpassung an die erhöhte Ressourcendynamik in Experiment 2..... 77
Diskussion..... 79
Literaturverzeichnis..... 81

5. Individuelle Suchstrategien Nahrung sammelnder Blumenfledermäuse 83

Einleitung..... 83
1. Zeitliche Muster der Blütenbesuchsaktivitäten und die individuelle Sucheffizienz der Besucher..... 84
2. Kontextabhängige Veränderung der Suchmuster..... 84
Versuchstiere, Material und Methoden..... 86
Ergebnisse..... 86
Die individuellen Sucheffizienzen der Blütenbesucher..... 86
Individuelle zeitliche Aktivitätsmuster der Tiere..... 88
Pausenintervalle zwischen zwei Aktivitätsperioden..... 89
Vermeidung von Wiederbesuchen innerhalb einer Aktivitätsperiode..... 89
Optimierung der Suchrouten und die Veränderung der Suchstrategien..... 91
Diskussion..... 96

Literaturverzeichnis..... 97

Anhang A – Liste der im Rahmen der Arbeit gefangenen und markierten Tiere 99

Anhang B - Materialliste für die künstlichen Blüten 102

Lichtschranken..... 102
Nektarfördersystem..... 102
Transponderlesegeräte..... 102
Transponderhalsbänder..... 103
Gehäuse..... 103
Stromversorgung der Anlage..... 104

Anhang C - Inbetriebnahme und Wartung der Anlage 107

Eichung der Nektarpumpen..... 107
Regelmäßig durchzuführende Arbeiten..... 108
Zuverlässigkeit der gesamten Anlage..... 108

Anhang D - Schaltplan des Signalkonverters für die Zweiphasentelemetrie 109

Anhang E - Inhaltsverzeichnis der CD 110

Danksagung 113

Lebenslauf 114

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde das Nahrungssuchverhalten der in der Neotropis verbreiteten Blumenfledermausart *Glossophaga commissarisi* untersucht. Die Tiere ernähren sich zu einem großen Teil von Nektar, den sie, ähnlich wie Kolibris, im Schwirrflug aus Blüten speziell adaptierter, chiropterophiler Pflanzen entnehmen. Weil die räumliche Verteilung dieser Pflanzen im tropischen Regenwald sehr unregelmäßig und zerstreut ist, legen die Tiere auf der Suche nach Nahrung enorm lange Flugstrecken zurück und die von ihnen umgesetzten Energiemengen sind extrem hoch. Die Lebensweise der Tiere erscheint daher stark limitiert von energetischen Grenzbedingungen. Die individuelle Fitness einer Blumenfledermaus hängt ganz entscheidend von der Effizienz ihres Nahrungssuchverhaltens ab. In den letzten Jahren haben sich daher zunehmend Arbeiten mit der Energetik und dem Nahrungssuchverhalten von Blumenfledermäusen beschäftigt, hauptsächlich wurden dabei Laborversuche unter der Anwendung von künstlichen Blüten durchgeführt - eine individuenspezifische Beobachtung der Tiere im Freiland war bisher durch ihre nächtliche Lebensweise und der schnellen Fortbewegung in den gleichzeitig schwer zugänglichen Regenwaldhabitaten kaum möglich.

Mit dem hier vorgestellten Kunstblütensystem habe ich einen neuen Ansatz gefunden, Nahrung suchende Fledermäuse im Freiland zu beobachten. Dabei wurde eine große Zahl künstlicher, computergesteuerter Blüten im natürlichen Lebensraum der Tiere großflächig ausgebracht. Die Blüten waren mit einem Zuckerwasservorrat versehen und konnten dadurch genau definierte Mengen von "Nektar" an besuchende Tiere abgeben. Die Detektion der besuchenden Fledermäuse wurde mit Hilfe von Infrarot-Lichtschranken vorgenommen. Zusätzlich waren die Tiere mit Transponderhalsbändern individuell markiert und die Blüten mit entsprechenden Lesegeräten ausgestattet, so dass bei jedem Blütenbesuch eine Identifikation des Besuchers vorgenommen wurde. Die resultierenden Daten enthalten individuelle, zeitlich und örtlich präzise Informationen über die Suchrouten, die die Tiere im Freiland zurücklegen.

Mit dem künstlichen Blütenfeld wurden unterschiedliche energetische und kognitive Fragestellungen zum Nahrungssuchverhalten von nektarivoren Fledermäusen untersucht:

Die Zeit- und Energiebudgets der beteiligten Tiere an den künstlichen Blüten konnten präzise bestimmt und verglichen werden mit entsprechenden Angaben aus früheren Arbeiten, die mit anderen Verfahren ermittelt wurden. Aus den individuellen Besuchsdaten wurden außerdem die von den Tieren bevorzugten Fluggeschwindigkeiten ermittelt und mit den Vorhersagen von aerodynamischen Modellen verglichen. Außerdem beschreibt die Arbeit die individuelle räumliche Verteilung der Tiere, die sich bei stabiler Ressourcenverteilung auf der Untersuchungsfläche einstellte. Die Größe und die Konstanz der von den Individuen besuchten Areale und die Anzahl der von ihnen besuchten Blüten werden bestimmt und diskutiert. Das Erlernen verschiedener räumlicher Nahrungsverteilungsmuster durch die Tiere in Umwelten unterschiedlicher Variabilität ist Inhalt eines weiteren Abschnittes. Die in diesem Experiment aufgezeichneten Bewegungsmuster der Tiere wurden individuell analysiert, um die große Variabilität der Suchstrategien zwischen den Individuen darzustellen und zeitlich und räumliche angepasste Suchstrategien der Tiere zu charakterisieren und deren Effizienz abzuschätzen.

Einleitung

Die Blumenfledermäuse der Neotropis besetzen eine für Säugetiere untypische Nahrungsnische: Ihre Nahrung besteht ganz oder zum Großteil aus Nektar und Pollen, den sie meist im Schwirrflug aus Blüten entnehmen. Insgesamt sind es über 30 Arten der Unterfamilie Glossophaginae der Phyllostomidae, die die Nektarresourcen mehrerer hundert chiropterophiler Pflanzenarten aus ganz unterschiedlichen Familien als Nahrungsquelle nutzen (Dobat & Peikert - Holle, 1985).

Die engen Wechselbeziehungen zwischen den Pflanzen und den Fledermäusen als ihren Bestäubern haben sowohl bei den Pflanzen, als auch bei den Tieren zur Herausbildung spezieller morphologischer Merkmale geführt: Seitens der Fledermäuse sind ein verlängerter Vorderschädel sowie eine besonders lange Zunge mit speziellen, papillären Strukturen charakteristische Adaptationen an die nektarivore Lebensweise. Diese anatomischen Eigenarten der Blumenfledermäuse zusammen mit der Fähigkeit zu relativ lang anhaltendem Schwirrflug, erleichtern es den Tieren, den Nektar aus den Blüten zu entnehmen (v. Helversen & v. Helversen, 1975; Winter & v. Helversen, 2001).

Auch viele der chiropterophilen Pflanzenarten sind bereits aufgrund spezieller morphologischer Merkmale leicht als solche erkennbar (v. Helversen, 1993). Typisch für Fledermausblüten sind große, derbe Blüten mit oftmals weit hervorstehenden Staubgefäßen und Stempeln. Fledermausblütige Pflanzen blühen normalerweise nur nachts auf und ihre Blüten sitzen häufig so exponiert an der Pflanze, dass sie von kletternden Tieren nicht erreicht werden können. Wegen der nächtlichen Lebensweise ihrer Bestäuber sind die Blüten zumeist nur unscheinbar gefärbt - anstelle visueller Signale weisen die Pflanzen oft einen charakteristischen Geruch oder echoakustische Eigenschaften auf, mit denen sie von Fledermäusen auch über weitere Distanzen entdeckt werden (v. Helversen et al., 2000; v. Helversen & v. Helversen, 1999). Trotzdem sind die Pflanzen, die von Fledermäusen besucht werden, keineswegs eine morphologisch homogene Gruppe: Chiropterophilie ist in vielen Pflanzenfamilien unabhängig entstanden und genauso unterschiedlich, wie die phylogenetischen Ausgangsgruppen sind, so vielfältig sind auch die rezenten Vertreter, die dieses Bestäubersyndrom zeigen. Ganz allgemein gilt für die Interaktionen zwischen Pflanzen und ihren tierischen Bestäubern, dass in einem derartigen System beide Partner unterschiedliche Interessen im evolutiven Wettstreit verfolgen. Im speziellen Fall der chiropterophilen Pflanzen sind Fledermäuse als Bestäuber vor allem deshalb von Vorteil, weil sie sich fliegend fortbewegen, relativ groß sind und daher rasch weite Strecken zwischen einzelnen Blüten zurück legen können. Sie tragen so zu einer besonders weiträumigen Verbreitung des Pollens bei und je mehr verschiedene Blüten der gleichen Art von einer einzelnen Fledermaus besucht werden, umso höher ist die Bestäubereffizienz aus der Sicht der Pflanze. Auf der anderen Seite entstehen den Pflanzen aus der Interaktion mit Fledermäusen auch erhebliche Kosten, denn um als Nahrungsquelle für diese überhaupt attraktiv zu sein, müssen die Pflanzen relativ große Nektarmengen bereitstellen (v. Helversen, 1995). Letztlich führen die Kosten/Nutzen-Relationen seitens der Pflanzen dazu, dass chiropterophile Blüten ihre Bestäuber mit möglichst kleinen Nektarmengen belohnen – gerade so viel, wie nötig ist, um für die Fledermäuse noch attraktiv zu sein (Heinrich & Raven, 1972).

Da das Vorkommen der meisten chiropterophilen Pflanzen in einem Regenwaldhabitat mit seiner enormen Artenvielfalt räumlich sehr weit verstreut sein kann, durchstreifen Nahrung suchende Fledermäuse tatsächlich sehr große Areale. Die Fortbewegung im aktiven Flug ist dabei die Voraussetzung, um die weiten Flugstrecken zwischen den einzelnen Pflanzen in kurzer Zeit zurückzulegen. Im Vergleich mit der Fortbewegung laufender Tiere ist der Schlagflug aber mit sehr hohen Energieumsatzraten verbunden (v. Helversen & Reyer, 1984; Norberg,1990). Daher kann auf Seiten der Blumenfledermäuse ein sehr hoher Selektionsdruck auf eine energetische Optimierung

der Nahrungssuchaktivitäten angenommen werden. Entsprechend der der 'Optimal Foraging Theory' begünstigt die natürliche Selektion nicht nur optimierte morphologische und anatomische Adaptationen von Nahrung suchenden Tieren, sondern auch Verhaltensweisen, die dazu beitragen, die individuelle Fitness des Nahrungssuchers zu erhöhen (Stephens & Krebs, 1986). Neben einer energetisch möglichst günstigen Fortbewegung erzielen Nahrung suchende Tiere auch einen energetischen Gewinn, wenn es ihnen gelingt, die Zeit zu minimieren, die zum Auffinden der zum Überleben notwendigen Nahrungsmenge erforderlich ist, oder auch, indem sie den Nettoenergieertrag je Zeiteinheit bei der Nahrungssuche maximieren und dadurch einen höheren Energiertrag in der gleichen Zeit erwirtschaften (Schoener, 1971).

In der vorliegenden Arbeit habe ich das Nahrungssuchverhalten mehrerer Individuen der nektarivoren Fledermausart *Glossophaga commissarisi* an einem vollautomatischen Kunstblütenfeld im Freiland untersucht. Ausgehend von Erkenntnissen über die Flugenergetik und den kognitiven Leistungen beim Nahrungssuchverhalten der Tiere, die bereits aus Laborexperimenten bekannt waren, habe ich untersucht, ob die Fledermäuse im Freiland Fluggeschwindigkeiten wählen, die den Voraussagen aerodynamischer Modelle und den empirisch gemessenen Geschwindigkeiten aus Flugtunnelexperimenten entsprechen und ob die Tiere besondere Suchstrategien anwenden, um die zerstreut vorkommenden Nektarressourcen in ihrem Lebensraum mit möglichst geringem Aufwand und möglichst hohem Ertrag zu besuchen.

Die Arbeit ist in fünf Kapitel gegliedert: Im ersten Kapitel wird die Funktionsweise des künstlichen Blütenfeldes beschrieben, das speziell für diese Arbeit entwickelt wurde. Außerdem wird ein Überblick über die Aktivitäten der Fledermäuse gegeben, die die künstlichen Blüten innerhalb der gesamten Arbeit im Feld besuchten. Im zweiten Kapitel werden energetische Parameter, wie z.B. die Zeit- und Energiebudgets der beteiligten Tiere analysiert. Die bevorzugte Streckenfluggeschwindigkeit der Fledermäuse wird ermittelt und mit den bisherigen Voraussagen anderer Arbeiten aus dem Freiland und im Labor verglichen. Das dritte Kapitel befasst sich dann mit der räumlichen Verteilung der Tiere auf der Untersuchungsfläche und im Mittelpunkt des vierten Kapitel steht das Erlernen unterschiedlicher Ressourcenqualitäten durch die Fledermäuse. Im fünften Kapitel wird versucht, auf Grundlage der im Experiment aufgezeichneten Bewegungsmuster der Tiere individuelle Suchstrategien zu charakterisieren und deren Effizienz abzuschätzen.

In jedem Kapitel befindet sich eine separate Einleitung, die den Leser speziell auf die jeweilige Fragestellung hinführt. Da die Methodik des Kunstblütenfeldes bereits im ersten Kapitel detailliert beschrieben wird, beschränken sich die methodischen Abschnitte der Kapitel 2 bis 5 allerdings nur auf die technischen und methodischen Aspekte, die dem jeweiligen Kapitel eigen sind.

Literatur

Dobat K., Peikert-Holle T., 1985. Blüten und Fledermäuse (Chiropterophilie).Waldemar Kramer, Frankfurt/M.

Heinrich B., Raven P. H., 1972. Energetics and pollination ecology. Science 176: 597 – 602.

Norberg, U. M., 1990. Vertebrate Flight. Springer, Berlin Heidelberg, New York.

Schoener T. W., 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 369 - 404.

Stephens, D. W., Krebs, J. R., 1986. Foraging Theory. Princeton NJ: Princeton University Press.

v. Helversen, O., 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In: Barthlott W. (ed.): *Animal-plant interactions in tropical environments*. Museum König,

Bonn, pp 41 - 59.

v. Helversen O, 1995. Blumenfledermäuse und Fledermausblumen – Wechselbeziehungen zwischen Blüte und Bestäuber und energetische Grenzbedingungen. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, München, Bd. 10, S. 217-229.

v. Helversen D., v. Helversen O, 1975. *Glossophaga soricina* (Phyllostomatidae) Nahrungsaufnahme (Lecken). In: Wolf, G.: *Encyclopedia cinematographica*, vol. E, 1837:3-17. Institut f. d. Wissenschaftlichen Film, Göttingen

v. Helversen, D., v. Helversen, O., 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. Nature 398: 759-760.

v. Helversen O., Reyer, H.-U.,1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. Oecologia 63: 178-184.

v. Helversen, O., Winkler, L., Bestmann H. J., 2000. Sulphur-containing „perfumes" attract flower-visiting bats. J. Comp. Physiol. A 186: 143-153.

Winter Y., v. Helversen O., 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptions. in: Chittka, L. (ed.): *Cognitive Ecology of Pollination*, Cambridge University Press. S. 148 - 170.

1. Aufbau eines computergesteuerten Systems künstlicher Blüten zur Dokumentation der Nahrungssuchaktivitäten frei fliegender Fledermäuse

Einleitung

Viele Aspekte des natürlichen Verhaltensrepertoirs von Tieren werden nur unter den räumlichen Bedingungen und der Komplexität des natürlichen Lebensraumes ausgeprägt. Umweltfaktoren, die einen großen Einfluss auf das Verhalten von Tieren haben, wie z.B. der Prädationsdruck und die Ressourcenkonkurrenz, eine unregelmäßige Nahrungsverteilung oder komplexe Habitatstrukturierungen lassen sich unter Laborbedingungen nur schwer simulieren. Auf der anderen Seite steht die quantitative, experimentelle Verhaltensforschung vor der generellen Schwierigkeit, dass kontrollierte Experimente im Freiland nur sehr eingeschränkt durchführbar sind. Eine traditionelle Ausnahme hiervon bilden die Systeme der Nektarfresser: Die einfach zusammengesetzte Nahrung (Zuckerwasser) der räumlich stationären Futterquellen (Blüten) lässt sich auch über experimentell steuerbare Kunstblüten anbieten.

Entsprechend umfangreich wurde daher bislang das Nahrungssuchverhalten von Nektarfressern im Freiland erforscht. Viele Erkenntnisse darüber, wie Tiere z.B. die räumlichen Gegebenheiten ihrer Umgebung wahrnehmen und welche kognitiven Mechanismen ihrer Raumorientierung zugrunde liegen, wurden an nektarivoren Insekten, etwa Bienen und Hummeln gewonnen (z.B. Lehrer, 1996; Menzel et al. 1998; Makino & Sakai, 2004). Bei den Wirbeltieren handelt es sich meistens um nektarivore Vogelarten, deren Nahrungssuchstrategien im Freiland gut untersucht sind (z.B. Sunbirds:Wolf & Hainsworth, 1971; Amakihis: Kamil, 1978; Kolibris: Sutherland & Gass, 1995). Unter den Säugetieren ist die Nektarivorie dagegen eher selten, aber zum Beispiel bei einigen Fledermausgruppen ausgeprägt – altweltlich sind einige Flughunde nektarivor, neuweltlich sind es die Glossophaginen unter den Phyllostomiden, die sich auf Nektarnahrung spezialisiert haben.

Das Nahrungssuchverhalten der Blumenfledermäuse der Neotropis ist aus mehreren Gründen von besonderem Interesse: Bedingt durch ihre nächtliche Lebensweise wird die visuelle Orientierung für diese Tiere zumindest zeitweise stark eingeschränkt. Alternativ zur visuellen Information müssen die Tiere mit zunehmender Dunkelheit andere Orientierungssysteme benutzen: Spezifische olfaktorische und akustische Signale neotropischer chiropterophiler Pflanzen zeigen, dass zwischen den Blumenfledermäusen und den fledermausblütigen Pflanzen tatsächlich andere Signalketten evolviert sind (Dobat & Peikert-Holle, 1985; v. Helversen & v. Helversen, 1999; v. Helversen et al., 2000; Winter & v. Helversen, 2001). Zusätzlich zu diesen externen räumlichen Informationen spielt bei Fledermäusen aber auch die interne Repräsentation räumlicher Merkmale ihrer Umgebung eine wichtige Rolle bei der Orientierung in Dunkelheit. Schon lange ist bekannt, dass Fledermäuse im Labor rasch lernen, Hindernissen immer auf den selben Wegen auszuweichen und dass sie diese Wege sogar dann beibehalten, wenn die Hindernisse entfernt werden (Neuweiler & Möhres, 1967). Jüngste Laboruntersuchungen mit Blumenfledermäusen in künstlichen Umgebungen zeigen außerdem, dass diese Tiere über ein exzellentes räumliches Arbeitsgedächtnis verfügen und dass sie in Diskriminationsexperimenten die interne Repräsentation räumlicher Merkmale gegenüber externen strukturellen Merkmalen als Informationsquelle bevorzugen (Thiele & Winter 2004; Winter & Stich, 2005).

Um zu überprüfen, in wie weit derartige Strategien der Nahrungssuche bei den Tieren auch unter Freilandbedingungen beobachtbar sind, habe ich ein computergesteuertes Blütenfeld für den

Freilandeinsatz entwickelt, mit dem ich die räumliche und zeitliche Dynamik des Nahrungssuchverhaltens Blüten besuchender Fledermäuse der Art *Glossophaga commissarisi* im Regenwald Mittelamerikas untersucht habe. Die Anwendung künstlicher Blüten im Freiland ermöglichte es, die räumlichen Beschränkungen üblicher Laborumgebungen zu überwinden und einen Versuchsaufbau zu realisieren, dessen räumliche Ausdehnung sich zumindest in einer Größenordnung befindet, die dem normalen Aktionsgebiet einer Blumenfledermaus entspricht.

Blumenfledermäuse sind klein, hoch mobil und nachtaktiv, die tropischen Habitate, in denen sie nach Nahrung suchen sind dagegen stark strukturiert, was eine Beobachtung mit etablierten Methoden, wie aktiver Telemetrie, Infrarotkameras oder Nachtsichtgeräten erschwert. Als Alternative wurde im Rahmen dieser Studie die indirekte Beobachtung der Tiere an automatisierten, künstlichen Blüten gewählt:

In Analogie zu natürlichen Blüten erhielten die am Versuch beteiligten Fledermäuse beim Besuch einer künstlichen Blüte eine kleine, definierte Menge Zuckerlösung, die sie im Schwirrflug aus der Blütenöffnung der künstlichen Blüte entnahmen. Hierzu ist lediglich eine Lichtschranke zur Detektion eines Besuches und ein Nektarreservoir mit einer geeigneten Apparatur zur Dosierung der Belohnung notwendig, sowie ein Rechner und ein geeignetes Steuerprogramm. Die oben erwähnten Versuche zur Raumkognition in Laborumgebungen wurden bereits mit derartigen Methoden durchgeführt. Für den Freilandeinsatz mussten sie etwas abgewandelt und - nicht zuletzt - in wasserdichte Gehäuse eingebaut werden.

Die wichtigste technische Ergänzung des Kunstblütensystems stellt zweifellos das Transpondersystem dar, durch das die Möglichkeit der individuellen Identifikation der Versuchstiere möglich wurde – eine Grundvoraussetzung, um individuenbasierte Versuche im Freiland durchführen zu können. Zwar lagen mit dem hier eingesetzten Transpondersystem bereits Erfahrungen aus einem Laborversuch vor (Winter, in Vorbereitung), sowie aus einer von mir selbst durchgeführten Vorstudie mit einer Freilandapparatur im Jahre 2000, die Etablierung eines großen Blütenfeldes im Freiland mit mehreren Dutzend Blüten und Ausmaßen, die in der Größenordnung tatsächlicher Nahrungssuchareale von nektarivoren Fledermäusen liegen, sowie die Durchführung von Versuchen mit markierten, frei fliegenden Tieren wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit jedoch zum ersten mal durchgeführt.

Im folgenden Kapitel wird der Aufbau und die Funktionsweise der Versuchsanlage, insbesondere die der künstlichen Blüten erklärt. Es wurde darauf Wert gelegt, dass in dieser Beschreibung die Funktion der Komponenten deutlich wird – Materiallisten, Montage-, und Wartungsdetails befinden sich in Anhang, Teil B. In Ergänzung der methodischen Beschreibung werden die im Freiland erfaßten Aktivitätsmuster von *Glossophaga commissarisi* dargestellt.

Methoden

Künstliche Blüten

Die künstlichen Blüten waren in allen hier beschriebenen Versuchen diejenigen funktionellen Einheiten, mit denen die Fledermäuse direkt interagierten und über welche die Verhaltensdaten der Tiere erfasst wurden. Folgende Funktionen wurden von diesen Blüten erfüllt:

1. Anlocken neuer Fledermäuse mit Hilfe eines blütenspezifischen Geruchs
2. Registrierung von Blütenbesuchen durch eine Infrarot (IR)-Lichtschranke und Weitergabe des Signals an den Steuercomputer

3. Identifizierung markierter Fledermäuse anhand einer individuellen Transpondernummer und ggf. Übermittlung dieser Nummer an den Steuercomputer
4. Herausgabe einer Zuckerwasserbelohnung mit variabler Belohnungsmenge

Die Steuerungselektronik der Blüten, bestehend aus dem Transponderlesegerät, einem Spannungsregler und dem Nektarventil wurde in einem wasserdichten Gehäuse (vgl. Anhang B) untergebracht. Der Nektarvorrat befand sich leichter zugänglich außen am Gehäuse (Abbildung 3). Die Interaktionen mit den Tieren fanden dagegen an der „Blütenkrone“ statt, die eine Duftattrappe, die Antenne des Transponderlesegerätes, das offene Ende der Nektarleitung („Nektarium“) und die Infrarotlichtschranke enthielt (Abbildung 1).

Die Komponenten der Blütenkrone und ihre Funktion

Registrierung der Blütenbesucher über Lichtschranken

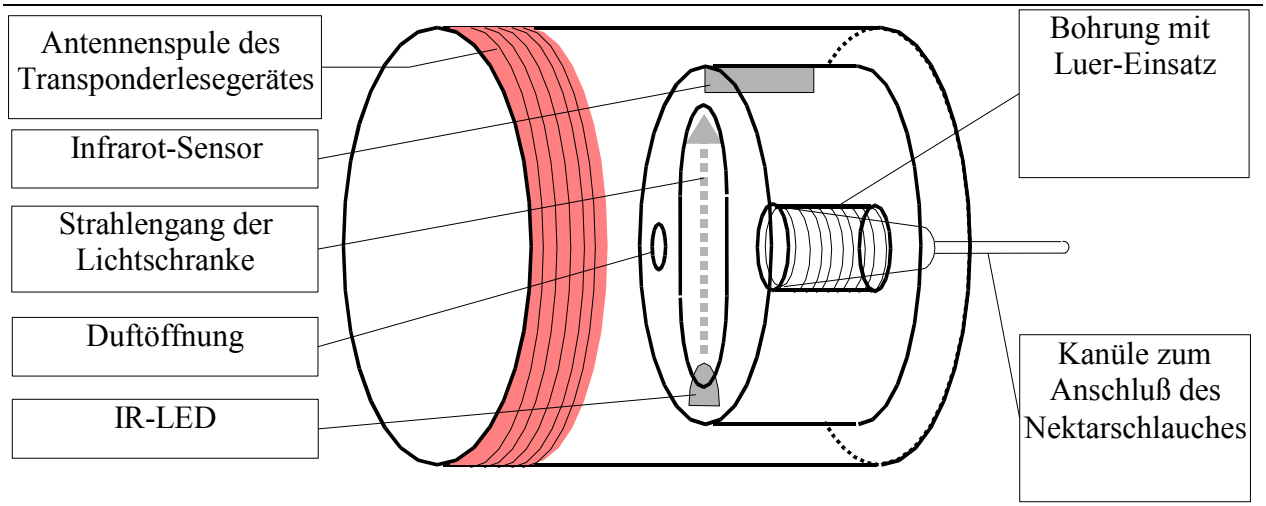


Abbildung 1:Die funktionellen Einheiten einer künstlichen "Blütenkrone". Die Duftattrappe (s. Text), der Nektarschlauch und die Anschlusskabel wurden in der Zeichnung weggelassen.

Zentrales Bauteil einer künstlichen „Blütenkrone“ ist ein PVC-Zylinder von 30 mm Durchmesser, in dem hinter einer 5 x 10 mm großen, ovalen Vertiefung ein LuerLock-Gewinde eingesetzt ist. In dieses Gewinde wird eine abgekürzte Kanüle geschraubt, an der ein Silikonschlauch als Nektarleitung aufgesteckt ist (Abbildung 1). Oberhalb und unterhalb der ovalen Öffnung befinden sich zwei dünne senkrechte Bohrungen: Die untere enthält eine IR-LED, die obere einen IR-Sensor. Um an den Nektar in so einer „Blüte“ zu gelangen, muss die Fledermaus im Schwirrflug vor der Blüte stehen bleiben und ihre Schnauze oder ihre Zunge in die ovale Öffnung stecken. Die Unterbrechung des Lichtstrahles löst ein Signal am Ausgang des Sensors aus, das über ein Dateninterface vom Versuchsrechner registriert wird.

Individuelle Identifikation der Tiere

Im Unterschied zu Laborversuchen, in denen Tiere zeitlich getrennt in die Versuchsumgebung eingesetzt werden können, waren die Blüten im Freilandversuch grundsätzlich immer mehreren Tieren zugänglich, was eine eindeutige individuelle Identifizierung des Besuchers erforderlich machte. Zusätzlich zur Detektion eines Blütenbesuches durch die Lichtschrankenunterbrechungen

musste daher während der Versuche im Rahmen dieser Studie auch die Identität des Blütenbesuchers ermittelt werden. Zu diesem Zweck wurden die Tiere auf der Untersuchungsfläche zunächst individuell markiert:

Über mehrere Nächte jeweils vor Beginn der Versuche wurden Blumenfledermäuse mit Stellnetzen auf der Untersuchungsfläche gefangen, mit Transponderhalsbändern versehen und anschließend wieder frei gelassen. Halsbänder ähnlich den hier verwendeten werden auf dem Stationsgebiet von La Selva bereits seit Jahren verwendet, um Fledermäuse mit Farbringen zu markieren und haben sich als gut verträglich für die Tiere erwiesen. Eine nähere Beschreibung der Halsbänder, sowie eine Liste mit den Daten aller mit Transponder markierten Tiere befindet sich im Anhang (Teile A & B).

Jede der künstlichen Blüten war mit einer Antenne und einem Transponderlesegerät ausgestattet, so dass Blütenbesuche von markierten Tieren individuell zugeordnet werden konnten (vgl. Abb.1). Das verwendete Transpondersystem verfügt nur über eine sehr geringe Reichweite von 1-2 cm. Da es zum gewöhnlichen Verhaltensrepertoire von Blumenfledermäusen gehört, den Kopf in eine Blütenkrone zu stecken (vgl. Abbildung 2) und da diese Position im Schwirrflug einige hundert Millisekunden zur Nahrungsaufnahme gehalten wird, ist dies allerdings völlig ausreichend, um die Tiere zu identifizieren. Erforderlich wurde lediglich die Modifikation der serienmäßigen Antennen der Lesegeräte. Der Schwirrflug einer Blumenfledermaus weist nämlich eine anatomische Besonderheit auf: Beim Flügelabschlag werden die Flügelspitzen bis weit vor den Körper der Fledermaus gespreizt (v. Helversen & v. Helversen, 1975). Um den Tieren die nötige Bewegungsfreiheit beim Besuch der künstlichen Blüten zu gewährleisten, wurden daher die serienmäßigen Printspulen der Transponderlesegeräte gegen Drahtspulen mit nur 35 mm Außendurchmesser ausgetauscht. (Abbildung 2 und Anhang B).

Abbildung 2: Eine Fledermaus der Art Glossophaga commissarisi *beim Anflug an eine Blüte der Art* Cobea scandens*. Vor der Blüte bleibt die Fledermaus im Schwirrflug stehen. Um an den Nektar zu gelangen, muss sie ihren Kopf tief in die Blütenkrone einführen. (Aufnahme: O. v. Helversen)*

Fördersystem für Nektar und Futterausgabe durch Magnetventile

Die Menge der Nektarbelohnung bei einem Besuch wurde gesteuert über die Öffnungsdauer eines magnetisch betätigten Schlauchquetschventils. Jede Blüte wurde mit einem Nektarreservoir ausgestattet, das durch einen Silikonschlauch mit der Blütenkrone verbunden war. Als Nektarreservoir dienten Einwegspritzen, die ca. 100 mm oberhalb der Blütenöffnung am Gehäuse befestigt wurden (Abbildung 3). Durch eine kleine Bohrung (∅ =1.5 mm) am oberen Ende der Spritze wurde der Volumenausgleich bei abnehmendem Flüssigkeitsvorrat ermöglicht. Damit stand an jeder Blütenposition ein Nektarvorrat von bis zu 10 ml je Nacht zur Verfügung. Für alle hier durchgeführten Versuche reichte diese Menge aus, um die Nektarabgabe einer Blüte über die ganze Nacht zu gewährleisten .

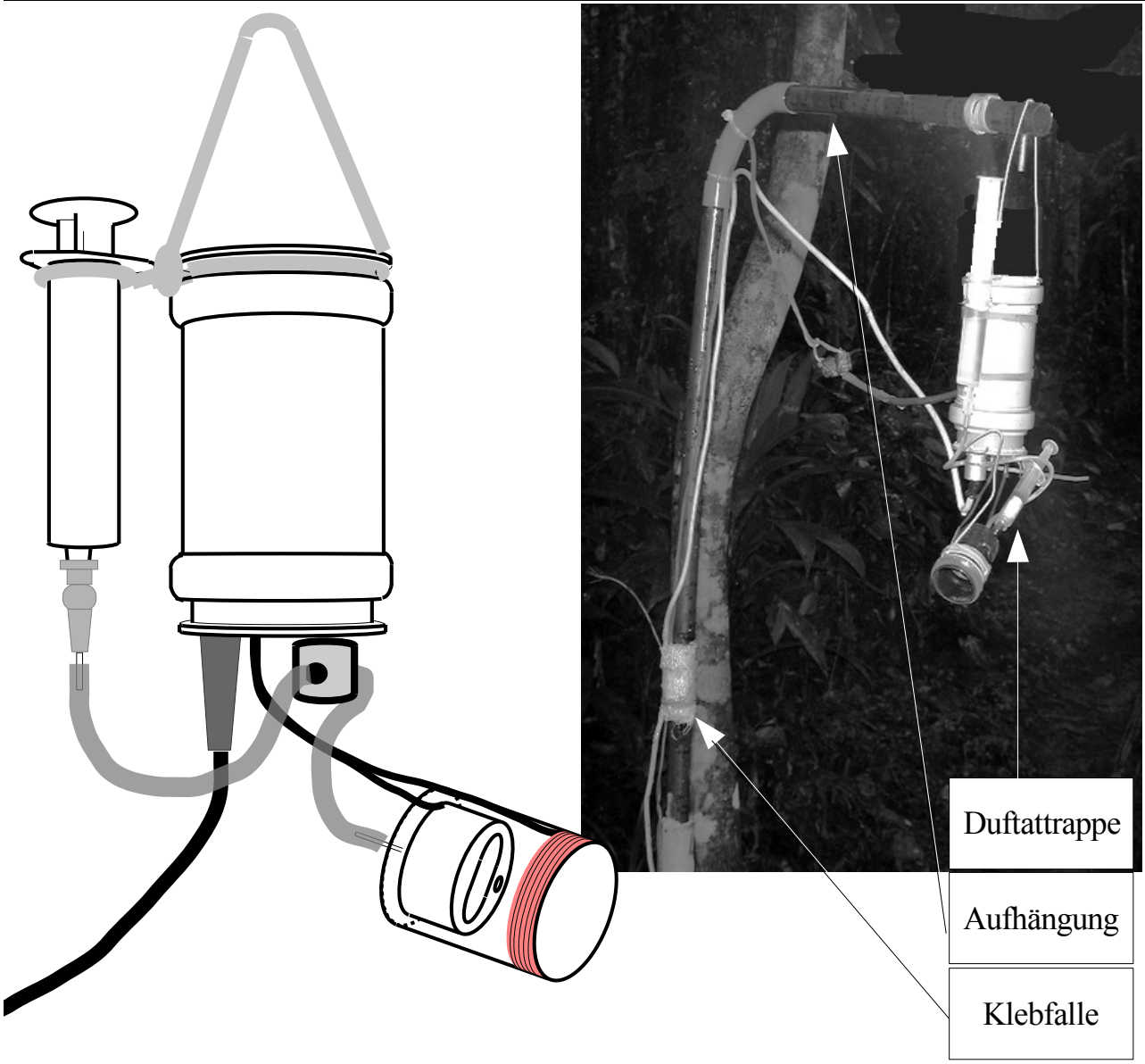


Abbildung 3: Links: Gesamtansicht einer Kunstblüte. Rechts: Blüte im Freiland mit Duftattrappe und Anschlußdrähten. Eine Klebfalle (Leimring) an der Aufhängung der Blüte verhindert, dass laufende Insekten in die Blütenkrone eindringen.

Duftattrappen zum Anlocken der Tiere

Duftsignale sind für die Anlockung von Fledermäusen an Blüten von besonderer Bedeutung. Die in den letzten Jahren erfolgte Identifikation der in Fledermausblütendüften enthaltenen Substanzen (Knudsen & Tollsten, 1995; v. Helversen et al., 2000) konnte ich mir zunutze machen, und künstliche Duftsignale zum Anlocken der Fledermäuse an die Kunstblüten einsetzen. Eine sehr weit verbreitete Duftkomponente ist zum Beispiel Dimethyldisulfid (DMS). Ein Wattebausch im Inneren einer 3 ml - Einwegspritze wurde mit 300 µl DMS getränkt und mit Hilfe einer Kanüle als Duftaustrittskanal von der Rückseite durch die Blütenkrone gesteckt (vgl. Abb.1, Abb. 3). Das DMS diffundierte allmählich durch die Kanüle ins Innere der Blütenkrone und von dort nach außen. Die Duftattrappen dienten in der Anfangsphase einer Feldsaison zur Anlockung von Fledermäusen, da zunächst nicht davon ausgegangen werden konnte, dass die Tiere die ihnen unbekannten künstlichen Blüten von alleine attraktiv finden würden. Die Duftattrappen wurden 10 Tage nach Beginn der Experimente von den Blüten entfernt.

Gehäuse zur Aufnahme der Elektronik

Als Gehäuse zum Schutz gegen Regen und Spritzwasser wurden handelsübliche PU-Rohre (∅ 50 mm) mit den dazugehörigen Steckmuffen und Gummidichtung als Deckel verwendet. Abbildung 3 zeigt links die Ansicht einer kompletten Blüte. Die Aufhängung der Blüten erfolgte an einem Drahtbügel, die elektrischen Zuleitungen wurden durch Bohrungen von der Unterseite in das Gehäuse geführt.

Stromversorgung, Kabel und Steckverbinder

Die Anlage wurde über einen 110 V AC-Anschluss mit Strom versorgt, der sich in einer Hütte unmittelbar neben der Untersuchungsfläche befand (s. Abbildung 6). Die Elektronik war zusätzlich durch Akkumulatoren gegen eventuelle Stromausfälle abgesichert. Detaillierte Angaben zur Verdrahtung und Stromversorgung befinden sich im Abschnitt B des Anhangs.

Versuchsrechner und Dateninterface

Ein Notebook vom Typ Toshiba T 1850 (Intel 80386, 20 MHz, 8MB RAM), auf dem das Betriebssystem DOS 6.0 installiert war, wurde zur Versuchssteuerung eingesetzt. Der Rechner arbeitete schnell genug, um eine zeitliche Auflösung von < 5 ms für die Steuerungsaufgaben zu gewährleisten. Die vom Blütenfeld kommenden Signale der Lichtschranken und die Signale an die Magnetventile wurden über die parallele Schnittstelle (LPT1) des Computers kommuniziert, während die serielle Schnittstelle (COM1) für die Übertragung der Transpondernummern genutzt wurde.

Bei 50 Blüten wurden insgesamt 150 Ein- und Ausgangsleitungen benötigt: für jede Blüte je eine Leitung für die Lichtschranke, ein Magnetventil und ein Transponderlesegerät. Um diese beiden Schnittstellen auf insgesamt 150 Kommunikationskanäle zu erweitern, war deshalb ein vorgeschaltetes Interface erforderlich.

Neben der Regelung der Kommunikation wurde in diesem Bauteil auch noch die galvanische Trennung der Ein- und Ausgangsstromkreise realisiert: Alle Datenleitungen wurden im Dateninterface über Optokoppler an die Schnittstellen des Rechners angeschlossen. Gerade für den Freilandeinsatz ist diese Trennung notwendig, um einen störungsfreien Betrieb der Komponenten zu gewährleisten. Ein Blockschaltbild in Abbildung 4 zeigt schematisch, wie die Funktionseinheiten verdrahtet wurden.

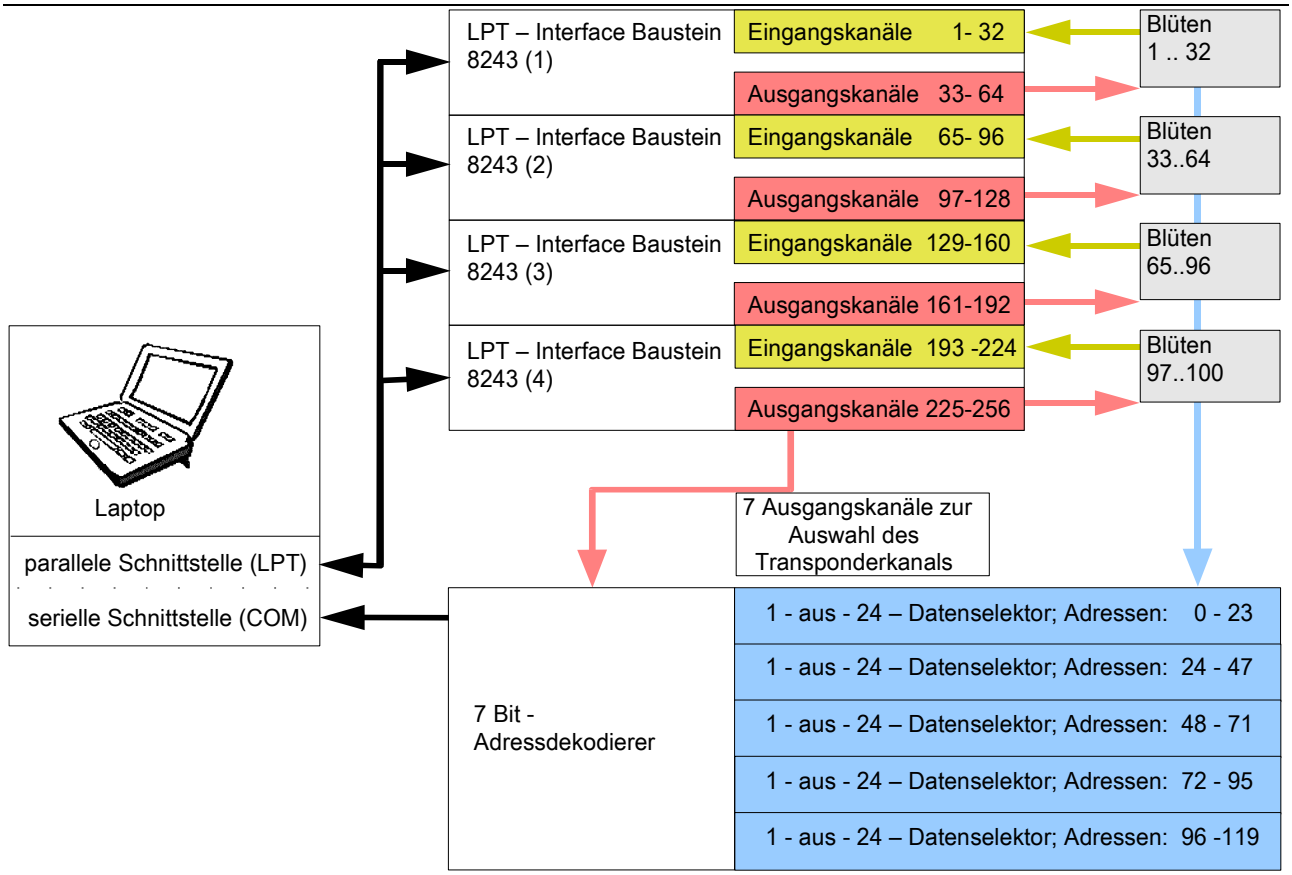


Abbildung 4: Blockschaltbild aller elektronischen Komponenten der Versuchsanordnung. Jede Blüte war mit einer Leitung an den Datenselektor für die Transponderleitung angeschlossen (Interface der COM-Schnittstelle, in der Zeichnung unten), je eine weitere Leitung führte von der Lichtschranke an einen LPT - Eingangskanal und eine vom Magnetventil zu einem LPT - Ausgangskanal (oben). 7 Ausgangskanäle der LPT-Schnittstelle wurden zusätzlich genutzt, um den richtigen Transponderkanal auf den Eingang der seriellen Schnittstelle zu schalten.

Software zur Versuchssteuerung

Die Steuerungssoftware ist eine speziell für diesen Versuch erstellte Version des Programms VERSUCH.EXE, das unter Turbo Pascal 6.0 entwickelt wurde (Y. Winter). Nach dem Programmstart lädt dieses Programm mehrere Konfigurationsdateien in den Arbeitsspeicher, die vor dem Beginn einer Versuchsnacht vom Versuchsleiter individuell erstellt werden. Mit diesen Informationen werden die Hardwarespezifikationen, die Identitäten der markierten Fledermäuse sowie die Feldkonfiguration definiert. Als nächstes legt das Programm eine Textdatei an, in die während der Laufzeit des Programms die Besuchsdaten der Fledermäuse geschrieben werden. Nach der Initialisierung wird das Programm in eine fortlaufende Programmschleife versetzt, in der der Status sämtlicher Eingangskanäle des Interfaces überprüft wird. Das Flussdiagramm in Abbildung 5 enthält die wesentlichen logischen Schritte dieser Endlosschleife: Zum Beginn eines Blütenbesuches wird zunächst die Unterbrechung der IR- Lichtschranke detektiert: Sobald sich der Status eines Lichtschrankenkanals in den aktiven Zustand ändert, wird der Zeitpunkt dieses Ereignisses gespeichert. Über 7 speziell definierte Ausgangskanäle des LPT - Interface wird der

entsprechende Transpondereingangskanal des Interface-Bausteins adressiert und auf die COM1 - Schnittstelle des Steuercomputers geschaltet (Abbildung 4). Mithilfe der eventuell ankommenden Signale vom Transponderlesegerät wird die Identität des besuchenden Tiers ermittelt. Falls es sich dabei um eine zulässige Transpondernummer handelt, ermittelt der Rechner, ob die Bedingungen erfüllt sind, damit dieses Tier an der betreffenden Blüte eine Belohnung erhalten kann und öffnet gegebenenfalls das entsprechende Nektarventil durch einen Ausgangsimpuls.

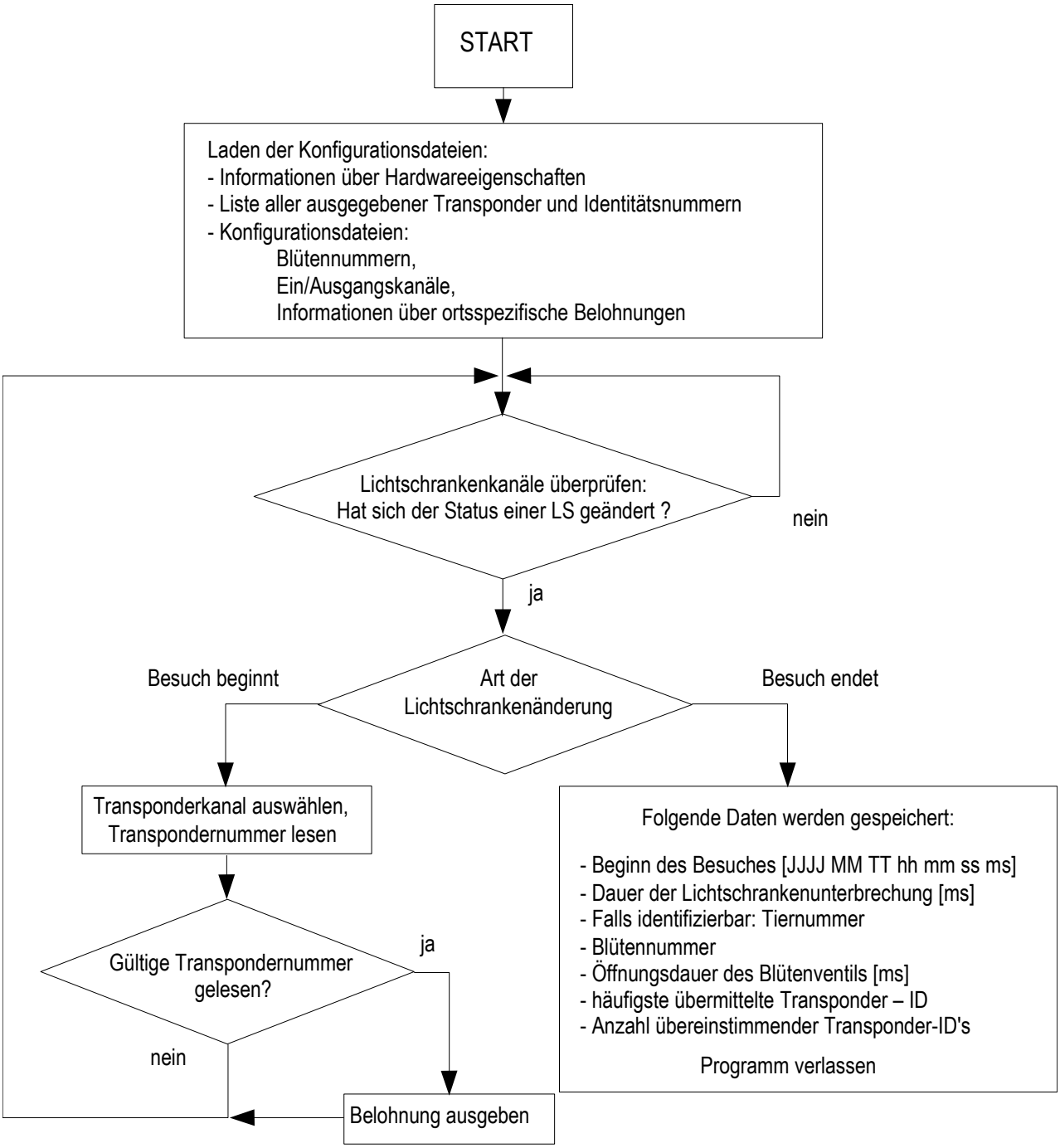


Abbildung 5: Flußdiagramm des Programms VERSUCH.EXE zur Laufzeit

Sobald die Lichtschranke wieder in den passiven Zustand übergeht, ist der Blütenbesuch abgeschlossen und der Datensatz im Arbeitsspeicher des Rechners wird um einen neuen Datenpunkt verlängert. DasProgramm kann jederzeit per Tastendruck durch den Benutzer abgebrochen werden. In diesem Fall wird die Textdatei mit den Besuchsdaten auf die Festplatte des Steuerungsrechner geschrieben und geschlossen.

Die Untersuchungsfläche

Größe, Lage und Einrichtung

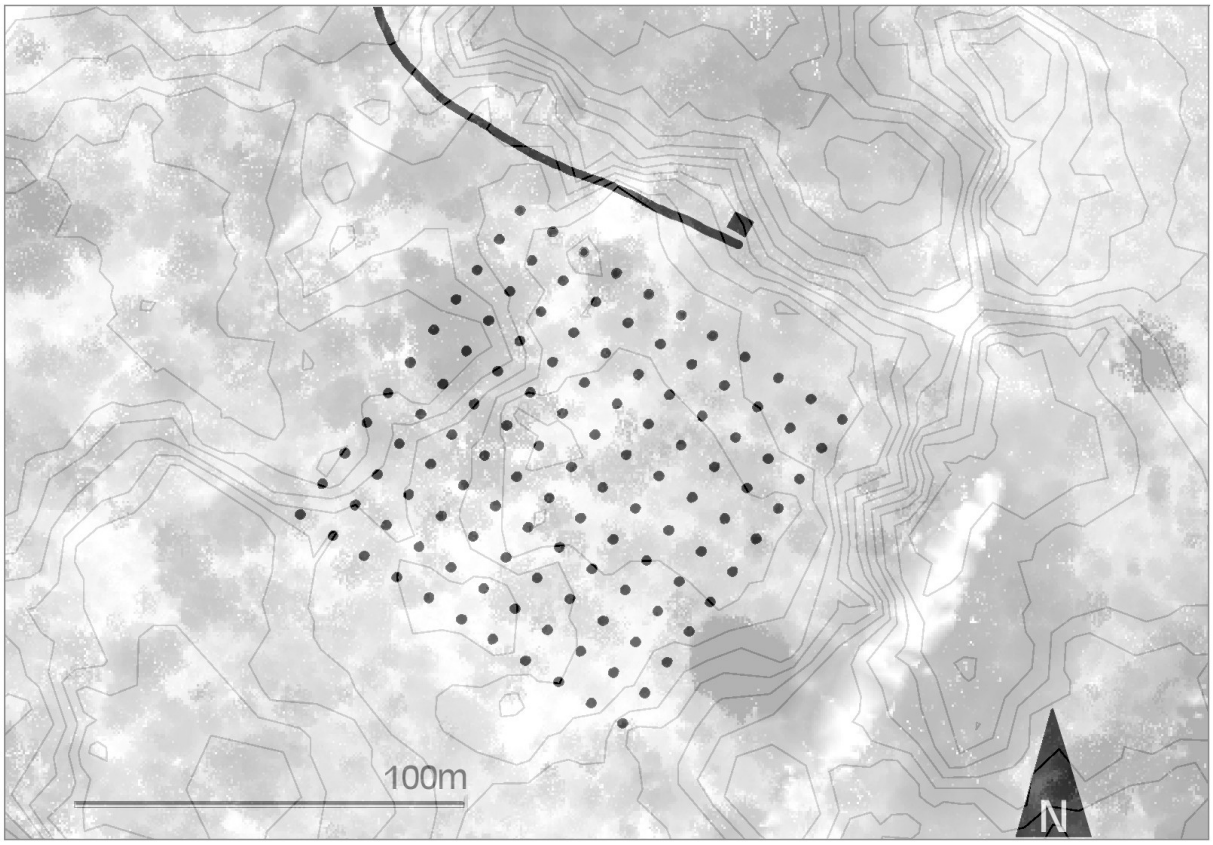


Abbildung 6: Plan der Untersuchungsfläche. Abstand der Höhenlinien: 2m. Die Untersuchungsfläche steigt von Westen nach Osten um 5 – 10 m an. Hinter dem östlichen und nordöstlichen Rand der Untersuchungsfläche befanden sich steile Abhänge. Dem Plan ist in hellgrauer Farbe ein Satellitenbild der Vegetation im Kronenbereich überlagert. Die höchsten Baumkronen sind dunkel schattiert.

Die Versuche wurden auf einer 1 ha großen, quadratischen Untersuchungsfläche durchgeführt, die sich auf dem Gelände der feldbiologischen Station La Selva befindet (Costa Rica, Provinz Heredia). Auf der Untersuchungsfläche wurden vorbereitend 121 Metallrohre im Abstand von jeweils 10 m aufgestellt, auf die die künstlichen Blüten nach Bedarf montiert werden konnten. In direkter Nähe der Untersuchungsfläche befand sich eine kleine Hütte, in der der Computer, das Dateninterface und die Werkzeuge untergebracht wurden, die zur Wartung und Durchführung der Versuche notwendig waren. Eine einfache Klimaanlage sorgte für niedrige Temperaturen und Luftfeuchtigkeit im

Innenraum der Hütte. Aus Abbildung 6 geht die Anordnung der Blütenstandorte und der Hütte, sowie das Höhenrelief der Untersuchungsfläche hervor.

Vegetationsdichte

Die gesamte Untersuchungsfläche ist mit tropischem Sekundärwald bewachsen. Die Dichte der Vegetation war zum Zeitpunkt der Experimente nicht über die gesamte Fläche einheitlich – wie aus Abbildung 7 ersichtlich wird, nahm sie von den höher gelegenen Bereichen der Untersuchungsfläche bis zu den tieferen Bereichen zu. Weil die Blüten während der Versuche gewartet werden mussten, wurden schmale Wege entlang der Blütenstandorte frei gelassen, so dass sie durch Personen passierbar waren. Diese Wege mussten zu Beginn einer Feldsaison und bei bei Bedarf immer wieder mit Macheten frei geschlagen werden.

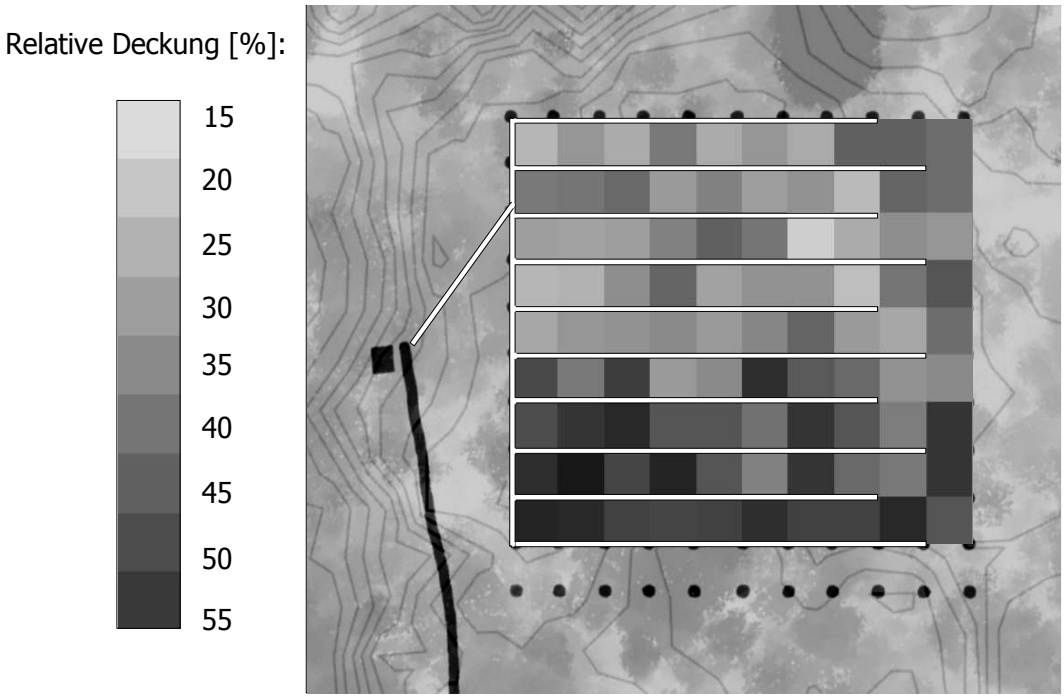


Abbildung 7: Vegetationsdeckung auf der Untersuchungsfläche. Je dunkler ein 10 x 10 m Quadrat eingefärbt ist, desto dichter war die Vegetation auf dieser Fläche. Helle Linien markieren die Wege, die zur Wartung der Blüten frei gehalten wurden. Zur Bestimmung der Deckung wurde jeweils am Mittelpunkt zwischen vier Blütenpfosten in einer Höhe von 1,60 m eine Digitalkamera (Nikon Coolpix 990) mit aufgesetztem Froschaugenobjektiv senkrecht nach oben ausgerichtet und die Vegetation aufgenommen. Die Grauwerte der Schwarzweißbilder wurden normiert und auf 1bit Tiefe reduziert. Anschließend wurde die Anzahl der schwarzen Pixel im Bild ermittelt. Dieser Wert entspricht der Deckung im jeweiligen Quadrat. Die Abbildung ist gegenüber Abbildung 6 um 32° gedreht.

Vorkommen chiropterophiler Blüten im Untersuchungsgebiet

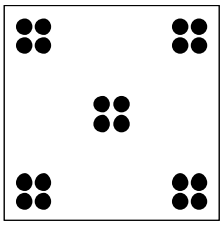
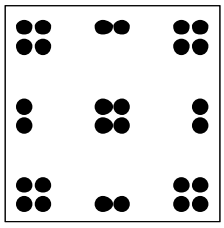
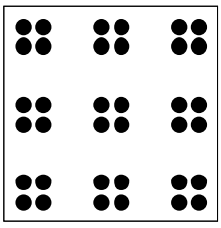
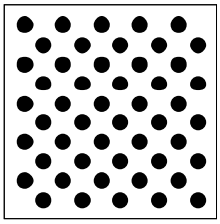
Vor Beginn der Untersuchung wurde die Untersuchungsfläche nach den in Tschapka (2004) aufgelisteten chiropterophilen Pflanzenarten durchsucht. Es wurde dabei ein einzelnes Exemplar

von *Markea neurantha* am nordwestlichen Rand der Untersuchungsfläche gefunden, das allerdings während des hier beschriebenen Experimentierzeitraumes keine Blüten ausbildete. Zur Lokalisierung der epiphytischen Arten *Weberocereus tunilla* und *Marcgravia serrae* wurde der Kronenbereich der Vegetation auf der Untersuchungsfläche mehrmals mit dem Fernglas abgesucht, es wurde dabei keine blühende Pflanze der beiden Arten gesichtet. Da beide Arten im Kronenbereich hoher Bäume in Gebieten mit Primärvegetation verbreitet sind, während die Untersuchungsfläche vor allem mit niedrigerer Sekundärvegetation bewachsen ist, ist ein größeres Vorkommen einer der beiden Arten auf der Untersuchungsfläche auch unwahrscheinlich. Mehrere Exemplare der epiphytischen Bromelie *Vriesea gladioliflora* kamen dagegen auf der Untersuchungsfläche vor. Der Zeitpunkt der Experimente wurde jedoch so gewählt, dass die Experimente außerhalb der Blütezeit von *Vriesea* lagen.

Zeitlicher Ablauf der Feldarbeiten

Die Experimente wurden in zwei Feldsaisons (FS) durchgeführt, zwischen denen eine Unterbrechung von etwa 14 Monaten lag. In FS 1 wurden zunächst 20 Blüten aufgestellt, die Anordnung wurde jedoch später auf 36 Blüten erweitert. In FS 2 standen von Beginn an 50 Blüten zur Verfügung. Daraus resultierten unterschiedliche geometrische Anordnungen der Blüten auf der Untersuchungsfläche (siehe Tabelle 1).

Tabelle 1: Konfigurationen der Blüten während des Experimentierzeitraumes

	Erste Feldsaison			***Zweite Feldsaison***
Anordnung der Blüten				
Anzahl Blüten	20 in 5 Gruppen	28 in 9 Gruppen	36 in 9 Gruppen	50 gleichmäßig verteilt
Beginn	02.01.2002	22.01.2002	23.01.2002	08.02.2003
Ende	21.01.2002		17.03.2002	29.05.2003
Anzahl markierter Tiere	51 (davon 41 vor dem Beginn der Experimente markiert)		6 Tiere zusätzlich markiert	15 Tiere unmittelbar vor dem Beginn der Versuche neu markiert

Ergebnisse

Anzahl Nahrung suchender Tiere auf der Untersuchungsfläche

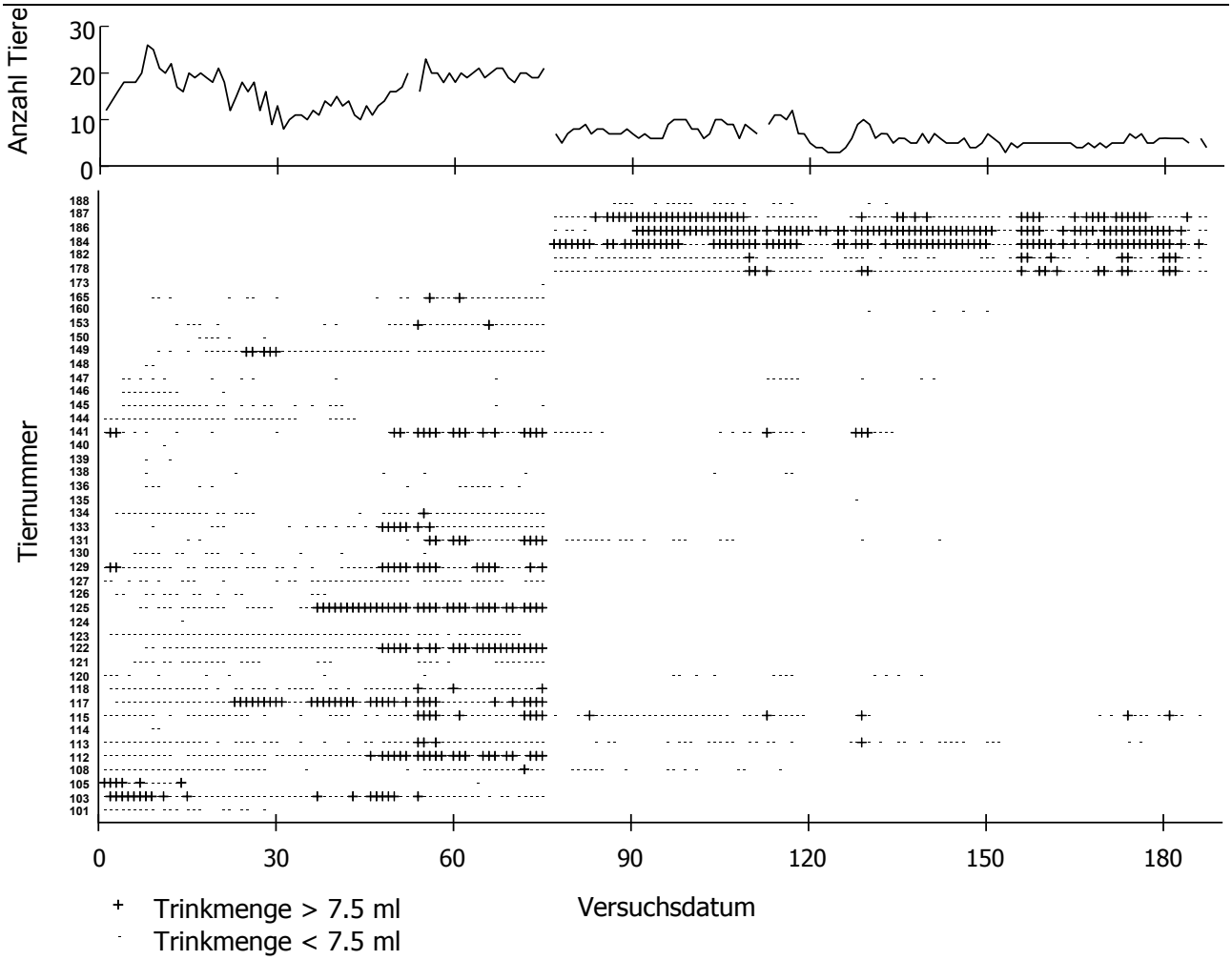


Abbildung 8: Übersicht über die Individuenzahlen, die während beider Feldsaisons auf der Untersuchungsfläche aktiv waren. Punkte: Tiere, die die Untersuchungsfläche sporadisch besuchten, Kreuze: Tiere, die einen erheblichen Anteil ihres Energiebedarfs auf der Untersuchungsfläche deckten. Tiernächte mit weniger als 5 Blütenbesuchen wurden nicht dargestellt. Zwischen den Nächten 75 und 76 liegt eine Pause von mehreren Monaten.

Von 72 markierten Fledermäusen wurden 46 mindestens einmal auf der Untersuchungsfläche registriert. Insgesamt liegen Daten aus 1936 individuenspezifischen Nächten vor (= "Tiernächte", s. Abbildung 8). 23 Tiere in insgesamt 446 Tiernächten tranken mehr als 7.5 ml Nektar aus den künstlichen Blüten, eine Menge, deren Zuckergehalt etwa die Hälfte des Tagesenergiebedarfes (TEU) einer *Glossophaga commissarisi* deckt (zur Berechnung des TEU, siehe Seite 28). Die höchste Besuchszahl eines Tiers innerhalb einer Nacht liegt dagegen bei 1999 Besuchen. In Abbildung 9 ist die Verteilung der Tiernächte nach ihren Besuchszahlen angegeben: Ein großer Teil der Tiernächte ist von geringem Umfang - nur knapp die Hälfte aller Tiernächte umfasst jeweils mehr als 50 Einzelbesuche. Insgesamt 7 Individuen, die während der ersten Feldsaison markiert wurden, konnten auch in der zweiten Feldsaison wieder identifiziert werden.

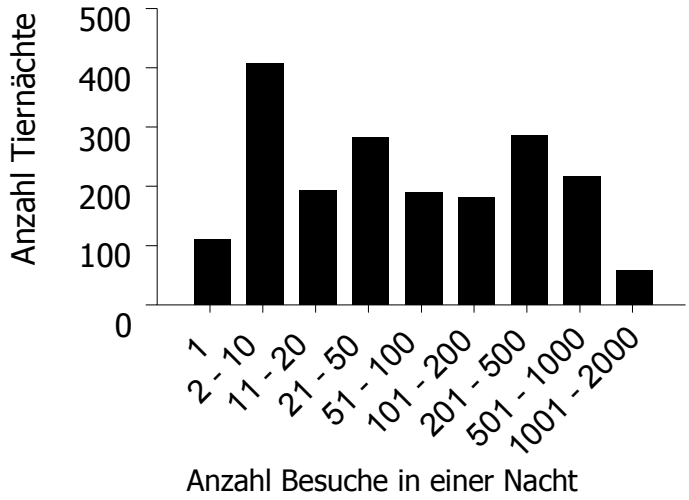


Abbildung 9: Histogramm über den Umfang der in den zwei Feldsaisons ermittelten Daten. Etwa die Hälfte aller individuellen Datensätze enthält mehr als 50 Blütenbesuche je Nacht.

Diskussion

Zuverlässigkeit des Kunstblütensystems

Das für diese Arbeit entwickelte System zur Steuerung und Überwachung von künstlichen Blüten im Freiland wurde insgesamt 187 Nächte lang in Betrieb genommen und lieferte detaillierte und individuenspezifische Daten über die Nahrungssuchaktivität frei fliegender nektarivorer Fledermäuse. Die Erfahrung aus zwei Feldsaisons zeigt, dass das System grundsätzlich gut geeignet ist, um Fledermäuse bei Nahrungssuchaktivitäten im Freiland individuell zu beobachten. Auf der 1 ha großen Untersuchungsfläche wurden insgesamt 72 Tiere gefangen und mit Transponderhalsbändern markiert. Mit Hilfe von Duftattrappen, die zumindest während der ersten Nächte an den Blüten befestigt waren, war es ohne weiteres Vortraining möglich, die Tiere an die ungewohnten Kunstblüten zu gewöhnen: Ein großer Teil – insgesamt 63% – der mit Transpondern markierten Tiere begann nach dem Freilassen auf der Untersuchungsfläche, die Blüten zu besuchen. Insbesondere während der ersten Feldsaison nutzten sehr viele markierte Individuen die Untersuchungsfläche zur Nahrungssuche aus. Technische Probleme, die nach der Inbetriebnahme des Systems auftraten, konnten vor Ort und mit relativ einfachen Mitteln behoben werden. Meistens handelte es sich um Schäden, die durch eindringendes Wasser an der Blütenelektronik entstanden. Detailliertere Angaben über den Wartungsaufwand und die Instandhaltung des Systems befinden sich im Anhang, Teil C dieser Arbeit.

Fluktuation der Population

Tschapka (2004) bezeichnet *Glossophaga commissarisi* in La Selva als residente Art. Dies ist durch Netzfänge über mehrere Jahre gut belegt. Über die Ortsstetigkeit der Art auf Individuenebene ist allerdings bisher nur wenig bekannt. Die vorliegende Studie verfolgte zwar nicht primär das Ziel, die Populationsbewegungen zu erfassen, die individuelle Markierung der Tiere mit Transpondern und die Wiedererkennung über einen Zeitraum von zwei Feldsaisons lässt dennoch die Schlussfolgerung zu, dass unter den Individuen von *Glossophaga commissarisi* in La Selva eine hohe Fluktuation bezogen auf die lokale Umgebung herrscht. Die Beobachtung der Tiere über einen langen Zeitraum ergab, dass nur 7 der insgesamt 46 Tiere, die im Rahmen der ersten Feldsaison

markiert wurden, auch in der zweiten Feldsaison, also mindestens 14 Monate nach der Markierung noch am selben Ort zu finden waren. Deren Anteil an der Blütensuchaktivität aller beobachteten Tiere sank von 17.7 % in der ersten Feldsaison auf nur 5.9 % in der zweiten ab. Abgesehen von diesen Einzelfällen bestand die Population in beiden Feldsaisons jedoch aus völlig unterschiedlichen Individuen – ein Hinweis darauf, dass sich die lokale Zusammensetzung der Population von *Glossophaga commissarisi* in La Selva offenbar rasch ändern kann.

Literaturverzeichnis

Dobat K., Peikert-Holle T., 1985. Blüten und Fledermäuse (Chiropterophilie). Waldemar Kramer, Frankfurt/M

Kamil A.C. 1978., Systematic foraging by a nectar-feeding bird, the amakihi (*Loxops virens*). J. Comp. Physiol. Psychol. 92: 388–396.

Knudsen J. T., Tollsten L., 1995, Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. Botanical Journal of the Linnean Society 119: 45-57.

Lehrer M., 1996. Small-scale navigation in the honeybee: active acquisition of visual information about the goal. Journal of Experimental Biology: 199, 253-261.

Makino T. T., Sakai S., 2004. Findings on spatial foraging patterns of bumblebees (*Bombus ignitus*) from a bee-tracking experiment in a net cage. Behavioral Ecology and Sociobiology 155 – 163.

Menzel R., Geiger K., Jasdan J., Müller U., Chittka L. 1998. Bees travel homeward routes by integrating separatedly acquired vector memories. Animal Behaviour 55: 139-152.

Neuweiler G., Möhres F. P., 1967. Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblattfledemaus (*Megaderma lyra*), Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 57:147 - 171.

Sutherland G. D., Gass C. L., 1995, Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds. Animal Behaviour 50: 1273 – 1286.

Thiele J., Winter Y., 2005, Hierarchical strategy for relocating food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. Animal Behaviour 69: 315 – 327.

Tschapka M., 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. J. Zool., Lond. 263: 7 – 21.

v. Helversen D., v. Helversen O., 1975. *Glossophaga soricina* (Phyllostomatidae) Nahrungsaufnahme (Lecken). In: Wolf G. *Encyclopedia cinematographica,* Teil E, 1837:3-17. Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen.

v. Helversen D., v. Helversen O., 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower, Nature 398: 759 - 760.

v. Helversen O., Winkler L., Bestmann H. J., 2000, Sulphur-containing "perfumes" attract flower-visiting bats. Journal of Comparative Physiology - A., 186(2): 143 - 153 .

Winter Y., Stich K.P., 2005, Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. Journal for Experimental Biology 208: 539-548.

Winter Y., v. Helversen O., 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptions. in: Chittka, L. (ed.), *Cognitive Ecology of Pollination*, Cambridge University Press.

Wolf L., Hainsworth F.R., 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. Ecology 52: 980-988.

2. Messung energetischer Parameter von Nahrung suchenden Blumenfledermäusen an einem Kunstblütensystem im Freiland

Einleitung

Die nektarivoren Fledermäuse Mittel - und Südamerikas (Phyllostomidae: Glossophaginae) erreichen die höchsten auf ihre Körpermasse bezogenen Energieumsatzraten unter den Säugetieren. Wegen ihrer geringen Körpergröße und der Homoiothermie ist bereits ihr energetischer Grundumsatz sehr hoch, während des Fluges aber steigt der Energieverbrauch demgegenüber noch einmal auf etwa das Fünffache an (Winter et al., 1993; Winter, 1998). Blumenfledermäuse setzen deshalb innerhalb einer einzigen Nacht eine Nektarmenge um, die etwa dem 1,5 fachen ihres eigenen Körpergewichtes entspricht (Winter et al., 1998). Wegen dieses außergewöhnlich hohen Masse- und Energieumsatzes bei oftmals weit zerstreuter räumlicher Verteilung ihrer Nektarressourcen erscheint die Lebensweise dieser Tiere als extrem limitiert von energetischen Grenzen. Nach den Vorhersagen und Modellen der 'Optimal Foraging Theory' werden gerade für derart energielimiterte Tiere unterschiedliche Optimierungsmechanismen bei der Nahrungssuche angenommen (Norberg, 1977, 1981; Howell, 1979; Stephens & Krebs, 1986). Eine Überprüfung entsprechender Hypothesen anhand empirischer Untersuchungen wird leider wesentlich erschwert durch die nächtliche Lebensweise der Tiere und ihre schnelle und weiträumige Fortbewegung. Dies gilt insbesondere für Studien, die unter Freilandbedingungen stattfinden sollen. Messungen energetischer Parameter von Blumenfledermäusen im Freiland wurden daher bislang nur selten und meist unter Verwendung von sehr aufwändigen Methoden durchgeführt, beispielsweise durch die Messung des metabolischen Abbaus von doppelt markiertem Wasser (DMW, vgl. v. Helversen & Reyer, 1984; Voigt et al. 2005). In alternativen Ansätzen, bei denen die direkte Beobachtung der Tiere mit „herkömmlicher“ Markierung durch aktive Telemetriesender oder Knicklichter realisiert wird, müssen dagegen Zugeständnisse an die Genauigkeit des ermittelten Energieumsatzes der Tiere gemacht werden, da diese letztlich nur indirekt über die Verteilungsdichte der Pflanzen und ihrer Nektarproduktion („standing crop“) vorgenommen werden kann (vgl. Horner et al., 1998). Weil unter Laborbedingungen ein Teil der methodischen Probleme vermieden werden kann, die sich im Freiland ergeben, bzw. die meisten Umweltbedingungen wesentlich besser zu kontrollieren sind, und weil dort auch andere apparative Techniken zum Einsatz kommen können, stammen die umfassendsten Erkenntnisse, insbesondere zum Energieumsatz der Tiere während des Fluges aus Laborversuchen, bei denen die Tiere z.B. im Windkanal oder in langgestreckten Flugtunneln fliegen oder wo energetische Messungen auch über den Gashaushalt der Tiere an stationären Apparaturen vorgenommen werden können (vgl. Winter, 1993, 1999; Winter et al. 1998; Voigt, 2000; Winter & v. Helversen, 2001).

Mit Hilfe des in Kapitel 1 beschriebenen Kunstblütensystems ist es mir jedoch gelungen, derartige Messungen im Freiland durchzuführen: Ich habe damit über mehrere Wochen die Nahrungssuchaktivitäten frei fliegender, individuell markierter Blumenfledermäuse bei gleichzeitiger Kontrolle der von den Tieren aufgenommenen Nahrungsmenge aufgezeichnet. In diesem Kapitel werden nun auf diese Weise ermittelte energetisch relevante Parameter, wie die Zeit- und Energiebudgets der Blumenfledermäuse vorgestellt. Der Vorteil dieser Methode gegenüber älteren Methoden, wie z.B. der DMW - Methode ist, dass durch die Anwendung der künstlichen Blüten gleichzeitig die von den Tieren konsumierte Nektarmenge und deren Aktivitäten aufgezeichnet werden, woraus beispielsweise die Gesamtdauer der Aktivitätsperioden der Tiere, die

täglich zurück gelegte Flugstrecke sowie die von ihnen während der Nahrungssuche bevorzugten Fluggeschwindigkeiten abgeleitet werden können.

Im folgenden Kapitel werde ich diese Parameter aus den im Freilandversuch aufgezeichneten Daten vorstellen und mit publizierten Daten aus Laborversuchen und - soweit vorhanden – auch mit Ergebnissen aus anderen Freilandstudien vergleichen. Insbesondere werden aus den mit dem künstlichen Blütenfeld erhobenen Verhaltensdaten folgende Parameter bestimmt, die für eine Bilanz des Energiehaushaltes der Tiere relevant sind:

1. Die aus den Kunstblüten aufgenommenen Nektarmenge und der daraus resultierende Tagesenergieumsatz
2. Die Dauer der Aktivitätsperioden und Ruhepausen
3. Die bevorzugten Fluggeschwindigkeiten der Tiere entlang geradliniger Flugstrecken

Material und Methoden

Versuchstiere, Dauer und Ort der Feldarbeiten

Die Studie wurde über die Dauer von 36 Nächten vom 23.01. bis zum 28.02.2002 auf dem Gelände der feldbiologischen Station La Selva im atlantischen Tieflandregenwald Costa Ricas durchgeführt. Die Versuchstiere entstammten einem Kollektiv aus frei fliegenden Individuen der Art *Glossophaga commissarisi* Gardner. Zu Beginn der Untersuchungen wurden 57 Exemplare dieser Art im Untersuchungsgebiet mit Stellnetzen gefangen, mit Transpondern individuell markiert und anschließend am selben Ort wieder frei gelassen. Jedes gefangene Tier erhielt ein Transponderhalsband, dessen spezifische Transpondernummer später eine Identifizierung mit entsprechenden Lesegeräten ermöglichte (Transpondersystem: Easykey, IQ Automation, Eching; Abmessungen der Transponder: Ø = 2 mm, L = 12 mm, Gewicht d. Transponders: ca. 0.1 g, Gewicht d. gesamten Halsbandes ca. 0.3 g).

Verteilung der Kunstblüten auf der Untersuchungsfläche

Auf der 100 x 100 m großen Untersuchungsfläche wurden 36 künstliche Blüten installiert, aus denen ausschließlich mit Transpondern markierte Tiere Nektar entnehmen konnten. Diese Blüten wurden in neun Gruppen mit jeweils vier Blüten entsprechend Abbildung 19 A verteilt. Die künstlichen Blüten enthielten im Wesentlichen drei funktionelle Komponenten (s. Abb.19 B):

1. Ein Nektarreservoir und ein Magnetventil als Fördersystem, über das definierte Mengen von „Nektar“ (= eine Zuckerlösung mit 17 % Zuckeranteil) an die Tiere ausgegeben werden konnte.
2. Eine „Blütenkrone“, aus der die Tiere Nektarbelohnungen abholen konnten. Jede Blütenkrone war mit einer IR-Lichtschranke ausgerüstet, deren Lichtstrahl unterbrochen wurde, wenn ein Besucher die Nektarbelohnung entnahm. Über das Signal der Lichtschranke wurde der Besuch vom Steuerrechner der Anlage registriert.
3. Ein Transponderlesegerät, dessen Antenne sich an der Blütenkrone befand. Grundlage für eine Herausgabe einer Belohnung an den Blütenbesucher war die Übermittlung einer gültigen Transpondernummer während der Unterbrechung der Blütenlichtschranke an den Steuerrechner.

Jede der 36 Blüten „produzierte“ während der 36 Versuchsnächte Nektar mit einer zeitlich begrenzten, kontinuierlichen Sekretionsrate: Je länger ein Tier zwischen zwei Blütenbesuchen an der selben Blüte wartete, desto mehr Nektar konnte es bei seinem nächsten Besuch an der selben

Blüte erwirtschaften. Um sicher zu stellen, dass die Tiere die Nektarbelohnungen im Laufe eines Besuches auch vollständig aus den Blüten entnehmen konnten, endete die Nektarsekretion allerdings, sobald die maximale Haltekapazität der Blüte erreicht war. Die maximale Menge, die ein Tier bei einem einzelnen Blütenbesuch erzielen konnte, lag bei 60µl. Da die Berechnung der bei einem Besuch auszugebenden Belohnungsmenge individuenspezifisch erfolgte, wurde die an natürlichen Ressourcen auftretende indirekte Konkurrenz zwischen mehreren Tieren, die die gleichen Ressourcen nutzen, künstlich kompensiert: Die abgegebene Nektarmenge hing ausschließlich von der Dauer seit dem letzten Besuch eines Tieres ab und blieb von zwischendurch stattfindenden Besuchen anderer Tiere unbeeinflusst.

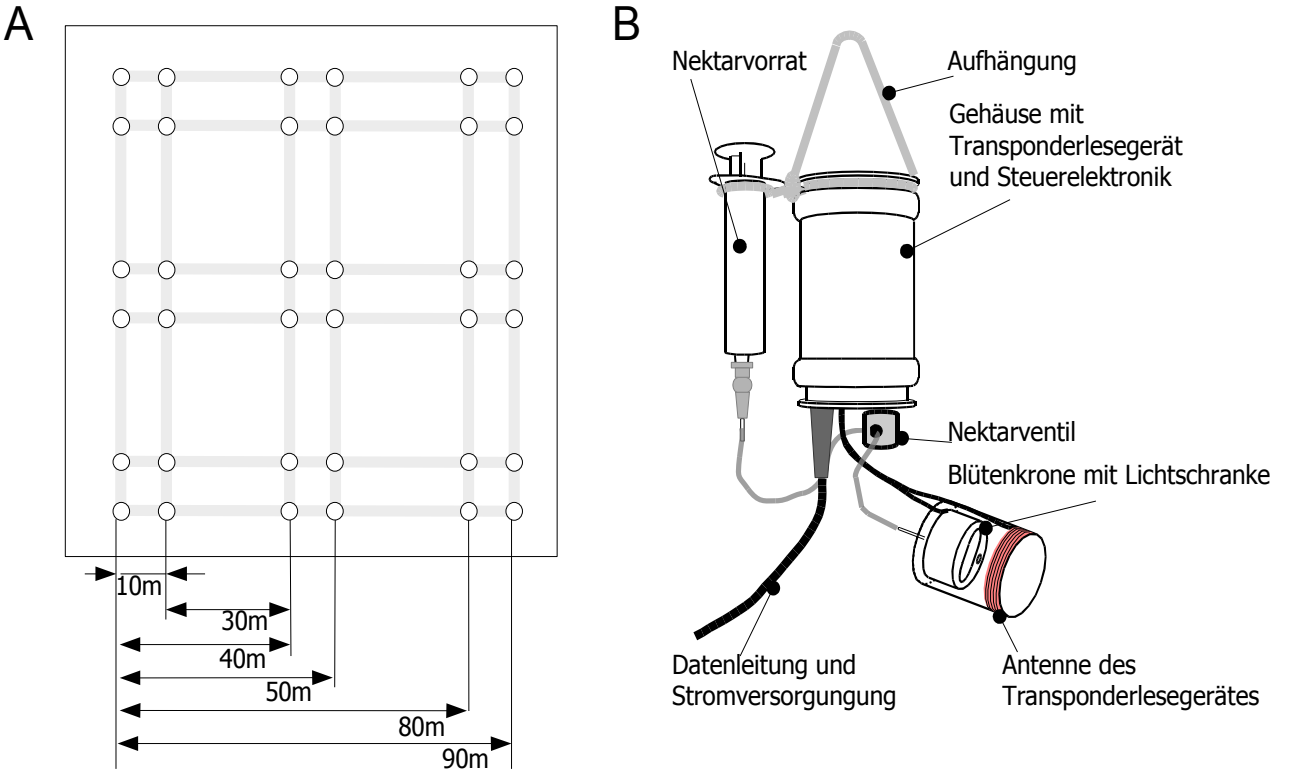


Abbildung 10: A: Verteilung der Kunstblüten auf der Untersuchungsfläche. Entlang der grauen Linien verliefen die Pfade, die zur Wartung der Anlage regelmäßig begangen wurden und auf denen regelmäßig die Vegetation entfernt wurde. B: Aufbau einer einzelnen Kunstblüte.

Während des hier beschriebenen Zeitraumes wurde die individuelle Produktivität der Blüten in verschiedenen Nächten experimentell verändert. Deswegen unterlag die räumliche Verteilung der Nektarverfügbarkeit zwischen den einzelnen Nächten einer gewissen Variabilität, wie es auch der Situation mit natürlichen Pflanzen entspricht, die zu unterschiedlichen Zeiten aufblühen und eine begrenzte Blühdauer haben oder sich bezüglich ihrer Nektarsekretionsparameter und Konzentrationen unterscheiden.

Dennoch galt innerhalb jeder Nacht für alle Tiere eine einheitliche räumliche Verteilung der Sekretionsraten und Nektarkapazitäten, das heißt, innerhalb einer Nacht wurde allen Tieren die gleiche Nahrungsverteilung angeboten.

Ergebnisse

Umfang der im Freiland ermittelten Daten

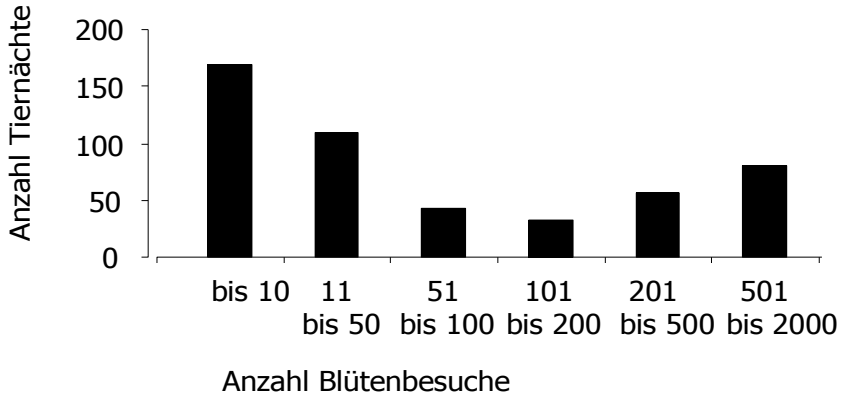


Abbildung 11: Besuchsumfänge der 491 Tiernächte, die im Rahmen des Experiments aufgezeichnet wurden.

Insgesamt wurden die künstlichen Blüten in den fünf Wochen des Experiments von 30 markierten Individuen der Art *Glossophaga commissarisi* besucht (8 ♀♀, 22 ♂♂), woraus eine Gesamtheit von 491 Tiernächten mit individuenspezifischen Daten resultierte. Da die Untersuchung mit frei fliegenden Tieren in ihrem natürlichen Lebensraum durchgeführt wurde, hatten die Tiere neben den Kunstblüten auch noch natürliche Nahrungsoptionen in der näheren Umgebung der Untersuchungsfläche zur Auswahl. Aus diesem Grund verbrachten nicht alle Tiere die gesamten Nächte auf der Untersuchungsfläche. Mehr als die Hälfte aller Tiernächte stammen beispielsweise von Individuen, die jeweils nur bis zu 100 Blütenbesuche an den künstlichen Blüten machten (vgl. Abbildung 11). Es ist daher notwendig, eine Vorauswahl aus den Daten zu treffen, wenn die Zeit- und Energiebudgets der Tiere ermittelt werden sollen. Tiernächte, die nur wenige Blütenbesuche an den Kunstblüten umfassen, haben nur eine geringe Aussagekraft über die mit aktiver Suche nach Nahrung verbrachte Zeit und den entsprechenden Energieumsatz des beobachteten Tieres. In solchen Fällen muss davon ausgegangen werden, dass diese Tiere auch noch anderswo einen signifikanten Teil ihres TEU deckten, über dessen Umfang nichts bekannt ist. Interessant für Aussagen über den TEU und den benötigten Zeitaufwand der Nahrungsaufnahme sind dagegen vor allem jene Tiernächte, in denen die auf der Untersuchungsfläche aufgenommene Nektarmenge eines Tieres einen erheblichen Anteil an der Deckung des gesamten Energieumsatzes eines Individuums hatte. Sporadische Besucher, die die Untersuchungsfläche nur kurzzeitig nutzten, und den Hauptteil ihres TEU anderswo deckten, wurden deshalb von der weiteren Analyse ausgeschlossen.

Festlegung eines energetischen Minimalkriteriums zur Datenauswahl für die Ermittlung von Tagesenergieumsatz und Zeitbudget

Als Kriterium, um Tiere mit geringem Nektarkonsum auf der Untersuchungsfläche von der Analyse der nächtlichen Zeit - und Energiebudgets auszuschließen, wurde die von einem Tier an den Kunstblüten aufgenommene Nektar- bzw. Energiemenge genutzt:

Der mittlere Tagesenergieumsatz einer nektarivoren Fledermaus wurde im Labor von verschiedenen Autoren bereits sehr präzise bestimmt(vgl. Winter & v. Helversen, 2001 für eine

Zusammenfassung): Der TEU ist hauptsächlich von der Körpermasse des Tiers abhängig und beträgt $1555 \cdot M^{0.76}$ (Angaben für M in kg).

Mit dieser Gleichung ergibt sich für die 8.5 g schwere Fledermaus *Glossophaga commissarisi* ein mittlerer TEU von 41.5 kJ. Bei der hier verwendeten experimentellen Zuckerkonzentration im Nektar von 17 % entspricht dieser Energiebetrag einem Volumen von insgesamt 14.4 ml Nektar, die ein Tier innerhalb einer Nacht aufnehmen müsste, um seinen täglichen Bedarf zu decken [1]. Mindestens die Hälfte dieser Menge – also 7.5 ml Nektar, einem Energiebetrag von 21,6 kJ entsprechend - wurde im folgenden als Kriterium für die Auswahl der Tiernächte genommen, für die das Zeit- und Energiebudget im folgenden Abschnitt bestimmt wurde. Insgesamt 113 Tiernächte, die von 16 Tieren stammten, erfüllen dieses Kriterium.

1. Der Tagesenergieumsatz und die Aktivitätszeit frei fliegender, die Kunstblütenanlage besuchender Blumenfledermäuse

Spezielle Methoden: Zweiphasentelemetrie zur Bestimmung eines Pausenkriteriums

Als Aktivitätszeit eines Tiers innerhalb einer Nacht wird die gesamte Zeit angenommen, die das Tier im Streckenflug zwischen zwei Blütenbesuchen aktiv war, zuzüglich der Summe aller Schwirrflugzeiten an den Blüten.

Die Ermittlung der Schwirrflugzeiten ist mit den hier eingesetzten Methoden denkbar einfach, denn diese Daten stehen als aufgezeichnete Dauer der Lichtschrankenunterbrechungen direkt zur Verfügung. Prinzipiell gilt das auch für die Ermittlung der gesamten Transferzeit, die eine Fledermaus zum Transfer zwischen ihren Blütenbesuchen benötigt. Sie ergibt sich aus der Summe aller Zeitspannen zwischen dem Abflug an einer Blüte und der Ankunft an der nächsten Blüte.

Allerdings können nicht alle Transferzeiten in vollem Umfang auf die gesamte Aktivitätszeit angerechnet werden, denn ein a priori unbekannter Anteil aller Transferzeiten entfällt auf Aktivitätspausen der Tiere: Aus den bereits erwähnten Laboruntersuchungen ist bekannt, dass die Fledermäuse nicht kontinuierlich innerhalb einer Nacht aktiv sind - vielmehr wechseln sich kürzere Aktivitätsperioden, in denen sich die Tiere im Streckenflug oder im Schwirrflug befinden ab mit Aktivitätspausen, die die Tiere in Ruhe verbringen (vgl. Winter, 1993). Um ein zeitliches Unterscheidungskriterium zwischen Aktivitätspausen und reinen Transferflugzeiten zu ermitteln, wurde von einem Tier über den Zeitraum von einer Nacht ein Aktivitätssignal mit einem aktiven Zweiphasensender aufgezeichnet, das den Wechsel zwischen Ruhepausen und aktiven Flugphasen synchron zum Blütenbesuchssignal aufzeichnete. Zu Beginn einer Nacht wurde dafür ein Tier eingefangen, das bereits vorher über mehrere Nächte aktiv auf der Untersuchungsfläche beobachtet worden war.

Diese Fledermaus wurde zusätzlich zum Transponder noch mit einem aktiven Zweiphasensender (Hersteller: Holohil Systems Ltd., Typ BD-2, 0.9 g) ausgestattet. Ein solcher Zweiphasensender enthält einen Quecksilberschalter, dessen Schaltzustand sich entsprechend seiner räumlichen Ausrichtung ändert. Da die Körperachse einer Fledermaus im Flug horizontal, während der Ruhephasen dagegen vertikal ausgerichtet ist, ändert ein derartiger Sender die Impulsdauer seines Signals abhängig von der Aktivität des Tiers. Auf diese Weise stand zusätzlich zu den Blütenbesuchsdaten dieses Tieres ein Aktivitätssignal zur Verfügung, aus dem genau hervor ging, wann es zwischen den Blütenbesuchen aktiv war. Das Signal dieses Senders wurde eine Nacht lang

1 Die Umrechnungsfaktoren zur Konvertierung der Nektarmenge in Energie wurden übernommen aus Winter & v. Helversen, 2001: Zuckergehalt einer 17 % Zuckerlösung: 181.5 gl^{-1}, Energiegehalt: 15.92 kJg^{-1})

synchron zu den Blütenbesuchsdaten der Feldblüten aufgezeichnet und ausgewertet, um zu ermitteln, wie häufig ein Tier zwischen zwei Blütenbesuchen Ruhepausen einlegte und wie diese mit den Blütenbesuchszeiten korrelierten.

Das telemetrierte Tier besuchte die Blüten auf der Untersuchungsfläche während der gesamten Nacht stetig und erwirtschaftete im Laufe von insgesamt 362 Blütenbesuchen eine gesamte Nektarmenge von 8,15 ml, das entspricht einem gesamten Energiebetrag von 24,5 kJ. Die Signale des Telemtriesenders konnten über die gesamte Nacht empfangen und aufgezeichnet werden – demzufolge entfernte sich dieses Tier also zu keiner Zeit aus der Reichweite des Empfängers. Unter den Bedingungen im Gelände betrug die Reichweite ca. 150 m; die Antenne des Empfangsgerätes war in der Nähe der Hütte angebracht, von der aus die Versuchsanlage gesteuert wurde [2] (vgl. auch Kapitel 1 dieser Arbeit, Abbildung 6).

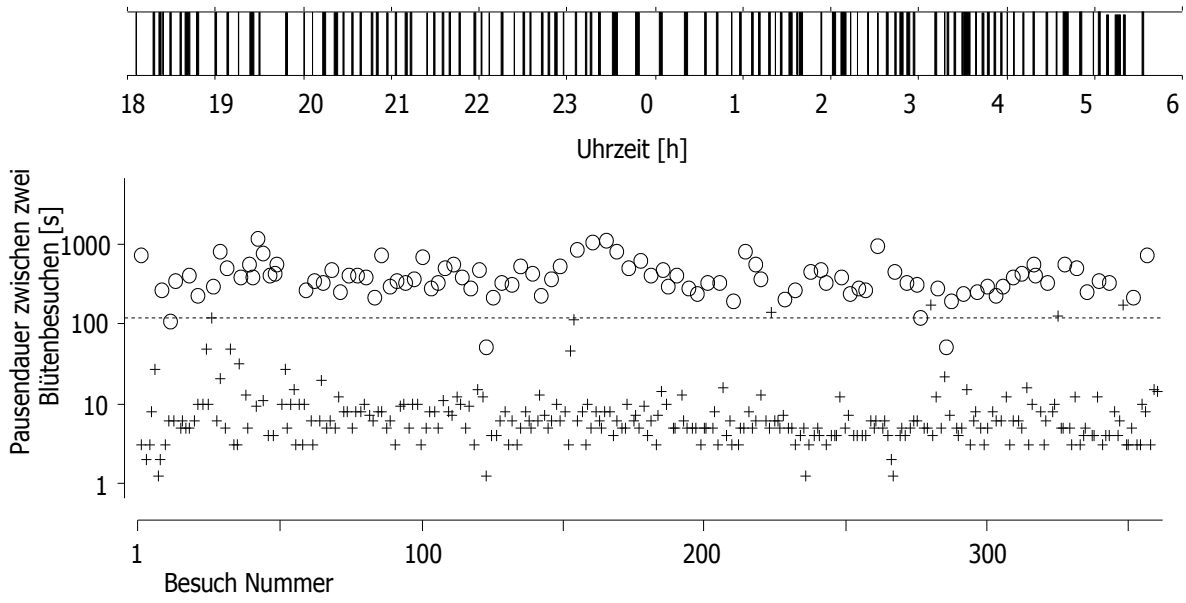


Abbildung 12: Oben: Aktivitätsperioden von Tier 103 in Nacht 37 in Aktogrammdarstellung. Aktivitätsperioden, während derer das Tier ohne Unterbrechung aktiv flog (i. e.: Telemetriesignal: „aktiv"), sind durch schwarze Balken dargestellt. Unten: Dauer und Aktivitätsstatus der Zeitspannen zwischen zwei Blütenbesuchen. Die Zeitspannen zwischen zwei Besuchen sind in der Reihenfolge ihres Auftreten dargestellt. Kreise symbolisieren Besuche nach Pausen, während derer das Tier zeitweise inaktiv wurde, die Kreuze stehen für Besuche, vor denen das Tier seit Beendigung des vorherigen Blütenbesuches dauernd aktiv blieb. Die gestrichelte Linie repräsentiert das Unterscheidungskriterium von 120 Sekunden. Damit wurden die Pausen zwischen zwei Blütenbesuchen optimal aufgeteilt in Transferflugpausen, während derer das Tier vollständig aktiv blieb und Aktivitätspausen, während derer das Tier zumindest vorübergehend inaktiv wurde.

2 Als Empfänger wurde ein Synthesizer Receiver, WTI 1000, (148-152 Mhz) verwendet, als Antenne eine 50 Ω Ground-Plane (Eigenbau). Das analoge Signal wurde mit Hilfe eines Filters detektiert und in einen Gelichspannungsimpuls umgesetzt, der automatisch als separates Signal vom Steuercomputer aufgezeichnet wurde (vgl. a. Anhang D). Wegen der erheblichen Frequenzdrift des AM-Systems musste dennoch der Receiver über die gesamte Nacht manuell neu abgestimmt werden; über mehrere Stunden wurde das Signal zusätzlich manuell aufgezeichnet.

Die gesamte mit der Methode dieses Aktivitätssignals aufgezeichnete Flugzeit dieses Tiers in dieser Nacht betrug 1h, 58 min (vgl. Aktogrammdarstellung in Abbildung 12).

Die Flugaktivität war auf insgesamt 100 kurze Aktivitätsperioden verteilt, die durch wesentlich längere Ruhephasen voneinander getrennt waren: Die aktiven Flugphasen dauerten im Durchschnitt nur 1 min, 09 s (± 45 s), die Ruhephasen dagegen 5 min, 42 s (± 3 min, 16 s). Die kürzeste im Laufe der Nacht detektierte Ruhepause dauerte 1 min, 12 Sekunden, die längste war 17 Minuten lang. Der Wechsel von einer Aktivitäsperiode in eine Ruheperiode erfolgte immer sehr zeitnah zum jeweils letzten bzw. ersten Blütenbesuch einer Aktivitätsperiode: Zwischen dem erneuten Beginn der Flugaktivität und dem Besuch der ersten Blüte innerhalb einer Aktivitätsperiode vergingen durchschnittlich nur 19 s (± 15 s) und fast genauso schnell suchte das Tier am Ende einer aktiven Phase auch wieder einen Hangplatz auf: Durchschnittlich 22 s (± 24 s) nach dem letzten Blütenbesuch schaltete das Telemetriesignal wieder auf 'inaktiv' um – das lässt den Schluss zu, dass sich die Hangplätze, die dieses Tier während der Ruhepausen aufsuchte, in direkter Nähe der Blüten befanden.

Der enge zeitliche Zusammenhang zwischen dem Aktivitätssignal des Senders und den Besuchen an den Kunstblüten erlaubt es mit guter Genauigkeit, die Unterscheidung zwischen Aktivitätspausen und reinen Transferflugzeiten zwischen zwei Blütenbesuchen allein anhand der Zeitdifferenz zwischen zwei Blütenbesuchen vorzunehmen: In Pausen, die mehr als 120 s dauerten, legte das Tier - von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen - immer eine Aktivitätspause ein, umgekehrt verging nahezu immer im Falle einer Aktivitätspause zwischen dem letzten Besuch vor der Aktivitätspause bis zum ersten Besuch nach dieser Pause eine Zeit von mindestens 120 s (Abbildung 12, oben). Im hier gezeigten Fall wird daher die Anzahl der falsch zugeordneten Pausen durch die Unterscheidung mit einem Pausenkriterium von 120 Sekunden minimiert: Nur drei Pausen zwischen zwei Besuchen, während derer das Tier aktiv blieb, werden dadurch irrtümlich den Aktivitätspausen zugeordnet und vier Intervalle, während derer das Tier Aktivitätspausen einlegte, werden mit diesem zeitlichen Kriterium irrtümlich den aktiven Transferflugintervallen zugeordnet (Abbildung 12, unten).

1.1 Zeitbudgets der Tiere auf der Untersuchungsfläche

Mit dem auf diese Weise ermittelten Pausenkriterium wurden die Aktivitätsbudgets aller Tiere während der 491 Beobachtungsnächte bestimmt: Transferzeiten zwischen zwei Blütenbesuchen, die kürzer als 120 s waren, wurden dem Aktivitätsbudget einer Tiernacht angerechnet, für Pausen zwischen zwei registrierten Blütenbesuchen, die länger dauerten als 120 Sekunden, wurde jeweils pauschal eine Flugzeit von 30 s addiert, die das Tier vom letzten Blütenbesuch bis zum Aufsuchen eines Ruheplatzes bzw. zum Verlassen der Untersuchungsfläche und zur Rückkehr auf sie benötigte. Die Verteilung der Aktivitätszeiten der 113 Tiernächte, die das energetische Minimalkriterium von 21,6 kJ erfüllten (entsprechend 7.5 ml getrunkener Nektarmenge) zeigt Abbildung 13.

In den meisten Fällen verbrachten die Tiere demzufolge zwischen zwei und vier Stunden mit aktiver Nahrungssuche auf der Untersuchungsfläche (Mittelwert: 2 h, 21min, ± 59 min). Der Schwirrfluganteil an der gesamten Flugaktivitätszeit hatte mit 5 min, 38 s (± 2 min, 38 s) nur ca. 2,5 % Anteil an der gesamten Flugdauer.

Die Fledermäuse erschienen meist unmittelbar mit der Abenddämmerung auf der Untersuchungsfläche (Mittelwert: 18:09 Uhr ± 23 min) und stellten ihre Aktivitäten zu Beginn der Morgendämmerung wieder ein (Mittelwert: 5:20 Uhr ± 23 min). Unter der Annahme, dass die

Quartiere der Tiere in der Nähe lagen und das Aufsuchen der Untersuchungsfläche bzw. der Flug zurück zum Quartier nur etwas wenig mehr Zeit erforderten, ergibt sich daraus eine Gesamtzeit von knapp über 11 Stunden, die die Tiere außerhalb des Quartiers verbrachten, was der gesamten Dunkelheitsperiode im Untersuchungsgebiet entspricht. Etwa ein Sechstel bis ein Drittel dieser Zeit verbrachten sie aktiv im Flug.

1.2 Auf der Untersuchungsfläche aufgenommene Nektarmenge und Tagesenergieumsatz der Tiere

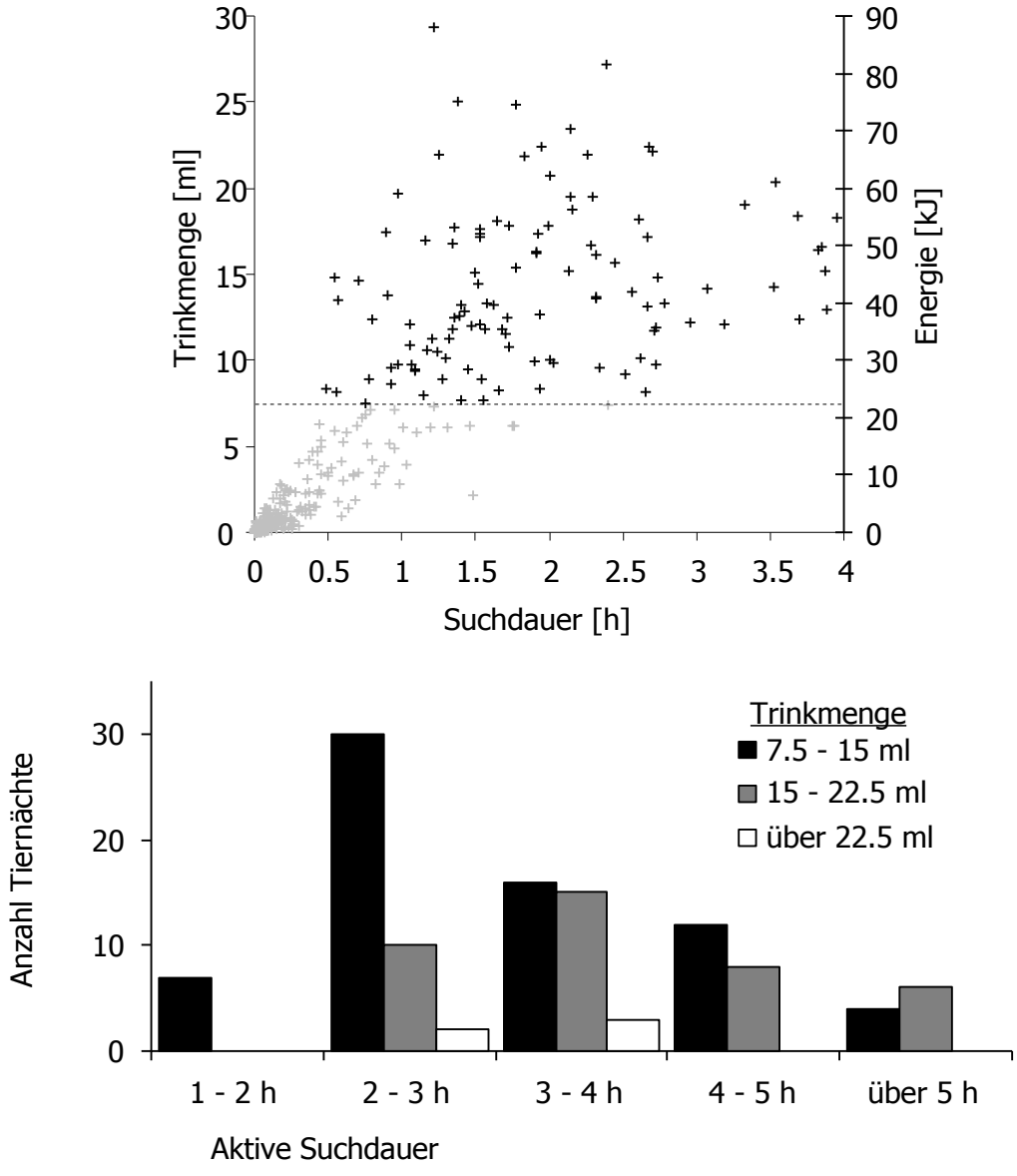


Abbildung 13: Dauer der Nahrungssuchaktivitäten der Tiere, die während der ersten Feldsaison über die Hälfte ihres TEU auf der Untersuchungsfläche deckten. Oben: Übersicht über alle 491 Nächte. Gestrichelte Linie: 21,6 kJ Energie. Unten: Analyse der Zeitbudgets nur für die 113 Tiernächte von 16 Tieren, die mindestens die Hälfte des für Glossophaga commissarisi *anzunehmenden TEU auf der Untersuchungsfläche deckten.*

Die Tiere, die das energetische Mindestkriterium übertrafen, besuchten die künstlichen Blüten durchschnittlich 704 (± 346) mal innerhalb einer Nacht, um ihren TEU mit Nektar aus den Kunstblüten zu decken. Die höchste Besuchszahl eines Tiers innerhalb einer Nacht umfasste 1817 Blütenbesuche.

Sie entnahmen im Laufe einer Nacht durchschnittlich 14.2 ml Nektar (± 4.7 ml) aus den künstlichen Blüten. Die von einem Tier in einer Nacht maximal aufgenommene Nektarmenge betrug mit 29.3 ml mehr als das Dreifache des Körpergewichts.

2. Die Bestimmung der Fluggeschwindigkeiten frei fliegender Blumenfledermäuse

Die Leistungskurven in Abbildung 14 beschreiben schematisch den Zusammenhang zwischen der Fluggeschwindigkeit eines Tiers und der dafür benötigten Energie je Zeiteinheit, wie er nach aerodynamischen Gesetzmäßigkeiten zu erwarten ist (Pennyquick, 1989; Rayner, 1990): Die Lage der Kurve über der x-Achse wird im wesentlichen durch die zugrundeliegende Körpermasse bestimmt, alle Kurven verlaufen U-förmig, mit einem Minimum bei der Geschwindigkeit $v_{min\ power}$. Bei dieser Geschwindigkeit ist der geringste energetische Aufwand je *Zeiteinheit* zu erwarten. Fluggeschwindigkeiten oberhalb oder unterhalb dieses Minimums sind demgegenüber mit einem erhöhten zeitlichen Energieaufwand verbunden. Da die Parameter Fluggeschwindigkeit, Flugdauer und Flugstrecke unmittelbar voneinander abhängig sind, gibt es für ein sich fliegend fortbewegendes Tier aus energetischer Sicht jedoch bei $v_{max\ Range}$ noch eine zweite Optimalgeschwindigkeit, die immer dann zweckmäßiger ist, wenn nach der zurück gelegten *Flugstrecke* optimiert werden soll. Tatsächlich scheinen diese aus aerodynamischen Modellen abgeleiteten Zusammenhänge zwischen den Fluggeschwindigkeiten und den damit verbundenen Kosten für fliegende Tiere relevant zu sein: Viele Zugvögel passen ihre Fluggeschwindigkeit offenbar an den ihrem Körpergewicht entsprechenden Wert für $v_{max\ Range}$ an (vgl. Rayner, 1990). Dass auch Blumenfledermäuse in der Lage sind, ihre Fluggeschwindigkeit zu regulieren und sie gemäß den Vorhersagen ähnlicher aerodynamischer Modelle optimieren, konnte bereits in einer ausführlichen Studie gezeigt werden, in der Blumenfledermäuse unterschiedlicher Körpergröße längere Zeit in Flugtunneln gehalten wurden, wo sie zum Nahrungserwerb weite Strecken zwischen den beiden Enden der Tunnels fliegen mussten (Winter, 1999).

Die im Flugtunnelexperiment gemessenen Fluggeschwindigkeiten korrelieren entsprechend der Vorhersage positiv mit der Körpermasse der Tiere. Der Zusammenhang zwischen der Körpermasse und der Fluggeschwindigkeit ist sogar so eng, dass eine Geschwindigkeitszunahme der Tiere bereits im Laufe einer Versuchsnacht nachzuweisen ist, wenn die Körpermasse der Tiere durch die Nahrungsaufnahme zunimmt. Außerdem wurde eine positive Korrelation der mittleren Fluggeschwindigkeit der Tiere auf den geradlinigen Streckenabschnitten der Flugtunnels festgestellt. Die Tiere nehmen im Flugtunnel nämlich nach einer kurzen Beschleunigungsphase eine relativ konstante Fluggeschwindigkeit ein, die Be- und Entschleunigungsphasen bleiben deshalb auf den näheren Bereich um eine Blüte beschränkt und wirken sich daher auf die Durchschnittsgeschwindigkeit auf längeren Wegen weniger aus, so dass auf diesen Strecken eine höhere mittlere Geschwindigkeit berechnet wird.

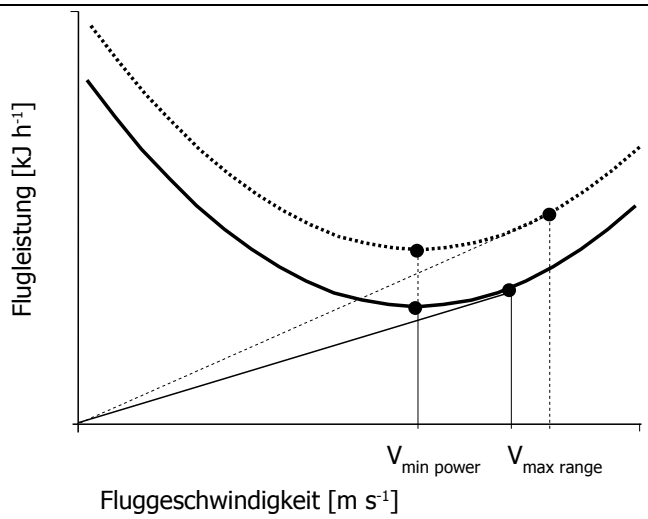


Abbildung 14: Die Beziehung zwischen der Fluggeschwindigkeit und den energetischen Flugkosten, dargestellt für zwei Tiere unterschiedlicher Körpermasse: Die durchgezogene bzw. die gepunktete Kurve zeigen die Verhältnisse jeweils für ein Tier mit niedriger bzw. höherer Körpermasse . In dieser Darstellung entspricht die Geschwindigkeit $v_{min\ power}$ dem Minimum der jeweiligen Leistungskurve, während $v_{max\ range}$ an dem Punkt liegt, dessen Ursprungsgerade die Leistungskurve tangiert (verändert nach Rayner, 1990).

Optimale Verhaltensstrategien müssen allerdings nicht zwangsläufig zu einer Minimierung der Flugkosten führen, denn es gibt auch noch andere Faktoren, die die Effizienz bestimmter Verhaltensweisen beeinflussen und die ebenfalls direkt von der geeigneten Fluggeschwindigkeit eines Tiers abhängen. Unter bestimmten Umständen sind diese sogar wichtiger als die Streckenflugkosten (Norberg, 1981; Norberg, 1995). Beispielsweise sind mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten auch Unterschiede in der Sucheffizienz eines Nahrung suchenden Tiers zu erwarten: Je schneller sich eine Fledermaus durch ihre Umwelt bewegt, desto weniger neue Blüten wird sie finden können, weil die Genauigkeit abnimmt, mit der sie ihre Umgebung wahrnimmt (Giraldeau, 1996; Dukas, 1998; Schaefer & Schaefer, 2004), auf der anderen Seite kann sie durch eine höhere Fluggeschwindigkeit ihre Nahrungsaufnahmerate steigern, soweit ihr die Verteilung der Nahrung schon bekannt ist oder wenn leicht vorhersagbar ist, wie sie verteilt ist (Norberg, 1977). In welchem Bereich sich die Fluggeschwindigkeiten von im Freiland nach Nahrung suchenden Tieren bewegen und mit welchen Voraussagen aerodynamischer Modelle sie in Einklang stehen, wird im folgenden Abschnitt dargestellt. Dort stelle ich die Fluggeschwindigkeiten der Nahrung suchenden Blumenfledermäuse im Freiland vor und vergleiche sie mit Literaturwerten und aerodynamischen Modellen .

2.1 Berechnung der mittleren Fluggeschwindigkeiten der Tiere

Aus dem vorigen Abschnitt sind die Transferzeiten bekannt, mit denen die Tiere die Strecke zwischen zwei nacheinander besuchten Blüten zurücklegten. Unter der Annahme, dass alle Strecken auf der direkten Verbindungslinie zwischen Start und Ziel zurück gelegt wurden, könnten die mittleren Geschwindigkeiten der Tiere einfach als Quotient aus dem Blütenabstand und der Transferzeit berechnet werden. Dieser „Geschwindigkeitsquotient“ entspricht aber bei der Freilandbeobachtung in einem bewaldeten Gelände noch nicht für alle beobachtete Transferflüge der mittleren Transferfluggeschwindigkeit, denn die Annahme, dass sich die Tiere immer entlang

einer geraden Linie zwischen den Endpunkten einer Flugstrecke fortbewegten, kann im Freilandversuch nur auf einen Teil der beobachteten Transferflüge zutreffen. An vielen Stellen der Untersuchungsfläche wird die direkte Verbindungsroute zwischen zwei Kunstblüten durch die Vegetation versperrt.

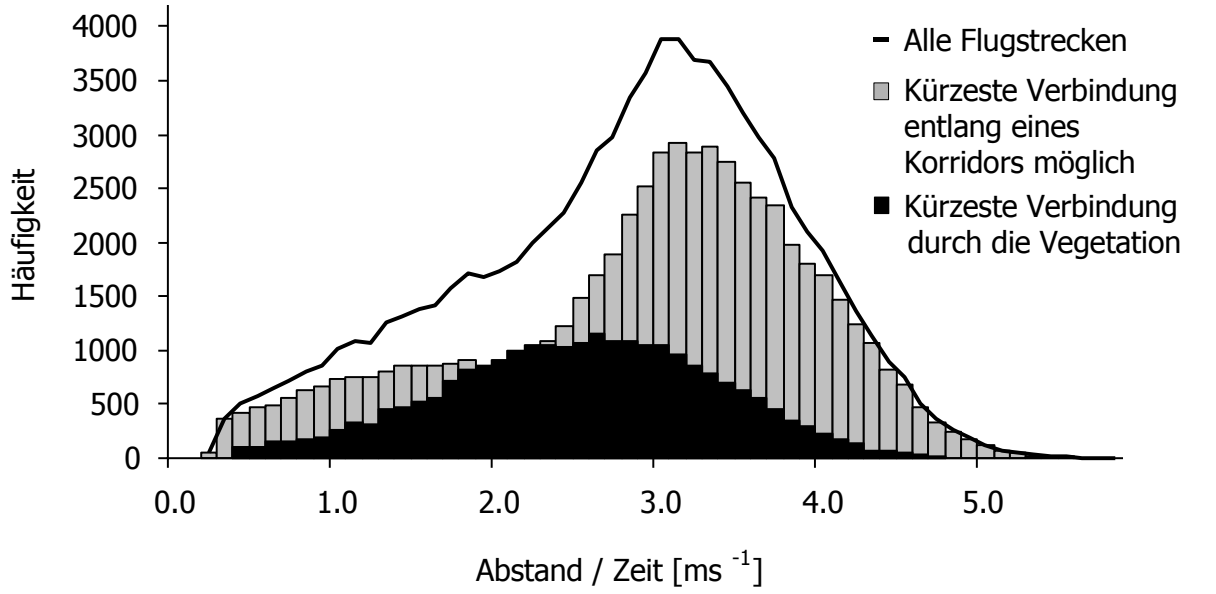


Abbildung 15: Verteilung der Quotienten aus dem Abstand zweier Blüten und der von den Fledermäusen für die Zurücklegung dieser Strecke benötigten Zeit. Bei geradliniger Verbindung beider Blüten entspricht dieser Quotient den mittleren Fluggeschwindigkeiten.

Ausgenommen hiervon waren die Wege, die bei der Einrichtung der Kunstblütenanlage auf der Untersuchungsfläche angelegt wurden. Sie verbinden die Blüten auf der gesamten Fläche und wurden während der Durchführung des Experiments zur Wartung der Blüten mehrmals täglich begangen. Bei Bedarf wurden sie auch noch während des Experimentierzeitraums von Hindernissen befreit. Durch die Instandhaltungswege ergab sich für die Fledermäuse ein Netzwerk aus hindernisfreien Schneisen auf der Untersuchungsfläche, die mit ca. 1 m Breite und mindestens 2 m Höhe groß genug waren, um als Flugkorridore genutzt zu werden.

Eine Unterteilung der berechneten Geschwindigkeiten in zwei Kategorien entsprechend des Verlaufes der direkten Verbindungslinien zwischen Start - und Zielblüte relativ zu diesen Flugkorridoren zeigt deutliche Unterschiede zwischen den Transferwegen, bei denen die Option bestand, sie auf kürzestem Weg über freiem Gelände zurück zu legen und jenen, die auf dem kürzesten Weg nur durch die Vegetation geflogen werden konnten (Abbildung 15). Erwartungsgemäß flogen die Tiere über freiem Gelände schneller, als auf Flugwegen, deren kürzeste Verbindung durch die Vegetation verlief. Während die Verteilung der mittleren Geschwindigkeiten durch die Vegetation nahezu symmetrisch ist, erscheint die Geschwindigkeitsverteilung entlang der Flugkorridore deutlich rechtsschief und es ist nahe liegend, anzunehmen, dass die höchsten berechneten Geschwindigkeiten genau den Transferflügen entsprechen, die entlang der kürzesten Wege über freier Strecke geflogen wurden.

Bevorzugt geflogene Flugstrecken

Da die Kunstblüten zu jedem beobachteten Transferflug nur jeweils den Start- und den Zielpunkt

exakt aufzeichneten, ist über den genauen Verlauf der Flugstrecken, die die Tiere zurücklegten *a priori* nichts bekannt. Weil die Vegetation auf der Untersuchungsfläche nicht homogen war, sondern durch die erwähnten Flugkorridore durchbrochen war, stellt sich die Frage, wann die Tiere diese Korridore als Verbindungswege nutzten. Dies erfordert eine detailliertere Unterscheidung zwischen unterschiedlichen Transferflugklassen.

Bei 36 verschiedenen Blüten gibt es insgesamt $\sum_{n=1}^{35} n = 630$ Verbindungsstrecken zwischen zwei verschiedenen Blüten. Aufgrund der geometrischen Anordnung der Blüten und der Flugkorridore auf der Untersuchungsfläche wurden diese Verbindungsstrecken nach ihrer Länge und ihrer Geometrie relativ zu den Flugkorridoren in insgesamt 35 Transferklassen eingeteilt (vgl. Abbildung 16 und Abb. 19). Die Häufigkeiten, mit denen die Tiere Transferflüge in den unterschiedlichen Transferklassen zurücklegten wurden bestimmt (Tabelle 2).

Tabelle 2: Verteilung der beobachteten Transferflüge auf die Transferklassen. Die letzte Zeile enthält die Häufigkeit der Verbindungsstrecken als Korrekturfaktoren

Länge der Transferstrecke [m]	**10**	**14**	**30**	**40**	**31**	**41**	**50**	**51**	Längere Strecken
Anzahl Beobachtungen	41397	11185	10558	6695	5087	4738	1461	1003	2423
Anzahl vorhandener Verbindungsstrecken	36	18	24	48	24	48	24	24	384

Es gab offensichtlich zwei verschiedene Präferenzkriterien:

1. Die Tiere suchten nach einem Blütenbesuch meist die Blüten in unmittelbarer Nachbarschaft auf
2. Außerdem ist eine leichte Bevorzugung der Flugwege festzustellen, die sich auf kürzestem Weg durch freies Gelände zurücklegen lassen.

Wie Abbildung 17 A zeigt, führte beinahe die Hälfte (49 %) aller Transferflüge der Tiere durch vegetationsloses Gelände direkt zu einer der beiden Nachbarblüten in 10 m Entfernung. Die zweit kürzeste Streckenkategorie zur Nachbarblüte in 14.4 m Abstand wurde nur rund ein Viertel so häufig gewählt (13 %) - sie führte auf kürzester Distanz durch die Vegetation. Häufiger verließen die Tiere stattdessen die aktuelle Blütengruppe und besuchten eine der beiden Blüten, die mit einem Abstand von 30 m bzw. 40 m Entfernung mindestens doppelt so weit entfernt waren, sich jedoch entlang eines geraden Flugkorridors befanden. Die Blüten in 40 m Abstand wurden sogar noch bevorzugt gegenüber denen in 32 bzw. 41 m Entfernung, zu denen der direkte Verbindungsweg wieder durch Vegetation führte. Transferstrecken mit Blütenabständen über 50 m, bei denen die Tiere zwischen zwei nicht benachbarten Blütengruppen wechseln mussten, spielten in diesem Experiment offenbar eine untergeordnete Rolle – sie wurden insgesamt nur in 2.9 % aller Fälle von den Tieren als Transferflugroute ausgewählt.

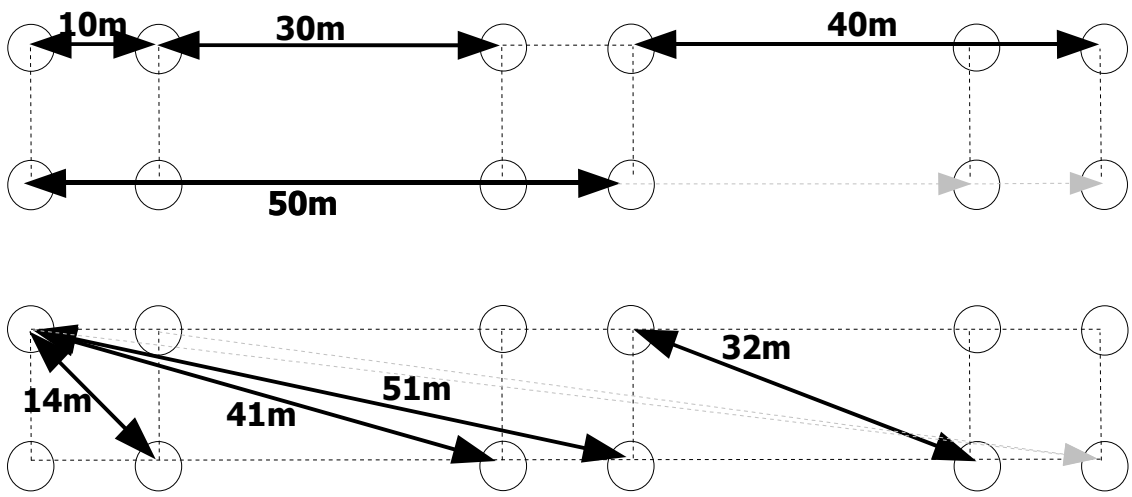


Abbildung 16: Schematische Darstellung wie die Verbindungswege zwischen zwei Blüten gleicher Länge und Geometrie in Transferklassen zusammengefasst wurden (Pfeile). In der oberen Reihe sind beispielhaft einige Wege der Transferklassen eingezeichnet, die geradlinig über vegetationslosem Gelände verlaufen. Die untere Reihe enthält die Klassen, für die das Tier die Vegetation durchqueren musste, wenn es die Wegstrecke minimieren wollte. Die Korridore, die zur Instandhaltung des Blütenfeldes frei von Vegetation gehalten wurden, sind als gestrichelte Linien eingezeichnet. Die Skizze enthält nur für die acht meist benutzten Trajektorienklasse jeweils ein Beispiel - aus Symmetriegründen gab es auf der Untersuchungsfläche für jede Klasse mehrere Strecken gleicher Geometrie und Länge auf der Untersuchungsfläche (vgl. Tabelle 2).

Berücksichtigt man, dass nicht alle Transferflugklassen gleich häufig auf der Untersuchungsfläche vorkamen, beispielsweise besitzt jede Blüte zwei Nachbarn in 10 m Entfernung, aber nur einen in 14.4 m Entfernung, so wird die Bevorzugung der Transferflüge entlang der freien Flugkorridore noch deutlicher: In Abbildung 17 B wurden die absoluten Beobachtungszahlen der Transferrouten dividiert durch die Anzahl der entsprechenden Verbindungsstrecken auf der Untersuchungsfläche. Die normierten Präferenzen P_{norm} der Transferklassen nehmen mit guter Näherung exponentiell zur Weglänge ab und können mit den folgenden Regressionsgleichungen beschrieben werden (d = Blütendistanz):

$$P_{norm}(Freifläche) = 1423 \cdot e^{-0.074 \cdot d}$$

$$P_{norm}(Vegetation) = 938 \cdot e^{-0.073 \cdot d}$$

Beide Gleichungen beschreiben den Zusammenhang zwischen dem Abstand zur nächsten Blüte und der Entfernung zwischen den Blüten sehr gut ($R^2 > 0.96$). Der Faktor b im Exponenten der Gleichungen ist negativ und in beiden Gleichungen etwa gleich groß. Der lineare Faktor a, der die Steilheit beider Kurven bestimmt, ist für die hindernisfreien Wege etwa 1,5 mal größer als für die Wege durch die Vegetation – die Wege durch hindernisfreies Gelände wurden also klar bevorzugt.

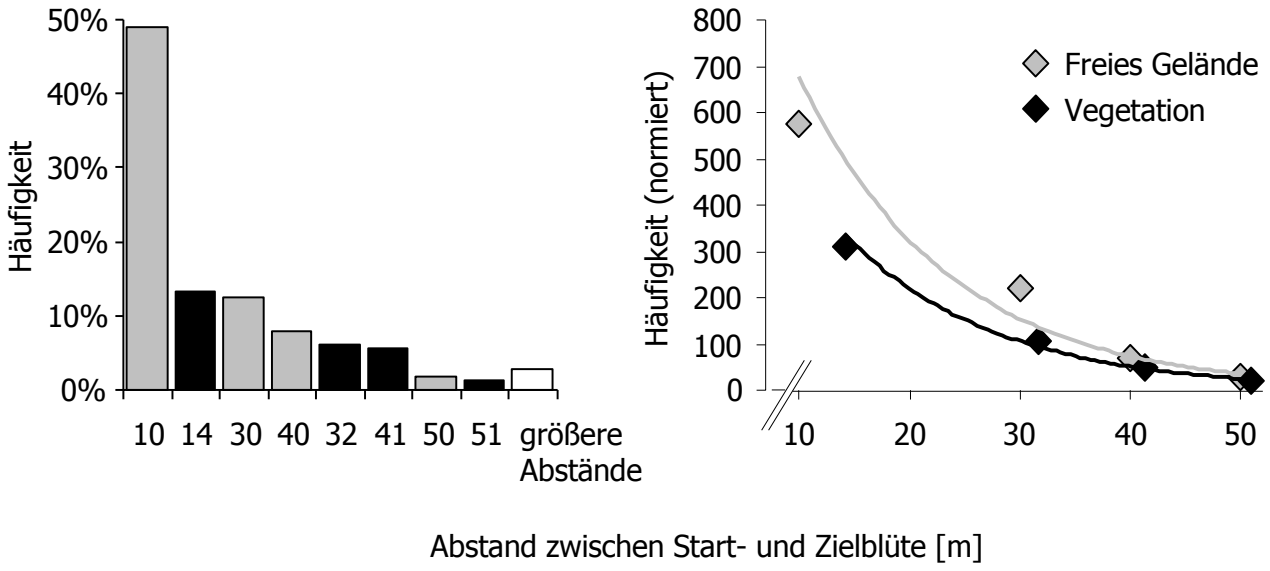


Abbildung 17: Häufigkeit der von den Tieren gewählten Flugstrecken zwischen zwei Blüten. Graue Symbole: Transferklassen, bei denen die kürzeste Verbindungslinie zwischen Start und Zielblüte geradlinig ohne Hindernisse verlief; Schwarze Symbole: Wege, bei denen die kürzesten Verbindungswege durch die Vegetation verliefen. A: Relativer Anteil der Transferklassen an allen Transferflügen, B: Normierte Häufigkeiten unter Berücksichtigung der relativen Anzahl möglicher Wege in jeder Transferklasse.

2.2 Fluggeschwindigkeiten beim Geradeausflug über freiem Gelände

In den Transferflugklassen, die entlang eines geradlinigen vegetationsfreien Korridor verliefen befanden sich keine Hindernisse auf der kürzesten Verbindungslinie zwischen Start – und Zielblüte, deshalb konnten diese Strecken geradlinig von den Tieren zurück gelegt werden. Dieser Umstand rechtfertigt die Annahme, dass die kürzesten Transferflugzeiten, die in diesen Transferklassen ermittelt wurden, genau den Transferflügen entsprechen, die die Tiere geradlinig entlang dieser hindernisfreien Korridore zurücklegten. Der Modalwert der Transferzeitverteilungen in den Transferklassen, die entlang eines Korridors verliefen, entspricht deshalb der mittleren Geschwindigkeit, mit der die Tiere geradlinig über vegetationsloses Gelände fliegen.

Tabelle 3: Mittlere Flugzeiten und Fluggeschwindigkeiten der Tiere beim geradlinigen Flug über freies Gelände

Abstand zw. Start- und Zielblüte [m]	**10**	**30**	**40**	**50**
Transferzeit bei geradlinigem Flug [s]	2,9 (± 0,3)	7,1 (± 0,6)	9,5 (± 0,9)	12,5 (± 1,6)
Durchschnittsgeschwindigkeit beim geraden Streckenflug [ms^{-1}]	3,5	4,2	4,2	4,0

Abbildung 18 zeigt die Transferflugzeiten für die vier bevorzugten Transferklassen, die entlang eines Korridors verliefen. Die Flugzeitverteilungen sind deutlich linksschief verteilt. Die bevorzugte

mittlere Geschwindigkeit für den Geradeausflug zwischen beiden Blüten wurde aus den Transferflugzeitverteilungen bestimmt, indem jeweils an das kürzeste Drittel der Verteilungen eine Normalverteilung mit dem Marquardt-Levenberg Algorithmus an die Rohdaten angepasst wurde (Programm: Sigma Plot 8.0®, Funktion: Regression Wizard, Gaussian, 3 Parameter).

Die Gleichung für die Normalverteilungen lautet $y = ae^{-0.5\left(\frac{|x-x_0|}{b}\right)^2}$. Sie liefert jeweils mit x_0 den Mittelwert und mit b die Varianz der an eine bestimmte Transferflugzeitverteilung angepassten Normalverteilung. Auf diese Weise wurden für alle untersuchten Transferklassen die Mittelwerte und die Varianzen bzw. die Standardabweichungen der angepassten Transferzeitverteilungen gefunden, mit denen schließlich die echte Durchschnittsgeschwindigkeit beim geradlinigen Streckenflug über freies Gelände berechnet wurde. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengefasst.

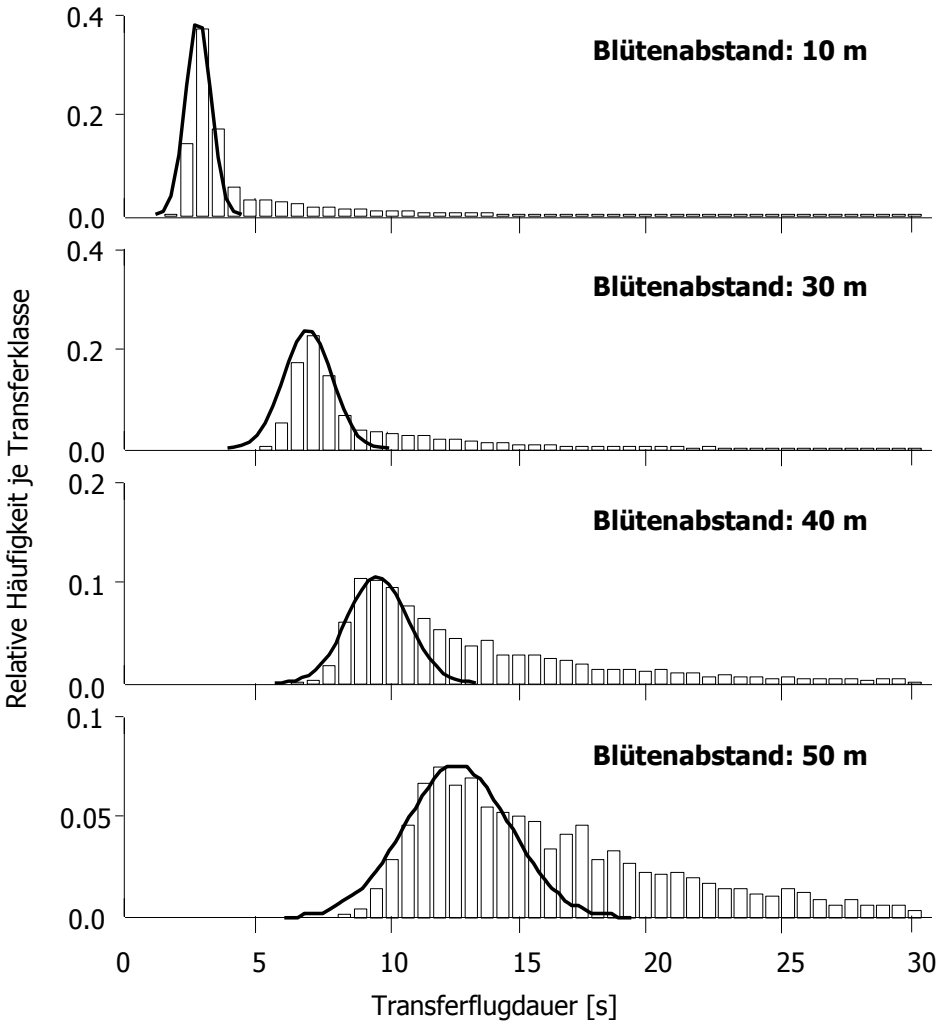


Abbildung 18: Verteilung der Flugzeiten zwischen zwei Blüten entlang hindernisfreiem Gelände. Die Säulen geben die beobachtete Verteilung an (Intervallbreite: 0.6 s); Die Linien entsprechen den Gaußverteilungen, die an die jeweilige Verteilung angepasst wurden.

Diskussion

Der Tagesenergieumsatz der beobachteten Fledermäuse

Die täglichen Energieumsätze und die Aktivitätszeiten von mehreren Nahrung suchenden Blumenfledermäusen wurden über einen längeren Zeitraum bestimmt, indem den individuell markierten Tieren eine größere Anzahl künstliche Blüten angeboten wurden, aus denen sie auf freiwilliger Basis bekannte Mengen Nektar in kontrollierten Mengen entnehmen konnten. Dass nur in 113 der insgesamt 481 Tiernächten überhaupt mehr als die Hälfte des erwarteten Energieumsatzes an den Kunstblüten erwirtschaftet wurden, ist eine Folge des offenen Versuchsdesigns, das hier gewählt wurde. Im Gegensatz zu entsprechenden Versuchsansätzen in Laborumgebungen hat man im Freiland keine experimentelle Kontrolle über die Beteiligung der Tiere am Versuch. Aus diesem Grund kann nicht verhindert werden, dass viele Tiere die Versuchsanordnung nur teilweise zur Deckung ihres Nahrungsbedarfes nutzen.

Trotzdem können die in dieser Arbeit ermittelten Energieumsätze und die von den Tieren aufgewendeten Zeitbudgets gut mit Daten aus anderen Arbeiten verglichen werden. Der große Vorteil der hier verwendeten Methode liegt nämlich darin, dass neben dem von den Tieren getrunkenen Nektarvolumen auch genaue Daten über die Besuchsaktivitäten der Tiere und die von ihnen zurück gelegten Flugstrecken vorliegen.

Die genaueste Methode, den TEU von Blumenfledermäusen unter Freilandbedingungen zu bestimmen, besteht zweifellos in der Messung des metabolischen Abbaus von doppelt markiertem Wasser. Mit dieser Methode wurde schon vor längerer Zeit der TEU frei fliegender Blumenfledermäuse der 11,5g schweren Blumenfledermausart *Anoura caudifer* mit 51kJ d^{-1} sehr präzise ermittelt (v. Helversen & Reyer, 1984). Der Nachteil der Methode ist allerdings ihr hoher experimenteller und apparativer Aufwand. Außerdem beinhaltet die Methode keine direkte Beobachtung der Aktivitäten der Tiere. Über eine Messung der vor Ort vorhandenen Blütendichte, deren Nektarproduktivität und der Zuckerkonzentration des Nektars kann zusammen mit dieser Methode jedoch abgeschätzt werden, wie weit und wie lange eine Fledermaus innerhalb einer Nacht nach Nahrung suchen müsste, um ihren TEU bei der vorhandenen Nahrungsdichte zu erwirtschaften.

In einem alternativen Ansatz beobachteten Horner et al. (1998) frei fliegende Individuen der Art *Leptonycteris curasoae* mit Knicklichtern bzw. mit Hilfe von aktiven Telemetriesendern. Sie bestimmten mit beiden Methoden die Aufenthaltsorte der Fledermäuse und deren individuelle Aktivitätsbudgets. Gleichzeitig führten sie Nektarmessungen an den Pflanzen im Aktionsgebiet der Tiere durch. Aus diesen Daten rechneten die Autoren dann den Energieumsatz der Fledermäuse während der Beobachtungszeit aus. Diese Methode erfordert ebenfalls einen hohen Beobachtungsaufwand, da die Ortungen der Knicklichter bzw. die Telemetriesignale der Tiere manuell und für jedes beobachtete Tier einzeln überwacht werden müssen.

Für beide beschriebenen Methoden ist ein relativ hoher Schätzfehler bei der Ermittlung der von den Tieren aufgenommenen Nektarmenge anzunehmen, weil von der durch Nektarmessungen an Pflanzen bestimmten 'standing crop' nicht ohne weiteres auf die Nahrungsmenge geschlossen werden kann, die für die Tiere tatsächlich erreichbar war (vgl. Possingham, 1988, 1989).

Wie oben bereits erwähnt wurde, benötigt ein einzelnes Individuum der Art *Glossophaga commissarisi* eine Menge von ca. 14.4 ml Nektar um ihren nach der Körpergröße geschätzten mittleren TEU auf der Untersuchungsfläche zu decken. Um eine Menge dieser Größenordnung aus den Blüten zu entnehmen, benötigten die meisten Tiere eine Flugdauer zwischen 2 bis 4 h

(Abbildung 13) - ein Wert, der die Befunde aus anderen Studien bestätigt: Unter Laborbedingungen ließen sich durch Variation der täglichen Hell/Dunkel-Phasen bei *Glossophaga commissarisi* nächtliche Flugzeiten zwischen 1 und 8 h erzwingen, wobei eine längere Flugaktivität einher geht mit signifikant höheren Energieumsatzraten (Winter & v. Helversen, 1998). In einer weiteren Laborstudie zu den Flugkosten der nahe verwandten, mit 11.7 g nur etwas schweren *Glossophaga soricina antillarum* ermittelten Winter et al. (1993) eine Gesamtflugzeit von 5 h je Nacht bei einem TEU von 41 kJ. Howell (1979) schätzt für die 23 g schwere *Leptonycteris curasoae* ein Zeitbudget von 3 h, das für die Suche nach Nahrung aufgewendet wird, dieser Wert wurde 1998 von Horner et al. auf 190 Minuten präzisiert. V. Helversen & Reyer maßen 1984 den Tagesenergieumsatz der 11.5 g schweren Blumenfledermaus *Anoura caudifer* mit der Schwerwassermethode und gaben auf der Basis dieses ermittelten Wertes und den Kenntnissen des Ruheenergiebedarfs sowie der energetischen Kosten der Flugaktivitäten der Tiere eine Flugzeit von insgesamt 3 – 4 h je Nacht als realistische Näherung für kleinere Blumenfledermausarten an. Die in dieser Studie von *Glossophaga commissarisi* auf der Untersuchungsfläche erwirtschafteten Energiebeträge und die dafür benötigten Zeitbudgets stehen daher gut im Einklang mit den aus anderen Studien für Blumenfledermäuse ermittelten Energieumsätzen und den damit verbundenen Aktivitätszeiten.

Das offene Versuchskonzept der hier gezeigten transpondergestützten Methode bietet einerseits erstmals die Möglichkeit, die Bewegungen frei fliegender Blumenfledermäuse individuell aufzuzeichnen, auf einer Arealgröße, die zumindest der Größenordnung nach ihrem natürlichen Aktionsraum entspricht, allerdings ergibt sich daraus auch ein methodisches Problem gegenüber gängigen Laboransätzen: Das Nahrungsangebot der Untersuchungsfläche muss ausreichend groß sein, um gegenüber dem Ressourcenangebot der Umgebung für Tiere attraktiv zu sein. Nur dann gelingt es, Tiere für eine längere Zeit an den künstlichen Blüten zu beobachten. Wird die Nahrungssuche an den künstlichen Blüten zu schwierig für die Tiere, weichen sie ganz oder teilweise in alternative Gebiete aus. Bei der Dimensionierung der Nektarsekretionsraten und der Blütendichte der Kunstblüten wurde versucht, ein realistisches Szenario zu simulieren, das ungefähr der Verfügbarkeit natürlicher Ressourcen entspricht. Die experimentell gewählte Blütendichte von 36 Blüten auf einer Fläche von 1 ha Größe ergab sich aber auch aus den praktischen und logistischen Rahmenbedingungen zur Durchführung der Studie. Es wurde versucht, mit dem Nektarangebot der Blüten ein für Fledermäuse attraktives Nahrungssuchareal zu gestalten, das einerseits über genügend Ressourcen verfügte, um einen großen Teil des Tagesenergiebedarfs von möglichst vielen Tieren zu decken, in dem andererseits das Erwirtschaften dieses Energiebetrages noch hinreichend aufwändig war, um eventuell existierende Optimierungsstrategien der Tiere bei der Nahrungssuche beobachtbar zu machen: Die Ausbeutung von Nahrungsressourcen durch Tiere geht in der Regel mit der lokalen Erschöpfung der Ressourcen einher, ein Umstand, der Tiere dazu zwingt, aktiv in einem größeren Areal nach Nahrung zu suchen. Tschapka (1993) gibt als Größe des Aktionsraumes von *Glossophaga commissarisi* in La Selva ein Areal von 2.5 ha an. Die im Experiment gewählte Fläche liegt daher in einer geeigneten Größenordnung, die erwarten ließ, dass sie für einige Tiere über eine längeren Zeitraum attraktiv sein würde.

Die Ressourcendichte auf einer Fläche ist bedingt durch die Verteilungsdichte blühender Fledermauspflanzen und deren individuelle Nektarsekretionsraten. Beide Faktoren sind abhängig von der Art der Pflanze und zudem noch saisonal unterschiedlich – die Blütendichte einer typischen, temporär blühenden Pflanzenart, wie z.B. *Vriesea gladioliflora* liegt bei knapp 140 Pflanzen je ha, die während der ca. 3 ½ Monate dauernden Blühperiode jeweils ca. 1.12 ml Nektar je Nacht liefern können (Tschapka, 2004). Die daraus resultierende tatsächliche Nektarverfügbarkeit für ein Individuum hängt unter natürlichen Bedingungen aber auch noch von den Nahrungssuchaktivitäten anderer Tiere ab und lässt sich daher nicht präzise und allgemeingültig

quantifizieren.

An den Kunstblüten dagegen wurde die individuelle Nektarverfügbarkeit nicht durch Interferenzen mit gleichzeitig die Blüten frequentierenden anderen Tieren beeinträchtigt, sie hing ausschließlich von dem durch ein Tier selbst erzeugten Ressourcenverbrauch ab, da die Berechnung der Belohnungen individuenabhängig vorgenommen wurde. Dass die angebotene Ressourcendichte unter diesen artifiziellen Bedingungen auch tatsächlich in einem realistischen Bereich lag, lässt sich am besten durch Vergleiche des Suchaufwandes der Tiere mit den Nahrungssuchdauern von Glossophaginen in anderen Studien abschätzen. Die Flugdauern und der Energieaufwand, den die beobachteten Tiere tatsächlich hatten, um einen wesentlichen Teil ihres TEU auf der Untersuchungsfläche zu decken, lassen diesen Schluss zu.

Minimaler Energieaufwand oder maximale Flugstrecke ?

Die hier ermittelten Fluggeschwindigkeiten beim Geradeausflug über freiem Gelände bestätigen mit guter Genauigkeit die Angaben von Einzelbeobachtungen über entsprechende Fluggeschwindigkeiten einiger *Glossophaga commissarisi*, die auf einer Freifläche in La Selva zwischen blühenden Pflanzen der Art *Vriesea gladioliflora* beobachtet wurden (Abbildung 19, Winter 1999).

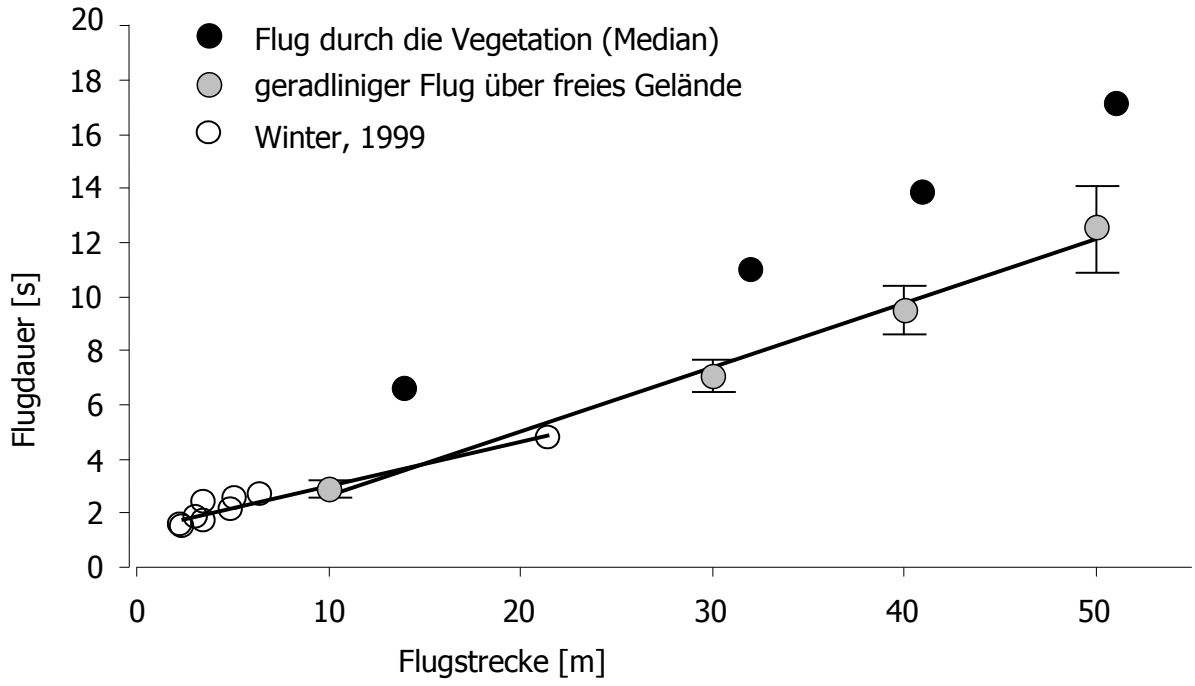


Abbildung 19: Flugzeiten von frei fliegenden Glossophaga commissarisi *über freiem Gelände und durch die Vegetation. Zum Vergleich zu den Daten dieser Arbeit sind Datenpunkte aus Winter, 1999 übernommen.*

In der gleichen Arbeit werden auch Geschwindigkeitsmessungen von Blumenfledermäusen vorgestellt, die aus einer Reihe von Flugtunnelexperimenten mit unterschiedlichen Blumenfledermausarten stammen. Abbildung 20 enthält beispielsweise das Geschwindigkeitsprofil der nahe verwandten *Glossophaga soricina* beim geradlingigen Flug über eine Strecke von 35 m.

Die Beschleunigungsphase und die Verzögerungsphase an den beiden Enden der Flugstrecke sind beide etwa gleich lang, in der Mitte der Flugstrecke halten die Tiere ihre bevorzugte Fluggeschwindigkeit entlang eines längeren geradlinigen Abschnittes konstant. Aufgrund dieser Beobachtung entwickelte Winter ein Geschwindigkeitsmodell, mit dem sich die bevorzugte Fluggeschwindigkeit v_c entlang des geraden Streckenabschnittes berechnen lässt:

$$v_c = a \cdot \frac{a\,t_{tot} - \sqrt{a^2 t_{tot}^2 - 4\,a\,S_{tot}}}{2\,a}$$

(vgl. Gleichung 7 in: Winter, 1999).

Mit

a : Konstante Beschleunigung bzw. Verzögerung

S_{tot} : Gesamte gerade Flugstrecke

t_{tot} : die gesamte benötigte Flugzeit

Winter schlägt als konstanten Wert für die Beschleunigung bzw. Verzögerung a = 4.4 ms^{-2} vor – ein Wert, der bei einer anderen Messung einer *Glossophaga commissarisi* in einem 14 m langen, U-förmigen Flugtunnel stammt. Mit der oben angegebenen Gleichung ergibt sich dann eine Geschwindigkeit von 6.5 ms^{-1} , mit der die eine *G. commissarisi* im mittleren Abschnitt der 21,5 m langen Strecke geflogen wäre. Allerdings lässt sich dieses Modell nicht uneingeschränkt auf die Daten dieser Arbeit anwenden: Bei der hier angenommenen konstanten Beschleunigung liefert es nur für die drei längeren der hier untersuchten vier geradlinigen Streckenkategorien Ergebnisse, für die kurzen, geradlinigen Flugstrecken von 10 m Länge müsste eine Beschleunigung von mindestens 4.8 ms^{-1} angenommen werden, damit die Gleichung des Modells erfüllt werden kann - der mittlere Streckenabschnitt mit konstanter Geschwindigkeit würde dann ganz entfallen und das Tier würde aus der Beschleunigung direkt in die Abbremsphase des Fluges übergehen. Daneben nimmt die bevorzugte Geschwindigkeit entlang des konstanten Teil der Flugstrecke nach diesem Modell auf längeren Strecken langsam ab von 5.0 ms^{-1} auf 30 m auf 4.3 ms^{-1} auf 50 m langen Flugstrecken (Tab. 4).

Tabelle 4: Fluggeschwindigkeiten entlang des mittleren Wegabschnittes berechnet nach dem Modell von Winter, 1999

Streckenlänge [m]	**21.5**	**10**	**30**	**40**	**50**
Flugzeit [s]	4.8*	2.9	7.1	9.5	12.5
Fluggeschwindigkeit in der Streckenmitte [ms^{-1}]	6.5*	-	5.0	4.7	4.3

**: Werte übernommen aus Winter, 1999*

Wahrscheinlich ist für die hier beobachteten Flugleistungen unter Freilandbedingungen ohnehin eine variable Beschleunigung anzunehmen, da zumindest während der Beschleunigungsphase der Fledermaus ein zusätzlicher Kraftstoß aufgewendet werden muß, der die Kräfte übersteigt, die beim Streckenflug mit konstanter Geschwindigkeit zur Aufrechterhaltung des Hubs und des Vorwärtsschubs notwendig sind. Es ist daher zu erwarten, dass dieser erforderliche Kraftstoß zu Beginn des Fluges von den Tieren auf langen Strecken anders verteilt wird, als bei kurzen Strecken. Es ist denkbar, daß die Tiere auf den kürzeren Strecken entweder stärker beschleunigen oder, dass

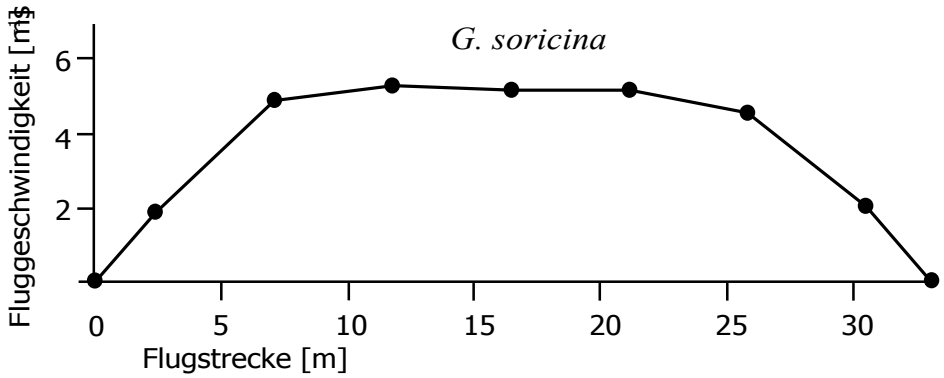


Abbildung 20: Geschwindigkeitsprofil der etwas schwereren Blumenfledermaus G. soricina *auf geradliniger Flugstrecke (Nach Winter, 1999, verändert).*

der Streckenabschnitt mit konstanter Geschwindigkeit auf kurzen Strecken völlig entfällt.

Norberg & Rayner (1987) ermittelten auf der Grundlage einer Fülle von morphologischen Daten unterschiedlicher Fledermausarten und aerodynamischen Modellen zwei Gleichungen, aus denen die Schätzwerte für die beiden Geschwindigkeiten $v_{min\ Power}$ und $v_{max\ Range}$ für eine Fledermaus mit bekannter Masse *M [g]* ausgerechnet werden können:

Demzufolge gelten die Gleichungen $v_{min\ Power} = 8.96 \cdot M^{0.21}$ und $v_{max\ Range} = 11.8 \cdot M^{0.21}$. Für die 9 g schwere *Glossophaga commissarisi* erhält man nach diesem Modell die Geschwindigkeiten für $v_{min\ Power} = 3.3\ ms^{-1}$ und $v_{max\ Range} = 4.4\ ms^{-1}$. Der letzte Wert entspricht in guter Näherung dem weiter oben berechneten Wert für den konstanten Geschwindigkeitsabschnitt auf den längeren Strecken und wird außerdem von einer weiteren neueren Arbeit zur Fluggeschwindigkeit von *G. commissarisi* bestätigt (vgl. Winter 1998, Table 1, S.1922). Die berechneten Geschwindigkeiten auf den kurzen Strecken liegen allerdings weit über beiden Werten, so dass davon auszugehen ist, dass die Flugmanöver der Tiere auf den hier gemessenen Kurzstrecken während der Nahrungssuche energetisch weit aufwändiger sind als eine der beiden Geschwindigkeitskategorien $v_{min\ Power}$ oder $v_{max\ Range}$. Dieses Ergebnis ist durchaus plausibel, da $v_{max\ Range}$ nach der aerodynamischen Theorie die günstigste zu wählende Geschwindigkeit für das Zurücklegen längerer Strecken ist. Auf den kurzen Strecken sind unter Umständen völlig andere Optimierungskriterien zu vermuten - die hier gemessenen hohen Geschwindigkeiten können beispielsweise auch als Antwort auf die unter natürlichen Bedingungen immer zumindest potenziell vorhandene Konkurrenzsituation mit anderen Nahrungssuchern verstanden werden, indem die Tiere versuchten, anderen Tieren durch den raschen Transfer zwischen möglichst vielen Blüten zuvor zu kommen.

Literaturverzeichnis

Dukas R., 1998. Constraints on Information Processing and their Effects on Behavior, *in: Dukas, R. (Hrsg.): Cognitive Ecology,* University of Chicago Press: 89-127.

Giraldeau L. A., 1996. The Ecology of Information Use. in: Krebs J.R., Davies N.B. (eds.), Behavioural Ecology – An Evolutionary Approach, 4th ed. 1997, Blackwell Science, Oxford.

Horner M. A., Fleming T.H., Sahley C.T., 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-

feeding bat, *Leptonicterys curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). J, Zool. Lond. 244: 575 – 586.

Howell, D. J., 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the plants. Am. Nat. 114: 23-49.

Norberg, R. Å., 1977. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method: J. Anim. Ecol. 46 511–529.

Norberg, R. Å., 1981. Optimal flight speed in birds when feeding young. J. Anim. Ecol. 50, 473 – 478.

Norberg, U. M., 1995. How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. Funct. Ecol. 9, 48 – 54.

Norberg U. M., Kunz T. H., Steffensen J. F., Winter Y., v. Helversen, O., 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. J. Exp. Biol. 182, 207–227.

Norberg U. M., Rayner J. M. V., 1987. Ecological Morphology and Flight in Bats (Mammalia; Chiroptera): Wing Adaptations, Flight Performance, Foraging Strategy and Echolocation Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B, 316(1179): 335 - 427.

Pennycuick C. J., 1989 . Bird flight performance: a practical calculation manual. Oxford University Press, Oxford, New York.

Possingham, H.P., 1988. A Model of Resource Renewal and Depletion: Applications to the Distribution and Abundance of Nectar in Flowers. Theor. Pop. Biol. 33: 138-160.

Possingham, H.P., 1989. The Distribution and Abundance of Resources Encountered by a Forager. Am. Nat. 133(1): 42-60.

Rayner, J. M. V., 1990. The Mechanics of Flight and Bird Migration Performance. *In: Gwinner E. (ed.) Bird Migration. Physiology and Ecophysiology.* Springer Verlag.

Schaefer H. M, Schaefer V., Levey D.J., 2004. How plant – animal interactions signal new insights in communication. Trends. Ecol. Evol 19(11): 577-584.

Stephens, D. W., Krebs, J.R., 1986. Foraging Theory. Princeton NJ: Princeton University Press.

Tschapka M., 1993. Untersuchungen zur Ökologie neotropischer Fledermausblumen und ihrer Bestäuber. Diplomarbeit an der Naturwissenschaftlichen Fakultät 2 der Universität Erlangen - Nürnberg.

Tschapka M., 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. J. Zool., Lond. 263: 7 – 21.

v. Helversen O., Reyer, H.-U.,1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. Oecologia 63: 178-184.

Voigt C. C., 2000. Intra-specific scaling of flight costs in *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae, Glossophaginae). J Comp Physiol B,170: 403–410.

Voigt C.C., Kelm D.H., Visser G.H., 2005. Field metabolic rates of phytophagous bats: do pollination strategies of plants make life of nectar-feeders spin faster? J Comp Physiol [B]. Online First:1-10. DOI 10.1007/s00360-005-0042-y

Winter, Y., 1998, *In Vivo* Measurement of Near Maximal Rates of Nutrient Absorption in a

Mammal.Comp. Biochem. Physiol. A, 119(3): 853–859.

Winter Y. 1999. Flight Speed and Body Mass of Nectar-feeding Bats (Glossophaginae) During Foraging. J. Exp. Biol. 202: 1917–1930.

Winter, Y., v. Helversen, O., Norberg, U.M., Kunz, T.H., Steffensen J.F., 1993, Flight cost and economy of nectar-feeding in the bat Glossophaga soricina (Phyllostomidae: Glossophaginae) in: Animal-Plant Interactions in Tropical Environments. (ed.) W. Barthlott et al. Bonn: Museum Koenig, pp. 167-174. (ISBN 3-935382-36-4)

Winter, Y., v. Helversen, O., 1998. The energy cost of flight: Do small bats fly more cheaply than birds? J Comp Physiol B, 168 (2): 105 - 111.

Winter Y., v. Helversen O., 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptions. in: Chittka, L. (ed.), Cognitive Ecology of Pollination, Cambridge University Press.

Winter Y., Voigt C., v. Helversen, O., 1998. Gas exchange during hovering flight in a nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*, J Exp Biol 201: 237–244.

3. Räumliche und zeitliche Verteilungsmuster von Nahrung suchenden Blumenfledermäusen unter experimentellem Ausschluss individueller Nahrungskonkurrenz im Freiland

Einleitung

Die Verteilung Nahrung suchender Individuen im Raum ist abhängig von der Ressourcenverfügbarkeit und von individuellen Interaktionen: In erster Linie bestimmt die räumliche Verteilung der Ressourcen die Attraktivität eines bestimmten Gebietes für die Nahrungssucher. Wenn sich mehrere Tiere im gleichen Gebiet auf Nahrungssuche befinden und die Ressourcen limitiert sind, konkurrieren die Individuen um die Ressourcen (Begon et al, 1996, S.144). Diese Konkurrenz hat verschiedene Interaktionen zur Folge: Indirekt im Rahmen von Ausbeutungskonkurrenz, weil die Nahrungssuche eines Individuums durch die Aktivitäten anderer Tiere beeinflusst wird, ohne dass sich die Tiere dabei jemals begegnen müssen (Paton & Carpenter, 1984). Die direkten Interaktionen zwischen Individuen werden dagegen als Interferenzkonkurrenz bezeichnet, die dann auftreten, wenn Tiere versuchen, andere Individuen aus ihrem gegenwärtigen Nahrungssuchgebiet abzudrängen. Damit beeinflussen zwei Klassen von Faktoren die Individuendichte: die Ressourcenverfügbarkeit und das Verhaltensprogramm einer Art. Der Zusammenhang zwischen der Ressourcenverfügbarkeit und dem Energiebedarf eines Tiers legt die Flächengröße fest, die es zum Ausgleich seines Tagesenergiebedarfes benötigt, denn aus rein energetischen Gründen können nur so viele Individuen ein Areal nutzen, wie es dessen Nahrungsgehalt oder Produktivität erlaubt. Je höher die Nahrungsverfügbarkeit an einer bestimmten Lokalität ist, desto mehr Tiere werden sich deshalb an dieser Lokalität einfinden. Die gleichzeitige Anwesenheit mehrerer Tiere mit individuellen Verhaltensmustern wirkt sich wiederum auf alle Individuen aus, entweder indirekt über den Ressourcenverbrauch oder direkt, indem dominante Tiere andere durch aggressives Verhalten in andere Gebiete abdrängen. Aus dem Wechselspiel der Zu- und Abwanderungstendenzen von Individuen in einem bestimmten Gebiet ergibt sich letztlich ein Gleichgewichtszustand, der als 'Ideal Freie Verteilung' bezeichnet wird (Fretwell & Lucas, 1970; Sutherland, 1983).

Unter Freilandbedingungen lässt sich die Ursache des Musters individueller Verteilung im Raum nicht ermitteln, da der Einfluß der Faktoren Ressourcenverfügbarkeit und Verhaltensprogramm nicht zu trennen ist, außerdem hängt die Intensität von interindividuellem Verhalten oft von der Ressourcendichte ab ('Economic defendability', Wyman & Hotaling, 1988). Trotzdem läßt das vorgefundene Verteilungsmuster einer Population von Nahrungssuchern auf einer Fläche im Freiland Rückschlüsse auf deren Interaktionen zu. Ob Tiere ihre Nahrungssuchaktivitäten überhaupt über einen längeren Zeitraum auf einen bestimmten Teil des ihnen zugänglichen Areals beschränken, ist eine wichtige Frage, deren Beantwortung vor allen weitergehenden Analysen zur Territorialität oder der Zusammensetzung der Sozialstruktur innerhalb einer Population steht (Spencer et al. 1990).

Mit der hier vorliegenden Arbeit habe ich einen Ansatz gefunden, der die individuelle Ressourcenverfügbarkeit auf einer größeren Fläche experimentell unabhängig vom Verhalten der Konkurrenten macht. Dieser Ansatz basiert auf einem experimentellen Ressourcenfeld im Freiland, bei dem transpondergestützte Individuenidentifikation an jedem einzelnen Ressourcenpunkt es ermöglicht, Ressourcendichten zu simulieren, die individuenspezifisch verwaltet werden und damit

individuell voneinander unabhängig sind. Ziel des vorgestellten Experimentes war es, die räumliche Verteilung Nahrung suchender Blumenfledermäuse in Abhängigkeit der Erneuerungsrate der vorhandenen Ressourcen und der individuellen Interaktionen der Tiere untereinander zu erfassen und zu beschreiben.

Die Arbeit wurde durchgeführt mit frei fliegenden Nektar fressenden Fledermäusen und einem experimentellen Kunstblütenfeld im Tieflandregenwald von Costa Rica. Das System aus nektarivoren Fledermäusen und den von ihnen besuchten Pflanzen hat sich in früheren Studien als experimentell gut zugänglich erwiesen. Das übersichtliche Nahrungsspektrum dieser Tiere, das fast ausschließlich aus Zuckerlösungen besteht, erlaubt sehr präzise quantitative Aussagen über den hohen Energieumsatz der Tiere (Winter & v. Helversen, 2001), Laborstudien haben außerdem gezeigt, dass sich das individuelle Nahrungssuchverhalten der Tiere mit automatisierten Methoden gut untersuchen lässt (z.B. Thiele & Winter, 2004; Winter & Stich, 2005).

Tatsächlich konnte auch in Freilandstudien nachgewiesen werden, dass Nektarfresser dazu tendieren, immer wieder an bekannte Blüten zurückzukehren. Dies gilt sowohl für das typische 'Trap linig' Verhalten von Kolibris (Gill, 1988; Garrison & Gass, 1999), als auch für blütenbesuchende Insekten (Thomson & Chittka, 2001). Da die Blüten einer Pflanze ortsfeste Ressourcen sind, die für alle Nahrungssucher frei zugänglich sind, können sich an einer aufblühenden Pflanze leicht innerartliche Interaktionen zwischen verschiedenen Individuen ergeben, ohne dass dabei größere territoriale Bereiche verteidigt werden können: Lemke (1984) beobachtete z.B. mehrere Blütendolden von blühenden *Agave desmettiana* Pflanzen, die regelmäßig von mehreren Individuen der Art *Glossophaga soricina* gleichzeitig besucht wurden. Dabei konnte er einzelne Tiere beobachten, die bestimmte Blütenstände zu monopolisieren versuchten, indem sie sich aggressiv gegenüber Artgenossen verhielten, die die selben Pflanzen besuchten. Blumenfledermäuse in Regenwaldhabitaten besuchen ebenfalls - zumindest teilweise - die selben Blütenressourcen. Bei Netzfängen im Freiland werden oft innerhalb sehr kurzer Zeit mehrere Exemplare der selben Blumenfledermausart gefangen, zumindest dann, wenn die Netze an einer Lokalität mit hoher Abundanz von chiropterophilen Blüten aufgestellt wurde. Es stellt sich daher die Frage, wie sich die durch die pflanzliche Produktivität vorgegebene Ressourcenverfügbarkeit und die direkten Interaktionen zwischen den Tieren auf die räumliche Verteilung der Tiere im Freiland auswirken.

Mit dem experimentellen Kunstblütenfeld habe ich folgende Fragen untersucht:

1. Welche Individuendichte einer Nahrung suchenden Population von Blumenfledermäusen sich auf einem Ressourcenfeld einstellt, auf dem die Tiere nicht in gegenseitiger Ausbeutekonkurrenz zueinander stehen. Unter der Voraussetzung, dass die mögliche Individuendichte im Experiment nicht durch die allgemeine Populationsdichte limitiert wird, resultiert die vorgefundene Individuendichte dann nur aus den direkten Wechselwirkungen zwischen den Individuen. Die Individuendichte kann innerhalb der Population inhomogen sein (Lewontin & Levins, 1989), sie bietet aber eine gute Möglichkeit abzuschätzen, inwieweit Individuen sich gegenseitig bedrängen. Das Ergebnis eines solchen Experiments zeigt näherungsweise das Maximum individueller Dichte an, die bei dem gegebenen Verhaltensprogramm der Art natürlicherweise erreicht werden kann. Unter natürlichen Bedingungen und bei Vorhandensein von Ausbeutekonkurrenz sollte dieser Wert in der Regel unterschritten werden.
2. Die Anzahl verschiedener Blüten, die das Suchareal (= 'Home range') eines Individuums umfasst: Die Blüten der meisten chiropterophilen Pflanzen werden im Laufe eines Blütenbesuchs von einer Fledermaus komplett entleert, so dass eine erneute Belohnung an dieser Blüte erst wieder

bereit steht, wenn genügend Nektar nachproduziert wurde. Je mehr verschiedene Blüten eine Fledermaus regelmäßig aufsucht, umso höher wird der Mittelwert der dabei erwirtschafteten Nektarmenge sein, da die Blüten in diesem Fall länger Zeit haben, Nektar nachzuproduzieren. Auf der anderen Seite bietet die Erneuerung des Nektarvorrates einer besuchten Blüte die Möglichkeit, die Suchaktivität auf eine bestimmte Blütenzahl zu begrenzen und die zurück gelegten Wege zu verringern. In der Regel wird die Anzahl der von einem Tier tatsächlich aufgesuchten Blüten einen Kompromiss darstellen zwischen einer Ertragsminderung, die durch die kürzeren Wiederbesuchsintervalle verursacht wird und der Wegminimierung, die durch eine Verkleinerung des Suchareals erreicht wird. Im Experiment wurde die Verteilungsdichte der künstlichen Blüten und deren Nektarsekretionsraten an Werte angepasst, die auch bei natürlichen Pflanzen vorgefunden werden. Die Anzahl verschiedener Blüten, die ein Suchareal einer Fledermaus im Experiment umfasste, entspricht dann ungefähr der Mindestanzahl an Blüten, die unter natürlichen Bedingungen benötigt werden, wenn keine anderen Tiere um die Nahrungsressourcen konkurrieren.

3. Die zeitliche Stabilität der Suchareale: Wie bereits unter Punkt 2 erwähnt wurde, können nektarivore Tiere die Sucheffizienz ihrer Nahrungssuchaktivitäten dadurch steigern, dass sie ihre Suchaktivität auf bekannte, vorhersagbare Nahrungsquellen beschränken. Antagonistische Interaktionen mit anderen Individuen können jedoch dazu führen, dass Nahrungssucher trotz eines ausreichenden Nahrungsangebotes aufgrund der Anwesenheit anderer, dominanter Konkurrenten, ein bestimmtes Areal verlassen (Kokko & Sutherland, 1998). Diese Tiere können dann kein festes Nahrungssuchareal belegen und sind immer wieder gezwungen, andere Blüten aufzusuchen. Die zeitliche Stabilität der Aktionsräume verschiedener Individuen bei gleichbleibender Ressourcenverteilung und unter Ausschluß von Ressourcenausbeutungskonkurrenz wurde daher ebenfalls über einen Zeitraum von mehreren Wochen dokumentiert. Die Variation der räumlichen Verteilung der Nahrungssuchaktivitäten wurde analysiert um daraus Rückschlüsse über die Fluktuation der Population zu ziehen.

Material und Methoden

Versuchstiere

Die Studie wurde mit frei lebenden Individuen der Art *Glossophaga commissarisi* auf dem Gelände der biologischen Station La Selva in Costa Rica durchgeführt. Insgesamt besuchten 12 verschiedene Individuen dieser Art das experimentelle Kunstblütenfeld im Verlauf der 22 Nächte des Experiments. Sie entstammten einem Kollektiv von 72 Individuen, die im Zeitraum von 7 Tagen bis 14 Monaten vor dem hier beschriebenen Experiment auf der Untersuchungsfläche und in ihrer näheren Umgebung (d. h. bis maximal 300 m von der Untersuchungsfläche entfernt) gefangen und mit Transpondern markiert wurden. Diese Tiere besuchten die künstlichen Blüten insgesamt 29887 mal. *Glossophaga commissarisi* ist die mit Abstand am häufigsten vorkommende Blumenfledermausart im Untersuchungsgebiet (Ausführliche Angaben zum Untersuchungsgelände, sowie zu Fang und Markierung der Tiere befinden sich in Kapitel 1).

Die räumliche Verteilung der Blüten und deren Nektarproduktionsraten

Die Versuche wurden auf einer 1 ha großen Untersuchungsfläche durchgeführt, die flächendeckend mit Sekundärwald bewachsen ist (Abb. 7 in Kapitel 1). Auf ihr wurden 50 künstliche Blüten in einer regelmäßigen Anordnung gemäß Abbildung 21 verteilt. Die Blüten wurden überwacht und angesteuert von einem in der Nähe befindlichen Computer (Intel 386, MS-DOS), mit dessen

Steuerprogramm die Sekretionsparameter für jede Blüte individuell einstellbar waren..

Die Blüten waren ausgestattet mit einer Infrarotlichtschranke zur Detektion eines Blütenbesuchs, einem Transponderlesegerät zur Identifikation der besuchenden Fledermaus, sowie einer Nektarpumpe, die mittels eines Magnetventils kleine Mengen von Zuckerlösung an eine Fledermaus abgeben konnten. Jeder Blütenbesucher löste zunächst eine Unterbrechung der Infrarotlichtschranke aus. Wenn es sich bei dem Besucher um eine markierte Blumenfledermaus handelte, so gelangte gleichzeitig der Transponder des Tiers in Reichweite des Lesegerätes und ermöglichte eine Identifikation des Tiers.

Mit den experimentellen Blüten wurden kontinuierliche Nektarsekretionsraten bis zum Erreichen einer Maximalkapazität simuliert. Der eigentliche Sekretionsprozess war virtuell d. h. es wurde nicht wie bei echten Blüten kontinuierlich Nektar in eine Auffangvorrichtung abgegeben. Stattdessen erfolgte die Sekretion auf ein virtuelles Nektarkonto des Steuerungscomputers. Beim Besuch einer Fledermaus an eine Blüte wurde eine Belohnung in Höhe des jeweils aktuellen Kontostandes abgegeben. Die Berechnung des jeweiligen Nektarkontos erfolgte außerdem individuenspezifisch, indem für jedes Individuum und für jeden Blütenstandort ein eigenes Konto existierte. Neben den Sekretionsparametern war der Nektargehalt also lediglich bestimmt durch das eigene, individuelle Ausbeuteverhalten am jeweiligen Standort. Auf diese Weise war es experimentell möglich, den natürlichen Prozess der interindividuellen Ausbeutekonkurrenz um Blütennektar auf dem Kunstblütenfeld auszuschalten.

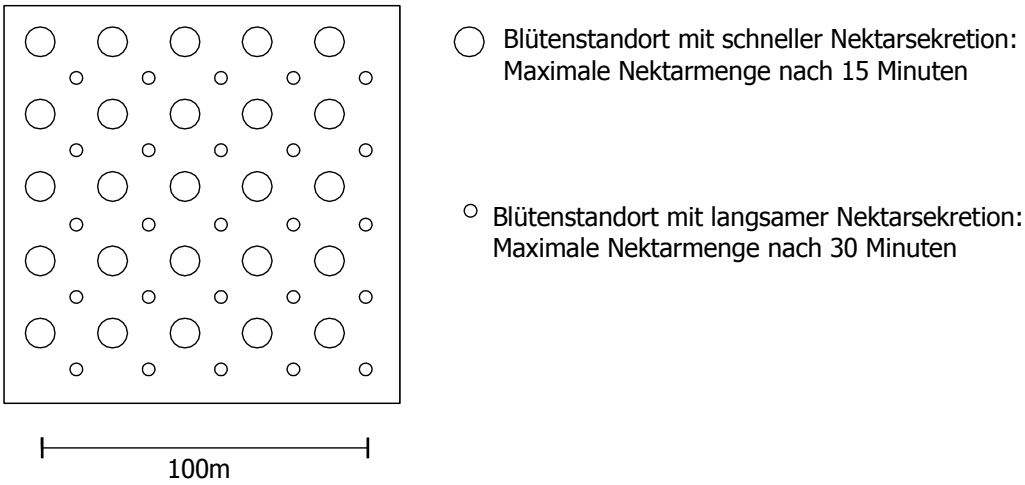


Abbildung 21: Verteilung der zwei sich unterschiedlich schnell nachfüllenden Kunstblütentypen auf der 1ha großen Untersuchungsfläche. Die Größe der Symbole entspricht der Nektarsekretion am jeweiligen Standort. Die maximale Nektarmenge in einer Blüte betrug 30 µl. Die Blütenöffnungen befanden sich zwischen 1,80 – 2,00 m über dem Boden.

Der maximale Nektargehalt jeder der 50 Kunstblüten betrug 30 µl, die, abhängig vom Blütentyp, innerhalb von 15 bzw. 30 Minuten erreicht wurden - die Blüten unterschieden sich also bezüglich ihrer Sekretionsrate, nicht jedoch in ihrer maximalen Nektarkapazität. Im Folgenden werden die Blüten daher unterschieden in Blüten des 'schnellen' bzw. des 'langsamen' Blütentyps. Die beiden Blütentypen wurden gleichmäßig über der Untersuchungsfläche verteilt mit einem Verhältnis von 25 zu 25. Die räumliche Anordnung der Blüten wurde über den ganzen hier beschriebenen Zeitraum beibehalten und ist in Abbildung 21 dargestellt. Eine einzelne Blüte konnte mit den eingestellten Parametern 0.6 bzw. 1.2 ml Nektar innerhalb einer Nacht an eine Fledermaus abgeben,

vorausgesetzt, dass die Blütenbesuche zum Zeitpunkt des Erreichen der maximalen Nektarkapazität erfolgten. Die Zuckerkonzentration des Nektars betrug 17 % und die Blütendichte der künstlichen Blüten lag im Versuch bei 50 ha^{-1}. Damit lag das Nektarangebot der künstlichen Blüten im Bereich des Nektarangebotes von in La Selva natürlich vorkommenden Pflanzen (S. Tabelle 5).

Tabelle 5: Nektarsekretion und Verbreitung einiger wichtiger Fledermauspflanzen in La Selva (nach Tschapka, 2004).

Art	Nektarsekretion je Blüte je Nacht [ml d^{-1}]	Nektar-konzentration [%]	mittlere Blütendichte [ha^{-1}]
Vriesea gladioliflora	1,12	16,6	110
Weberocereus tunilla	0,35	17	8
Markea neurantha	0,28	14,5	15
Marcgravia serrae	0,28	10,1	30

Das Experiment wurde im März 2003 durchgeführt. Um diese Jahreszeit sind in La Selva nur wenige chiropterophile Blüten zu finden. Die zu dieser Zeit hauptsächlich blühenden Arten sind solche, die eher zum 'steady state' Nahrungstyp mit verhältnismäßig niedriger Nektarproduktion gehören (Gentry, 1996), z. B. *Markea neurantha,* sowie die beiden epiphytischen Arten *Weberocereus tunilla* und *Marcgravia serrae.* Die Untersuchungsfläche wurde zu Beginn der Versuche nach diesen Pflanzen abgesucht, dabei wurden keine blühenden Exemplare dieser Pflanzen gefunden. In etwa 400 m Entfernung von der Untersuchungsfläche befand sich eine größere Anpflanzung von *Ochroma pyramidale*, von der ebenfalls bekannt ist, dass sie von Fledermäusen besucht wird (Dobat & Peikert - Holle, 1985). Allerdings wurde mit dem Experiment erst begonnen, als die Blütezeit dieser Pflanzen bereits zu Ende ging. Bereits vor dem Beginn des hier beschriebenen Experiments waren auf der Untersuchungsfläche über einen Zeitraum von 11 Wochen Kunstblüten angeboten worden, die von denselben Individuen besucht worden waren. Die Tiere waren daher mit den künstlichen Blüten bereits vertraut.

Zusammenfassend wurde in dem hier durchgeführten Experiment über einen Zeitraum von 3 Wochen ein Feld von 50 Kunstblüten mit zwei verschiedenen, individuenspezifischen Sekretionsraten aber gleicher Nektarkapazität (s. Abb.21) in unveränderter Konfiguration angeboten. Daran wurden die Besuchsaktivitäten von 12 transpondermarkierten Individuen mit Hilfe von Lichtschranken und automatischer Transpondererkennung erfasst.

Ermittlung der Zeit - und Energiebudgets der Tiere

Die Energie- und Zeitbudgets wurden aus den Besuchsdaten der Tiere an den Blüten mit den gleichen Methoden ermittelt, wie in Kapitel 1: Die auf der Untersuchungsfläche aufgenommenen Energiemengen wurden aus dem Energiegehalt der getrunkenen Nektarmenge ermittelt, die Zeitbudgets waren die Zeitspannen, innerhalb derer Blütenbesuchsereignisse mit weniger als 120 Sekunden Pause auftraten. Im Falle einer Aktivitätspause über 120 Sekunden wurden dem Zeitbudget noch 30 Sekunden für das Aufsuchen eines Ruheplatzes bzw. das Verlassen der Untersuchungsfläche aufaddiert.

Definition der Größe individueller Nahrungssuchareale

Die Definition des 'Suchareals' eines Tiers, die hier angenommen wird, deckt sich konzeptionell mit dem allgemein verbreiteten Begriff der 'Home Range', wie er in der Verhaltensökologie gebräuchlich ist (Burt, 1943; Schenk et al., 1998; Powell, 2000): Damit wird jenes Areal beschrieben, das von einem Tier im Rahmen seiner normalen Nahrungssuchaktivitäten wiederholt und regelmäßig durchquert wird. Gelegentliche Streifzüge in ansonsten ungenutztes Terrain werden im allgemeinen als Aktivitäten mit explorativen Charakter angesehen und vom Suchareal ausgenommen. Diese Definition ist zwar einfach, aber dennoch problematisch, da die Auswahl der 'explorativen' Aktivität eines Tiers in Gebiete außerhalb seines Areals nicht eindeutig festgelegt ist. Welcher Anteil der Aktivitäten eines Tiers als Exploration von seinen übrigen Aktivitäten innerhalb seines Suchareals unterschieden wird, hängt von der untersuchten Tierart und von der Variation der Ressourcenverteilung in seinem Untersuchungsgebiet ab (Renner, 1990). Da die Beobachtungen der Aktivitäten der Fledermäuse im Rahmen dieser Studie als räumliche Verteilung von Blütenbesuchen vorliegen und daher immer direkt mit Nahrungsaufnahme assoziiert sind, lässt sich hier letztlich keine eindeutige Unterscheidung zwischen 'explorativen' Verhalten und reiner Nahrungsaufnahme vornehmen. Trotzdem ist es sinnvoll, die zeitliche Verteilung der Aktivitäten eines Tiers über sein Suchareal zu berücksichtigen und Orte bzw. Teilflächen, auf die nur ein geringer Anteil an Beobachtungen entfällt per Definition aus dem Suchareal auszuschließen.

Ein gängiges Verfahren ist es, alle Teilflächen, an denen ein Tier innerhalb des Beobachtungszeitraum gesichtet wurde, nach ihrer Beobachtungshäufigkeit in absteigender Reihenfolge zu ordnen und dann, beginnend mit der ersten Listenposition dem Suchareal so lange weitere Teilflächen hinzuzufügen, bis ein festgelegter Anteil der Gesamtzahl der Beobachtungen erreicht ist. Im Rahmen dieser Arbeit wird als 'Suchareal' eines Tiers der Anteil der Blüten auf der Untersuchungsfläche bezeichnet, auf dem insgesamt 95% aller Blütenbesuche des Tiers innerhalb eines fest gelegten Beobachtungszeitraums auftraten (vgl. Powell, 2000). Die Anordnung der Blüten auf der Untersuchungsfläche in Form eines rechtwinkligen Koordinatensystems ist für eine derartige Bestimmung des Areals bereits günstig gewählt, denn so kann aus der räumlichen Verteilung der Blütenbesuche eines Tiers sein Suchareal direkt bestimmt werden.

Überlappung der Suchareale

Definitionsgemäß überlappen sich die Suchareale verschiedener Tiere, wenn Bestandteile der individuellen Suchareale von mehreren Tieren genutzt werden. Die vorhandenen Methoden zur quantitativen Beschreibung der Überlappung zweier Areale sind vielfältig diskutiert worden und letztlich ist die Auswahl der Methode von der Fragestellung und der Art der vorhandenen Daten abhängig (vgl. Hurlbert 1978; Krebs, 1998; Powell, 2000). Im Rahmen der vorliegenden Studie wurde als Maß für die Arealüberlappung der Tiere die Rangsummenkorrelation nach Pearson verwendet (Zar, 1999):

$$r_{XY} = 1 - \frac{6 \cdot \sum d_i^2}{n^3 - n}$$

mit X, Y als Verteilungen der Besuchshäufigkeiten der beiden Individuen x und y

und den Rangdifferenzen $d_i = |R(x_i) - R(y_i)|$ auf der i-ten Teilfläche.

Der Rangkorrelationskoeffizient ist *(i)* unempfindlich gegen unterschiedliche Stichprobengrößen der verglichenen Individuen. Dies ist notwendig, da die hier angewendeten Methoden keine lückenlose

Beobachtung der Tiere erlaubte und daher die Datenumfänge von verschiedenen Tieren im gleichen Beobachtungszeiträumen sehr unterschiedlich waren. Außerdem ist er *(ii)* unabhängig von der tatsächlichen Verteilung der Daten und berücksichtigt *(iii)* die individuellen Intensitätsunterschiede, mit denen ein Tier die unterschiedlichen Teilareale besucht hat (Doncaster, 1990).

Ergebnisse

Die Individuendichte auf der Untersuchungsfläche

Während der 22 Beobachtungsnächte konnten insgesamt 12 Individuen von *Glossophaga commissarisi* an den künstlichen Blüten identifiziert werden. Die Besuchsaktivitäten wurden jedoch von den drei Individuen mit den Nummern 184, 186 und 187 deutlich dominiert. Fast 83 % aller Blütenbesuche wurden von diesen drei Tieren ausgeführt (s. Tabelle 6). Neben diesen drei Tieren wählte während dieses Experiments nur ein weiteres Tier (Nummer 115) die Untersuchungsfläche mehrmals als Suchgebiet aus, auf dem es einen längeren Zeitraum einer Nacht verbrachte.

Tabelle 6: Aktivitäten der während des Experiments aktivsten Tiere

Tiernummer	**184** ♂	**186** ♀	**187** ♀	**115** ♂	**178** ♂	**182** ♂	**131** ♂	**108** ♂	**andere** (N = 4)
Anzahl Besuche	12625	6889	5159	2455	945	720	387	307	400
Median Anzahl täglicher Besuche	620	487	456	72	29	14	7	28	-
Anzahl Besuchsnächte	22	16	14	19	22	21	15	10	24
Anzahl Nächte mit mehr als 100 Einzelbesuchen	22	9	12	9	2	2	1	-	

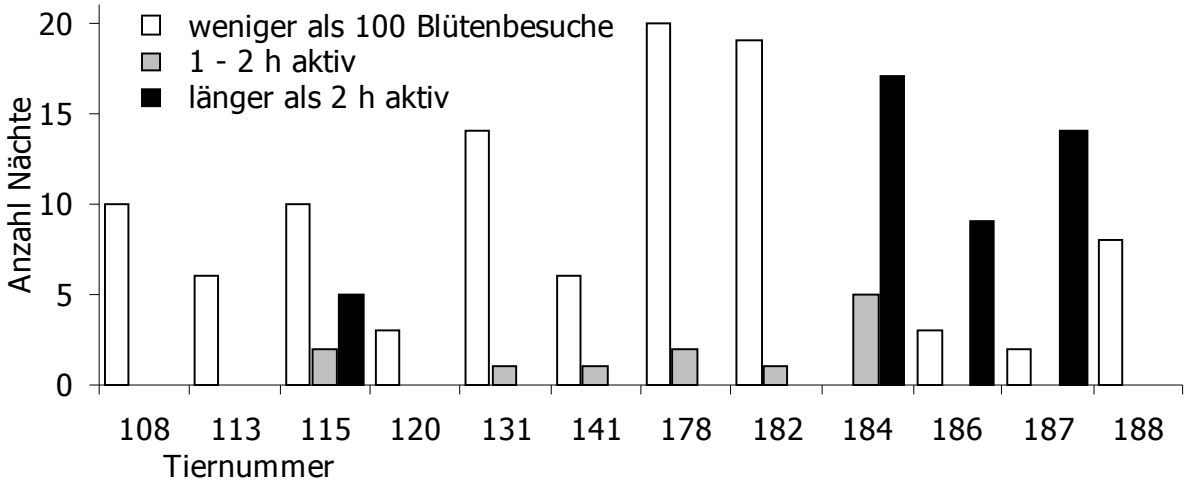


Abbildung 22: Umfang der Aktivitäten der 12 Tiere, die während 22 Nächte auf der Untersuchungsfläche beobachtet werden konnten.

Von den meisten Tieren, die im Versuchszeitraum beobachtet wurden, wurden dagegen in einer

Nacht weniger als 100 Blütenbesuche gezählt. Diese Tiere hielten sich in solchen Fällen stets kürzer als eine Stunde auf der Untersuchungsfläche auf (vgl. Abbildung 22). Nur vier von diesen Tieren (die Tiere mit den Nummern 131, 141, 178 und 182) blieben in einzelnen Nächten länger als eine Stunde aktiv auf der Untersuchungsfläche und besuchten die künstlichen Blüten dabei insgesamt jeweils häufiger als 100 mal.

Zeitlicher Verlauf von Suchaktivität und Individuendichte

Die höchste Besuchsaktivität der Tiere fand in den frühen Abendstunden statt (Abbildung 23). Dies ergibt sich einerseits aus der erhöhten Suchaktivität dejenigen Individuen, die die ganze Nacht über auf der Untersuchungsfläche anwesend waren, andererseits suchten während der frühen Abendstunden auch eine größere Anzahl an Individuen als später auf der Untersuchungsfläche nach Nahrung: Tiere, die insgesamt mehr als 100 mal in einer Nacht eine Blüte besuchten waren im Zeitintervall bis 20 Uhr doppelt so aktiv, wie während der restlichen Nacht. Tiere, die weniger als 100 Blüten je Nacht auf der Untersuchungsfläche besuchten, taten dies dagegen fast ausschließlich innerhalb der ersten zwei Stunden nach Einbruch der Dunkelheit. Zwischen 18 und 20 Uhr wurden deswegen durchschnittlich 6 (± 2) verschiedene Individuen je 30 Minuten auf der Untersuchungsfläche identifiziert, bis 20.00 Uhr waren es nur noch die Hälfte der zu Beginn anwesenden Individuen (Mittelwert: 3 ± 1).

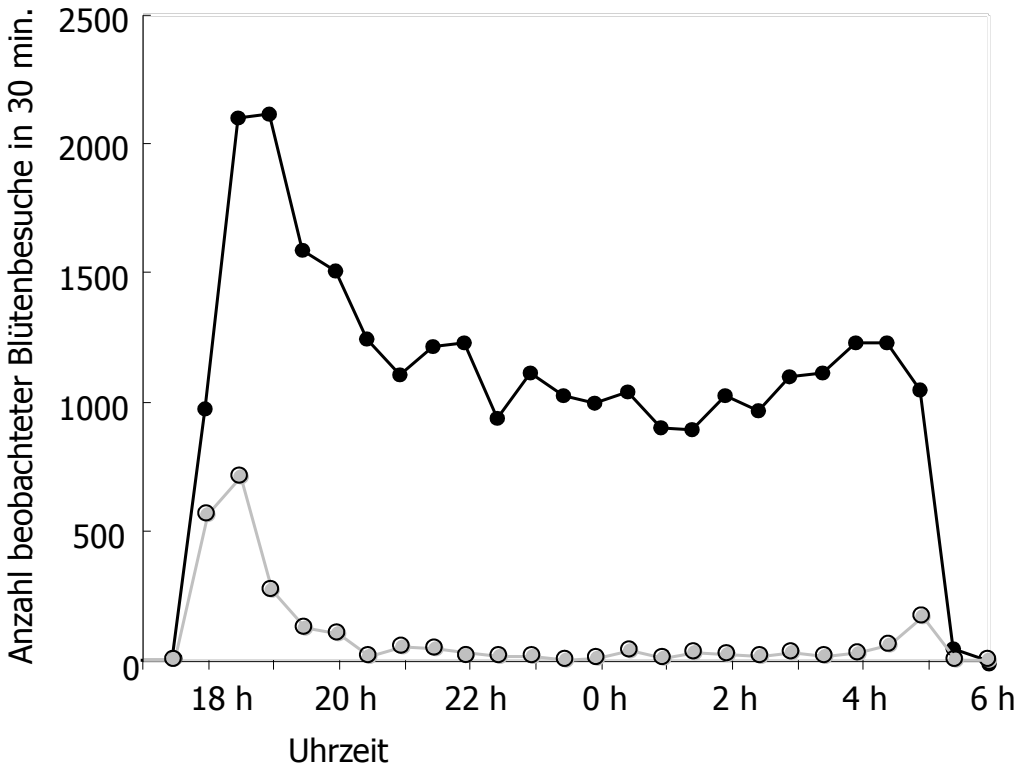


Abbildung 23: Zeitlicher Verlauf der Besuchsaktivität auf der Untersuchungsfläche. Dargestellt ist die Summe aller registrierten Blütenbesuche in 30 Minuten - Intervallen über alle 22 Nächte Graue Symbole: Besuchsaktivität der Tiere, die während einer Nacht insgesamt weniger als 100 mal registriert wurden, schwarze Symbole: Anzahl der Blütenbesuche von den Tieren, die mehr als 100 Blüten besuchten.

Die räumliche Verteilung der Tiere

Blütentypspezifische Suchpräferenzen

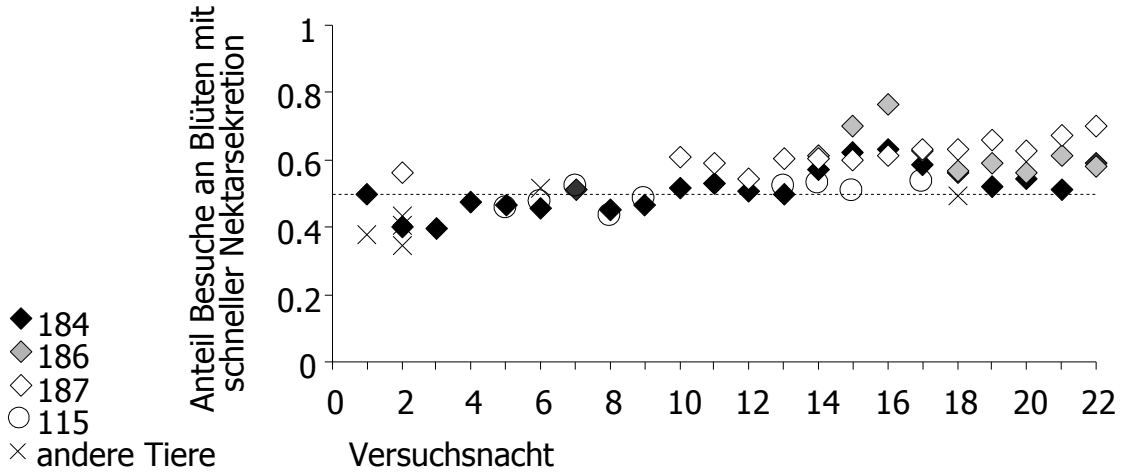


Abbildung 24: Besuchspräferenzen der Tiere für Blüten mit schneller Nektarsekretionsrate. Die gestrichelte Linie markiert den Erwartungswert für Tiere ohne Präferenz für einen der beiden Blütentypen. Es wurden nur Daten von den Tieren dargestellt, die die künstlichen Blüten in mehreren Nächten mindestens 100 mal besuchten.

Während der 22 Versuchsnächte entwickelten die Tiere nur eine sehr geringe Präferenz für die Blüten mit schnellerer Nektarsekretionsrate aus. Abbildung 24 zeigt den täglichen Besuchsanteil an Blüten des schnelleren Sekretionstyps für alle Tiernächte mit mehr als 100 Besuchen.

Die Tiere tendierten in einzelnen Nächten dazu, die Blüten vom schnellen Sekretionstyp zu bevorzugen. Allerdings gibt es ebenso Nächte, in denen Tiere sogar häufiger die Blüten mit langsamer Nektarsekretion besuchten. Insgesamt lässt sich über den gesamten Versuchzeitraum kein einheitlicher Lerneffekt erkennen, dafür müssten die individuellen Besuchspräferenzen für die Blüten mit schneller Nektarsekretionsrate von Nacht zu Nacht ansteigen. Offensichtlich spielte der Blütentyp bei der Auswahl der Blüten für die Tiere nur eine untergeordnete Rolle.

Größe individueller Nahrungssuchareale

Mit steigender Gesamtaktivität eines Tieres innerhalb einer Nacht stieg auch die Anzahl der von ihm besuchten Blüten an. Das gesamte Kunstblütenangebot auf der Untersuchungsfläche wurde allerdings in keiner Nacht und von keinem Tier voll ausgenutzt. Der Mittelwert der Arealgrößen aller Tiernächte mit mindestens 100 Besuchen lag bei nur 24 Blüten (± 7). Kein individuelles Nahrungssuchareal innerhalb einer Nacht umfasste mehr als 40 der 50 Einzelblüten.

Überlappung individueller Nahrungssuchareale

Abbildung 25 zeigt die von den Fledermäusen insgesamt genutzten individuellen Areale im Zeitraum von 22 Nächten. Die starken Überlappungen der Blütennutzung zwischen den Individuen sind deutlich zu erkennen. Diese Aussage enthält zwar noch keine Information über mögliche zeitliche Veränderungen innerhalb dieses Zeitraums, trotzdem zeigt dieser Überblick bereits, dass sich die von den Tieren besuchten Areale auf der Untersuchungsfläche sowohl überschnitten,

andererseits aber auch, dass sie sich individuell unterschieden. Um die Überlappungen der Suchareale verschiedener Individuen innerhalb derselben Nacht zu quantifizieren, wurde für jede Tiernacht, die mehr als 100 Einzelbesuche umfasste der Spearman-Korrelationskoeffizient mit den Suchareale aller anderen Tiere in der selben Nacht berechnet. Die Korrelationskoeffizienten waren durchwegs positiv, was anzeigt, dass sich jedes individuelle Suchareal mit mindestens einem der anderen Tiere überschnitt (Abbildung 26 A).

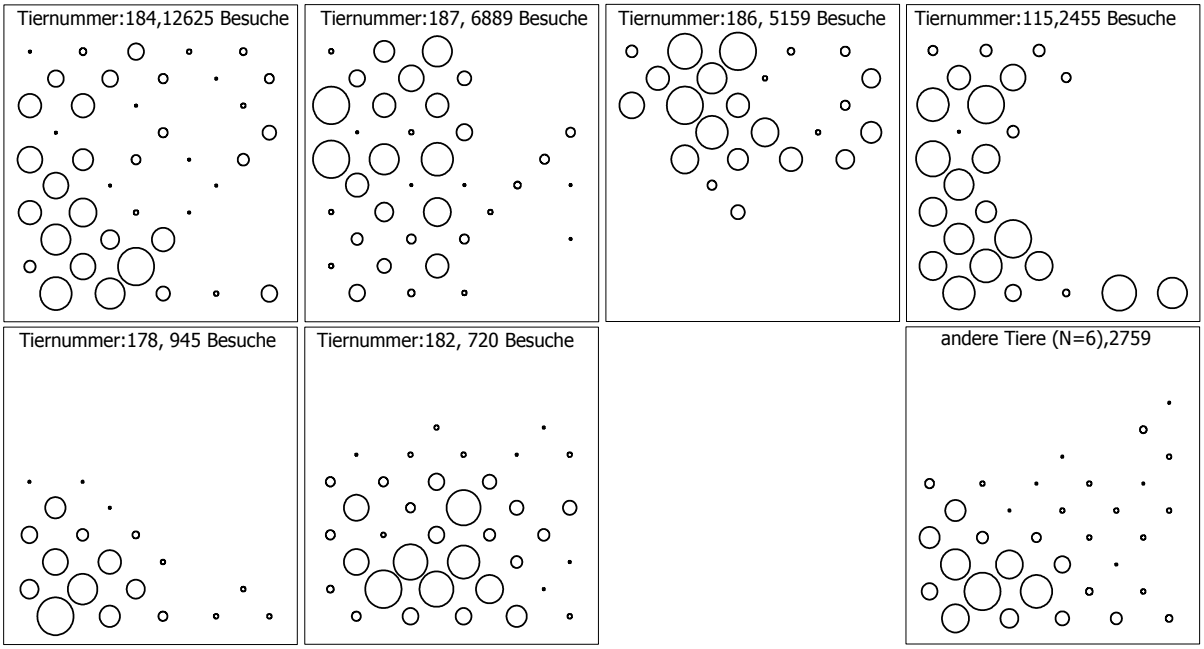


Abbildung 25: Suchareale der sechs aktivsten Tiere auf der Untersuchungsfläche - die Besuchszahlen der übrigen Tiere wurden in der Teilabbildung rechts unten zusammengefasst. Jeder Kreis entspricht einem von einem Tier besuchten Blütenstandort. Der Flächeninhalt der Kreise entspricht der Häufigkeit, mit der eine Blüte von einem Tier innerhalb der 22 Versuchsnächte besucht wurde. Zu beachten ist, dass die Kreisradien nur jeweils zwischen den Blütenstandorten innerhalb einer Teilabbildung vergleichbar sind.

Individuelle Arealkonstanz über mehrere Nächte

Die Arealkonstanz kann ebenso wie die interindividuelle Arealüberlappung durch den Spearman-Korrelationskoeffizienten ausgedrückt werden, indem die zwei Suchareale des selben Individuums aus zwei aufeinanderfolgenden Nächten miteinander verglichen werden. Im Rahmen des hier durchgeführten Versuchs liegen die Koefizienten der Suchareale des selben Tiers zwischen zwei Nächten liegen zwischen 0.6 und 1.0 (Abbildung 26 B). Die Suchareale, die ein Tier in zwei aufeinanderfolgenden Nächten besuchte, waren einander also stets sehr ähnlich, in einigen Fällen waren sie sogar identisch.

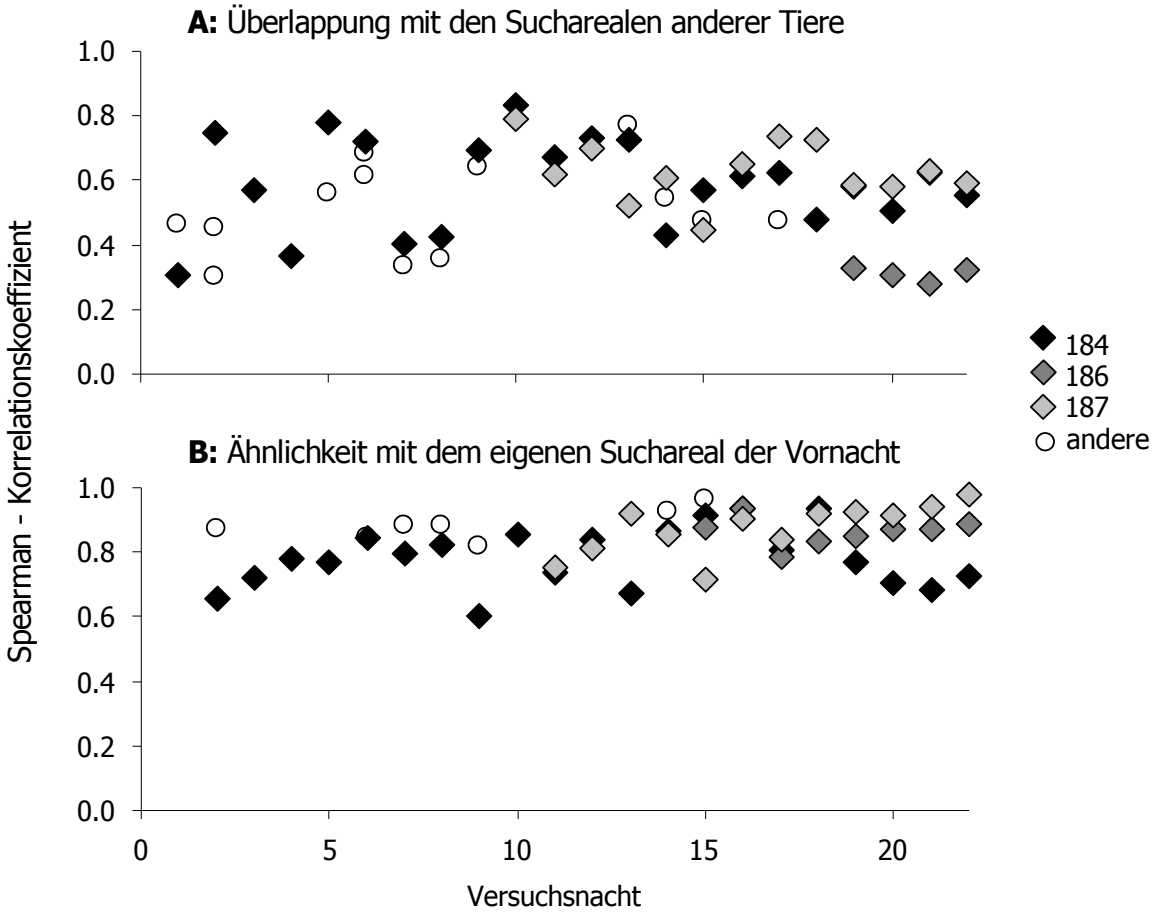


Abbildung 26: Arealüberlappungen individueller Suchareale, ausgedrückt durch den Spearman - Korrelationskoeffizienten. Abb. A: Individuelle Arealüberlappung eines Tiers mit den Aktionsräumen der anderen Tiere während einer Nacht. Abb. B: Individuelle Überlappung mit dem eigenen Aktionsraum der Vornacht. Die Daten der drei aktivsten Tiere wurden jeweils individuell als Rauten dargestellt, die der übrigen Tiere als Kreissymbole.

Diskussion

Die Ressourcendichte auf der Untersuchungsfläche und die 'ideal freie Verteilung'

Entsprechend dem Konzept der 'ideal freien Verteilung' verteilen sich Nahrung suchende Tiere, die sich nicht in ihrer Konkurrenzstärke unterscheiden, so im Raum, daß jedes Individuum den selben Ertrag erzielen kann (Fretwell & Lucas,1970). Da Nahrung unter natürlichen Umständen ungleichmäßig verteilt ist, sind Gebiete mit größerer Nahrungsdichte zunächst attraktiver, als solche mit niedriger Nahrungsdichte. Daraus folgt, dass sich unter natürlichen Bedingungen in den Gebieten mit lokalen Häufungen von Ressourcen mehr Nahrungssucher einfinden werden, was lokal eine erhöhte Interaktion zwischen Individuen um die Ressourcen zur Folge hat. Artabhängig kann territoriales Verhalten und die damit verbundenen Aktivitäten die Kosten der Nahrungssuche in die Höhe treiben, was eine Verminderung der Attraktivität einer solchen Fläche gegenüber

benachbarten Gebieten zur Folge hat, in denen sich zwar weniger Ressourcen, aber auch weniger Konkurrenten befinden. Konkurrenzschwächere Tiere profitieren in so einer Situation davon, wenn sie auf diese benachbarten Gebiete mit geringerer Nahrungsdichte auszuweichen. Zu- und Abwanderungstendenzen zwischen Arealen hoher und niedriger Ressourcendichte befinden sich dann im Gleichgewicht, wenn jedes Individuum in seinem Nahrungssuchareal den gleichen Nahrungssucherfolg erzielen kann bzw. eine Abwanderung in ein benachbartes Gebiet keine Ertragssteigerung einbringen kann. Die Verteilung der Individuen im Raum reflektiert dann in etwa die räumliche Ressourcenverteilung (Sutherland, 1983).

In dieser Studie sollte die potenziell mögliche Populationsdichte nektarivorer Fledermäuse der Art *Glossophaga commissarisi* ermittelt werden. Experimentell wurde eine räumliche Ressourcenverteilung geschaffen, deren Punktdichte und lokale Ressourcenverteilung in der Größenordnung vieler chiropterophiler Pflanzen lag und die über den relativ langen Zeitraum von 22 Nächten unverändert blieb. Mit 50 Einzelblüten und den eingestellten Nektarsekretionsraten zwischen 0.6 ml und 1.2 ml je Nacht und Einzelblüte wurde sogar eine Energiedichte von knapp 130 kJ $ha^{-1}d^{-1}$ erreicht [3]. Wegen der individuenspezifischen Berechnung der Sekretionsrate einer Blüte galt dieser Wert für jedes Individuum, das sich auf der Untersuchungsfläche befand, unabhängig davon, wie viele andere Tiere gleichzeitig aktiv waren. Der Tagesenergiebedarf (TEU) einer 8.5 g schweren Fledermaus der Art *Glossophaga commissarisi* beträgt ca. 45 kJ (Winter & v. Helversen, 2001) - mit dem Nektarangebot der künstlichen Blüten auf der Untersuchungsfläche wurde also eine Situation simuliert, die den TEU eines einzelnen Individuums sogar deutlich übertraf. Im Zeitraum der Untersuchung (Mitte Februar bis März) blühen nur wenige chiropterophile Pflanzen in La Selva: Tschapka (2004) gibt als Flächenenergiedichte der Nektarressourcen für diese Jahreszeit ca. 20 bis 30 kJ $ha^{-1}d^{-1}$ an. Daher stellte die Untersuchungsfläche mit ihren 50 Blüten ein attraktives Nahrungssuchareal für Nahrung suchende Blumenfledermäuse dar. Tatsächlich verbrachten jedoch nur drei Individuen regelmäßig eine längere Zeitspanne mit der Nahrungssuche auf der Untersuchungsfläche und etwa die Hälfte aller zu Beginn einer Nacht anwesenden Individuen blieb nur kurz und verließ die Untersuchungsfläche innerhalb von wenigen Stunden. Dass ein Areal mit einem gegenüber der Umgebung erhöhtem Nahrungsangebot von vielen Tieren zwar regelmäßig besucht wird, aber dennoch nicht als Hauptnahrungsquelle angenommen wird, weist auf Interaktionen zwischen den Nahrung suchenden Individuen hin. Dass sich diese Interaktionen auf eine Ressourcenausbeutungskonkurrenz beschränkten, kann ausgeschlossen werden, da diese durch die Ausgabe individuenspezifischer Belohnungen experimentell kompensiert wurde.

Individuelle Interaktionen in Form von aktivem Verteidigen von Ressourcen durch aggressives Verhalten gegen Artgenossen sind keine Ausnahme unter nektarivoren Tieren. Da sie sich von annähernd ortsfesten Ressourcen ernähren, die sich Überwachen und Verteidigen lassen, sind sie gewissermaßen für territoriales Verhalten prädisponiert. Bekannte Beispiele solcher territorialen Nektarfresser sind Kolibris und andere Nektarvögel, deren Territorialverhalten experimentell gut belegt ist (Gass, 1977, Gill & Wolf, 1975). Die Territorialität ist allerdings auch mit hohen Kosten verbunden: neben einem erhöhten Zeit - und Energieaufwand für die Nahrungssuche ist auch das Risiko von Verletzungen als Folge von aggressiven Interaktionen zu berücksichtigen. Daher ist territoriales Verhalten nur in solchen Fällen eine erfolgreiche Strategie, in denen der Fitnessgewinn infolge von Monopolisierung von Ressourcen die entstehenden Kosten kompensiert ('economic defendability'; Brown,1964). In den genannten Beispielen konnte in Studien gezeigt werden, dass

3 Die Angaben zur Umrechnung der Zuckerkonzentration in den Energiegehalt der verwendeten Zuckerlösung befinden sich im Kapitel 2, S. 29

Tiere ihre antagonistischen Verhaltensweisen gegen andere Individuen tatsächlich der aktuellen Ressourcenverfügbarkeit anpassen.

Auch unter Blumenfledermäusen kann es zu territorialem Verhalten kommen, wenn mehrere Tiere die gleichen Ressourcen nutzen: Lemke (1984) beobachtete aggressive Interaktionen zwischen Individuen der nahe verwandten Blumenfledermaus *Glossophaga soricina*. Einzelne dominante Individuen dieser Art verteidigten zumindest temporär einzelne Infloreszenzen von *Agave desmettiana* Pflanzen und versuchten, Besuche anderer Tiere an diesen Blüten zu verhindern. Allerdings handelt es sich bei den *Agave* Infloreszenzen um eine Nektarresource, deren Vorkommen ganz extrem geklumpt ist: Eine einzelne Pflanze produzierte in einer Nacht mit 22 ml bereits eine ausreichende Nektarmenge, um den TEU einer *Glossophaga soricina* vollständig auszugleichen. Die 'economic defendability' wäre bei solch ergiebigen Nektarressourcen daher bereits dann gegeben, wenn ein Tier sich auf die Nutzung einer einzelnen Pflanze beschränkt. Die 'Territorien', die von den Tieren verteidigt wurden, beschränkten sich auch auf einen sehr kleinen Luftraum vom Durchmesser zwischen wenigen Metern bis Dezimetern um eine Infloreszenz herum. Außerdem beobachtete der Autor die Aggressionen einzelner Tiere gegenüber Artgenossen nur während der ersten Stunden einer Nacht, während derer die Nektarsekretionsrate von *A. desmettiana* besonders hoch ist. Bei nachlassender Nektarsekretionsrate verließen die vormals territorialen Tiere die Blüten und suchten, wie die anderen Fledermäuse, andere Futterpflanzen auf.

In der vorliegenden Studie mit der relativ homogenen Ressourcenverteilung über die Untersuchungsfläche erscheint es als unwahrscheinlich, dass einzelne Blüten von den Tieren systematisch gegen andere Tiere verteidigt werden konnten – Um ausreichend Nektar zu erwirtschaften, wäre die Monopolisierung von etwa 10 Blüten durch eine Fledermaus erforderlich gewesen. Bei der vorgegebenen Flächenverteilung der Blüten hätte das zu überwachende Areal eine Größe von ca. 1500 m² umfassen müssen. Wegen der nächtlichen Lebensweise der Tiere und der durch die Vegetation starken Strukturierung der Untersuchungsfläche erscheint es als unwahrscheinlich, dass ein solches Areal von einem einzelnen Individuum effizient überwacht und verteidigt werden kann.

Die Größe individueller Nahrungssuchareale und die Verteilung der Tiere

Wie aus Abbildung 25 hervor geht, besuchten alle 12 Individuen innerhalb der 22 Nächte unterschiedliche Teilareale des gesamten Blütenangebotes, die sich erheblich überlagerten. Obwohl alle Blüten für alle Tiere frei zugänglich waren, nutzte keines der Tiere die ihm angebotenen Blüten in vollem Umfang aus. Die Erneuerbarkeit der Nektarressourcen erlaubte es den Tieren vielmehr, ihr Suchareal auf ein Gebiet zu beschränken, das genügend Nektar produzierende Blüten enthielt, um ihren Tagesenergieumsatz zu decken. Nachdem diese Anzahl einmal gefunden ist, brauchen in der Regel keine weiteren Nahrungsquellen gesucht zu werden; es genügt, die bereits bekannten regelmäßig wieder aufzusuchen. Die Nektarproduktion von natürlichen Blüten unterliegt zwar ebenfalls einer zeitlichen Dynamik, die abhängig ist von der Blühphänologie der Pflanzen. Solche Änderungen gehen in der Regel jedoch langsam vor sich: Eine einmal aufgeblühte Pflanze bleibt für mehrere Stunden oder Tage produktiv, was zur Folge hat, dass die Nektarsekretionsrate einer Blüte und damit die Bedeutung als Ressource für den Konsumenten sich nur relativ langsam ändert. Auch wenn die Dynamik der Blühphänologie sowohl zwischen verschiedenen chiropterophilen Pflanzenarten als auch zwischen individuellen Pflanzen oder Einzelblüten drastische Unterschiede aufweisen (Tschapka, 2004), ist eine einmal gefundene ertragreiche Blüte für eine Blumenfledermaus für die nächsten Stunden oder sogar Nächte eine interessante, weil in Grenzen vorhersagbare Nahrungsquelle.

Literaturverzeichnis

Begon M.E., Harper J.L., Townsend C.R., 1996. Ecology 3rd Edition, Blackwell Science, Oxford.

Brown J.L., 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bull. 76:160-169.

Dobat K., Peikert – Holle, T., 1985. Blüten und Fledermäuse (Chiropterophilie), Frankfurt: Kramer Verlag.

Doncaster C.P., 1990. Non-parametric estimates of interaction from radio-tracking data. J. Theor. Biol. 143: 431 - 443.

Fretwell S.D., Lucas, H.L., 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta Biotheor. 19, 16 – 36.

Garrison J. S. E, Gass C. L., 1999. Response of a traplining hummingbird to changes in nectar availability, Behav. Ecol. 10(6): 714-725.

Gass C.L., 1977, Rufous hummingbird feeding territoriality in a suboptimal habitat, Can. J. Zool. 56: 1535 – 1539.

Gentry A.H., 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America. University of Chicago Press.

Gill F.B.,1988. Trapline Foraging by Hermit Hummingbirds: Competition for an Undefended, Renewable Resource. Ecology 69(6): 1933-1942.

Gill F.B., Wolf, L.L., 1975. Economics of feeding territoriality in the golden - winged sunbird. Ecology 56, 333 – 345.

Hurlbert S.J, 1978. The measurement of niche overlap and some relatives, Ecology 59(1): 67-77.

Kokko H. Sutherland W.J., 1998. Optimal Floating and Queuing Strategies: Consequences for Density Dependence and Habitat Loss, American Naturalist 152(3): 354 – 366.

Krebs C. J., 1998. Ecological Methodology 2nd Ed., Addison – Wesley.

Lemke T. O., 1984. Foraging Ecology of the Long-Nosed Bat, *Glossophaga soricina*, With respect to Resource Availability. Ecology, 65 (2), 538 – 548.

Lewontin R.C., Levins, 1989. On the Characterization of Density and resource Availability.Am. Nat. 134(4): 513-524.

Paton D.C., Carpenter F.L., 1984. Peripheral Foraging by Territorial Rufous Hummingbirds: Defense by Exploitation, Ecology 65(6):1808-1819.

Powell R.A., 2000. Animal Home ranges and Territories and Home Range Estimators. in: Boitani L. & Fuller T.K. (eds.): Research Techniques in Animal Ecology - Controversies and Consequences, Columbia University Press, pp. 65 - 110.

Renner M.J. 1990. Neglected aspects of exploratory and investigatory behavior, Psychobiol. 18, 16-22.

Schenk A.,Obbard M.E., Kovacs K.M., 1998. Genetic relatedness and home-range overlap among female black bears (*Ursus americanus*) in northern Ontario, Canada. Can. J. Zool. 76: 1511-1519.

Spencer S.R., Cameron G.N., Swihart R.K., 1990. Operationally Defining Home Range: Temporal Dependence Exhibited by Hispid Cotton Rats. Ecology 71(5): 1817 – 1822.

Sutherland W. J., 1983. Aggregation and the 'ideal free distribution', J. Anim. Ecol. 52: 821 – 828.

Thiele J., Winter Y., 2004. Hierarchical strategy for relocating food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. Anim. Behav. 69, 315 – 327.

Thomson J.D., Chittka L., 2001. Pollinator individuality: when does it matter? in: Chittka, L. & Thomson J.D. (Hrsg.): Cognitive Ecology of Pollination, Cambridge University Press: 191-214.

Tschapka M., 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats, J. Zool., Lond. 263: 7 – 21.

Winter Y., v. Helversen O., 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. Pp. 148-170. In: Chittka, L. und Thomson, JD. (eds.) Cognitive Ecology of Pollination. Cambridge: Cambridge University Press.

Winter Y., Stich K.P., 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. Journal for Experimental Biology 208: 539-548.

Wyman R.L., Hotaling, L., 1988. A test of the model of the economic defendability of a resource and territoriality using young *Etroplus maculatus* and *Pelmatochromis subocellatus* kribensis. Environmental biology of fishes, 21(1): 69-76.

Zar J.H., 1999. Biostatistical Analysis, 4th. Edition, Prentice Hall.

4. Erlernen lokaler Ressourcenverteilungen durch Blumenfledermäuse an einem Blütenfeld aus künstlichen Blüten im Freiland

Einleitung

Theoretische Modelle der Optimalen Nahrungssuchstrategie ('Optimal foraging strategy') sagen voraus, dass Tiere den Energieertrag ihrer Nahrungssuchaktivitäten steigern, indem sie ihr Suchverhalten in geeigneter Weise an die Ressourcenverfügbarkeit ihrer Umwelt anpassen (z.B. Pyke, 1984; Perry & Pianka, 1997; Kacelnik & Vasquez , 1998). Es gibt viele Mechanismen, die zu einer Optimierung der Nahrungsaufnahmerate führen können. Einfache Stimulus - Antwort Reaktionen, wie sie beispielsweise im Falle einer Taxis verwirklicht sind, bei der der Nahrungssucher einem z.B. chemischen Signalgradienten folgt, können Verhalten bereits entscheidend optimieren. Im Gegensatz dazu sind bei höheren Tieren in der Regel auch komplexere kognitive Leistungen beteiligt, um eine solche Verhaltens- und damit Ertragsoptimierung zu erreichen (Tolman, 1967, Dukas, 1998). Ein kognitiver Prozess verlangt vom Nahrung suchenden Tier Entscheidungen aufgrund seiner internen Repräsentation seiner Umwelt zu treffen, um zielgerichteter zu den verfügbaren Ressourcen zu finden und dadurch den Zeit-und Energieaufwand je aufgenommener Nahrungseinheit zu minimieren. Nahrung ist in den Umwelten der meisten Tiere nur limitiert verfügbar und dispers verteilt, daher ist für mobile Individuen verfügbares Wissen um die räumliche Verteilung der Nahrung besonders wichtig. Die Informationen, die einem Tier über die Ressourcenverteilung in seiner Umwelt zur Verfügung stehen, müssen allerdings zunächst aktiv erlernt werden, bevor sie genutzt werden können. Während dieses Lernprozesses kann die Exploration der Umgebung, also das Sammeln von raumgebundener Information ganz im Vordergrund stehen. Erst wenn ein Tier zu einem späteren Zeitpunkt genügend Information über die Ressourcenverteilung hat, können die Ressourcen mithilfe der vorhandenen Informationen zielgerichteter wiedergefunden werden. Es ist nahe liegend, dass der energetische Nutzen, den ein Tier mit dem Informationserwerb erzielt, größer sein muss, als die Kosten, die es vorher zum Sammeln der Information aufwenden musste, andernfalls ist das Erlernen der Ressourcenverteilung und die spätere Anwendung dieser Informationen bei der Nahrungssuche keine rentable Strategie. Der Nutzen des Wissens über die Ressourcenverteilung ist deswegen nicht nur von der gesamten Verfügbarkeit von Nahrung abhängig, sondern auch von der Variabilität und Vorhersagbarkeit der Umwelt: Je konstanter die Umwelt ist, in der ein Tier lebt, um so geringer ist der Aufwand, der notwendig ist, um durch Lernen effizienteres Verhaltens zu erzielen. Im einfachsten Fall, wie bei der Gefangenschaftshaltung von Tieren, genügt es, eine oder wenige Lokalitäten mit hoher Nahrungsdichte ein einziges Mal zu erlernen – in der Regel sind die räumlichen Verteilungsmuster der Nahrungsquellen unter natürlichen Bedingungen aber viel komplexer und zusätzlich oft noch zeitlich variabel. Eine Abstimmung des Nahrungssuchverhaltens auf die zeitliche und räumliche Dynamik der Ressourcenverfügbarkeit wird daher nur dann erfolgreich sein, wenn die Geschwindigkeit, mit der ein Tier die Verteilungsmuster der Ressourcen erlernt, höher ist, als die Geschwindigkeit, mit der sich seine Umwelt ändert (Dukas, 1998; Kerr & Feldman, 2003).

Die situationsangemessene Lernfähigkeit eines Nahrungssuchers richtet sich also nach der Variabilität des Habitats, in dem die Nahrung gesucht wird. Doch worin besteht diese Variabilität ?

In Systemen mit nektarivoren Tieren und deren pflanzlichen Ressourcen hat die Variabilität der Nahrungsressourcen zugleich morphologische, räumliche und zeitliche Komponenten und wird zum

großen Teil von den Eigenschaften der Pflanzen bestimmt: Die Morphologie und die Signaleigenschaften der Blüten bestimmen ganz wesentlich die Schwierigkeit der Suchaufgabe, die entsprechend den Überlegungen der 'Signal Detection Theory' neben dem Signal / Rauschverhältnis in einer strukturierten Umgebung auch von dem Detektions- und Diskriminationsvermögen des Tieres abhängig ist (z.B. Wiley, 1994; Dukas & Ellner, 1997; Winter & v. Helversen, 2001). Die räumliche und zeitliche Variabilität der Ressourcen ergibt sich maßgeblich aus den folgenden sechs Faktoren, die sich im Wesentlichen bezüglich ihrer Bandbreite unterscheiden:

Mittel- bis langfristig, also während des Zeitraumes einzelner Nächte bis mehrere Jahre wird das Vorhandensein von Ressourcenpunkten an einem Ort bestimmt durch *i.* die räumliche Verteilung der Pflanzenarten im Habitat, *ii.* den jahreszeitlichen Verlauf der Blühphasen einer Pflanzenpopulation und *iii.* die Blühintensität einer individuellen Pflanze in einer bestimmten Nacht.

Kurzfristig, innerhalb einer Nacht bestimmen drei weitere Faktoren die Ressourcenverfügbarkeit an einem Ressourcenpunkt: *iv.* die Höhe der Nektarsekretion einer Blüte, *v.* die Veränderung dieser Sekretionsrate im Verlauf der Nacht (s. Abbildung 30, vgl. Tschapka, 1998), und *vi.* die Nahrungssuchaktivitäten der Konsumenten (Dobat & Peikert – Holle, 1985; Tschapka, 1998; Gegear & Laverty, 2001). Blütenbesucher beuten eine Blüte ganz oder teilweise aus und erzeugen somit lokale Lücken in der Ressourcenverteilung. Abhängig von der Nektarsekretionsrate der Pflanze dauert es unterschiedlich lange, bis eine solche lokale Ressourcendepression wieder verschwindet.

Die Ortskonstanz der Pflanzen und die in wichtigen Parametern quantifizierbare Dynamik der Ressourcenverfügbarkeit macht Blüten-Bestäubersysteme zu einem besonders geeigneten Modell für die Untersuchung räumlichen Lernens in einer variablen Umwelt. Entsprechend gut erforscht ist daher bereits das Nahrungssuchverhalten von nektarivoren Vögeln und Insekten (z.B. Pyke, 1978; Schmid-Hempel, 1987; Sutherland & Gass, 1995; Zeil et al. 1996). Die vorliegende Studie wurde dagegen mit Blüten besuchenden, nektarivoren Fledermäusen durchgeführt.

Unter den Säugetieren tritt Nektarivorie insbesondere bei altweltlichen Flughunden und den hier verwendeten Blumenfledermäusen (Glossophaginae) der Neotropis auf. Die Lebensweise der Glossophaginen Mittel- und Südamerikas, einer Unterfamilie der Phyllostimidae hat viele Gemeinsamkeiten mit derjenigen von Kolibris: Sie entnehmen den Nektar im Schwirrflug aus Blüten, eine Ernährungsweise, die mit sehr hohen energetischen Kosten verbunden ist (Voigt & Winter, 1999; Dudley & Winter, 2002). Daher liegt die Vermutung nahe, dass Blüten besuchende Fledermäuse über ein gut entwickeltes Ortsgedächtnis verfügen, mit dem sie die Effizienz ihrer Nahrungssuchaktivitäten steigern. Evidenzen dafür geben bisher durchgeführte Studien zur räumlichen Orientierung von Blumenfledermäusen in Laborparadigmen:

Blumenfledermäuse der Gattung *Glossophaga* finden bevorzugt unter Benutzung ihres Ortsgedächtnisses an eine bereits bekannte Futterquelle zurück. Eine solche Orientierung nach räumlichen Merkmalen führt schneller zum Ziel, als nach strukturellen Merkmalen der Futterquelle(Thiele & Winter, 2005).

Diese Leistung beschränkt sich aber nicht nur auf Einzelblüten. Blumenfledermäuse sind in der Lage, sich in komplexen Laborumwelten im Langzeitgedächtnis die Einzelpositionen von 32 belohnenden innerhalb einer Gruppe von 64 Blüten zu merken. Eine solche Leistung ist bislang für kein anderes Säugetier experimentell nachgewiesen worden. Darüber hinaus merken sich die Fledermäuse auch ihre eigenen Aktionen und vermeiden Wiederbesuche an bereits ausgebeuteten Blüten, solange diese nicht erneut aufgefüllt wurden (Winter & Stich, 2005; Stich & Winter

submitted). Sie verfügen also auch über ein leistungsfähiges, räumliches Arbeitsgedächtnis.

Daraus ergibt sich die Frage, in welcher Weise diese im Labor beobachteten kognitiven Leistungen im Kontext der räumlichen und zeitlichen Variabilität und Komplexität natürlicher Lebensräume ihre Anwendung finden. Unter Freilandbedingugen wird die Lernsituation komplexer, weil die Ziele in der Regel über größere Distanzen verteilt sind und daraus höhere Fortbewegungskosten entstehen. Außerdem wird wegen der unübersichtlichen Strukturierung der Umwelt die Exploration des Habitats erschwert und der Wert einer Information über die Position einer Ressource relativiert, weil die zeitliche Dynamik der Ressourcenproduktion, bereits innerhalb einer einzelnen Nacht die räumliche Verteilung der Energieerträge im Habitat erheblich verändern kann.

Ziel dieser Arbeit war es, herauszufinden, ob Blüten besuchenden Fledermäusen ein Erlernen der räumlichen Ressourcenverteilung auch unter der erhöhten Variation der Ressourcen unter Freilandbedingungen möglich ist, und wie schnell sie Informationen in einer variablen Umwelt erwerben können. Dazu wurde im Freiland mit künstlichen, computergesteuerten Blüten ein experimentelles Ressourcenfeld mit definierbarer Ressourcenverfügbarkeit etabliert und das Nahrungssuchverhalten frei lebender, aber über Transponder identifizierbarer Fledermäuse quantifiziert. Die räumliche Verteilung experimenteller Ressourcenqualitäten war auf dem Ressourcenfeld inhomogen. Die Tiere konnten den Ertrag ihrer Nahrungssuche in erster Linie dadurch optimieren, dass sie die Unterschiede in den Nektarsekretionsraten innerhalb des Feldes erlernten. In zwei Experimenten wurde die zeitliche Komponente der Variabilität verändert.

Im ersten Experiment wurden die Tiere mit Beginn des Experiments mit einer für sie neuen Ressourcenverteilung konfrontiert, die für die Dauer des Experiments konstant blieb. Die zeitlich-räumliche Dynamik der Ressourcenverteilung wurde vorgegeben über eine mittelfristig unveränderte Anordnung von zwei unterschiedlich ergiebigen Blütentypen. Kurzfristige lokale Ressourcendepressionen wurden nur von den Tieren selbst erzeugt als Folge ihrer eigenen Nahrungssuchaktivitäten.

Im zweiten Experiment wurde ebenfalls mit zwei unterschiedlichen Blütentypen experimentiert, allerdings war die zeitliche Variabilität der Ressourcenverteilung höher als im ersten Versuch, da die räumliche Verteilung der Blütentypen jede Nacht verändert wurde.

Mit diesen Experimenten wurde untersucht, ob und wie schnell das Nahrungssuchverhalten an eine veränderte Umwelt angepasst wurde und darüber hinaus, ob die Tiere in der Lage sind, sich an das Ausmaß der Variabilität in ihrer Umwelt gezielt und flexibel einzustellen: Unter natürlichen Bedingungen kann die räumliche Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen täglich variieren. Aber auch das Ausmaß dieser Veränderung über 24 Stunden kann variieren. Es ist eine offene Frage, ob sich Tiere in ihrem Lern - und Explorationsverhalten im natürlichen Lebensraum an das aktuelle Ausmaß der Ressourcenvariabilität anpassen können.

Allgemeine Methoden

Lage der Untersuchungsfläche, Markierung der Tiere

Die Experimente wurden durchgeführt auf einer 1ha großen quadratischen Untersuchungsfläche auf dem Gelände der biologischen Station La Selva, Costa Rica (Provinz Heredia). Die gesamte Untersuchungsfläche ist mit Sekundärwald bewachsen und ist Teil eines großen, zusammenhängenden Waldgebietes (Mc Dade et al., 1994). Vor Beginn des Experiments wurden auf der Untersuchungsfläche und in der näheren Umgebung (bis maximal 300 m von der Untersuchungsfläche entfernt) Blumenfledermäuse der Art *Glossophaga commissarisi* gefangen,

mit Transponderhalsbändern markiert und unmittelbar am Fangort wieder freigelassen. (Detaillierte Angaben zur Lage der Untersuchungsfläche siehe Kapitel 1, Tierliste: siehe Anhang A).

Technische Einrichtung

Auf der Untersuchungsfläche wurden 50 künstliche Blüten in einem regelmäßigen, diagonal-rechtwinkligem Raster installiert (Kapitel 1, Abbildung 6). Über Kabel war jede einzelne Blüte mit einem Steuerrechner verbunden. Ein Besuch einer markierten Fledermaus an einer Blüte wurde mit einer IR-Lichtschranke registriert, die sich im Inneren der Blüte befand. Am vorderen Rand der „Blütenkrone“ befand sich die Antenne eines Transponderlesegerätes. Während des Blütenbesuches gelangte der Transponder am Halsband des Tieres in die Reichweite der Antenne, so dass das Individuum identifiziert und jeder Blütenbesuch individuell einem Tier zugeordnet werden konnte. Aus den gewonnenen Daten ließen sich später die Suchaktivitäten der Tiere individuell rekonstruieren. Besuche der Tiere an den künstlichen Blüten wurden mit geringen Mengen Zuckerlösung (17 %) belohnt. Die jeweils abgegebene Menge wurde über die computergesteuerte Öffnungsdauer eines Magnetventils bestimmt.

Die Computersteuerung jeder einzelnen Kunstblüte ermöglichte es, realistische Nektarsekretionsraten an den Kunstblüten zu simulieren. Die Nektarabgabemenge an einer Blüte wurde für jeden Blütenbesuch individuell berechnet und ergab sich aus der experimentell vorgegebenen Sekretionsrate (µl/h), der Nektarkapazität einer Blüte (in µl, s.u.) und dem Zeitintervall seit dem letzten Entleeren der Blüte.

In Anlehnung an natürliche, fledermausblütige Pflanzen wie zum Beispiel die nach unten geöffnete *Markea neurantha* hatte der hier simulierte Blütentyp nur eine begrenzte Nektarhaltekapazität (Tschapka, 1998). Damit war sichergestellt, dass die an ein Tier ausgegebene Nektarmenge auch vollständig von diesem Tier entnommen werden konnte. Die Nektarhaltekapazität unterschied sich bei den verschiedenen Blütentypen, wurde jedoch im gleichen Experiment von allen Blüten nach der gleichen Sekretionsdauer erreicht. In den hier beschriebenen Experimenten betrug die bei einem Besuch maximal abgegebene Nektarmenge 80µl – eine Menge, die von *Glossophaga commissarisi* problemlos in einem einzelnen Schwirrflugereignis aus einer Blüte entnommen werden kann (Tschapka, 1993). Die langsame Nachbildung von Nektar durch die Blüten hatte zur Folge, dass frühestens 30 Sekunden nach einem Kunstblütenbesuch erneut Nektar abgegeben werden konnte.

Jede Fledermaus wurde beim Blütenanflug in Echtzeit identifiziert und die abzugebende Nektarmenge aktuell berechnet und ausgegeben. Um Interaktionen zwischen Versuchstieren in Form von Ausbeutekonkurrenz als experimentell nicht kontrollierbare Ursache von Variabilität auszuschließen, wurde für jedes Individuum, das die Blüten besuchte, an jeder Blüte ein eigenes „Nektarkonto“ berechnet. Das für die Abgabemenge relevante Sekretionsintervall begann stets mit dem vorhergehenden letzten Besuch des selben Individuums an dieser Blüte. Dadurch wurde die Nektarverfügbarkeit der Blüten nicht von den Nahrungssuchaktivitäten anderer Individuen beeinflusst, bzw. die Ausbeutekonkurrenz als Variabilitätsfaktor ausgeschlossen. Es besuchten zwar mehrere Individuen das selbe, experimentelle Ressourcenfeld, jedem einzelnen Individuum stand aber ein von den Aktivitäten der anderen Individuen unabhängiges Ressourcenangebot zur Verfügung.

Ressourcendichte auf der Untersuchungsfläche

Das experimentelle Ressourcenfeld auf der Untersuchungsfläche bestand aus 50 künstlichen Blüten. Die Blütendichte lag damit im Bereich natürlich vorkommender chiropterophiler Pflanzen (Tschapka, 2004, siehe auch Kap. 1 (Methoden) und Abb.6 dort).

Es gab jeweils zwei Blütentypen, die sich nur bezüglich der Nektarsekretionsrate unterschieden. Die Blüten waren mit keinen äußeren Merkmalen ausgestattet, anhand derer sie individuell unterscheidbar gewesen wären oder aus denen auf die Qualität der Blüte geschlossen werden konnte. Eine Assoziation zwischen Lokation und Qualität einer Blüte musste daher durch mehrmaliges Besuchen einer Blüte durch ein Tier erst erlernt werden.

Vor dem Beginn der Experimente waren alle Blüten auf der Untersuchungsfläche gleich ergiebig. Tiere, die bereits vorher auf der Untersuchungsfläche nach Nahrung gesucht hatten, verfügten deshalb nicht über Vorabinformationen über die Qualität der Ressourcen während der Versuche.

Die beiden Teilexperimente (räumliches Lernen bei niedriger Variabilität vs. Lernen bei hoher Variabilität) werden im Folgenden separat beschrieben.

Experiment 1: inhomogene Ressourcenverteilung in räumlich und zeitlich stabiler Umwelt

In diesem Experiment wurden Versuchstiere mit dem einfachen Fall einer konstanten Ressourcenverteilung über mehrere Nächte konfrontiert. Die Ressourcenverteilung auf der Untersuchungsfläche war vor dem Beginn des Versuchs für mehrere Nächte einheitlich - alle Blüten waren qualitativ gleichwertig. In der ersten Versuchsnacht wurden die Tiere dann mit einer neuen, inhomogenen Ressourcenverteilung konfrontiert und diese wurde für die Zeitdauer des gesamten, 4-tägigen Experiments beibehalten.

Es wurde untersucht, wie stark sich der Einfluss lokal unterschiedlicher Nektarertragsraten auf das Nahrungssuchverhalten der Tiere auswirkt. Dabei wurde das räumliche Muster der Ressourcenverteilung über vier aufeinander folgende Nächte beibehalten, um eine mittelfristige Änderung des Nahrungssuchverhalten der Tiere zu dokumentieren. Aufgrund der längeren Konstanz der Ressourcenverteilung konnten die Tiere in jeder Nacht die Informationen über die Ressourcenverteilung der vorangegangenen Nacht erneut anwenden, vorausgesetzt, dass diese Information während der inaktiven Phase über den Tag bis zum Beginn der nächsten Nacht gespeichert wurde.

Methoden

Ressourcenverteilung und zeitlicher Ablauf des Experiment 1

Von den 50 Kunstblüten auf der Untersuchungsfläche waren 30 vom Typ „Standard“ einer Produktivität von 10 µl /15 min und 20 vom Typ „ergiebig“ mit 40 µl / 15 min. Die Blüten wurden über der Untersuchungsfläche gleichmäßig verteilt, so dass sich keine Häufungen von ergiebigen oder Standardblüten auf der Untersuchungsfläche ergaben (Abbildung 27).

Die zwei unterschiedlichen Qualitätsklassen der Blüten wurden so gewählt, dass auch aus den Blüten der minderen Qualität unter Einhaltung des Mindest – Wiederbesuchsintervalls (30 s) zu jeder Zeit ein – wenn auch geringerer - Nektarertrag erzielt werden konnte. Der Maximalwert der Nektarsekretion stand in einer Blüte nach 15 Minuten Wartezeit nach dem letzten Besuch bereit,

allerdings war der Ertrag an den ergiebigen Blüten vier mal so groß, wie an den Standardblüten.

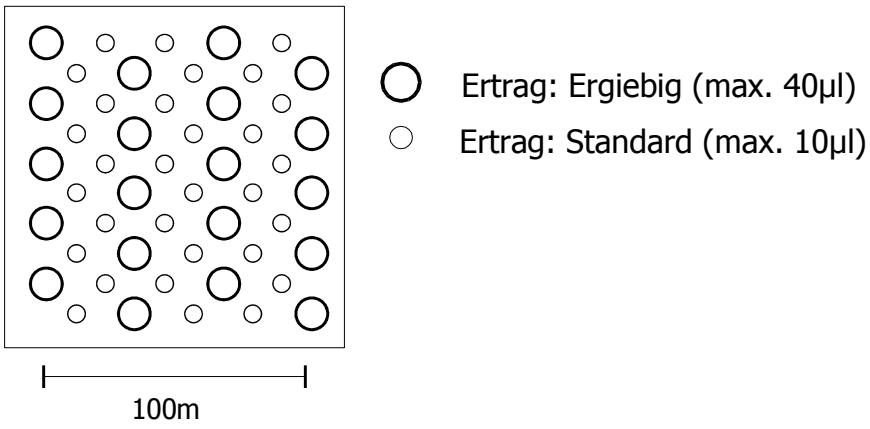


Abbildung 27:Verteilung der zwei Kunstblütentypen auf der Untersuchungsfläche im Versuchszeitraum Experiment 1

Vier Nächte vor dem Beginn des Experiments betrug die Sekretionsrate an allen 50 Kunstblüten 120 µl/h bei einem Maximalwert von 40 µl Nektar. Tiere, die bereits vor Beginn des Experiments auf der Untersuchungsfläche nach Nahrung suchten, kannten zwar bereits die Lokation der Nahrungsquellen, da aber während dieser Vorlaufphase alle Blüten qualitativ gleichwertig waren, beschränkte sich die nutzbare Information, die diese Tiere hatten, nur auf die Kenntnis der Lokation der installierten Blüten, nicht jedoch auf ihre Qualität. Die anschließende Versuchsphase, während der die Blüten durch eine der zwei verschiedenen Blütenqualitäten ausgezeichnet waren, dauerte vier Nächte. Alle Tiere, die an dem Versuch teilnahmen, waren durch vorherige Experimente mit dem Kunstblütenfeld vertraut, aber nur zwei der beteiligten Tiere (Nr. 184 und 186) besuchten die Untersuchungsfläche in den Nächten vor dem Beginn der Experimentierphase regelmäßig (Tabelle 7).

Statistische Analyse der Lernkurven

Als Maß für den Lernerfolg eines Tieres wurde der Anteil an Besuchen an angereicherte Blüten berechnet. Bei der Relation 'ergiebig' zu 'Standard' von 20 zu 30 betrug dieser Erwartungswert 40 % Besuchsanteil an 'ergiebig' für ein Tier, das zufällig auswählte.

Zur statistischen Analyse dieses Präferenzmaßes wurde ein Generalisiertes Lineares Modell an die Daten angepasst (GLM, SAS Statistical Package, V 8.0, Procedure genmod).

Die Präferenz eines Tieres für einen der beiden Blütentypen ist ein binomiales Merkmal, da jeder Besuch aus einer Entscheidung zwischen zwei Merkmalen resultiert (Blütentypen 'ergiebig' oder 'Standard'). Deshalb wurde eine Logit-Linkfunktion und eine Binomialverteilung der Daten zur Berechnung der Modellparameter angenommen. Die Identität der Tiere ging als Klassenvariable („repeated subject“) in das Modell ein, die Korrelationsstruktur wurde als Autoreggression (Type AR(1)) gewählt. Bei der Berechnung der Modelle wurde die dscale - Option aktiviert, um eine Überdispersion zu korrigieren, wenn die Devianz von 1 abwich (vgl. Crawley, 1993).

Als abhängige Variable des GLM wurde der Anteil der Entscheidungen für angereicherte Blüten je 50 Besuche gewählt. Als erklärende Faktoren gingen die Variablen „Nacht Nummer“ und „Besuchsnummer“, sowie deren Interaktionsterm „Nacht Nummer * Besuchsnummer“ in das

Modell ein. Diese beiden Variablen waren wie folgt definiert:

Da nicht alle Tiere zum selben Zeitpunkt auf der Untersuchungsfläche eintrafen, musste die experimentelle Nacht 1 eines Tiers individuell festgelegt werden: als erste Nacht wurde die erste Nacht nach der Vorlaufnacht gezählt, innerhalb der ein Tier mindestens 50 mal registriert wurde. Alle weiteren Nächte wurden fortlaufend nummeriert (siehe Tabelle 7).

Zur Ermittlung des minimal adäquaten Modells wurde zunächst ein Modell mit den Faktoren „Nacht Nummer“ und „Besuchsnummer“, sowie deren Interaktionsterm formuliert. Ausgehend von diesem Modell wurde das Minimalmodell durch schrittweise Elimination der nicht signifikanten Faktoren ($p > 0.05$) ermittelt.

Ergebnis Experiment 1

14 Tiere besuchten die Blüten der Untersuchungsfläche während der Experimentierphase. Insgesamt wurden in diesem Zeitraum von den Tieren 8777 Blütenbesuche registriert. 6 Tiere wurden von der Auswertung ausgeschlossen, da von ihnen jeweils weniger als 100 Einzelbesuche während der Experimentierphase registriert wurden. Von den verbliebenen 8 Tieren wurden alle Tiernächte ausgeschlossen, die weniger als 50 Blütenbesuche umfassten. Der Datenumfang aller in die Datenauswertung einbezogenen Tiernächte ist in Tabelle 7 angegeben.

Tabelle 7: Anzahl nächtlicher Blütenbesuche von 8 Tieren. Die Daten der Vorlaufnächte gingen nicht in die Auswertung der Lernkurve ein. Daten, die zur Analyse ausgewertet wurden, sind fett wiedergegeben. Die Nachtnummern der Experimentierphase wurden individuenspezifisch vergeben und entsprechen nicht den Nummern in Spalte 1 (siehe Text).

Tiernummer	***113*** ♂	***115*** ♂	***141*** ♂	***178*** ♂	***182*** ♂	***184*** ♂	***186*** ♀	***187*** ♀
1. Vorlaufnächte								
1	-	-	-	14	-	205	602	-
2	-	-	-	7	-	164	382	-
3	-	-	-	60	-	356	303	-
4	-	-	-	114	2	737	394	-
2. Nächte im Experiment								
1	2	-	-	12	26	5	**141**	14
2	**92**	5	**579**	**68**	**112**	**678**	**522**	9
3	**453**	**580**	**630**	**521**	16	**824**	**586**	**578**
4	**151**	**65**	**257**	**596**	-	**682**	**436**	**137**

Innerhalb der ersten 50 Blütenbesuche nach der Ankunft der Tiere auf der Untersuchungsfläche lag der Besuchsanteil am Blütentyp 'ergiebig' nahe beim Erwartungswert für Zufallswahl von 40%. Mit zunehmender Erfahrung bevorzugten die Tiere die ergiebigen Blüten gegenüber den 'Standard' Blüten: Nach etwa 700 Besuchen verdoppelte sich der Anteil der besuchten ergiebigen Blüten und und zwischen 1000 und 1500 Besuchen entfielen 95 % aller Besuche auf diesen Blütentyp (Abb.28).

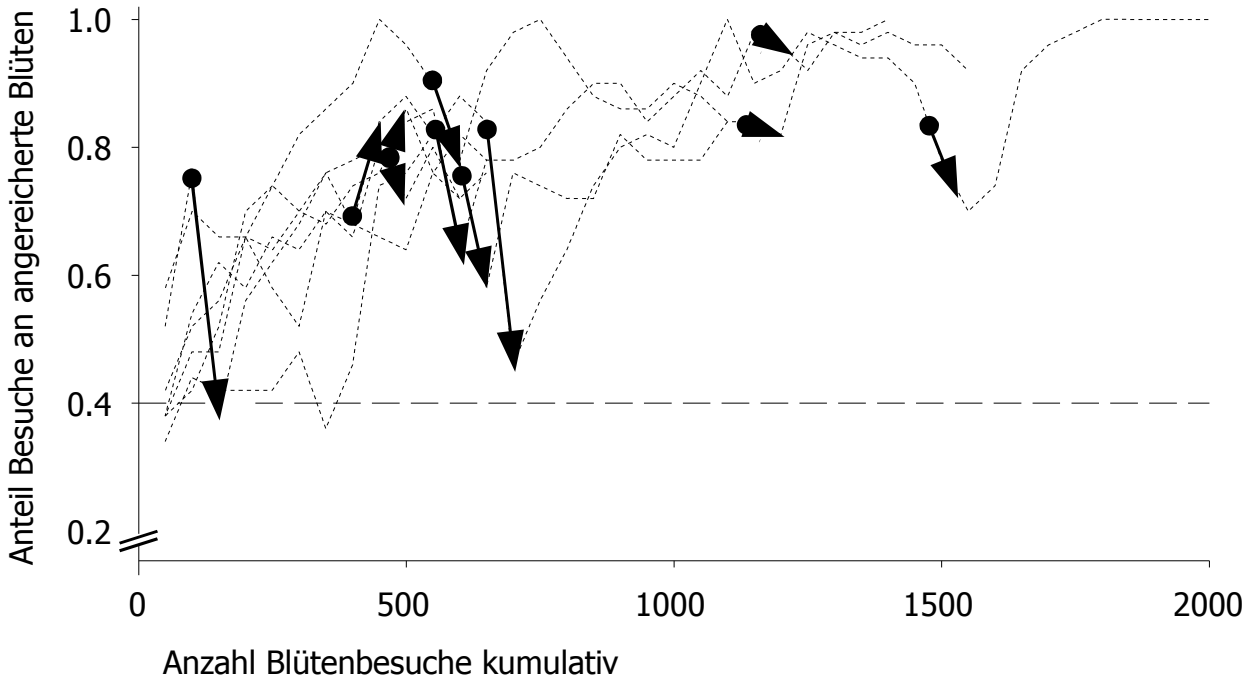


Abbildung 28: Individuelle Wahlkurven: Präferenz für den Blütentyps 'ergiebig' in Experiment 1 (Punktlinien). Pfeile verbinden jeweils zwei Datenpunkte eines Individuums, die - bedingt durch die inaktive Hellphase des Tages - zeitlich 12 h getrennt sind. Dabei bedeutet jeweils der Pfeilursprung: Wahlverhalten während der letzten 50 Besuche am Ende einer Nacht, bzw. die Pfeilspitze: Wahlverhalten während der ersten 50 Besuche zu Beginn der nächsten Nacht. Gestrichelte Linie: Zufallserwartung. Die Daten basieren auf N = 8 Tieren.

Tabelle 8: Ergebnisse der Signifikanztests des im minimal adäquaten Generalisierten Linearen Modell enthaltenen Parameter für die Lernkurven bei täglicher Zählung.

Source	FG	Wald χ^2	p
Nachtnummer * Besuchsnummer	1	0.01	0.9321
Nachtnummer	1	5.22	0.0223 *
Besuchsnummer	1	4.22	0.0400 *

Die in einer Nacht erlernte Präferenz für ergiebige Blüten wurde allerdings trotz unveränderter räumlicher Anordnung nicht vollständig von einer Nacht auf die nächste übertragen, denn zwischen zwei Nächten nahm die erworbene Präferenz für ergiebigere Blüten in 9 von 11 Fällen wieder ab. Sie lag zu Beginn einer Nacht signifikant unter der Präferenz, die die Tiere bereits zum Ende der Vornacht erworben hatten. Im Durchschnitt betrug die Differenz zwischen den Präferenzen vor und nach einer Hellphase 12,4% (± 15,8%, p = 0.027, t-Test, t_{10} = - 2.59, Abbildung 28).

Aus diesem Grund wurde der Lernerfolg in der statistischen Analyse modelliert als kombinierter Effekt zweier überlagerter Lernprozesse: Ein Lernprozess, der innerhalb einer Nacht stattfand (Faktor 'Besuchsnummer'), sowie eines zweiten der sich über alle aufeinanderfolgenden Versuchsnächte erstreckte (Faktor 'Nachtnummer'). Die Faktoren beider Prozesse erwiesen sich als

signifikant ($p < 0.001$) im minimal adäquaten GLM (Modell: Tab. 8, Post-hoc-Tests: Tab. 9). Abbildung 29 zeigt die Rohdaten und den Verlauf der an die Rohdaten angepassten Gleichung des minimal adäquaten GLM.

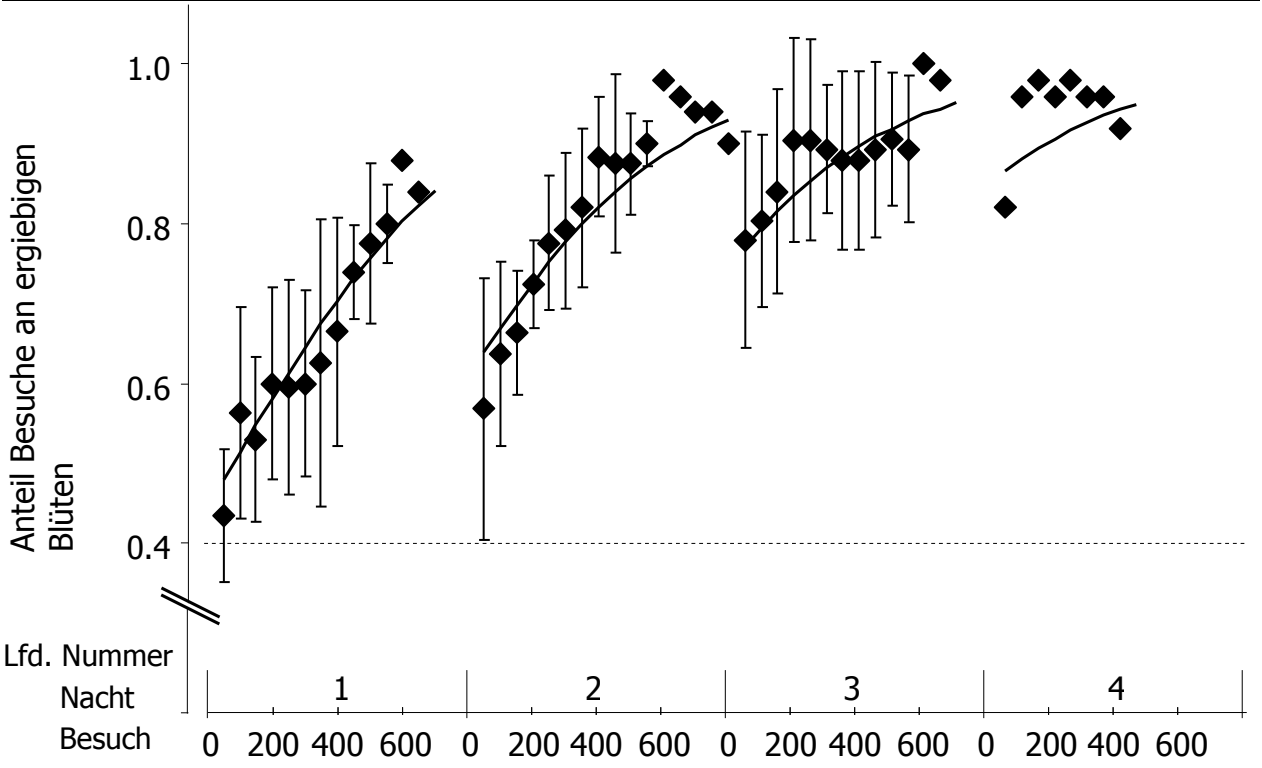


Abbildung 29: Symbole: Präferenz für ergiebige Blüten der acht Tiere, die während der vier Nächte der Versuchsphase von Experiment 1 die Kunstblüten besuchten (±S_D). Das an die Daten angepasste GLM ist als durchgezogene Linie eingezeichnet. Die gepunktete Linie markiert den Präferenzwert für Zufallswahl.

Tabelle 9: Ergebnisse des Post-hoc-Tests für die Faktoren des minimal adäquaten Modells; SF: Standardfehler; *: signifikant.

Parameter	Wert	SF	95%		Z	p
y-Achsenabschnitt	-0.8644	0.3991	-1.6467	-0.0822	-2.17	0.0303 *
Nachtnummer	0.6506	0.1856	0.2868	1.0145	3.5	0.0005 *
Besuchsnummer	0.0027	0.0004	0.0019	0.0034	6.91	<0.0001 *

Die Gleichung des ermittelten minimal adäquaten GLM lautet:

$$Präferenzwert = \frac{1}{1 + e^{0.8644 - 0.0027 \cdot Besuchsnummer - 0.6506 \cdot Nachtnummer}}$$

Die Modellkurve zeigt die Effekte der beiden überlagerten Prozesse deutlich an: Trotz gleich

bleibender räumlicher Blütenkonfiguration über die gezeigten Versuchsnächte sank die Präferenz für ergiebige Blüten zwischen zwei Nächten immer wieder ab. Nach der täglichen Ruhephase begannen die Tiere mit einer niedrigeren Präferenz für die ergiebigeren Blüten nach Nektar zu suchen, als sie in der Nacht zuvor erlernt hatten. Da die Tiere trotzdem jede Nacht in den frühen Abendstunden auf einem höheren Präferenzniveau mit der Suche begannen, als zum selben Zeitpunkt der Vornacht und zusätzlich jede Nacht die ergiebigeren Blüten zunehmend präferierten ergibt sich insgesamt eine Steigerung der Präferenzen bzw. ein allmähliches Erlernen der Blütenkonfiguration über alle vier Nächte.

Experiment 2: Erlernen einer räumlich inhomogenen Ressourcenverteilung in einer sich tageszeitlich ändernden Umwelt

In Experiment 1 wurde gezeigt, dass *Glossophaga commissarisi* zwischen unterschiedlich ergiebigen Ressourcenstandorten im Freiland diskriminieren kann, wenn die gefundene räumliche Heterogenität über mehrere Nächte zeitlich konstant ist: Die Ergiebigkeit eines einzelnen Standortes änderte sich im Versuchszeitraum weder zwischen den Nächten noch innerhalb einer Nacht und es dauerte ungefähr vier Nächte, bis die Tiere auf hohem Niveau zwischen unterschiedlich ergiebigen Blütentypen bei konstanter räumlicher Anordnung unterschieden. Experiment 2 wurde durchgeführt, um die Reaktion der Tiere auf eine schneller verlaufende Veränderung der Nahrungsverteilung zu testen. Entsprechend natürlicher Ressourcendynamiken geschahen Änderungen auf zwei räumlich-zeitlichen Skalen: In jeder Nacht änderte sich die lokale Ergiebigkeit eines Standortes und damit die Verteilung von zwei unterschiedlich ergiebigen Blütentypen zwischen diesen Standorten, während die Lokalitäten der Blüten über alle Experimentiernächte hindurch beibehalten wurden. Damit wurde eine natürliche Situation simuliert, in der eine Pflanze zwar auch in aufeinander folgenden Nächten Blüten produzieren kann, diese sich in ihrer Ergiebigkeit aber zwischen zwei Nächten unterscheiden können. Außerdem veränderte sich in Experiment 2 die Qualität eines einzelnen Standortes innerhalb einer Nacht. Dies geschah in Anlehnung an den nächtlichen Verlauf natürlicher Sekretionsraten. Die Sekretionsparameter der künstlichen Blüten innerhalb einer Nacht wurden schrittweise in vier Stufen verändert. Damit war die räumliche Heterogenität der Ressourcenverteilung innerhalb einer Nacht in Experiment 2 hauptsächlich eine Folge allmählich divergierender Sekretionsraten zwischen zwei unterschiedlichen Blütentypen.

In diesem Experiment befanden sich die Blüten des langlebigeren Typs in jeder Nacht an einer neuen räumlichen Position relativ zu den Positionen in der Vornacht. Außerdem hatten alle Blüten zu Beginn einer Nacht zunächst identische Eigenschaften. Das nächtliche Suchmuster konnte also nur auf Grundlage ganz aktueller Informationen optimiert werden. Daraus resultierte eine wesentlich größere Variabilität der Ressourcenverfügbarkeit, als im ersten Experiment. Konstant blieb dagegen die nächtliche Dynamik der Nektarproduktion zwischen den beiden Blütentypen. Falls die Tiere kognitiv in der Lage wären, Blütentypen innerhalb einer Nacht anhand ihrer Sekretionseigenschaften zu erkennen und eine Erwartung über den Sekretionsverlauf zu entwickeln, dann müssten sie sich unter diesen Umständen auch jede Nacht gezielter auf eine bevorstehende, nächtliche Ressourcendynamik einstellen können, da sie bereits während der Vornächte Informationen über die allgemeine zeitliche Variabilität der Blüten gesammelt hatten.

Die Erwartung ist, dass Tiere in diesem Fall in aufeinander folgenden Nächten zunehmend schneller Präferenzen für den langlebigeren Blütentyp ausbilden. Eine solche Anpassung des

Nahrungssuchverhaltens würde man auf der Grundlage eines auf rein assoziativem Lernen beruhenden Verhaltens nicht erwarten, da die unmittelbaren Belohnungserfahrungen der Tiere in jeder Nacht identisch waren, die Informationen aus einer vorangegangenen Nacht sich jedoch nicht mit der konkreten Situation in der Folgenacht zur Deckung bringen ließen.

Methoden

Nektarsekretionsraten und Verteilung der Blütentypen in Experiment 2

Alle 50 Blüten begannen ihre Nektarproduktion jede Nacht mit der selben Sekretionsrate und veränderten diese Eigenschaft erst im Verlauf dieser Nacht (Abb. 30 A). Wie bereits im ersten Teilexperiment gehörte jede Blüte einem von zwei Blütentypen an - „kurzlebig“ bzw. „langlebig“

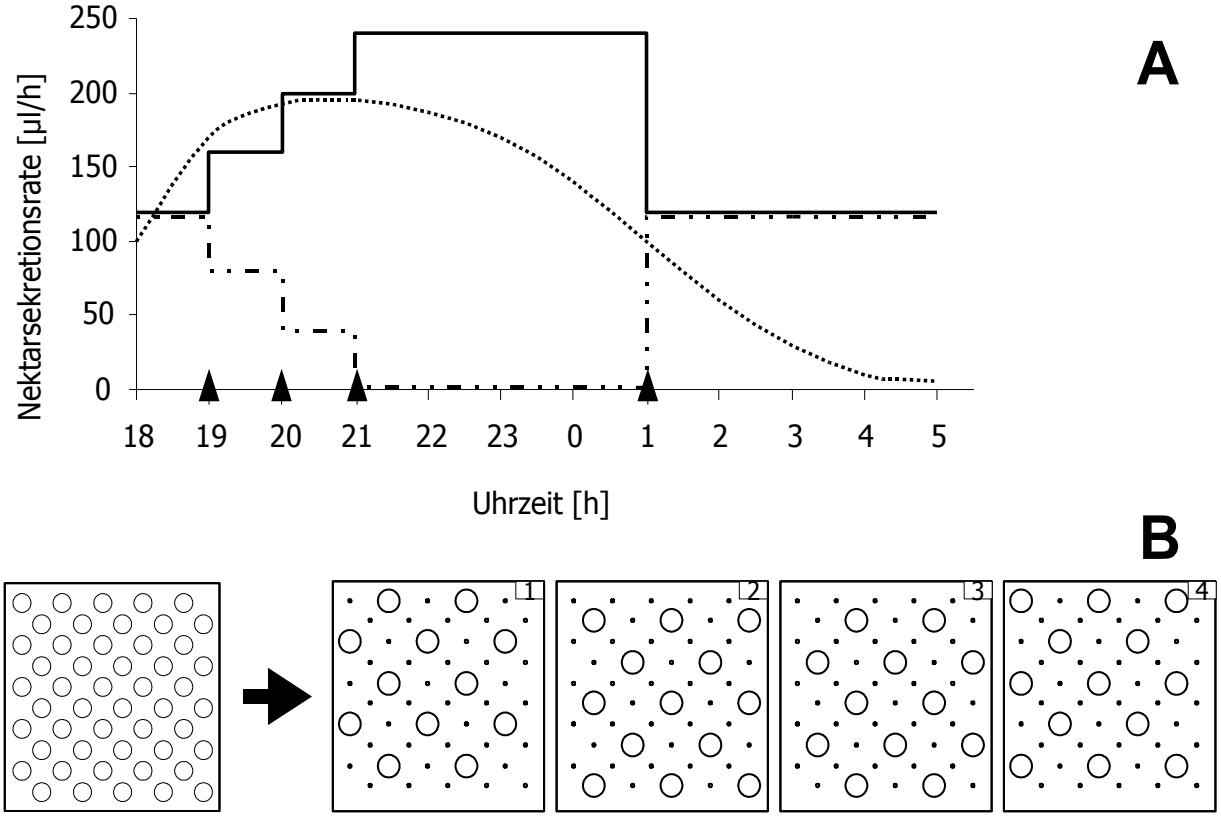


Abbildung 30: A: Zeitlicher Verlauf der Sekretionsraten der langlebigen Blüten (durchgezogene Linie) und der kurzlebigen Blüten (gestrichelte Linie). Die vier Zeitpunkte, zu denen die Sekretionsraten im Experiment geändert wurden sind durch Pfeile an der Zeitachse hervorgehoben. Zum Vergleich ist der Verlauf der Nektarsekretionsrate von Vriesea gladioliflora *angegeben (gepunktete Linie, nach Tschapka, 1998, verändert). B: Räumliche Anordnung der Blütentypen auf der Untersuchungsfläche. Zu Beginn der Nacht (links, ohne Nummer) hatten alle Blüten dieselben Sekretionsraten, rechts die Verteilung im weiteren Verlauf der Nacht. Große Symbole: Langlebige Blüten, kleine Symbole: Kurzlebige Blüten. Das Verhältnis langlebig zu kurzlebig betrug ca. eins zu drei. Nummern bezeichnen die Nächte, in der die Konfiguration angewendet wurde. Nach vier Nächten wurde das Schema wiederholt. Der Abstand zwischen zwei benachbarten Blüten betrug 14 bzw. 20m.*

im Verhältnis von drei zu eins. Zu Beginn einer Nacht waren die Nektarsekretionsraten aller Blüten identisch mit 120 µl/h und einem maximalen Füllvolumen von 40 µl. Ab 19 Uhr wurden zunächst alle 60 Minuten Änderungen an den Sekretionsraten vorgenommen, wodurch ab 21:00 Uhr die Nektarsekretionsrate der langlebigen Blüten insgesamt verdoppelt wurde und die der kurzlebigen Blüten schließlich erlosch (Abb. 30 A). Diese Ressourcenverteilung wurde anschließend für vier Stunden beibehalten. Um 1:00 Uhr wurde der Unterschied zwischen den Qualitäten der beiden Blütentypen wieder rückgängig gemacht und die Sekretionsraten aller Blüten erneut auf den Anfangswert von 120 µl/h und maximal 40 µl gesetzt. Die Dauer der Sekretionsphase blieb bei beiden Blütentypen auf 20 Minuten beschränkt, die Veränderung der Sekretionsraten hatte daher im Endeffekt eine Änderung der Nektarkapazität zur Folge - die maximale Füllmenge der langlebigen Blüten stieg jede Nacht von 19:00 Uhr bis 1:00 Uhr von 40 auf 80 µl, die der kurzlebigen fiel von 40 auf 0 µl (Tabelle 10).

Die räumliche Anordnung der beiden Blütentypen auf der Untersuchungsfläche wurde jede Nacht verändert, um zu vermeiden, dass die Tiere das räumliche Verteilungsmuster der Ressourcen aus der vorherigen Nacht erneut als Suchmuster benutzten. Insgesamt gab es vier verschiedene räumliche Konfigurationen, die von Nacht zu Nacht abgewechselt wurden (Abbildung 30 B). Alle vier Verteilungsmuster waren dadurch gekennzeichnet, dass die kürzeste Verbindungslinie zwischen zwei langlebigen Blüten stets an einer kurzlebigen Blüte vorbei führte. Dadurch war die räumliche Komplexität der vier Verteilungen äquivalent. Die langlebigen Blüten waren innerhalb von vier Nächten in jeder Nacht an Orten positioniert, an denen in der Nacht zuvor und in der folgenden Nacht jeweils kurzlebige Blüten gestanden hatten. Ab der fünften Nacht wurde das Verteilungsmuster der ersten Nacht wieder verwendet, anschließend wurden die Anordnungen nach dem gleichen Muster wie in den Nächten 1 bis 4 gewechselt.

Tabelle 10: Verlauf der Nektarkapazität der Blüten (=Maximale Füllmenge in µl)

Blütentyp	18-19 h	19-20 h	20-21 h	21-1 h	1-7 h
langlebig	40	53	67	80	40
kurzlebig	40	27	13	0	40

Es gab also im wesentlichen zwei Veränderungen der räumlichen Ressourcenverfügbarkeit auf der Untersuchungsfläche: eine schrittweise Änderung während der ersten Hälfte der Nacht, in der die Tiere zur Optimierung ihrer Nahrungssuchaktivitäten ihre Besuche allmählich auf ein Viertel des gesamten Blütenangebotes einschränken sollten, gefolgt von einer zweiten Änderung, die in den frühen Morgenstunden einsetzte und nach der die optimale Suchstrategie darin bestanden hätte, die Suchaktivitäten wieder auf möglichst viele der vorhandenen Blüten zu verteilen: Da ab 1:00 Uhr alle Blüten wieder die gleichen Sekretionsraten aufwiesen, konnte mit einer weiteren Bevorzugung bestimmter Blüten keine weitere Ertragssteigerung mehr erreicht werden. Wegen der kontinuierlichen Nektarsekretionsrate der Blüten hätte sich in dieser Situation eine Neuverteilung der Nahrungssuchaktivitäten unter erneuter Einbeziehung der vormals weniger ergiebigen Blüten ertragssteigernd ausgewirkt.

Mit dem Experiment 2 wurde 30 Tage nach dem Abschluss von Experiment 1 begonnen. Die letzten vier Nächte vor dem Beginn der eigentlichen Experimentierphase war die Sekretionsrate an allen Blüten gleich: Sie betrug 120 µl/h. Die maximale Füllmenge der Blüten wurde nach 20

Minuten erreicht, was einem Volumen von 40 µl entspricht. Im Anschluss an diese vier Nächte der Vorlaufphase lief das Experiment insgesamt 12 Nächte lang. Da die Veränderungen der Blütenqualitäten im Rahmen dieses Versuchs stündlich vorgenommen wurden, wurde auch das Wahlverhalten der Tiere in stundenweisen Blöcken ausgewertet. Stundenintervalle mit weniger als 10 Besuchen durch ein Individuum wurden in der Auswertung nicht berücksichtigt.

Statistische Auswertung

Die Präferenz für langlebige Blüten wurde als Maß für den Lernfortschritt der Tiere gewertet. Weil sich in diesem Experiment die Blütenkonfigurationen in stündlichen Zeitintervallen änderten, wurde im Gegensatz zu Experiment 1 diesmal der Anteil der Besuche an den langlebigen Blüten innerhalb eines einstündigen Zeitintervalls gewertet. Bei der Relation 'kurzlebig' zu 'langlebig' von durchschnittlich 3 zu 1 Blüten entsprach der theoretische Erwartungswert bei Zufallssuche einer Besuchsrate an langlebigen Blüten von 25 %. Um zu überprüfen, ob die Präferenz der Tiere in einem bestimmten Intervall verschieden von diesem Zufallswert war, wurde für jedes Zeitintervall eine Regression der der Besuchsdaten auf der Basis des GLM erstellt. Hierfür wurde wieder die Prozedur genmod (SAS) verwendet. Die Präferenz eines Tiers für die langlebigen Blüten bildete die abhängige Variable eines Modells als Anteil aus Blütenbesuchen an langlebigen Blüten an allen Blütenbesuchen. Als Zeitintervalle wurden *(i)* alle Stundenintervalle zwischen 18:00 und 5:00 sowie *(ii)* die Nummer der Versuchsnacht des Experiments (1 – 12) gewählt, die Zuordnung der Daten zu den Zeitintervallen geschah daher synchron zu den Zeitintervallen, während derer die Belohnungsraten gleich blieben. Da es sich bei den Beobachtungsdaten um Verhältnisdaten einer bivariaten Grösse („Blütentyp“) handelte, wurde eine Poissonverteilung der Werte angenommen und eine logarithmische Linkfunktion gewählt. Da als erklärende Variable nur die Identität der Versuchstiere als Klassenvariable in die Modelle einging, erübrigte sich eine Suche nach dem minimal adäquaten Modell. Stattdessen wurden mit der „partially maximized likelihood function“* (LRCI) der Mittelwert und die 95% Konfidenzintervalle der Regressionsmodelle ermittelt. Das auf diese Weise gewonnene Modell berücksichtigt die unterschiedlichen Stichprobenumfänge und Messwertwiederholungen, die sich aus den Unterschieden des Datenumfangs der drei Individuen ergaben. Über die Linkfunktion des Modells wurden sie in einen Anteil an Besuchen an langlebigen Blüten zurückgerechnet und mit den Originaldaten verglichen. In den Fällen, in denen das Konfidenzintervall des Modells den Erwartungswert für Zufallswahl ausschloss, wurde auf eine signifikante Präferenz für einen Blütentyp geschlossen.

Ergebnis Experiment 2

Während der Versuchsphase wurde die Untersuchungsfläche nur von den drei Tieren 184 (♂), 186 (♀) und 187 (♀) regelmäßig besucht (Abb. 31). Zwei weitere sporadische Besucher wurden gelegentlich auf der Untersuchungsfläche registriert, jedoch stets mit weniger als 50 Blütenbesuchen pro Nacht. Sie wurden wegen des geringen Datenumfangs von der Auswertung ausgeschlossen.

Eine Zwei-Wege ANOVA mit den Faktoren 'Versuchsphase' und 'Tiernummer' ergab keinen Unterschied der Besuchszahlen zwischen der Vorlaufphase und der Versuchsphase ($p = 0.16$, $F_1 = 2.0$), jedoch einen signifikanten Unterschied der Besuchszahlen zwischen Tier Nummer 184 und den beiden anderen Tieren ($p < 0.001$, $F_2 = 10.6$).

*siehe auch http://www.id.unizh.ch/software/unix/statmath/sas/sasdoc/stat/chap29/sect20.htm.

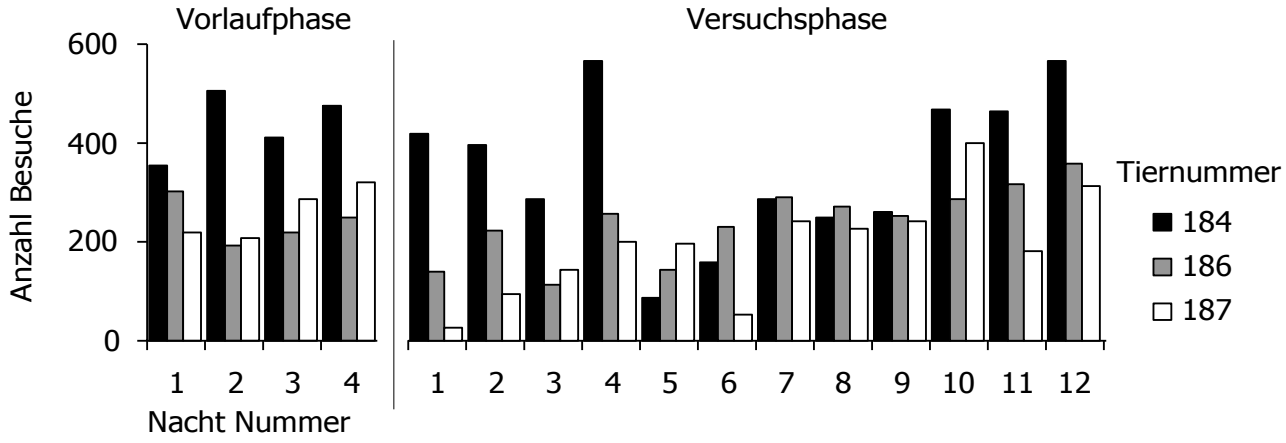


Abbildung 31: Übersicht über die Besuchsaktivitäten der drei am Experiment 2 teilnehmenden Tiere.

Die Präferenzkurven der Tiere, die aus den Originaldaten ermittelt wurden, sind in Abbildung 33 zusammengefasst. Sie zeigen ein rasches Erlernen der Ressourcenverteilung durch die Tiere an, außerdem ist über den gesamten Verlauf der 12 Versuchsnächte eine allmähliche Zunahme der Selektivität für langlebige Blüten zu beobachten. Die Tiere erlernten das aktuelle Muster der Ressourcenverteilung in den späteren Nächten schneller und unterscheiden in den späteren Nächten stärker zwischen den Blütentypen als während des Beginns des Experiments. An die zeitlichen Verläufe dieser beiden zeitlichen Entwicklungen wurden ebenfalls lineare Regressionsmodelle angepasst (Abb. 32).

1. Erlernen der aktuellen Ressourcenverteilung

1. Reaktion auf die einsetzende Inhomogenität der Blütenerträge ab 19:00 Uhr

Während der ersten zwei Abendstunden, als alle Blüten unabhängig von ihrem Blütentyp die gleiche Nektarsekretionsrate und - Kapazität aufwiesen, unterschieden die Tiere erwartungsgemäß noch nicht zwischen den 'kurzlebigen' und den 'langlebigen' Blüten - die Präferenz der Tiere für die (später) langlebigeren Blüten war zu diesem Zeitpunkt noch nicht signifikant verschieden von einer Zufallswahl, denn die 25% - Marke liegt für dieses Zeitintervall innerhalb des Konfidenzintervalls des Regressionsmodells (Abb.32 A, Daten Tab.10). Ab 19 Uhr begannen die Sekretionsraten der Blüten zu divergieren und mit einer Verzögerung von etwa einer Stunde war eine Bevorzugung der langlebigen Blüten durch die Tiere nachzuweisen – ab dem Zeitintervall zwischen 20 und 21 Uhr unterschied sich die beobachtete Präferenz signifikant vom Zufallswert (Abb.32A). In den folgenden Stunden lernten die Tiere rasch, zwischen Blüten beider Blütentypen zu unterscheiden: Die Präferenzkurven der Tiere erreichten ihre maximale Steigung zwischen 21 und 22 Uhr und ab 23 Uhr wurde eine Plateauphase erreicht, in der einzelne Tiere in mehreren Nächten Besuche an kurzlebigen Blüten sogar ganz einstellten (= 100% Präferenz für langlebige Blüten, Abbildung 33).

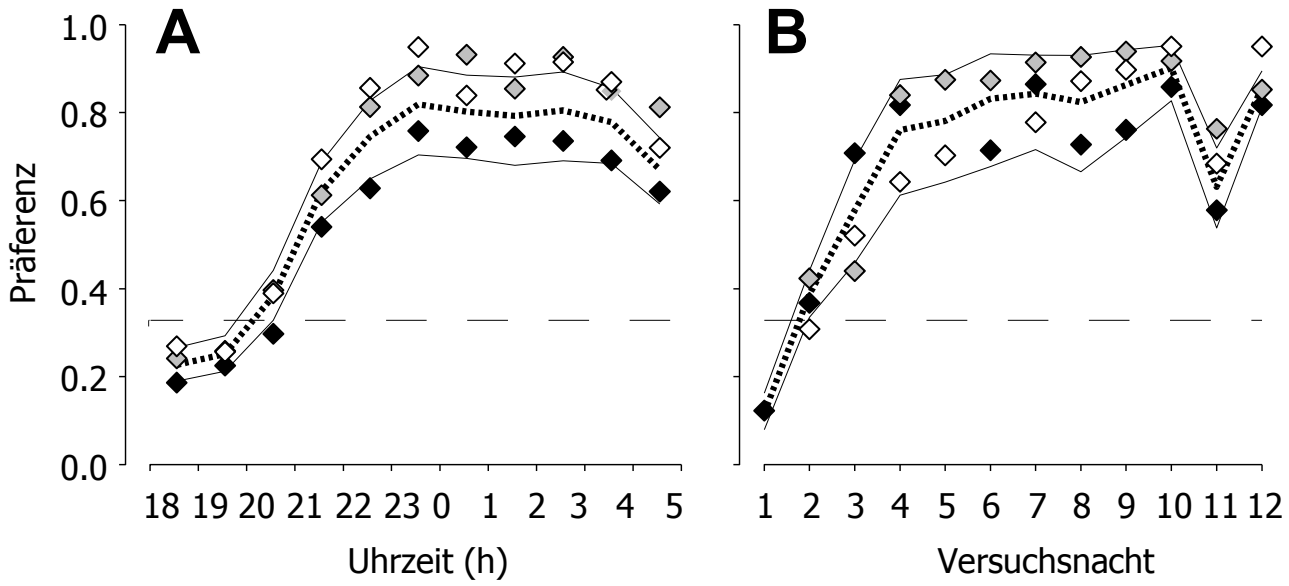


Abbildung 32: Präferenzwerte (Symbole) der drei Tiere aus Experiment 2 und Konfidenzintervalle (Linien) der linearen Regressionsmodelle A: Mittlere Besuchspräferenzen von drei Tieren im Verlauf einer Nacht. B: Präferenzen für langlebige Blüten zwischen 21:00 Uhr und 1:00 Uhr über die 12 Nächte. Die durchgezogenen Linien geben jeweils den Mittelwert des Regressionsmodells an, die gepunkteten Linien die Ober- und Untergrenze des 95% Konfidenzintervalls. Die gestrichelte Linie zeigt den 25% Erwartungswert für Zufallswahl. N = 12 Nächte.

2. Reaktion auf die erneut einsetzende Angleichung der Blütenerträge ab 1:00 Uhr

Um 1:00 Uhr wurden die Nektarsekretionsraten der 'langlebigen' und der 'kurzlebigen' Blüten wieder einander angeglichen, diese Angleichung erfolgte schlagartig, die Reaktion der Tiere auf diese Umverteilung setzte allerdings erst mit einiger Verzögerung ein: erst ab 3:00 Uhr morgens sank die Präferenz der Tiere für die langlebigeren Blüten wieder ab. Diese Entwicklung setzte sich bis zum Ende der Nacht und zum Verlassen der Untersuchungsfläche nach 5:00 Uhr morgens fort. Die mittlere Präferenz in der letzten Stunde vor der Morgendämmerung blieb jedoch mit 67% deutlich höher als der Wert, mit dem die Tiere zu Beginn der Nächte die Blüten auswählten. Die erlernte Selektivität für bestimmte Blüten blieb also bis zum Verlassen der Untersuchungsfläche bestehen (Abb.32A, Abb.33).

2. Anpassung an die erhöhte Ressourcendynamik in Experiment 2

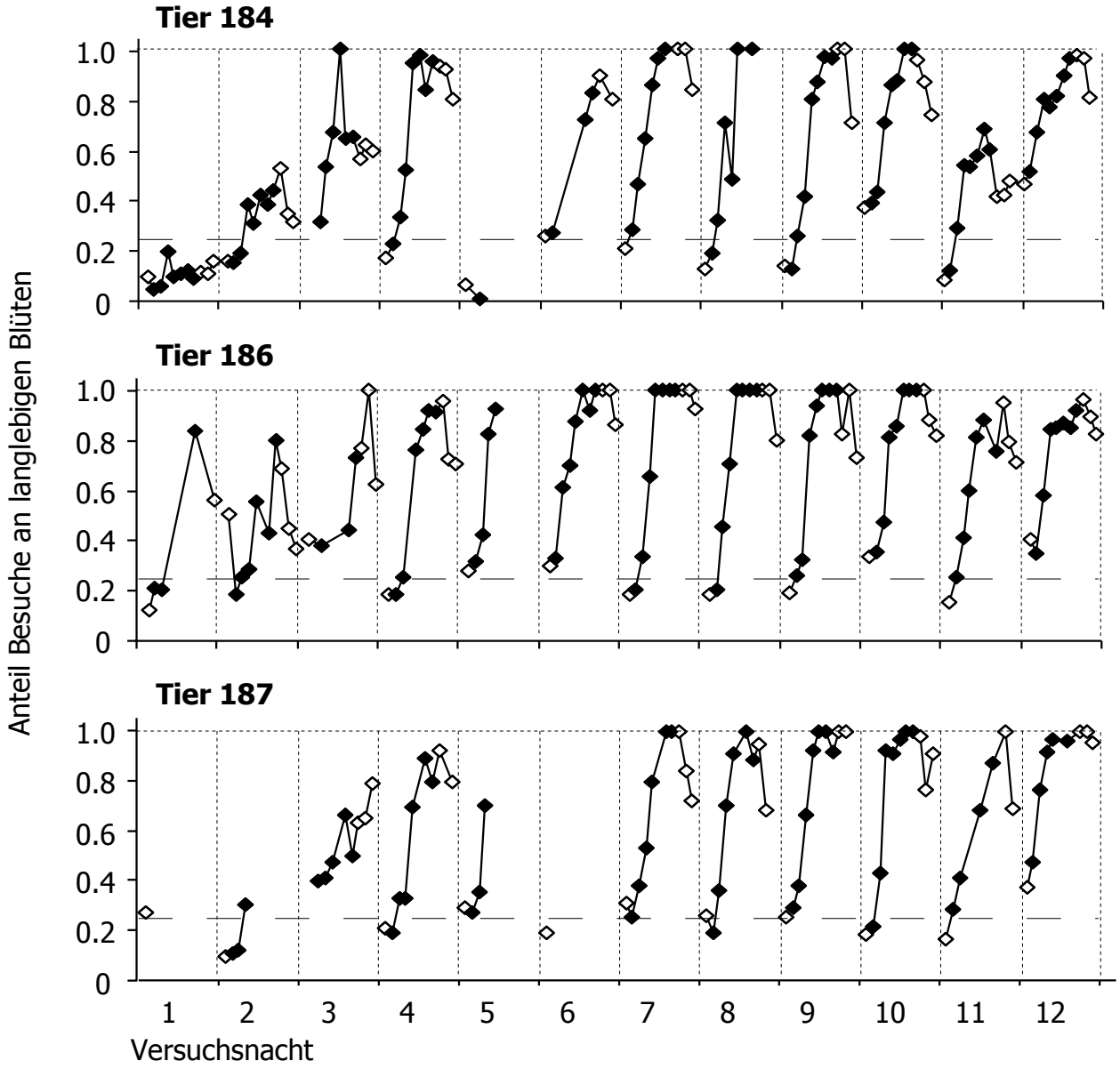


Abbildung 33:Individuelle Lernkurven der 3 Tiere aus Experiment 2. Jeder Punkt entspricht der Besuchspräferenz eines Tiers innerhalb eines einstündigen Intervalls. Dunkle Symbole: Zeiten, zu denen Unterschiede zwischen den beiden Blütentypen bestanden; helle Symbole: Intervalle, während derer beide Blütentypen die selben Nektarsekretionsraten hatten. Gestrichelte Linie: Erwartungswert für Zufallssuche (25%).

Während in Experiment 1 die räumliche Verteilung der Nektarresourcen über mehrere Nächte konstant blieb, die Tiere also Informationen über das räumliche Verteilungsmuster der Blütenqualitäten aus der Vornacht übernehmen konnten, waren diese ortsspezifischen Informationen über die Nektarproduktion der Blüten während Experiment 2 nur über wenige Stunden gültig - die Dynamik der Ressourcenverteilung erforderte eine wesentlich schnellere Aktualisierung der räumlichen Information, als im ersten Experiment. Wie Abb.33 zeigt, gelang es

Tabelle 11: Ergebnisse der Post-hoc Tests der GLMs für den nächtlichen Verlauf der Blütenpräferenzen während Experiment 2. Für den Präferenzwert und den Intercept sind jeweils die Ober- und Untergrenzen (OG bzw. UG) des 95% Konfidenzintervalls angegeben. SF: Standardfehler

Versuchsnacht	Intercept	UG	OG	SF	Wald χ^2	p	Präferenzwert	UG	OG
1	-2.03	-2.45	-1.64	0.21	95.59	<.0001	0.12	0.08	0.16
2	-0.46	-0.69	-0.24	0.12	16.04	<.0001	0.39	0.33	0.44
3	0.31	-0.17	0.81	0.25	1.6	0.2057	0.59	0.46	0.69
4	1.15	0.46	1.95	0.38	9.41	0.0022	0.76	0.61	0.88
5	1.27	0.58	2.06	0.37	11.73	0.0006	0.78	0.64	0.89
6	1.59	0.74	2.64	0.48	11.21	0.0008	0.83	0.68	0.93
7	1.68	0.92	2.59	0.42	16.05	<.0001	0.84	0.72	0.93
8	1.54	0.69	2.58	0.47	10.54	0.0012	0.82	0.67	0.93
9	1.84	1.06	2.8	0.43	17.93	<.0001	0.86	0.74	0.94
10	2.21	1.56	3	0.36	37.26	<.0001	0.9	0.83	0.95
11	0.54	0.15	0.94	0.2	7.22	0.0072	0.63	0.54	0.72
12	1.79	1.47	2.14	0.17	108.77	<.0001	0.86	0.81	0.9

Tabelle 12: Ergebnisse der Post-hoc Tests der GLMs für den Verlauf der Blütenpräferenzen in Experiment 2 über die 12 Versuchsnächte. Die Spaltenbeschriftung entspricht der von Tabelle 11.

Uhrzeit [h]	Intercept	UG	OG	SF	Wald χ^2	p	Präferenz-wert	UG	OG
18-19	-1.23	-1.45	-1.02	0.11	123.6	<.001	0.23	0.19	0.27
19-20	-1.09	-1.31	-0.88	0.11	98.37	<.001	0.25	0.21	0.29
20-21	-0.47	-0.72	-0.24	0.12	14.9	0.001	0.38	0.33	0.44
21-22	0.49	0.2	0.79	0.15	10.87	0.001	0.62	0.55	0.69
22-23	1.07	0.62	1.57	0.24	19.83	<.001	0.75	0.65	0.83
23-0	1.51	0.86	2.25	0.35	18.55	<.001	0.82	0.7	0.9
0-1	1.4	0.83	2.04	0.31	20.82	<.001	0.8	0.7	0.89
1-2	1.34	0.75	2	0.32	18.07	<.001	0.79	0.68	0.88
2-3	1.42	0.8	2.12	0.33	18.22	<.001	0.8	0.69	0.89
3-4	1.26	0.77	1.78	0.26	24	<.001	0.78	0.68	0.86
4-5	0.71	0.37	1.06	0.17	16.5	<.001	0.67	0.59	0.74

den Tieren auch in diesem Experiment, sich an die nun wesentlich schneller ändernde Verteilung von Nahrungsqualität anzupassen. Dennoch ist auch in diesem Verhalten noch eine Verbesserung über mehrere Nächte festzustellen: Das Regressionsmodell mit der Variable 'Versuchstag' und der Besuchspräferenz der Tiere zwischen 21:00 und 1:00 Uhr als abhängige Variable übertrifft den Zufallswert erst nach der zweiten Versuchsnacht (Abbildung 32 B). Der betrachtete Zeitraum entspricht dem Zeitraum, in dem der Ertragsunterschied der beiden Blütentypen maximal war (Tabelle 10), demzufolge auch die maximalen Präferenzwerte beobachtet wurden (Abbildung 32 A). Die Tiere steigerten ihre Besuchspräferenzen in den drei Folgenächten noch erheblich und erst ab Nacht 5 trat eine Sättigung ein, danach erreichten sie in jeder Nacht etwa das Präferenzniveau der Vornacht (Tabelle 11).

In der variableren Umwelt wurde also die gleiche räumliche Lernaufgabe von den Tieren in mehreren aufeinander folgenden Nächten immer besser gelernt: In der zeitlich konstanten Umwelt von Experiment 1 benötigten die Tiere noch etwa vier Nächte, um ihr räumliches Bewegungsmuster in einer inhomogenen Ressourcenverteilung an die Qualitätsunterschiede zwischen den verschiedenen Blütenstandorten anzupassen. In der variableren Umwelt von Experiment 2, mussten die Tiere sich dagegen innerhalb weniger Stunden innerhalb einer Nacht eine sich neu einstellende Ressourcenverteilung bei vergleichbarer Komplexität des räumlichen Verteilungsmuster einprägen.

Diskussion

In den zwei beschriebenen Experimenten wurde das Verhalten von Blumenfledermäusen beobachtet, die auf einer Fläche mit lokal inhomogener Ressourcenverteilung nach Nahrung suchten. Die Ressourcen unterschieden sich sowohl bezüglich ihrer zeitlichen als auch der räumlichen Variabilität in beiden Experimenten voneinander. In beiden Situationen reagierten die Tiere rasch auf die lokalen Unterschiede der Ressourcenverfügbarkeit und passten mit steigender Erfahrung mit den Blüten ihre Nahrungssuchpräferenzen angemessen an die aktuell gegebene Nahrungsverfügbarkeit an.

Die Tiere entwickelten allmählich eine Präferenz für Blüten, die sich durch eine höhere Nektarsekretionsrate und, damit verbunden, durch die Abgabe einer höheren Nektarmenge bei einem einmaligen Blütenbesuch auszeichneten. Da die Blüten an äußerlichen Merkmalen nicht unterscheidbar waren, bestand die einzige Information über die Qualität einer bestimmten Blüte im Nektarertrag, den die Blüte beim Besuch an das Tier abgab. Die Tiere mussten daher eine Assoziation der von ihnen erfahrenen Blütenqualität mit dem jeweiligen Blütenstandort herstellen. Nur aufgrund dieser Informationen konnten die Tiere Entscheidungen treffen, welche Blüten gerade bevorzugt zu besuchen sind. Die Effizienz der Nahrungssuche der Tiere hing also von einer möglichst genauen räumlichen Repräsentation der Ressourcenstandorte ab.

Obwohl diese einsetzende Präferenz der Tiere für die jeweils günstigere Nahrungsoption immer rasch auf eine Änderung der Ressourcenverteilung erfolgte, dauerte es in beiden experimentellen Situationen letztlich mehrere aufeinander folgende Nächte, bis die Tiere ihr Nahrungssuchverhalten optimal an die aktuelle Nektarverfügbarkeit der Umwelt anpassten.

Im ersten Experiment wurde das räumliche Muster der Ressourcenverfügbarkeit mehrere Nächte lang nicht verändert, die Tiere erlernten die Unterschiede der Ressourcenverteilung innerhalb von drei bis vier Nächten, wobei die dabei ermittelte Lernkurve der Tiere nicht stetig verlief. Während der frühen Abendstunden einer Nacht tendierten die Tiere dazu, Blüten wieder verstärkt zu besuchen, von denen sie in der vorangegangenen Nacht bereits gelernt hatten, dass sie dem minderwertigeren Blütentyp angehörten. Die Präferenzen der Tiere für die ergiebigeren Blüten lagen

zu Beginn jeder Aktivitätsperiode jedenfalls unter den bereits in der Vornacht erlernten Präferenzen. Dieser regelmäßig zu Beginn einer Nacht beobachtete Einbruch wurde aber schnell ausgeglichen, da die Tiere in jeder Nacht das maximale Präferenzniveau der Vornacht schneller erreichten und gegen Ende der Nacht auch übertrafen.

Das von Nacht zu Nacht beschleunigte Erlernen des Verteilungsmuster der Blütenqualitäten durch die Tiere spricht für eine zu Beginn jeder Nacht erneut einsetzende Exploration des Blütenfeldes, durch die bereits vorhandene Information überprüft wird. Die andere Alternative für das Absinken der Lernkurve zu Beginn der Nächte wäre, dass die Tiere die bereits erlernten räumlichen Informationen der Vornacht wieder vergessen hatten. Doch dann wäre der Anstieg der Lernkurve über die gesamten vier Nächte nicht beobachtbar gewesen - in diesem Fall hätten die Tiere gegen Ende jeder Nacht Besuchsraten für die ergiebigen Blüten auf Zufallsniveau gezeigt und zum Ende jeder Nacht das selbe Präferenzniveau wie gegen Ende der ersten Nacht erreicht.

Im Gegensatz zu Experiment 1 konnten die Tiere während des zweiten Teilexperiments die jeweils während der Nacht zuvor gelernten Verteilungsmuster der Ressourcen nicht nutzen, um ihr Nahrungssuchverhalten zu optimieren, da die räumliche Verteilung der Ressourcen im Verlauf jeder Nacht verändert wurde. Auch in dieser Situation benötigten die Tiere zunächst mehrere Nächte, um sich an diese dynamischere Situation anzupassen, aber schon nach wenigen Nächten waren die Tiere in der Lage, die neue Ressourcenverteilung in jeder Nacht innerhalb von Stunden zu erlernen, was dazu führte, dass ab der vierten Nacht dieses zweiten Experiments für mehrere Stunden fast ausschließlich die langlebigeren Blüten besucht wurden.

Im Vergleich zu Experiment 2, in dem es den Tieren über wenige Stunden bereits gelang, ihre Besuchspräferenzen fast vollständig an den ergiebigeren Blütentyp anzupassen, scheinen die Tiere in Experiment 1 langsamer zu lernen. Dort war auch nach mehreren Nächten noch keine Sättigung der Lernkurve erreicht, obwohl das Verteilungsmuster der Nahrungsressourcen in diesen Nächten konstant blieb. Neben der raschen Reaktion der Tiere auf die tägliche Änderung der Ressourcenverteilung gab es aber in Experiment 2 noch eine zweite zeitliche Entwicklung, die dem erlernen der täglichen Verteilung der ergiebigen Blüten überlagert war: Eine fast vollständige Anpassung an das aktuelle Muster der Ressourcenverteilung konnte nämlich auch in diesem Experiment erst nach mehreren Nächten Erfahrung mit dem Blütenfeld und seiner zeitlichen und räumlichen Ressourcendynamik erreicht werden.

Offenbar benötigten die Tiere in beiden Teilexperimenten eine gewisse Zeit, um ihr Verhalten an den zeitlichen Rahmen der Ressourcendynamik adäquat anzupassen. Die Variabilität der Ressourcenverteilung in Experiment 2 verlief schneller als in Experiment 1, trotzdem gab es in beiden Experimenten eine Entwicklung im Erlernen der räumlichen Ressourcenverteilung, die sich über mehrere Nächte erstreckte - Im ersten Teilexperiment mit der geringeren Ressourcendynamik, weil die Tiere in jeder Nacht die Ressourcenverteilung erneut explorierten, im zweiten Teilexperiment dagegen hatten sich die Tiere erst während der späteren Nächte auf die nun raschere Ressourcendynamik eingestellt. Die allgemeine Variabilität der Ressourcenverteilung spielt also eine wichtige Rolle für das Anpassungsvermögen von Verhalten an die Ressourcendynamik.

Die 'Optimal Foraging Theory' erklärt, welche ertragsoptimierende Verhaltensmechanismen Tiere entwickelt haben, um Nahrung zu suchen. Üblicherweise optimieren diese Modelle auf die Energie bzw. den Energieertrag je Zeiteinheit, den der Nahrungssucher erwirtschaftet. Dies ist üblicherweise auch sinnvoll, denn langfristig hängt die Fitness eines Individuums von einem ausgeglichenen Energiehaushalt ab. Trotzdem greifen viele Ansätze zu kurz, die nur den Aspekt der Ressourcenoptimierung berücksichtigen und von der Annahme ausgehen, dass Tiere, die mit einer

bestimmten räumlichen Verteilung von Ressourcen konfrontiert werden, bereits über umfassende und exakte Informationen über das Verteilungsmusters der Ressourcen verfügen. Information ist im Gegenteil dazu auch eine Ressource, die erst erschlossen und erneuert werden muss. Dies ist aber mit einem zeitlichen und enregtischen Aufwand verbunden.

Wie einleitend bereits kurz erwähnt wurde, trägt der Besuch einer Fledermaus an einer Blüte nicht nur zur Deckung des Ressourcenbedarfes in Form von Nahrung bzw. Energie bei. Gleichzeitig findet mit der Ernte dieser Ressource auch ein Informationsgewinn statt, der verwendet werden kann, um die interne Repräsentation der Umwelt zu aktualisieren oder zu präzisieren. Die Information über die Ressourcenverteilung in einem bestimmten Gebiet geht aber auch wieder verloren, wenn eine Lokalität nicht mehr besucht wird. Schon, weil die kognitiven Fähigkeiten der Tiere begrenzt sind und Informationen vergessen werden, oder nur unvollkommen repräsentiert werden können, aber auch, weil die vorhandene Information immer auf den neuesten Stand gebracht werden müssen, da sich die Umweltbedingungen im Lebensraum eines Tiers verändern.

Selbst wenn die kognitiven Fähigkeiten eines Tiers eine umfassende Repräsentation der Umwelt erlauben, bedingt die zeitliche Variation der Umweltbedingungen auch immer die Notwendigkeit an explorativem Verhalten eines Tiers: Auch wenn eine einmal bestandene Ressource erloschen ist, muss diese Information gelegentlich überprüft werden.

Im Freiland werden Muster räumlicher Variabilität in der Regel durch zugrundeliegende zeitliche Variabilitäten verursacht, die sich bereits innerhalb einer einzelnen Nacht auswirken. So ändern sich Nektarsekretionsraten typischerweise im Verlauf des Blühzeitraums einer Blüte, bei fledermausblütigen Pflanzen also in der Regel während einer einzelnen Nacht bzw. im Laufe mehrerer Nächte (Lemke, 1984, Dobat, 1985, Tschapka, 1998). Möglicherweise ist die beobachtete langsame Entwicklung der Präferenzen für die jeweils besseren Blütenstandorte eine Strategie, mit der neben der Nahrungsaufnahme auch ständig Information über die allgemeine Variabilität der Umwelt eingeholt oder aufgefrischt wird.

Literaturverzeichnis

Crawley M. J., 1993, GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications,Oxford, Boston.

Dobat K., Peikert – Holle T., 1985, Blüten und Fledermäuse, Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt.

Dudley R., Winter Y., 2002, Hovering flight mechanics of neotropical flower bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) in normodense and hypodense gas mixtures. J. Exp. Biol 205: 3669-3677.

Dukas R., 1998, The Evolutionary Ecology of Learning. In: Cognitive Ecology (Ed. By R. Dukas), pp. 129 – 174. Chicago: University of Chicago Press.

Dukas R., Ellner S., 1997, Information processing and prey detection, Ecology 74(5), 1337 – 1346.

Gegear, RJ., Laverty TM., 2001. The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. Pp. 1-20. In: Chittka, L. und Thomson, JD. (eds.) Cognitive Ecology of Pollination. Cambridge: Cambridge University Press.

Kacelnik A., Vasquez R. A., 1998. Animal foraging: More than met the eye, Trends Ecol. Evol. 13: 110-111.

Kerr B., Feldman M. W., 2003, Carving the Cognitive Niche: Optimal Learning Strategies in Homogeneous and Heterogeneous Environments, J. Theor. Biol., 220, 169 – 188.

Lemke T. O., 1984, Foraging Ecology of the Long-Nosed Bat, *Glossophaga soricina*, With respect to Resource Availability. Ecology, 65 (2), 538 – 548.

McDade L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, Hartshorn, G. S.,1994, La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago Press, Chicago.

Perry G., Pianka E. R., 1997, Animal foraging: Past, present and future. Trends Ecol Evol 12, 360 - 364.

Pyke G. H., 1978, Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. Oecologia 36, 281 – 293.

Pyke G. H., 1984, Optimal foraging theory: A critical review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 523-575.

Schmid - Hempel P. 1987, Efficient nectar-collection by honeybees. I. Economic models. J Anim Ecol 56, 209-218.

Sutherland G. D., Gass C. L., 1995, Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds, Anim. Behav. 50, 1273-1286.

Thiele J., Winter Y., 2005, Hierarchical strategy for relocating food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. Anim Behav 69: 315 – 327.

Tolman EC, 1967. Purposive behavior in Animals and Men. Appleton-Century-Crofts.

Tschapka M., 1993, Untersuchungen zur Ökologie neotropischer Fledermausblumen und ihrer Bestäuber, Diplomarbeit, Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen.

Tschapka M., 1998, Koexistenz und Ressourcennutzung in einer Artengemeinschaft von Blumenfledermäusen (Phyllostomidae: Glossophaginae) im atlantischen Tieflandregenwald Costa Ricas. Dissertaion, Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen.

Tschapka M., 2004, Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats, J. Zool., Lond. 263: 7 – 21.

Wiley R. H., 1994, Errors, exageration, and deception in animal communication. In: Behavioral mechanisms in ecology (Ed. by L. Real), pp. 157-189. Chicago: University of Chicago Press.

Winter Y., v. Helversen O., 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. Pp. 148-170. In: Chittka, L. und Thomson, JD. (eds.) Cognitive Ecology of Pollination. Cambridge: Cambridge University Press.

Voigt C.C., Winter Y., 1999, The energetic cost of hovering flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) and its scaling in bats, birds and moths. J. comp. Physiol. B 169:38-48 .

Winter Y., Stich K.P., 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. J Exp Biol 208: 539-548.

Zeil J., Kelber, A., Voss, R., 1996, Structure and function of learning flights in bees and wasps, J. Exp. Biol. 199, 245 – 252.

5. Individuelle Suchstrategien Nahrung sammelnder Blumenfledermäuse

> Our goals are to outline some of the insights that are made possible by treating pollinators as individuals, and to show possible pitfalls of *not* doing so. Some well-known conclusions regarding pollinator physiology and behaviour can be given alternative interpretations by invoking individuality. We hope that this chapter will stimulate more systematic approaches to pollinator individuality.
>
> (Chittka & Thomson, 2001, S. 191)

Einleitung

Suchverhalten ist die aktive Bewegung eines Organismus im Raum mit dem Ziel, Ressourcen zu finden. Die Suche nach Ressourcen ist möglicherweise die wichtigste Verhaltensweise von Tieren überhaupt, denn eine erfolgreiche Suche geht sämtlichen anderen, die individuelle Fitness beeinflussenden Verhaltensweisen voraus. Egal, ob es sich um Nahrung, Paarungspartner, Brutplätze, Quartiere oder um verfügbare Territorien handelt – Ressourcen müssen immer erst gesucht und gefunden werden, bevor sie von einem Tier genutzt werden können (vgl. Bell, 1991). Insbesondere Nahrungsressourcen kommen in der Umwelt der meisten Tiere nur limitiert oder ungleichmäßig verteilt vor. Weil alle Lebensvorgänge Energie und damit indirekt die Aufnahme von Nahrung erfordern, ist ein großer Teil tierischer Aktivitäten mit der Suche nach Nahrung verbunden. Viele Tiere sind in der Lage, ihr Suchverhalten an die zeitlich-räumlichen Verteilungsmuster der Nahrungsressourcen in ihrem Lebensraum anzupassen und unterschiedliche Suchmodi situationsbedingt anzuwenden. Außerdem können die meisten Tiere räumliche Informationen über die aktuelle Nahrungsverteilung in ihrer Umgebung erlernen und dann die Suche auf der Basis dieser Informationen zielgerichteter fortsetzen. Tierisches Suchverhalten wird darum ganz entscheidend beeinflusst durch vorhandenes Vorwissen des suchenden Tiers. Mit dem in dieser Arbeit vorgestellten Kunstblütensystem ist es möglich geworden, das Nahrungssuchverhalten nektarivorer Fledermäuse im Freiland zu untersuchen und dabei zeitlich und räumlich exakte, individuenspezifische Daten zu erheben, aus denen die Flugrouten der Fledermäuse rekonstruiert werden können. In Kapitel 4 wurde damit bereits gezeigt, dass eine Gruppe von Blumenfledermäusen, die Lage der besonders ergiebigen Blütenstandorte erlernten und diese Blüten gegenüber den anderen Blüten bevorzugt aufsuchten. Diese Bevorzugung ergiebigerer Nahrungsstandorte ist ein offensichtliches Merkmal einer optimierten Nahrungssuchstrategie. Neben der bloßen Bevorzugung ergiebigerer Nahrungsquellen sind aber noch andere Optimierungsmechanismen denkbar, die Tiere anwenden können, um ihren Nahrungssuchertrag zu steigern. Bei nektarivoren Tieren ist dies vor allem ein angemessenes zeitliches Verhalten, um die regelmäßige Regeneration der Nektarvorräte der Pflanzen zu gewährleisten, sowie die Minimierung der Wege, die zurückgelegt werden müssen, um die verschiedenen Blüten nacheinander aufzusuchen. In diesem Kapitel werden entsprechende optimierte räumlich-zeitliche Eigenschaften von systematischen Suchstrategien vorgestellt und mit dem beobachteten Verhalten der Tiere im Freiland verglichen.

1. Zeitliche Muster der Blütenbesuchsaktivitäten und die individuelle Sucheffizienz der Besucher

Der Nektarvorrat einer Blüte wird in der Regel während eines Blütenbesuchs durch eine Blumenfledermaus vollständig ausgebeutet. Die sich daran anschließende Regeneration der Nektarreserven durch die Pflanze erfolgt in einem kontinuierlichen Sekretionsprozess, das bedeutet, je länger der zeitliche Abstand zwischen zwei Besuchen an der selben Blüte ist, desto größer ist die Nektarmenge, die die Blüte bei einem erneuten Blütenbesuch bereit hält - vorausgesetzt, dass keine Interferenzen mit anderen Nahrungssuchern vorkommen. Die Nahrungssucheffizienz der Tiere ist daher nicht nur abhängig von ihrer Fähigkeit, Blüten mit besonders ergiebigen Nektarsekretionseigenschaften zu erkennen und zu bevorzugen, sondern auch davon, ob diese Blüten in sinnvollen Zeitabständen besucht werden (Possingham, 1988; Williams & Thomson, 1998). Da die mittlere Dauer der Zeitintervalle zwischen zwei Blütenbesuchen durch häufige Wiederbesuche kürzer wird, sinkt mit steigender Besuchsfrequenz auch die mittlere Nektarmenge, die an diesen Blüten zum Besuchszeitpunkt zur Verfügung steht. Blütenbesucher, die auf der Suche nach Blüten mit optimalem Ertrag sind, müssen mit der Bevorzugung ergiebigerer Blüten deswegen immer auch einen Kompromiss eingehen bezüglich des individuellen Nektarertrages dieser Blüten.

In vielen Fällen treten die Nahrungssuchaktivitäten von Tieren aber ohnehin nicht kontinuierlich sondern zyklisch auf, weswegen die Dauer der individuellen Wiederbesuchsintervalle an allen Blüten von der Periodik ihrer Gesamtaktivität überlagert wird (vgl. Carpenter et al. 1983). Letztlich hängt dann die Dauer individueller Wiederbesuchsintervalle hauptsächlich von zwei Verhaltensweisen ab: Erstens von der Dauer der Pausen zwischen den einzelnen Aktivitätsperioden und zweitens davon, ob die Tiere innerhalb einer Aktivitätsperiode wiederholte Besuche an bereits besuchten Blüten vermeiden.

Dass auch die Aktivitäten der Blumenfledermäuse zyklisch und nicht kontinuierlich auftraten, wurde in Kapitel 2 bereits gezeigt; hier wird daher der Frage nach gegangen, wie gut die gefundene Periodik dieser Aktivitätszyklen an die zeitliche Nektarsekretion der Blüten angepasst war. Weil die Blüten im hier beschriebenen Versuchszeitraum, unabhängig vom Blütentyp dem sie angehörten, nach 15 Minuten die maximale Füllmenge erreichten, wäre eine optimale zeitliche Abstimmung der Nahrungssucher auf die Nektarsekretion der Blüten dann gegeben, wenn auch alle 15 Minuten eine Aktivitätsperiode erfolgte, in der jede von den Tieren bevorzugte Blüte genau einmal besucht wird. Kürzere Pausen hätten dagegen nur unvollständig gefüllte Blüten zur Folge, während sich aus längeren Wartezeiten keine höheren Erträge ergeben könnten. Um einen Überblick über die tatsächlichen Nahrungssucherträge der beobachteten Fledermäuse zu bekommen, werden in diesem Kapitel zunächst die Sucheffizienzen der Fledermäuse als Nektarertrag je Flugstrecke berechnet und dann die individuellen zeitlichen Aktivitätsmuster der Tiere unter Berücksichtigung ihrer unterschiedlichen Nahrungssucheffizienzen verglichen.

2. Kontextabhängige Veränderung der Suchmuster

Die klassischen Modelle der 'Optimal Foraging Theory' formulieren Suchstrategien für einen idealisierten Nahrungssucher, der Entscheidungen aufgrund eines umfassenden Wissens über die Nahrungsverfügbarkeit in seiner Umgebung trifft (Mac Arthur & Pianka, 1966; Stephens & Krebs, 1986). Derartige Modelle machen einleuchtende Voraussagen über die individuellen Entscheidungen von Nahrungssuchern, allerdings halten sie nur selten einer experimentellen Überprüfung an Tieren in ihrer Umwelt stand - vor Allem, weil die Annahme der „Allwissenheit“ auf reale Organismen nicht zutrifft (vgl. Pyke, 1977; Ollason 1987; Perry & Pianka, 1997). Nahrung suchende Tiere müssen zunächst einmal auf der Grundlage von unvollständigen Informationen und immer auch beschränkt von den Grenzen ihrer neuronalen Kapazitäten Entscheidungen treffen.

Für die meisten Tiere gilt jedoch, dass sie systematische Suchstrategien bevorzugen gegenüber rein zufälligen Suchmustern und dass sich ihre Suchstrategien über die Zeit und kontextspezifisch verändern können. Tiere, die in einem unbekannten Areal ankommen, verhalten sich deshalb anders, als Tiere, die bereits Informationen über die Nahrungsverteilung erworben haben und häufig verraten die strukturellen Eigenschaften von Suchrouten, wieviel Information den Nahrungssuchern über die räumlichen Eigenschaften ihrer Umgebung zur Verfügung steht (vgl. Zollner & Lima, 1999; Higgins & Strauss, 2004).

Ein bekanntes Beispiel für kontextabhängige, systematische Suchmuster ist das Nestsuchverhalten von Wüstenameisen *(Cataglyphis fortis)*: Diese Tiere repräsentieren die Entfernungs- und Richtungsinformationen ihrer Eigenbewegungen nach dem Verlassen des Nests intern in einem sogenannten 'Heimvektor' der es ihnen erlaubt, nach einer erfolgreichen Futtersuche den Weg zurück zum Nest zielstrebig und sehr geradlinig zurückzulegen (Wehner & Wehner, 1990). Da die Aufnahme und die intere Repräsentation dieser Informationen allerdings nicht ganz fehlerfrei verläuft, gelangen die Tiere auf diese Weise in der Regel nur in die unmittelbare Umgebung ihres Nesteingangs. Zur Feinorientierung wenden die Tiere in dann eine ganz andere, lokale Suchstrategie an und bewegen sich nun entlang spiralförmiger Trajektorien, wodurch die von ihnen durchstreifte Fläche vergrößert und damit die Wahrscheinlichkeit erhöht wird, den Nesteingang wieder zu finden (Müller & Wehner, 1994). Hummeln, die auf einer Wiese Blüten verschiedener Pflanzenarten zur Auswahl haben, beschränken ihre Blütenbesuche bei gleicher Verteilung der Pflanzen sehr rasch auf eine der Arten, deren Blüten die rentableren Optionen bietet, weil sie auf diese Weise die Suche nach weiteren Blüten vereinfachen und folglich die Besuchs- bzw. die Ertragsrate ihrer Suche steigern können (Heinrich, 1979). Weiter führende Experimente zeigen jedoch, dass auch diese Blütenkonstanz kontextspezifisch angewendet wird: Sobald eine der verfügbaren Alternativen mit geringerem individuellem Nektarertrag beispielsweise aufgrund ihrer räumlichen Verteilung langfristig energetisch günstiger wird, wechseln die Hummeln die Strategie und besuchen auch diese Blüten wieder häufiger (Marden & Waddington, 1981; Cartar & Real, 1997).

Diese beiden Beispiele zeigen, dass Nahrung suchende Tiere sowohl bei der Suche nach Informationen, als auch bei der Suche nach Nahrung systematisch vorgehen können und dass die Optimierungskriterien für eine systematische Suche in beiden Fällen unterschiedlich sind: Ein Tier, das mit der Nahrungssuche in einem bestimmten Gebiet beginnt, verfügt zunächst über keinerlei Informationen über die Nahrungsverteilung in diesem Gebiet. Blütenbesucher neigen in dieser Situation dazu, sich von einer Blüte bevorzugt zur nächsten benachbarten Blüte zu bewegen - auf diese Weise wird die Rate der besuchten Blüten je Flugstrecke oder Zeiteinheit und mit ihr, in der Regel auch der Nektarertrag erhöht (Anderson, 1983; Thomson et al., 1997). Daneben wird aber mit jedem weiteren Blütenbesuch zusätzliche Information über die lokale Ressourcenverteilung gesammelt, so dass selbst im ungünstigsten Fall - wenn zunächst ausschließlich unproduktive Blüten gefunden werden - diese Information verwendet werden kann, um in zukünftigen Nahrungssuchschritten Besuche an den entsprechenden Blüten zu vermeiden.

Zu einem späteren Zeitpunkt, wenn die lokale Verteilung der Nahrung bekannt ist und das Aufsuchen minderwertiger Ressourcen vermieden wird, erzielt ein Nahrungssucher eine weitere Wegoptimierung, indem die selektiven Blütenbesuche an den ergiebigeren Blüten wieder entlang minimierter Wegstrecken aufgesucht werden - das bedeutet, dass dann bevorzugt eine der nächsten benachbarten Blüten hoher Ergiebigkeit ausgewählt werden sollte.

Dass die Tiere im Rahmen des hier beschriebenen Experiments allmählich lernten, gezielt die ergiebigeren Blüten zu besuchen, wurde bereits im letzten Kapitel deutlich - ob sie über die Bevorzugung der ergiebigen Blüten hinaus ihre Ziele auch noch entlang der jeweils günstigsten Wege aufsuchten, wird im folgenden Abschnitt untersucht.

Versuchstiere, Material und Methoden

Es wurden acht verschiedene Individuen der Blumenfledermausart *Glossophaga commissarisi* beobachtet, die innerhalb von drei bis vier Versuchsnächten 50 künstliche Blüten auf dem Blütenfeld besuchten. Eine detaillierte Beschreibung der methodischen Grundlagen der Versuchsanordnung erfolgte bereits in Kapitel 1, S. 10. Die Feldkonfiguration der Blüten und die Daten der Tiere, die in diesem Kapitel besprochen werden, sind die selben, wie im Experiment 1 von Kapitel 4 (vgl. Seite 66 ff.), sie werden hier nur noch einmal kurz zusammengefasst: Die Blüten gehörten jeweils einem von zwei Blütentypen an, die sich hinsichtlich ihrer Nektarsekretionsrate und maximalen Sekretionsmenge unterschieden. Die Tiere lernten im Verlauf mehrerer Nächte, die Sekretionsparameter der Blüten am jeweiligen Standort zu unterscheiden und besuchten mit zunehmender Erfahrung immer häufiger die Blüten des ergiebigeren der beiden Blütentypen. Durch eine individuenspezifische Berechnung der Nektarsekretion der Blüten wurden Interferenzkonkurrenzeffekte kompensiert zwischen Tieren, die die gleichen Blüten besuchten.

Ergebnisse

Die individuellen Sucheffizienzen der Blütenbesucher

Als Maß für die Sucheffizienz der Tiere wurde hier die auf die Flugstrecke bezogene Nektaraufnahmerate eines Tiers berechnet. Sie ergibt sich als Quotient aus der von einem Tier getrunkenen Nektarmenge und der dabei zurück gelegten Flugstrecke. Da der gesamte Umfang der auf der Untersuchungsfläche beobachteten Suchaktivitäten der Tiere individuell unterschiedlich war, wurde die momentane Streckensucheffizienz der Tiere auf Teilstücken von jeweils 1 km zurück gelegter Flugstrecke berechnet und in Abbildung 34 zeitgetreu dargestellt - auf diese Weise wird der zeitliche Verlauf der Sucheffizienzen über die gesamte Nacht (d = 12 Stunden) deutlich. Als Flugstrecke wurde hier die Summe der geradlinigen Verbindungen zwischen allen besuchten Blüten angenommen. Die hierbei berechnete Flugstrecke entspricht folglich dem kürzesten möglichen Flugweg, die tatsächlich zurück gelegten Flugstrecken dürften länger gewesen sein (vgl. Kap.2, S. 25 f).

Tabelle 13: Ergebnisse einer linearen Regressionsanalyse über den zeitlichen Verlauf der Streckensucheffizienz der Tiere. Die Tabelle enthält nur die Ergebnisse der fünf Tiernächte, in denen sich die Sucheffizienzen signifikant veränderten.

Nacht	Tier	Regressionsgleichung für die Sucheffizienz [ml km^{-1}] je Nacht (d = 12 h)	Flugstrecke [km] gesamt	R^2	p_y	*F*-Wert (Anzahl *FG*)
1	184	E = 0.43 + 0.36 · d	20,2	0.30	0.013	7.58 (18)
2	141	E = 0.70 + 0.35 · d	15,1	0.30	0.020	6.86 (13)
2	178	E = 0.54 + 0.53 · d	18,6	0.50	<0.01	12.77 (16)
2	184	E = 0.40 + 0.37 · d	33,0	0.49	<0.01	29.32 (31)
2	186	E = 0.59 + 0.41 · d	12,3	0.53	<0.01	11.31 (10)

Demnach sammelten die Tiere auf einem zurück gelegten Flugkilometer an den künstlichen Blüten zwischen 0.5 ml und 0.9 ml Nektar, selten erreichten sie über 1 ml (Median aller Tiere: 0.81 ml km^{-1}). Zwischen den Individuen sind allerdings deutliche Effizienzunterschiede auszumachen: Auffällig ist die zumeist niedrige Sucheffizienz von Tier 184. Sie liegt mit 0.6 ml km^{-1} (Median) deutlich

unter den Nektaraufnahmeraten, die die anderen Tiere erreichten. Insgesamt wurden 21 Tiernächte ausgewertet, doch nur in fünf Tiernächten konnten einzelne Tiere ihre Sucheffizienz im Verlauf der Nacht signifikant erhöhen, in vier dieser fünf Fälle geschah dies während der zweiten Versuchsnacht (vgl. Tabelle 13).

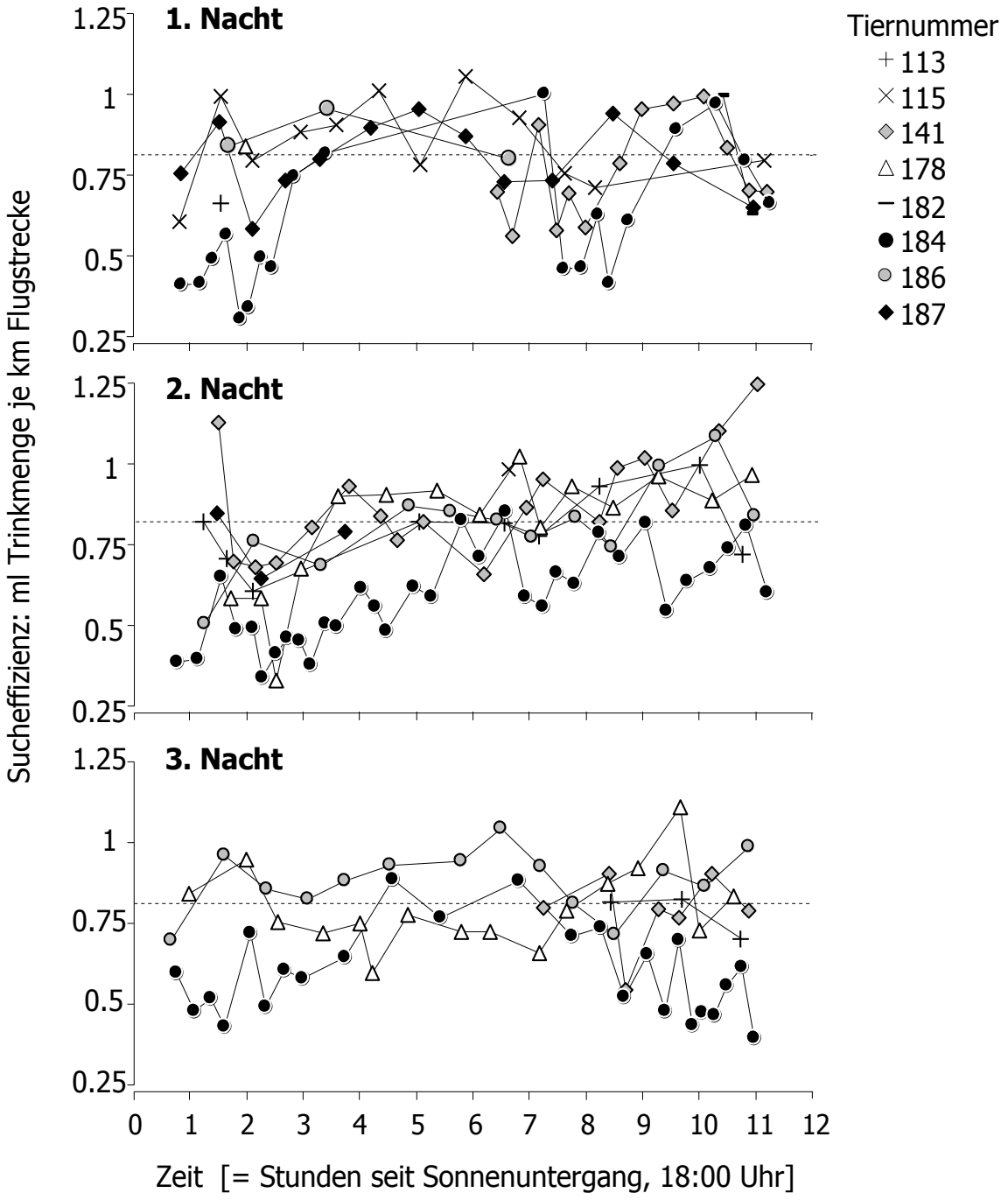


Abbildung 34: Individuelle Nahrungssucheffizienzen der Tiere, ausgedrückt als Nektaraufnahmerate je Flugstrecke. Jeder Datenpunkt zeigt die während eines zurück gelegten Flugkilometers aufgenommene Nektarmenge. Die gestrichelte Linie bei 0.81 ml entspricht dem Median der Trinkmenge je km Flugstrecke für alle Tiere. Die vierte Nacht, aus der ausschließlich Besuchsdaten von Tier 186 vorliegen, wurde hier nicht dargestellt.

Individuelle zeitliche Aktivitätsmuster der Tiere

Abbildung 35 zeigt die Aktivitätsmuster der acht Individuen in Aktogrammdarstellung. Es wurde wieder das Pausenkriterium von 120 Sekunden gewählt, das in Kapitel 2 ermittelt wurde, um anhand der Zeitspannen zwischen zwei Blütenbesuchen die Unterscheidung zwischen Transferflugzeiten und Pausen zwischen zwei Aktivitätsperioden zu vorzunehmen (vgl. S.25 f). Deutlich zu erkennen ist, dass die Besuchsaktivitäten der Tiere auch in den hier beschriebenen 21 Tiernächten auf viele kurze Aktivitätsperioden verteilt waren und dass sich die zeitlichen Muster der Aktivitäten einzelner Individuen stark unterschieden. Insgesamt wurden 772 Aktivitätsperioden ermittelt, Tabelle 14 enthält einige individuenspezifische Kenndaten dieser zyklischen Aktivitätsmuster.

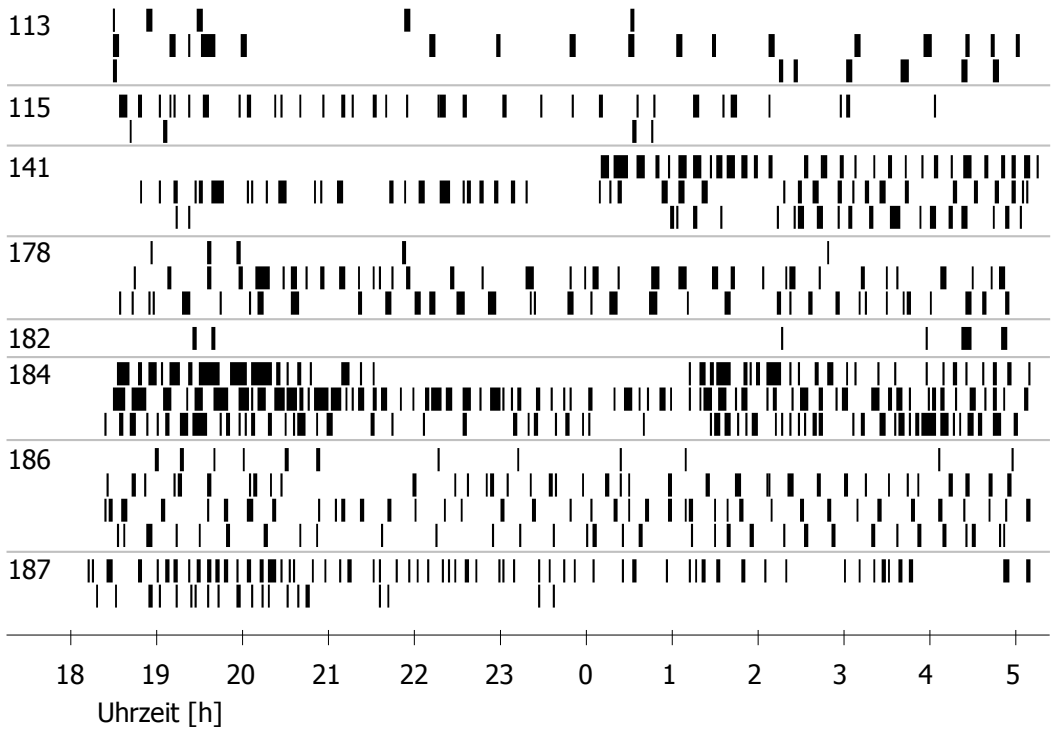


Abbildung 35: Zeitliche Aktivitätsmuster der am Experiment beteiligten acht Individuen. Jede horizontale Balkenreihe entspricht einer Tiernacht. Dunkle Linien zeigen Aktivitätsperioden an, in denen Blütenbesuche registriert wurden, helle Bereiche entsprechen Ruhepausen oder Zeiten, während derer ein Tier die Untersuchungsfläche verlassen hatte. Die kürzeste darstellbare Intervallbreite in diesem Aktogramm beträgt 120 Sekunden (entsprechend dem zeitlichen Unterscheidungskriterium zwischen Transferzeiten und Ruhepausen).

Eine Aktivitätsperiode dauerte demnach ungefähr zwischen einer und vier Minuten lang, anschließend legten die Tiere meistens eine längere Ruhepause ein oder verließen die Untersuchungsfläche vorübergehend. Innerhalb einer Aktivitätsperiode wurden in der Regel zwischen 7 und 23 Blüten besucht, wobei große Unterschiede zwischen den Längen der Besuchssequenzen einzelner Tiere bestanden. Die Tiere unterschieden sich auch stark bezüglich der Nektarmenge, die sie im Verlauf einer zusammen hängenden Aktivitätsperiode sammelten: Mit über 400 bzw. 350 µl entnahmen beispielsweise die Tiere 113 bzw. 141 die größten Trinkmengen aus den Blüten, bevor eine Ruhepause erfolgte, während die Tiere mit den Kennummern 184, 186 und 187 meist nur etwa die Hälfte dieser Nektarmengen innerhalb einer Aktivitätsperiode sammelten.

Tabelle 14: Übersicht über den zeitlichen und energetischen Umfang der Aktivitätsperioden (=AP) der Tiere

Tiernummer	**113**	**115**	**141**	**178**	**182**	**184**	**186**	**187**
Anzahl registrierter AP	32	47	97	93	6	215	184	98
Median Anzahl Besuche je AP	23	11	15	12	12	8	8	7
Maximale Anzahl Besuche je AP	44	39	45	51	51	63	29	18
Median Belohnungsmenge je AP [µl]	421	249	346	300	230.5	182	183.5	133
Median Dauer einer AP [s]	224.5	113	172	128	173.5	109	88	84

Pausenintervalle zwischen zwei Aktivitätsperioden

Die Pausenintervalle zwischen den einzelnen Aktivitätsperioden waren ebenfalls individuell sehr unterschiedlich verteilt (vgl. Abb. 36). Auffällig sind die kurzen Pausen der Tiere 184 und 187: Fast alle Ruhepausen dieser beiden Tiere waren deutlich kürzer als 15 Minuten. Etwa ein Drittel aller Aktivitätspausen der Tiere mit den Nummern 115, 178 und 186 dauerten dagegen über 15 Minuten lang und übertrafen damit die Zeitspanne, die ihrerseits die Blüten benötigten, um die jeweilige maximale Nektarmenge zu erreichen.

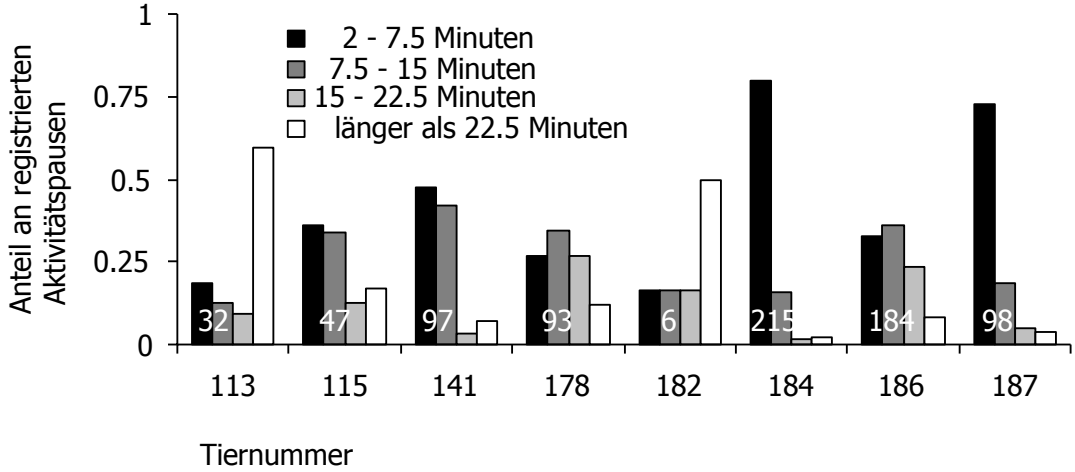


Abbildung 36: Verteilung der Aktivitätspausendauern. Die Zeitspanne, nach der besuchte Blüten wieder vollständig gefüllt waren, betrug 15 Minuten. Die Nummern im Diagramm zeigen den individuellen Datenumfang an.

Vermeidung von Wiederbesuchen innerhalb einer Aktivitätsperiode

Tiere, die sequenziell Blüten besuchen und dabei Wiederbesuche an bereits besuchte Blüten vermeiden, benötigen eine Form von schnell abrufbarem Gedächtnis, um diese Blüten temporär zu speichern. Neben der Kapazität des Arbeitsgedächtnisses als Grundvoraussetzung bestimmen aber aus rein kombinatorischen Gründen auch die Anzahl der insgesamt verfügbaren Blüten und die Länge der Besuchssequenzen die Möglichkeiten, innerhalb einer Besuchssequenz Mehrfachbesuche an Blüten zu vermeiden: Steht einem Tier nur eine begrenzte Anzahl von Blütenpositionen zur Auswahl, so bleiben innerhalb einer Besuchssequenz mit jeder weiteren besuchten Blüte immer weniger Optionen, um beim nächsten Blütenbesuch einen wiederholten Besuch an einer bereits besuchten Blüte zu vermeiden. Spätestens, nachdem alle Blüten jeweils einmal besucht wurden und

die Besuchssequenz noch weiter fortgesetzt werden soll, wird der erste Mehrfachbesuch innerhalb dieser Sequenz zwingend beim nächsten Besuch erfolgen.

Da die Besuchssequenzen der Tiere keine festgelegte Länge hatten, wurden die Häufigkeiten der Wiederbesuchsereignisse innerhalb einer Besuchssequenz in Abhängigkeit der Gesamtlänge der Besuchssequenzen bewertet. An die beobachteten relativen Häufigkeiten der Sequenzen mit Wiederbesuchen wurde ein GLM angepasst, wobei eine binomiale Verteilung der Daten angenommen wurde. Als Klassenvariable wurde die Länge der Besuchssequenzen gewählt, während die abhängige Variable das Verhältnis aus den beobachteten Sequenzen mit Wiederbesuchen und der Gesamtzahl der in jeder Längenklasse beobachteten Sequenzen war.

Tabelle 15: Zusammenfassung der Parameter des GLMs zur Häufigkeit der Wiederbesuche

	Wert	S_E	Prüfgröße z	p(>|z|)
Achsenabschnitt	- 4.17	1.92	-2.17	0.03
Sequenzlänge	0.49	0.20	2.39	0.017

Die Häufigkeit von Besuchssequenzen mit Mehrfachbesuchen an mindestens einer Blüte sowie die grafische Darstellung des GLMs befinden sich in Abbildung 37 - offensichtlich besuchten die Tiere spätestens nach 15 bis 20 Blütenbesuchen innerhalb einer Aktivitätsperiode mindestens eine Blüte zweimal: Bei dieser Sequenzlänge kamen kaum noch Besuchssequenzen ohne Mehrfachbesuche vor.

Zur Beurteilung, ob die Tiere aktiv Wiederbesuche an bereits besuchten Blüten innerhalb einer Aktivitätsperiode vermieden, wurden die beobachteten Häufigkeiten mit einem individuenbasierten Modell verglichen. Dazu wurden die Wiederbesuchshäufigkeiten eines virtuellen Blütenbesuchers berechnet, der auf einer Fläche mit 50 Blüten Besuchssequenzen mit Längen zwischen einem und 25 Blütenbesuchen ausführte. Der virtuelle Blütenbesucher wählte an jeder Blüte unter den Nachbarblüten die nächste zu besuchende Blüte aufgrund von zwei einfachen Regeln aus, die sich aus der angenommenen Kapazität seines "Arbeitsgedächtnisses" und den räumlichen Beziehungen der Blüten zueinander ergeben:

1. *Kapazität des Arbeitsgedächtnisses*: Der Blütenbesucher konnte sich an die Blütennummern aus *m* zurück liegenden Besuchen erinnern: Die Nummern der besuchten Blüten wurden dazu in einem auf *m* Speicherzellen begrenzten "Arbeitsgedächtnis" zwischengespeichert, das nach dem Ringspeicherprinzip arbeitete, d.h. jede neu gespeicherte Blütennummer überschrieb die jeweils älteste sich im Speicher befindliche Nummer.

2. *Bevorzugung kürzerer Wegstrecken*: Die nächste Blüte wurde aufgrund einer Zufallsentscheidung aus den benachbarten Blüten unter Ausschluß der sich im Arbeitsgedächtnis befindlichen Blüten ausgewählt. Als benachbart galten alle Blüten, die nicht weiter als 35 m von der aktuellen Blüte entfernt lagen.

Das Verhalten des virtuellen Besuchers wurde für Besuchssequenzen zwischen einem und 25 Einzelbesuchen und für Gedächtniskapazitäten von $m = 1$ bis $m = 6$ Blütenstandorten simuliert. Für jede dieser Kategorien wurde jeweils 1000 Besuchssequenzen generiert. Die Häufigkeiten der Besuchssequenzen des virtuellen Blütenbesuchers mit einem oder mehreren Mehrfachbesuchen wurden in Abbildung 37 zusätzlich zu den Mittelwerten der beobachteten Häufigkeiten von Besuchssequenzen mit Mehrfachbesuchen eingetragen.

Der Vergleich der beobachteten Wiederbesuchshäufigkeiten mit denen des Modells erlaubt es,

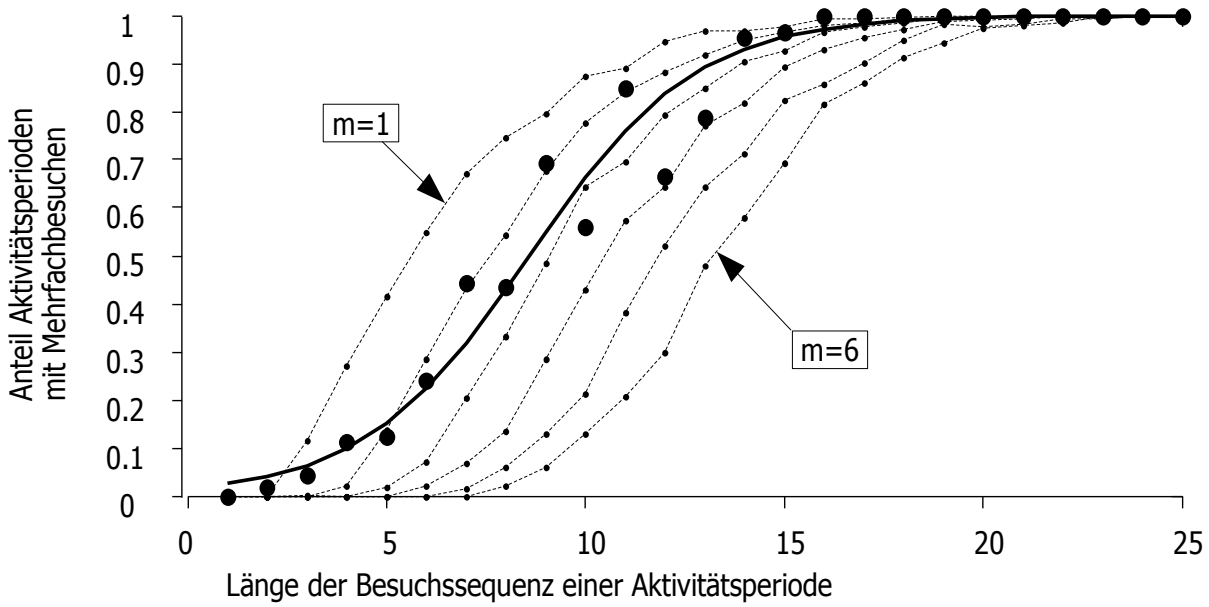


Abbildung 37: Häufigkeit des Auftretens von Mehrfachbesuchen an einer oder mehreren Blüten innerhalb einer Aktivitätsperiode einer Fledermaus (Schwarze Kreissymbole: Mittelwerte aus allen 772 Aktivitätsperioden, schwarze, durchgezogene Linie: An die Daten angepasstes GLM mit binomialer Linkfunktion). Zum Vergleich sind die Häufigkeiten der Mehrfachbesuche eines virtuellen Nahrungssuchers angegeben, der sich nach einer einfachen geometrischen Regel zwischen den Blüten fortbewegt und Wiederbesuche an den m *zuletzt besuchten Blüten vermeidet (gepunktete Linien; Siehe Text).*

die Kapazität des räumlichen Arbeitsgedächtnisses, das die Fledermäuse im Freiland einsetzen, abzuschätzen - diese Kapazität liegt daher ungefähr bei 2 bis 3 Blütenstandorten, die die Tiere aktiv vermeiden, natürlich nur unter der Voraussetzung, dass die hier für den virtuellen Besucher angenommenen Bewegungsregeln formal auf die Fledermäuse zutreffen.

Optimierung der Suchrouten und die Veränderung der Suchstrategien

Neben der Auswahl der besuchten Blüten und der Wiederbesuchsintervalle beeinflusst auch die gesamte Streckenflugleistung die Sucheffizienz einer Blumenfledermaus. Es stellt sich deshalb die Frage, ob die Tiere die Wege zwischen den einzelnen Blütenbesuchen auf einer möglichst geringen Gesamtstrecke zurück legten. Den kürzesten Weg zwischen einer Anzahl von Orten mit unregelmäßiger Verteilung zu finden, ist keineswegs ein triviales Problem, da im Allgemeinen die Anzahl der möglichen Besuchssequenzen, in denen die einzelnen Orte nacheinander aufgesucht werden können, mit der Anzahl der Zielorte exponentiell ansteigt. Wenn die einzelnen Orte zufällig verteilt sind, besteht die einzige Möglichkeit, den kürzesten aller möglichen Wege zu finden darin, alle diese Wege auszumessen ('Travelling Salesman-Problem'). Vergleichsweise einfache Bewegungsregeln können aber schon relativ gute, Lösungen erbringen: Die simple Nachbarbesuchsstrategie, bei der lediglich nach jedem Blütenbesuch die nächste noch unbesuchte Blüte unter den direkt benachbarten Blüten aufgesucht wird, ergab in Computersimulationen in den meisten Fällen Gesamtwege, die nur 10 - 15 % länger als die jeweils optimale Lösung waren ('Nearest neighbouring', vgl. Anderson, 1983; Thomson, 1996; Higgins & Strauss, 2004).

Einen Sonderfall für Wegminimierungsaufgaben stellt die regelmäßige Anordnung von Zielen dar, wie sie durch die Anordnung der künstlichen Blüten auf der Untersuchungsfläche gegeben waren:

Hier liefern die Suche nach den kürzesten gesamten Wegstrecken zwischen allen zu besuchenden Blüten und die einfache Nachbarbesuchsstrategie die gleichen Ergebnisse. Abbildung 38 A zeigt eine mögliche Besuchssequenz eines Nahrungssuchers, auf der alle auf der Untersuchungsfläche angebotenen Blüten nacheinander entlang des kürzesten Weges besuchen würde: Die Teilstrecken zwischen zwei Blüten führen stets zu einem der direkten Blütennachbarn in rund 14 m Entfernung, außer, wenn alle direkten Nachbarn der aktuellen Blüte bereits besucht worden sind. Nur in diesem Fällen müsste eine Blüte der nächst kürzeren Entfernungskategorie in 20 m Abstand aufgesucht werden. Eine derartiges Besuchsroute hat den Vorteil, dass die Anzahl der insgesamt besuchten Blüten je Flugstrecke erhöht wird und ist deshalb besonders nützlich, wenn keine voraussehbaren Qualitätsunterschiede zwischen den einzelnen Blütenstandorte bekannt sind. Wenn dagegen bei der Routenplanung nur die ergiebigeren Blüten berücksichtigt werden sollen, sieht die optimale Trajektorie so aus, wie sie in Abbildung 38 B dargestellt ist: Tiere, die auf ihren Suchrouten die ergiebigeren Blüten bevorzugen, sollten Transferflüge wählen, die zwischen zwei Blütenbesuchen möglichst häufig entlang von 20 m langen Teilstrecken verlaufen. Nur in Fällen, in denen keine weitere, unbesuchte, ergiebige Blüte in dieser Entfernung verfügbar ist, muss eine benachbarte Blüte im nächst größeren Abstand - diesmal zwischen zwei ergiebigeren Blüten - aufgesucht werden, der Abstand zu dieser Blüte würde dann ca. 32 m betragen.

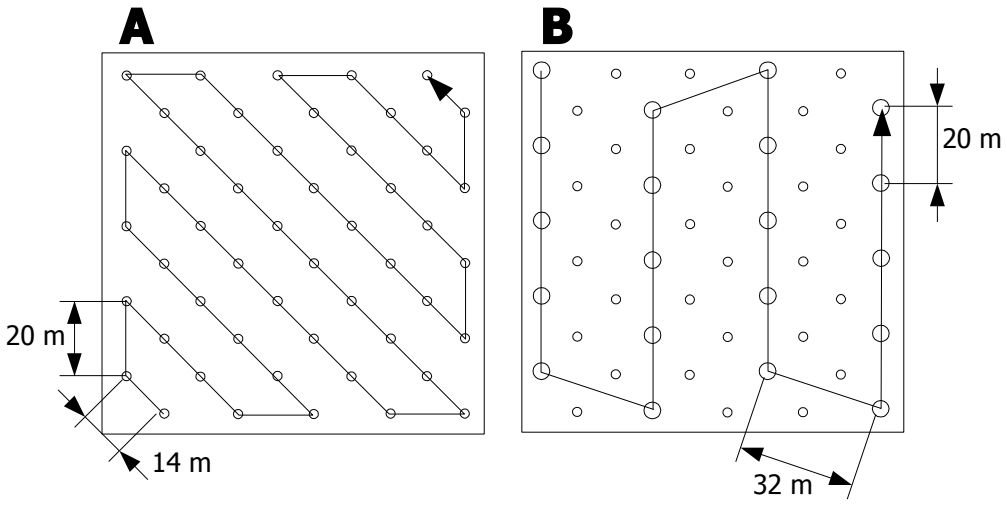


Abbildung 38: Optimale, den Flugweg minimierende Suchstrategien für die Nahrungsverteilung im hier beschriebenen Lernexperiment. Abbildung A: Solange noch Unklarheit über die Qualitätsunterschiede der einzelnen Blüten herrscht, erscheinen alle Transferflüge entlang der kürzest möglichen Strecke von ca. 14m als günstige Strategie. Abbildung B: Ein Nahrungssucher, der bereits über Informationen über die räumliche Verteilung der Ressourcen verfügt und vorzugsweise die qualitativ ergiebigeren Blüten ausbeutet, kann die benötigte Flugstrecke dadurch minimieren, indem er bevorzugt einen der nächsten ergiebigen Blütennachbarn in 20m Entfernung besucht.

Die beiden in Abbildung 38 dargestellten Flugrouten sind natürlich idealisiert und es ist nicht zu erwarten, dass derartig regelmäßige Flugsequenzen tatsächlich bei Tieren im Freiland zu beobachten sind. Trotzdem müssten Tiere, die neu auf der Untersuchungsfläche ankommen und eine Minimierung der zurück zu legenden Flugstrecke anstreben, in der Anfangsphase die 14 m langen Teilstrecken zwischen den Blüten gegenüber allen anderen Verbindungswegen bevorzugen, während sie gegen Ende der Suchaktivitäten die 20 m langen Verbindungsstrecken zwischen zwei ergiebigen Blüten bevorzugen sollten.

Tabelle 16: Kategorisierung der Flugwege, die abhängig von der Blütenpräferenz der Tiere im Falle einer den Flugweg minimierenden Strategie von den Tieren bevorzugt werden sollten

	Transfers zwischen Standardblüten oder zwischen einer Standard - und einer ergiebigen Blüte	**Transfers zwischen zwei ergiebigeren Blüten**
Den Flugweg minimierende Optionen	Alle Transfers, die zu einer benachbarten Blüte in **14,4 m** Entfernung führen	Transferflüge, die von einer ergiebigeren Blüte zu einer der (maximal zwei) ergiebigeren Blüten in **20 m** Entfernung führen
Den Flugweg verlängernde Optionen	Alle längeren Transferflugstrecken zwischen zwei Standardblüten oder zwischen zwei Blüten unterschiedlicher Sekretionstypen	Alle übrigen Transferflugstrecken zwischen zwei ergiebigeren Blüten

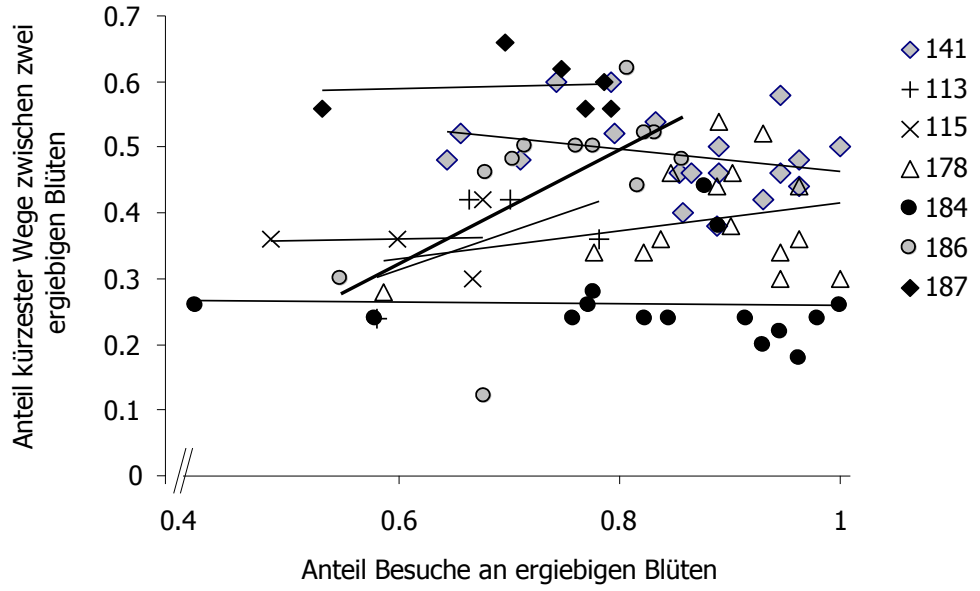


Abbildung 39: Präferenzen für minimierte Flugwege zwischen zwei ergiebigeren Blüten in Abhängigkeit der Blütenpräferenz der Tiere. Ein Zusammenhang ergab sich nur bei Tier 186, bei dem die Regression der Wegpräferenz auf die Blütenpräferenz signifikant positiv war (fett gezeichnete Regressionsgerade). y-Achse: Anteile der kürzesten Flugwege an jeweils 50 Transferflüge zwischen zwei ergiebigen Blüten. x-Achse: Anteil der Besuche an ergiebigen Blüten an allen Blütenbesuchen im gleichen Zeitraum.

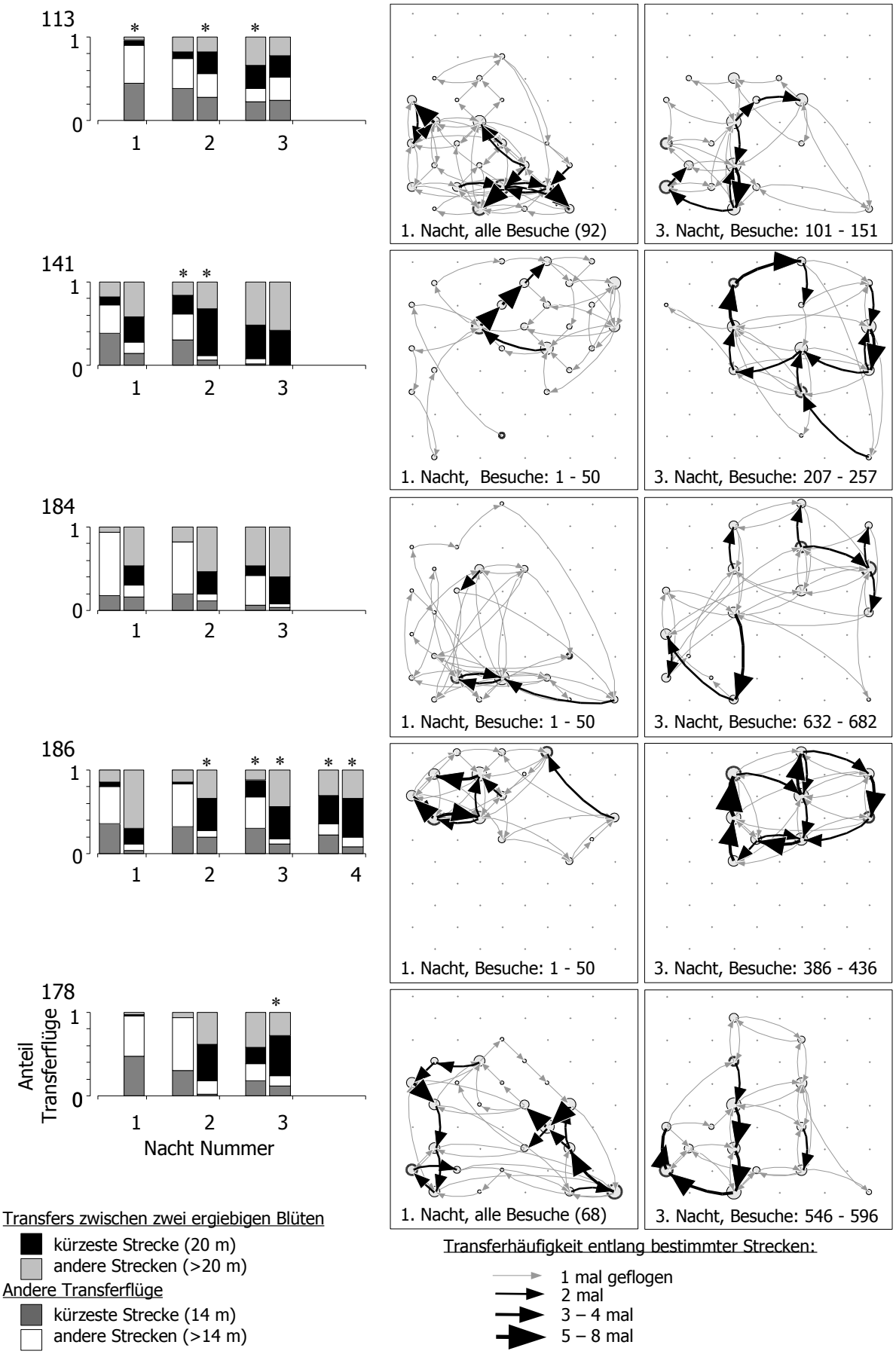
Abb. 40 (Nächste Seite): Veränderung der Suchstrategien am Beispiel der 5 Tiere, von denen mindestens drei Beobachtungsnächte vorliegen. Links: Anteil der kürzeren Transferwege jeweils zu Beginn und gegen Ende einer Nacht (n: jeweils 50 Blütenbesuche); rechts die entsprechenden Besuchsmuster während der ersten und der letzten Besuche im Rahmen des Experiments. (weitere Erläuterungen im Text)

Um diese Hypothese zu überprüfen, wurden für jedes der beobachteten Individuen die Häufigkeiten der langen und kurzen Transferwege zwischen zwei Blüten bestimmt, wobei die von den Tieren ausgewählten Transferflüge in vier verschiedene Entfernungsklassen eingeteilt wurden, wie sie aus Tabelle 15 hervor gehen. Wenn also neben der Auswahl der Blüten auch die Minimierung der Flugstrecken für die Tiere eine Rolle spielte, dann müssten sie mit zunehmender Bevorzugung der qualitativ hochwertigen Blüten deren Standorte auch bevorzugt entlang der kürzesten Verbindungsstrecken aufsuchen. In Abbildung 39 ist der Anteil dieser kürzesten Verbindungswege zwischen zwei ergiebigen Blüten an je 50 Transferflügen zwischen zwei ergiebigen Blüten dargestellt, abhängig von den Präferenzen der Tiere für diese ergiebigen Blüten. Nur bei Tier 186 kam es demnach im Verlauf des Experiments zu einer signifikanten Steigerung des Anteils der kürzesten Verbindungswege zwischen zwei der ergiebigen Blüten ($p=0.01$, $R^2 = 0.32$).

Einen Überblick über die individuellen Suchstrategien und ihre Änderungen im Verlauf des Versuches gibt Abbildung 40 (S. 97). Die Säulendiagramme links zeigen jeweils die Häufigkeiten der Transferwege aller in Tabelle 15 genannten Transferkategorien zwischen den jeweils ersten 50 und den letzten 50 Blütenbesuchen eines Tiers innerhalb einer Nacht. Direkt aufeinander folgende Wiederbesuche an der selben Blüte wurden nicht mitgezählt. Wenn der gesamte Besuchsumfang innerhalb einer Nacht weniger als 101 Besuche umfasste, wurden alle Transferflüge dieses Tiers innerhalb dieser Nacht ausgewertet und zu einem Datenpunkt vereinigt. Von fünf Tieren lagen im Versuchszeitraum mindestens drei Tiernächte vor, deren Umfang diesen Kriterien entsprach. Sollten die Tiere tatsächlich eine Strecken minimierende Suchstrategie befolgen, dann müsste der Anteil der 14 - m Flugstrecken vom Beginn des Experiments mit zunehmender Besuchserfahrung geringer werden und umgekehrt der Anteil der 20 - m Flugstrecken an den Transfers zwischen zwei ergiebigen Blüten vom Beginn des Experiments mit steigender Besuchserfahrung an den Blüten zunehmen. Der Anteil der Transferflugklassen, bei denen die Tiere direkt zwischen zwei Blüten hoher Ergiebigkeit flogen, nimmt in fast allen Nächten von Beginn bis zum Ende der Nacht zu (hellgraue und schwarze Abschnitte der Säulendiagramme), eine direkte Folge der zunehmenden Präferenzen der Tiere für die ergiebigeren Blüten; die Streckenlänge der Transferflüge zwischen zwei Blütenbesuche spielte allerdings bei den meisten Tieren nur eine untergeordnete Rolle: Lediglich Tier 186 bevorzugte ab dem Ende der zweiten Nacht die kürzeren Transferwege gegenüber den längeren (mit '*' gekennzeichnete Säulen der Abbildung 40, links). Besonders auffällig ist die Diskrepanz zwischen der Selektivität bezüglich des Blütentyps und der unspezifischen Auswahl der Transferwege bei den Tieren 141 und 184: Beide Tiere besuchten gegen Ende der 3. Versuchsnacht fast ausschließlich Blüten des ergiebigeren Typs, was auf eine sehr selektive Suche bezüglich der Blütenqualitäten schließen lässt. Trotzdem wählten sie nur zu einem geringen Teil kurze Transferwege zwischen zwei Blütenbesuchen aus: Tier 141, das ausschließlich ergiebige Blüten auswählte, besuchte nur in 21 der 50 letzten Fällen eine direkt benachbarte ergiebige Blüte, Tier 184 wählte sogar nur in 18 Fällen eine direkt benachbarte Blüte aus.

Die Planskizzen der Abbildung 40 (rechte Seite) zeigen die Besuchsmuster der Tiere jeweils während der ersten 50 Besuche eines Tiers im Rahmen des Experiments und während der letzten 50. Die von den Tieren geflogenen Transferflugstrecken sind darin jeweils als Pfeile zwischen Start- und Zielblüte dargestellt. Die Stärke der Pfeile hängt von der Häufigkeit ab, mit der der Weg geflogen wurde. Deutlich zu erkennen sind große individuelle Unterschiede der Besuchsmuster. Außerdem fällt auf, dass die Tiere gegen Ende des Experiments zwar immer häufiger Flugsequenzen zwischen den ergiebigeren Blüten bevorzugten, aber auch, dass die Besuchsmuster mehr oder weniger deutlich vom in Abbildung 38 B vorgeschlagenen 'Idealmuster' abweichen.

Insbesondere Tier 184 wählte besonders häufig extrem lange Transferflugstrecken aus. Insgesamt


113
141
184
186
178
Anteil Transferflüge
Nacht Nummer
1. Nacht, alle Besuche (92)
3. Nacht, Besuche: 101 - 151
1. Nacht, Besuche: 1 - 50
3. Nacht, Besuche: 207 - 257
1. Nacht, Besuche: 1 - 50
3. Nacht, Besuche: 632 - 682
1. Nacht, Besuche: 1 - 50
3. Nacht, Besuche: 386 - 436
1. Nacht, alle Besuche (68)
3. Nacht, Besuche: 546 - 596
Transfers zwischen zwei ergiebigen Blüten
kürzeste Strecke (20 m)
andere Strecken (>20 m)
Andere Transferflüge
kürzeste Strecke (14 m)
andere Strecken (>14 m)
Transferhäufigkeit entlang bestimmter Strecken:
1 mal geflogen
2 mal
3 – 4 mal
5 – 8 mal

bieten die Besuchsmuster der Tiere ein sehr individuelles und heterogenes Bild und außer einer grundsätzlichen Bevorzugung der ergiebigeren Blütenstandorte sind kaum Regelmäßigkeiten in den Besuchsmustern erkennbar.

Diskussion

Während in Kapitel 4 gezeigt werden konnte, dass die Tiere ihr Suchverhalten innerhalb weniger Nächte an die Verteilung der ergiebigen Nahrungsquellen auf der Untersuchungsfläche anpassen können und dass das Erlernen dieser Verteilung innerhalb weniger Stunden beobachtbar war, ist das Ergebnis zunächst überraschend, dass dies nur bei wenigen Tieren und zudem nur in einzelnen Nächten tatsächlich zu einer Effizienzsteigerung der Nahrungssuche führte. Zwar ist zu Beginn der ersten Versuchsnacht bei den meisten Tieren ein rascher Anstieg der Strecken bezogenen Sucheffizienz festzustellen (Abbildung 34, oben), nach diesen ersten zwei bis drei Stunden Suchaktivität trat aber keine weitere Ertragssteigerung mehr ein, obwohl die Tiere ihre Suchpräferenzen bis zum Schluss weiter optimierten. Eine kontinuierliche Steigerung der Nahrungssucheffizienz war dagegen bei den meisten Tieren nur während der zweiten Nacht nachweisbar, in der sie den Strecken bezogenen Nektarertrag von 0.6 ml km^{-1} auf knapp 1.0 ml km^{-1} erhöhen konnten. Dieses Ergebnis unterstreicht, dass eine Effizienzsteigerung durch die selektive Ausnutzung der ergiebigeren Blüten erreichbar war, dass das Erlernen der räumlichen Nahrungsverteilung allerdings alleine nicht ausreichte, um die gegebenen Ressourcen effizienter auszunutzen, denn die Bevorzugung ganz bestimmter Blüten verursachte unvermeidlich eine Verringerung des mittleren Nektarvorrates dieser Blüten.

Die Tiere nahmen offensichtlich diese, durch ihre eigene Besuchsaktivität verursachte Verringerung der Nektarerträge in Kauf, denn bezüglich der aktiven Vermeidung von wiederholten Blütenbesuchen innerhalb einer Aktivitätsperiode blieben die Tiere hinter den Erwartungen zurück, die man aufgrund von Laborversuchen vermutet hätte: Winter & Stich (2004) konnten bei der nahe verwandten Art *Glossophaga soricina* in einem Laborversuch zeigen, dass die Fledermäuse bei Besuchen an einem 3,5 x 3.5 m großen Blütenfeld aus 64 Blüten in wesentlich längeren Besuchssequenzen Wiederbesuche an bereits besuchten Blüten vermeiden können, als sie es im vorliegenden Versuch getan haben.

Allerdings bestehen einige prinzipielle Unterschiede zwischen beiden Versuchssituationen, aus denen sich die Unterschiede teilweise ableiten lassen: Erstens gaben die Blüten im Labor innerhalb einer Besuchssession jeweils nur ein einziges Mal Nektar an die Tiere ab, sie stellten also im Gegensatz zu den hier verwendeten Blüten einen nicht erneuerbaren Ressourcentyp dar, während die Versuchsblüten im Rahmen der Experimente dieser Arbeit den entnommenen Nektar regenerierten. Außerdem waren die Flugstrecken zwischen den einzelnen Blüten im Freilandversuch erheblich länger, als die am Laborblütenfeld. Ein Vorbeiflug an einer potenziell belohnenden Blüte verursachte durch die weiteren Flugstrecken zwischen den Blüten im Freiland höhere Kosten, als im Labor. Diese weiträumigere Verteilung der Blüten mag letztlich dazu geführt haben, dass die Fledermäuse im Freiland eher dazu neigten, Blüten zu besuchen, wenn sie sich bereits in ihrer Nähe befanden.

Das periodische Auftreten der Blütenbesuchsaktivitäten der Tiere kann in diesem Zusammenhang als adäquate Strategie der Tiere angesehen werden, vorzeitige Wiederbesuche an den Blüten weitgehend zu vermeiden. Es ist allerdings eher unwahrscheinlich, dass es sich dabei um eine einheitliche kognitive Leistung der Tiere handelt. Einerseits deshalb, weil die meisten gewählten Pausenintervalle nicht sehr gut angepasst erscheinen an das erforderliche Pausenintervall von 15 Minuten, und zum anderen, weil die Aktivitätsmuster der Tiere große individuelle Unterschiede

aufweisen (vgl. Abb. 35). Als mögliche Ursache für das zyklische Auftreten der Blütenbesuchsaktivitäten kommt dagegen eher die beschränkte Kapazität des Verdauungstraktes der Tiere in Frage. Bei Nahrung suchenden *Glossophaga commissarisi* konnten in Flugtunneln unter *ad libitum* Bedingungen zyklische Gewichtszunahmen und - abnahmen gemessen werden, die zeigen, in welchem Bereich die mögliche Nahrungsaufnahmekapazität der Tiere liegt: Die Tiere nehmen zu Beginn ihrer Nahrungssuchaktivitäten zunächst ungefähr 500 mg Nektar aus den Blüten auf, bevor sie eine erste Ruhepause einlegen. Im weiteren Verlauf der Nacht nimmt die Körpermasse der Tiere stetig zu, wobei immer wieder kurzfristige Gewichtsunterschiede im Bereich von ca. 200 mg gemessen werden (Winter & v. Helversen, 1998). Die Werte stimmen gut mit den hier ermittelten Trinkmengen der Tiere je Aktivitätsphase überein (vgl. Tab.14). Mit dieser groben Übereinstimmung ist zwar noch nicht gezeigt, dass tatsächlich die Füllung und Entleerung des Verdauungstraktes der Tiere der Mechanismus ist, der die Periodik der Blütenbesuchsaktivität der Fledermäuse bestimmt. Allerdings ist es ohnehin fraglich, ob über diesen einfachen Mechanismus heraus gehend eine genauere Zeitmessung für die Tiere überhaupt notwendig ist: In allen hier beschriebenen Versuchen wurde die Nahrungskonkurrenz zu anderen Blütenbesuchern durch die individuenspezifische Berechnung der Belohnungsmengen kompensiert, an natürlichen Blüten dagegen könnte neben der Abwägung des proportionalen Zusammenhangs zwischen langen Wartezeiten und höherem Ertrag auch die steigende Wahrscheinlichkeit eine Rolle spielen, dass ein anderer Nahrungssucher um die selben Ressourcen konkurriert. Die kürzeren Wiederbesuchsintervalle sind insofern möglicherweise Ausdruck einer Nahrungssuchstartegie, die an eine kompetitivere und weniger vorhersehbare Situation angepasst ist.

Literaturverzeichnis

Anderson D. J., 1983. Optimal foraging and the traveling salesman. Theor. Popul. Biol. 24:145-159.

Bell W. J., 1991. Searching Behaviour. London: Chapman and Hall.

Carpenter F. L., Paton D. C., Hixon M. A., 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. Proc Natl Acad Sci 80: 7259 - 7263.

Cartar R. V., Real L. A.,1997. Habitat strucuture and animal movement: the behaviour of bumble bees in uniform and random spatial resource distributions. Oecologia: Volume 112, Number 3, 430 - 434.

Chittka L., Thomson J. D. (eds.), 2001. Cognitive Ecology of Pollination. Cambridge: Cambridge University Press.

Heinrich B., 1979. "Majoring" and "Minoring" by Foraging Bumblebees, Bombus Vagans: An Experimental Analysis. Ecology, 60(2): 245–255.

Higgins C. L., Strauss R. E., 2004. Discrimination and classification of foraging paths produced by search-tactic models. Behav. Ecol. 15(2): 248 - 254.

MacArthur, R. H., Pianka, E. R., 1966. On the optimal use of a patchy environment. Am Nat, 100: 603-609.

Marden J.H., Waddington K. D, 1981. Floral choices by honeybees in relation to the relative distances to flowers. Phys. Ent. 6: 431-435.

Müller M., Wehner R.,1994. The hidden spiral: systematic search and path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis* . J. Comp. Physiol. A 175(5): 525 - 530.

Ollason J. G., 1987. Learning to Forage in a Regenerating Patchy Environment: Can It Fail to Be

Optimal ? Theor. Pop. Biol. 31: 13-32.

Possingham, H.P., 1988. A Model of Resource Renewal and Depletion: Applications to the Distribution and Abundance of Nectar in Flowers. Theor. Pop. Biol. 33: 138-160.

Pyke G. H., Pulliam, H. R., Charnov E. L., 1977. Optimal Foraging: A Selective review of Theory and Tests, Quart. Rev. Biol. 52 (2): 137-154.

Perry G., Pianka E. R., 1997. Animal foraging: past, present and future. Trends Ecol. Evol. 12(9): 360-364.

Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). Foraging theory. Princeton NJ: Princeton University Press.

Thomson J. D., 1996. Trapline foraging by bumble bees: I. Persistence of flight-path geometry. Behav Ecol 7:158-164.

Thomson J. D., Slatkin M., Thomson B. A., 1997., Trapline foraging by bumble bees: II: Definition and detection of sequence data Persistence of flight-path geometry. Behav. Ecol. 8: 199-210.

Wehner R., Wehner S., 1990. Insect navigation: Use of maps or Ariadne's thread ? Ethol. Ecol. Evol. 2(1): 27-48.

Williams N. M., Thomson J. D., 1998. Trapline foraging by bumble bees: III. Temporal patterns of visitation and foraging success at single plants. Behav. Ecol. 9: 612-621.

Winter Y., Stich K.P., 2005, Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. Journal for Experimental Biology 208: 539-548.

Winter, Y., v. Helversen, O., 1998. The energy cost of flight: Do small bats fly more cheaply than birds? Journal of Comparative Physiology – B, 168 (2): 105 - 111.

Zollner P.A., Lima S. L., 1999. Search Strategies for Landscape-Level Interpatch Movements. Ecology 80(3): 1019-1030.

Anhang A – Liste der im Rahmen der Arbeit gefangenen und markierten Tiere

Datum	Uhrzeit	Art	Transpondercode	ID	Geschlecht / Alter	
1. Auf (bzw. In der Nähe) der Untersuchungsfläche markierte Tiere:						
21.02.01	18:20	*Glossophaga commissarisi*	0410B1B8FF2	101	w	ad.
21.02.01	18:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3AD769	102	m	ad.
23.02.01	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3C1882	103	w	ad.
23.02.01	18:40	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A74D7	104	w	ad. (?)
24.02.01	19:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BD9F5	105	m	ad.
01.03.01	18:45	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BE96D	107	m	ad.
01.03.01	19:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A1347	108	m	juv
01.03.01	20:10	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D281D	106	w	
02.03.01	20:20	*Glossophaga commissarisi*	0410B1E591E	109	m	ad.
07.03.01	21:45	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A73C5	110	m	
11.10.01	20:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3DB175	111	m	
11.10.01	20:20	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D3E69	112	m	ad.
18.10.01	20:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BC79C	113	m	ad.
18.10.01	21:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3CFEA8	114	w	ad.
21.10.01	20:20	*Glossophaga commissarisi*	0410D3DADD6	115	m	ad.
21.10.01	20:20	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B36B4	116	m	ad.
21.10.01	20:45	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D1F9B	117	m	ad.
21.10.01	23:40	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BFE96	118	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3DBD3D	119	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3C53F8	120	m	juv.
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3DA837	121	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BDD93	127	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410B1B0B7E	122	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A8AF0	123	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D3FAE	124	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B0909	125	w	ad.
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410B1CB0C4	126	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B4D89	128	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BCF4F	129	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A2326	130	w	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3AEAA1	131	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3DB69C	132	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B77A8	133	m	
23.10.01	17:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BEEC8	134	m	
06.11.01		*Glossophaga commissarisi*	0410D3D9E1A	135	w	ad.
15.12.01	21:20	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D2DEF	138	w	ad.
15.12.01	21:20	*Glossophaga commissarisi*	0410D3DBB2A	139	m	ad.
26.12.01	19:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3C6BCE	140	w	ad.

Datum	Uhrzeit	Art	Transpondercode	ID	Geschlecht / Alter	
26.12.01	20:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B9AE1	141	m	ad.
28.12.01	18:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3AD2EC	143	w	ad.
29.12.01	23:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B1D20	144	w	juv.
05.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A9F6D	145	m	juv.
05.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410B1CC5A8	146	m	ad.
05.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D43D6	147	m	juv.
05.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BB184	148	w	juv.
05.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BA7Bc	149	m	juv.
10.01.02	00:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3C20BE	136	m	ad.
10.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D4CE0	160	m	Wiederfang: Das Tier trug ein Halsband mit Transponderhalter
10.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3CA252	162	m	ad.
10.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3CFEFD	163	w	juv
10.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A726E	164	w	ad.
10.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A29D7	165	m	ad.
11.01.02	17:55	*Glossophaga commissarisi*	0410B1C1C1BA	137	m	ad.
11.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3C9B05	150	w	juv.
11.01.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A3D76	151	w	juv.
11.01.02	18:05	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B0189	152	w	ad.
14.01.02	22:35	*Glossophaga commissarisi*	0410D3C472E	153	w	juv
30.04.02	18:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A634C	178	m	
23.09.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BD6F2	180	m	
23.09.02	18:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B7821	181	m	
23.09.02	18:20	*Glossophaga commissarisi*	0410D3CC939	182	m	
21.10.02	20:23	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A8A56	183	m	juv.
21.10.02	20:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D0E99	184	m	ad.
30.01.03	20:40	*Glossophaga commissarisi*	0410D3AA935	186	w	juv.
31.01.03	18:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B4D56	187	w	ad.
02.02.03	18:30	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B8A79	188	m	
02.02.03	19:20	*Hylonycteris underwoodi*	0410D3C7A8A	189	w	
2. Weitere Tiere, die markiert wurden, die aber weiter als 300m entfernt von der Untersuchungsfläche gefangen wurden:						
13.02.02	21:00	*Glossophaga commissarisi*	0410D3CC0FC	154	w	ad.
13.02.02	21:00	*Lonchophylla robusta*	0410D3A664F	155	w	ad.
13.02.02	21:15	*Glossophaga commissarisi*	0410B1E49EA	156	m	?
13.02.02	21:15	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A1606	157	w	ad.
13.02.02	21:30	*Lonchophylla robusta*	0410D3C80F8	158	w	ad.
13.02.02	21:45	*Glossophaga commissarisi*	0410D3D9A6B	159	w	ad.
25.02.02	20:55	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A8933	169	m	ad.
25.02.02	20:55	*Glossophaga commissarisi*	0410D3AA98A	170	m	
25.02.02	20:55	*Lichonycteris obscura*	0410D3D9F82	171	m	ad.
25.02.02	22:00	*Lichonycteris obscura*	0410D3C14B1	177	m	
25.02.02	22:20	*Glossophaga commissarisi*	0410B1D8F8D	173	m	juv.

Datum	Uhrzeit	Art	Transpondercode	ID	Geschlecht / Alter	
25.02.02	22:20	*Glossophaga commissarisi*	0410D3B04F3	174	w	juv.
25.02.02	22:40	*Glossophaga commissarisi*	0410D3BBAE3	175	w	ad.
25.02.02	22:50	*Glossophaga commissarisi*	0410D3A6694	172	m	ad.
25.02.02	23:50	*Lonchophylla robusta*	0410D3AC22F	176	m	ad.
27.02.02	20:20	*Lichonycteris obscura*	0410D3B9A14	166	m	ad.
27.02.02	21:20	*Lonchophylla robusta*	0410D3CAEA3	167	w	
27.02.02		*Lonchophylla robusta*	0410D3BD445	168	m	ad.

Anhang B - Materialliste für die künstlichen Blüten

Lichtschranken

Gehäuse: CNC- Drehteil aus PVC mit Luer Loc Gewindeeinsatz (BRAUN AG Melsungen)
IR-Sensor: Sharp IS 471
IR-LED: Siemens SFH 409 (Ø:3 mm, λ =940nm)

Vorwiderstände zum Ansteuern einer 3mm LED mit IS 471 in einer Kunstblüte:

Wenn dieser Wert zu klein gewählt wird, lässt sich der IR-Strahl nicht sicher unterbrechen, ist er zu groß, geht das LS-Signal nach einer Unterbrechung nicht mehr in den HI-Zustand zurück. Dieses Verhalten ist in hohem Maß von der LED und von der Länge des IR-Strahls abhängig. Unter Freilandbedingungen im Regenwald kommt hinzu, dass sich Nässe im optischen Gang der Blüte stauen kann, wodurch die optischen Eigenschaften verändert werden. Für die hier beschriebenen Blüten haben sich folgende Werte als optimal erwiesen:

Betriebsspannung	Widerstand
5 V	470 Ω - 820 Ω
12 V	1 – 2 kΩ

Als Test für die ordentliche Funktion der Lichtschranken sollte ein dünner Gegenstand (Schraubenzieher o. ä.) in die Blütenöffnung eingeführt werden. Da üblicherweise die Funktion einer Blüte den gleichzeitigen Test aller drei Blütenkomponenten - Lichtschranke, Ventil und Transponderlesegerät - erforderte hat sich die Herstellung eines Testtransponders bewährt: Ein Transponder wurde gemeinsam mit einem Kunststoffröhrchen (Ø ca. 5mm) in einem Schrumpfschlauch montiert, so dass die Spitze des Röhrchens die Lichtschranke unterbrach, wenn sich der Transponder in Lesereichweite der Antenne befand. Eine Befestigung des Transponders an einem Halsband für den Hals des Experimentators erleichterte die Handhabung dieses Testtransponders im Feld ganz erheblich.

Nektarfördersystem

Schlauchquetschventil: ASCO Joucomatic, Baureihe W295A112 – 12V DC
Förderschlauch: Silikonschlauch 31018, Shore Härte 55, Detakta Norderstedt
Luer-Anschluss: Aspirationskanüle, ∅ 1,8 mm, auf 20 mm abgesägt, z.B. Braun AG Melsungen
Vorratsbehälter: Einwegspritze, 10ml, z.B. Braun AG Melsungen

Transponderlesegeräte

Easy Key, Artikel Nr. A402-0020 IQ-Automation, Eching

Antenne:

Träger: CNC-gefräster Spulenkörper zum Aufstecken auf Filmdöschen
Wicklung: 81 Wdg. 0.1 mm CuLackdraht, entsprechend der Länge der Leiterbahnen auf der zum Easykey – Lesegerät mitgelieferten Printspule.

Transponderhalsbänder

Transponder: System Easykey
Glastag micro read only ∅ 2,12 mm L: 11,2 mm
IQ-Automation, Eching, Artikel Nr. 860-0220
Kabelbinder: Secure-A-tie® # 10673, Avery / Dennison, Massachusets
Schrumpfschlauch: 2.2mm/1.8mm (z.B. Conrad Electronik)

Der Schrumpfschlauch erhält nach dem Schrumpfen über einer Flamme mit einem Dorn ein kleines Loch und wird auf den Kabelbinder gefädelt. Die Länge des Kabelbinders wird erst beim Anlegen bestimmt, überstehende Enden werden abgezwickt. Die richtige Länge wird bestimmt, indem versucht wird, das Halsband vorsichtig über den Kopf der Fledermaus zu ziehen. Bevor das Tier wieder frei gelassen wird, müssen eventuell entstandene Grate am Schrumpfschlauch oder dem Kabelbinder stumpf gemacht werden.

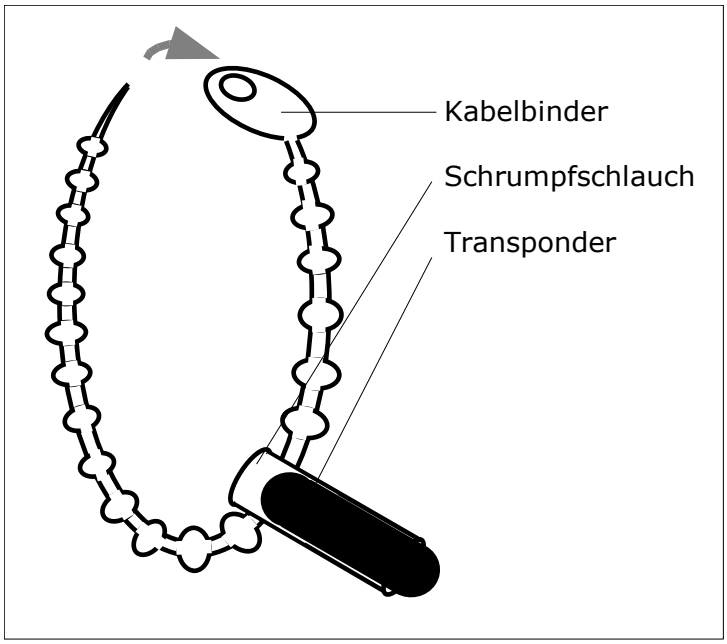


Abbildung 41: Ein Transponderhalsband.

Gehäuse

Material: HTU Überschiebmuffe ∅ 50 mm & 2 HT – Abschlussdeckel
Marley Deutschland GmbH, Wunstorf

Die zwei Abschlussdeckel schließen die Muffe mit ihren eingebauten Gummidichtungen wasserdicht ab. An der Unterseite werden die Stromversorgung, die Steuerleitungen zum Rechner sowie die Leitungen zur Lichtschranke /Antenne durchgeführt. Das Nektarventil wird ebenfalls in einer Bohrung an der Unterseite befestigt.
Alle Bohrungen müssen vor der Inbetriebnahme gegen Spritzwasser abgedichtet werden.
Bei Öffnungen, durch die Kabel ins Gehäuseinnere geführt wurden, kann dies mit Gummitüllen in verschiedenen Größen geschehen (z.B. Conrad Electronic), für die Öffnung für das Magnetventil empfiehlt sich zusätzlich die Verwendung von Silikonkleber.
Die Elektronikkomponenten Transponderlesegerät, Spannungsregler und Nektarventil werden mit

Distanzrollen auf eine PVC-Platte montiert, die Signalleitungen (Power +/- 12V, Transpondersignal, Lichtschrankensignal, Magnetventilsignal) in einer 5 polige Lüsterklemme zusammengefasst.

Um die Demontage des Gehäuses bei Wartungsarbeiten zu erleichtern, empfiehlt es sich, etwas Gleitmittel für HTU-Rohrmaterial (Sanitärhandel) beim Zusammenbau zu verwenden. Drahtbügel aus 2mm verzinktem Stahldraht halten die Nektarspritze und die „Blütenkrone “ in einem definierten Abstand zueinander. Dies ist wichtig, denn die Fließgeschwindigkeit der Zuckerlösung im Silikonschlauch wird maßgeblich bestimmt durch den hydrostatischen Druck, der durch das Gefälle zwischen der Spritze und dem Blütenkörper entsteht. Bei der Montage ist darauf zu achten, dass alle verwendeten Schläuche gleich lang sind.

Stromversorgung der Anlage

Um Beschädigungen des Steuerrechners durch eventuell auftretende Störspannungen an den Blüten zu vermeiden, wurde die gesamte Anlage mit zwei galvanisch voneinander getrennten Stromkreisen versorgt:

Zum „**äußeren Stromkreis**“ gehörten alle Kunstblüten, während der „**innere Stromkreis**“ den Steuerrechner und die Dateninterfaces in der Hütte nahe der Untersuchungsfläche umfasste.

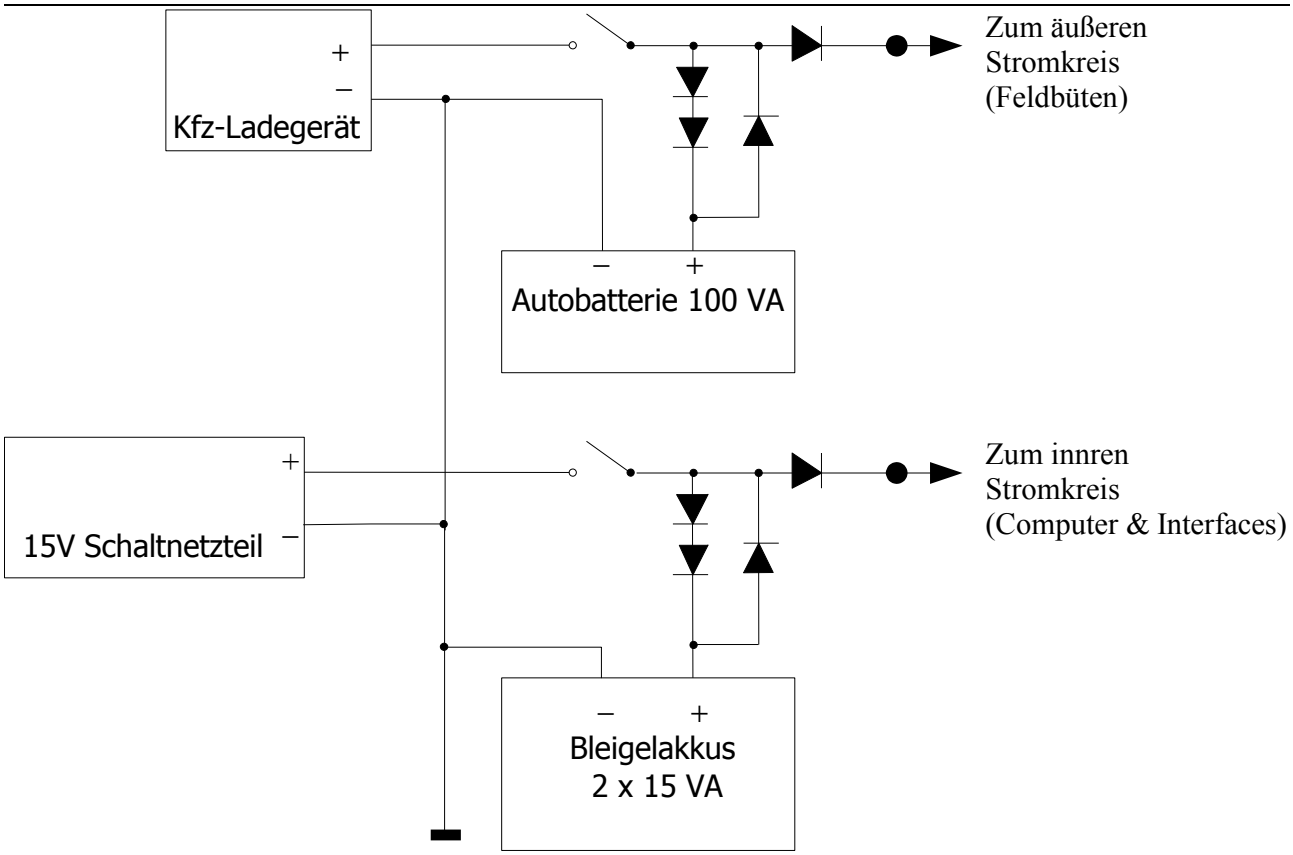


Abbildung 42: Schaltplan der Stromversorgung der Anlage. Beide Stromkreise wurden mit Akkumulatoren gegen Stromausfälle gepuffert.

Beide Stromkreise wurden durch Akkumulatoren gegen eventuell auftretende Stromausfälle der Netzspannung gepuffert: Der Innere Stromkreis wurde über ein Steckernetzteil (15V, 3A) versorgt und über zwei Bleigelakkus (Kapazität je 12V / 15 Ah) gepuffert. Der äußere Stromkreis wurde gespeist aus einem Ladegerät für Autobatterien. Die Pufferung wurde über eine 12V / 100Ah Starterbatterie gewährleistet.

Im Falle eines Stromausfalls erfolgte die Umschaltung zwischen Netz und Batteriebetrieb mit einer einfachen Diodenschaltung (s. Abbildung 41).

Stromversorgungs- und Datenleitungen

Wegen des hohen Strombedarfs der gesamten Anlage (ca. 5A) und den z.T. großen Leitungslängen (Abstand zwischen Rechner und Blüten bis ca. 160 m) traten an den Blüten relativ große Potenzialunterschiede an den zuführenden Leitungen auf. Um die Datenübertragung zwischen Rechner und Blüten von diesen Potenzialunterschieden abzukoppeln, wurde die Masseverbindung für die Datenübertragung und die Stromversorgung der Blüten über zwei unterschiedliche Leitungen zugeführt.

Um die Verwendung von vor Ort erhältlichem, billigen Kabelmaterials zu ermöglichen, mussten die Stromversorgung und die Datenleitungen deswegen mit zwei separaten Kabeln an die Blüten herangeführt werden.

Stromversorgung:

Zweiadriges Kabel mit verschiedenen Querschnitten (0.75mm bis 2mm) je nach Lage im Netz. Für

schnell lösbare Verbindungen haben sich Messerklemmen (z.B. Bürklin) bewährt.

Datenleitungen:

6-polige Fernmeldeleitung mit Folienabschirmung (ähnlich Bürklin 95 F 2402). Das Material wurde vor Ort besorgt. Lieferant war die Firma Colono de Sarapiqui, Puerto Viejo.

Steckverbinder:

Kabelsteckverbinder 6 polig, Typ Tyco Electronics (AMP), Universal Mate-N-Lok (F138.360)
Bürklin Art. Nr. 71 F 610 / 71 F 611 (Gehäuse)
71 F 6302 / 71 F 6312 (Kontakte)

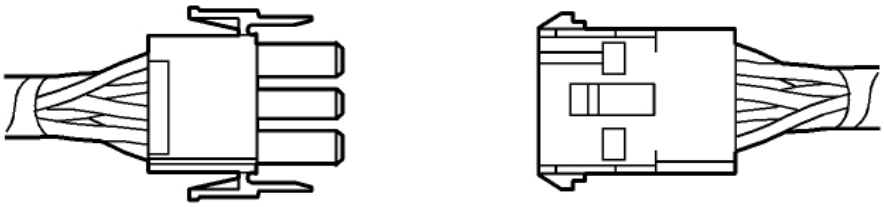


Abbildung 43: Die verwendeten Steckverbindungen. Links: Stecker; rechts: Kupplung

Jede Blüte wurde mit einer kurzen Leitung mit einem 6-poligen Kunststoffkupplung versehen; die Datenleitungen auf der Untersuchungsfläche endeten mit dem entsprechenden Stecker und wurden vor Regenwasser geschützt in einem oben geschlossenen PVC-Rohr am jeweiligen Montagepfosten befestigt. An jedem Stecker wurden die Masseleitungen des zweiadrigen Stromkabels mit der Abschirmung der Datenleitung verbunden.

Anhang C - Inbetriebnahme und Wartung der Anlage

Eichung der Nektarpumpen

Die Eichung der Nektarpumpen wurde mit Hilfe einer eigens dafür geschriebenen Konfigurationsdatei vorgenommen. Hierzu wurde ein Messzylinder unter das offene Schlauchende einer Blüte gehalten und das Magnetventil mit einer größeren Anzahl von Impulsen der gewünschten Öffnungsdauer betätigt. Aus der gemessenen Nektarmenge wurde die Fördermenge bei einer einzelnen Öffnung der jeweiligen Öffnungsdauer berechnet. Aus mehreren Datenpunkten wurde eine Eichkurve ermittelt und die Genauigkeit der Förderanlage abgeschätzt Zur Eichmessung wurde eine spezielle Konfigurationsdatei geladen, die nach Unterbrechung der Lichtschranke das Nektarventil mehrmals betätigte. Mit einem Messzylinder mit 1ml Fassungsvermögen und 20µl Teilung wurde die geförderte Nektarmenge aufgefangen. Das Fördervolumen je Belohnungsimpuls wurde ermittelt, indem die Gesamte Fördermenge durch die Anzahl der Einzelbelohnungen geteilt wurde. Die Messpunkte im Diagramm zeigen die Streuung der Daten an den Einzelblüten.

Nach jeder Reinigung und Neubefüllung der Nektarbehälter wurde eine entsprechende Eichmessung der Blüten vorgenommen, um die Belohnungstoleranz der Blüten erneut zu überprüfen. Eine Regressionsanalyse ergab folgenden Zusammenhang zwischen der Trinkmenge [µl] und der Öffnungsdauer [ms]:

$$Trinkmenge = 0.0006 \cdot Öffnungsdauer^{2} + 0.2056 \cdot Öffnungsdauer + 2.4284;\ R^2 = 0{,}9735;$$

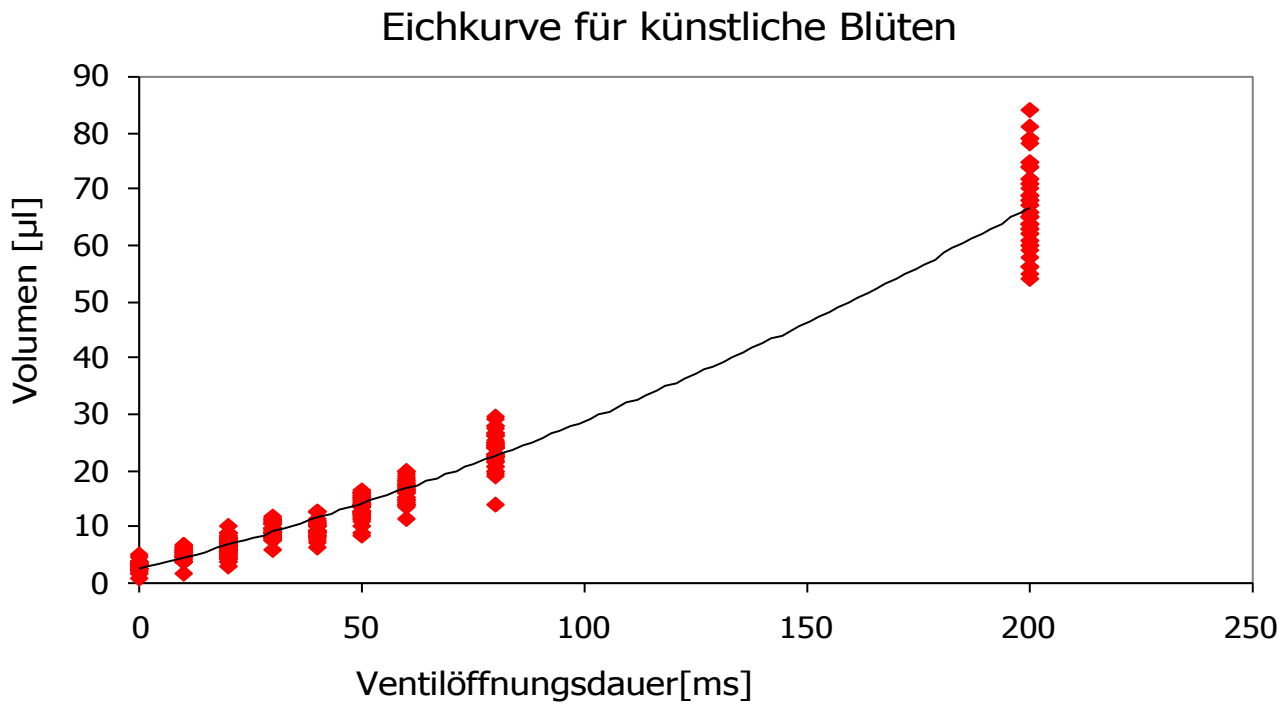


Abbildung 44:Die Eichkurve der künstlichen Blüten

Regelmäßig durchzuführende Arbeiten

Tägliche Arbeiten

Morgens wurden alle Blüten mit einem Testtransponder „besucht“, um die Funktion der Blüten zu überprüfen. Eventuell aufgetretene Schäden wurden danach behoben und ggf. Ausfälle einzelner Blüten registriert.

Vor der Inbetriebnahme der Versuchseinrichtung wurden die Konfigurationsdateien geschrieben und auf den Versuchsrechner geladen. Vor dem Programmstart wurde erneut der mechanische und elektrische Zustand der Blüten überprüft und die Vorratsbehälter mit frischem Zuckerwasser gefüllt. Da aus den meisten Blüten jede Nacht nur einige ml entnommen wurden, konnte die Wiederbefüllung meistens durch das seitliche Druckausgleichsloch an der Vorratsspritze vorgenommen werden. Um zu verhindern, dass sich beim Erwärmen der Zuckerlösung Luftblasen in den Vorratsbehältern bildeten, wurde die Zuckerlösung bereits eine Stunde vor dem Auffüllen der Blüten aus dem Kühlschrank genommen und bei Außentemperaturen gelagert. Nach der Befüllung, wurde das Magnetventil an jeder Blüte kurz von Hand eingedrückt, bis der Silikonschlauch bis zum unteren Ende mit Zuckerwasser gefüllt war. Eventuell sichtbare Luftblasen im Schlauch konnten meist bereits durch leichtes Klopfen am Schlauch beseitigt werden.

Das Programm wurde bei Einbruch der Dämmerung gestartet, danach wurden alle Blüten noch einmal mit dem Testtransponder „besucht“.

Reinigung des Nektarsystems

Um zu verhindern, dass die Zuckerlösung in den Blüten sauer wurde, mussten alle drei Tage die Spritzen und die Schläuche von den Blüten entfernt und in einem großen Topf ausgekocht werden.

Wartung der Batterien

Der Ladezustand der Batterien wurde vor Inbetriebnahme überwacht. Gegebenenfalls wurde auch der Ladestrom überwacht. Wegen der relativ häufigen Stromausfällen und dem hohen Strombedarf der gesamten Anlage (ca. 4-5 A) war es von Zeit zu Zeit nötig, die Batterien und das Ladegerät tagsüber von den Verbrauchern zu trennen und nachzuladen.

Der Säurestand der Autobatterien wurde wöchentlich kontrolliert.

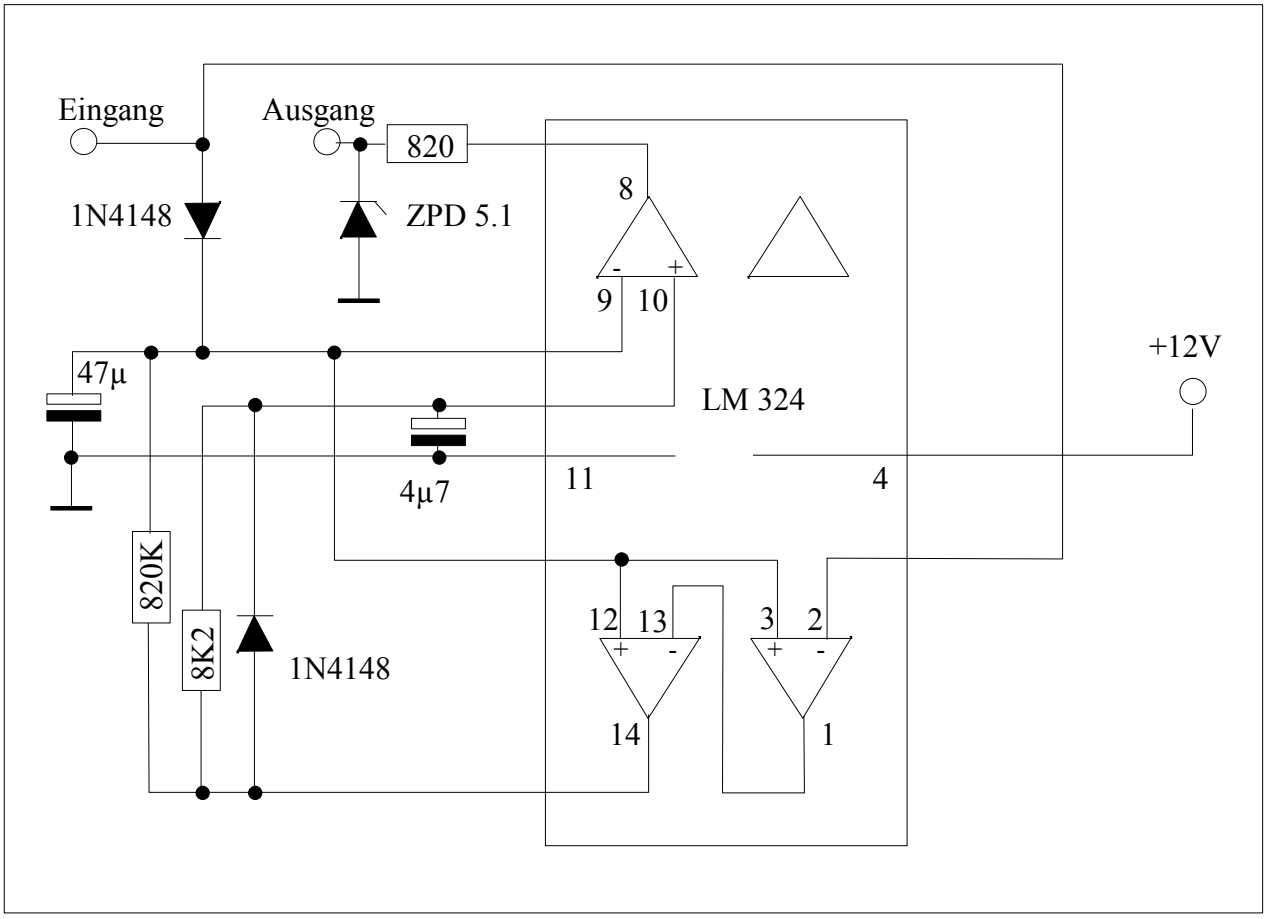
Zuverlässigkeit der gesamten Anlage

Nach einigen Anfangsschwierigkeiten, die der Aufbau während der ersten Feldsaison bereitete, insbesondere dem Problem der Wasserdichtigkeit der Blütengehäuse bzw. deren Stromzuleitungen, die zu Anfang der 1. Feldsaison noch von oben in die Blütengehäuse hineingeführt wurden, funktionierte das Kunstblütensystem zuverlässig und erlaubte eine kontinuierliche Beobachtung der Nahrungssuchsaktivitäten der Tiere auf der Untersuchungsfläche.

Die langfristige Präsentation von ergiebigen Zuckerressourcen im Freiland führt dazu, dass auch unerwünschte Konsumenten, meist Insekten, angelockt wurden. Leimringe an den Befestigungen der Kunstblüten haben sich hierbei zur Abwehr gegen flugunfähige Insekten bewährt, springende und fliegende Insekten (v. allem Bienen aus der Unterfamilie der Meliponinae sowie eine Vielzahl von Heuschrecken) konnten mithilfe der individuenspezifischen Belohnungsabgabe effizient von den Blüten ferngehalten werden, da nur solche Blütenbesuche belohnt wurden, in deren Verlauf vom Steuercomputer eine gültige Transpondernummer ermittelt wurde.

Anhang D - Schaltplan des Signalkonverters für die Zweiphasentelemetrie

Die Schaltung wurde mir freundlicherweise von N. Kondratieff (Erlangen) zur Verfügung gestellt.



Anhang E - Inhaltsverzeichnis der CD

Die auf der CD gesammelten Dateien sind mit folgenden Programmen erstellt worden, die für das Betrachten der Daten bzw. die Ausführung der Programme wahrscheinlich auch erforderlich sind:

- Borland Delphi 6, Service Update 2 sowie Jedi Code Library V2.2. (http://sourceforge.net)

- MATLAB Version 7.1, R14

- Microsoft Excel (Office-2000 Standard Version)

- Open office 1.1.4 (http://www.OpenOffice.org)

- SAS Statistical Package 8.0

- R Statistical package, V 1.2.0.

- Sigma Plot 9.0

Die Daten und Auswerteprogramme erscheinen in der folgenden Aufstellung nach Kapiteln getrennt:

1. Kapitel: Aufbau eines computergesteuerten Systems künstlicher Blüten ...	
Dateiname	***Inhalt***
050817 Abbildungen Methodenkapitel.sxd	Alle Abbildungen des ersten Abschnitts

2. Kapitel: Messung energetischer Parameter ...	
FS1_22-57.mat	Besuchsdaten der Tiere während FS1, Nächte 22-57
FlugzeitenWichtigsteKlassen.m	Skript zur Ermittlung der Verteilungen der Flugzeiten
050915_Fluggeschwindigkeiten.xls	Abb.2: Besuchsumfang der Tiernächte Abb. 6: Häufigkeit der von den Tieren gewählten Flugstrecken Abb.7: Flugdauern
050915_Zeitbudgets.xls	Abb.4: Zeitbudgets der Tiernächte mit >= 7.5 ml Trinkmenge
Telemetrie Tier 103.xls	Abb.3: Aktogrammdarstellung der bouts und Interbout - Pausendauern
Flugzeiten 8 Transferklassen Normal Fit.JNB	Modellfit an die Pausendauerverteilungen für die 8 bevorzugten Transferklassen

3. Räumliche und zeitliche Verteilungsmuster ...	
Dateiname	***Inhalt***
rawdata.mat	Die Rohdaten
spear.m	Spearman-Rangsummenkoeffizient
overlap_all_spear.xls	Arealüberlappung der Viecher individuell jeden Tag
areale.xls	*Bubbleplots mit den individuellen Arealen über die Versuchszeit*
aktivität.xls	Barplot mit der individuellen Aktivität (Aufenthaltsdauer auf dem Plot)
Akt_in_h.m	Aktivitäten in (halb-,zwei-) Stundenintervallen
anzahl_besuche_je_tiernacht.m	Anzahl Besuche je Tiernacht je Blüte
area_overlap_spearman.xls	Arealüberlappung mit allen anderen Tieren und mit eigenem Areal des Vortages

4. Kapitel: Erlernen lokaler Ressourcenverteilungen durch Blumenfledermäuse ...	
Dateiname	***Inhalt***
Rohdaten	
Kap3Exp1.mat	Rohdaten für Experiment 1
Kap3Exp2.mat	Rohdaten für Experiment 2
Ergebnisse	
Exp 1 Abbildung Lernkurve individuell Besuchsnummer kumulativ.JNB	Exp.1 individuelle Lernkurven (ohne Modell), mit Start- und Endpunkt und Verbindung zur Darstellung des Vergessens über Tag
GLM exp1 täglich.xls	Daten, Ergebnisse, Diagramme zum GLM 1 täglich
GLMs exp2 stündlich & täglich.JNB	Diagramme zu GLMs 2, allgemein
Lernkurven exp2 täglich.xls	Diagramme zu Experiment 2, Daten zum GLM täglich
Lernkurven exp2 stündlich.xls	Diagramme zu Experiment 2, Daten zum GLM stündlich
Statistik	
GLM Exp1 täglich.lst	SAS Output - Testbericht
GLM Exp2 täglich.lst	SAS Output - Testbericht
GLM Exp2 stündlich.lst	SAS Output - Testbericht
GLM-Bericht Lernexperiment 2 stündlich.sxw	Textversion vom SAS Output - Testbericht
GLM-Bericht Lernexperiment 2 täglich.sxw	Textversion vom SAS Output - Testbericht
GLM-Bericht Lernexperiment 1 täglich.sxw	Textversion vom SAS Output - Testbericht

4. Kapitel: Erlernen lokaler Ressourcenverteilungen durch Blumenfledermäuse ...	
Tabellen GLM - Lernexperimente 1 & 2 stündlich & täglich.sxw	Tabellenversion der Testberichte

5. Kapitel: Individuelle Suchstrategien Nahrung sammelnder Blumenfledermäuse ...	
Dateiname	***Inhalt***
Kap5data.mat	Rohdaten als MATLAB File
tage_finden.m	Anfangs - und Endindices der Rohdaten; Erstellung einer Matrix mit den Tiertagen
Energieeffizienz.m	Energie, Trinkmenge, Flugzeit, Flugstrecke -> legt Ergebnisse in Excel-File ab.
Energie und Effizienz.xls	Ergebnisfile, s.o.
Effizienz_zeitlich.m	Berechnet Flugstreckeneffizienz auf eine bestimmte Anzahl von Metern. Legt Ergebnis ebenfalls in xls-Datei ab.
bouts2struct.m	Zerlegt die Besuche in einzelne Aktivitätsphasen und legt eine entsprechende Struktur an, speichert als xls-Datei
bouts.xls	Ausgabe der Bouts-Kenndaten
Bouts-Belohnungsmengen.JNB	Boxplots Belohnungsmengen der Aktivitätsphasen
Abbildungen - Suchstrategien.sxd	Sammelmappe mit allen Abbildungen
bouts_intern.m	Zählt die Häufigkeit der bouts ohne Wiederbesuche
bouts_intern.xls	Häufigkeit der bouts ohne Wiederbesuche
gute_strecken.xls	Häufigkeit der energetisch günstigsten Wegen und Blütenselektivität der Tiere
flower_choice_model.m	Modell, des "Virtuellen Blütenbesuchers" mit begrenztem Gedächtnis
Rglm.r	GLM Mehrfachbesuche innerhalb eines bouts - Alle Tiere
Delphi-Programme	
Delphiunits.zip	Archiv mit den benötigten Programmunits
Aktogramme.zip	Programm zur Erstellung des Aktogramms der Aktivitätsdaten
Pfeildiagramme.zip	Programm zur Dastellung der Besuchssequenzen in Pfeilplots
126-131_9.str	Die Rohdaten des Versuchs als Delphi-Filestream

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei all denen bedanken, die mich während meiner Promotionszeit an der Universität München und am Max-Planck-Institut für Ornithologie in Seewiesen, sowie während der Feldarbeiten in Costa Rica begleitet haben.

Mein Dank gilt PD Dr. York Winter für die Überlassung des Themas und der Betreuung und Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit. Er war jederzeit bereit, Probleme zu diskutieren und wertvolle Anregungen zu geben.
Besonders während der Entwicklungs- und Bauphase der künstlichen Blüten stand Dr. Hans-Ulrich Kleindienst in Seewiesen mit klugen und hilfreichen Ratschlägen und mit schier unermüdlichem Einsatz zur Seite.
Für die Mitarbeit an den Feldarbeiten in Costa Rica danke ich ganz herzlich Jennifer Holzhaider und Vladislav Natchez, die beim Aufbau der Kunstblütenanlage geholfen haben und mit mir so manche verregnete Nacht beim Fledermausfang oder mit den technischen Tücken der Versuchsanlage wach verbracht haben.
Beim Zusammenschreiben der Arbeit in Seewiesen haben Ulf Tölch und Stefanie Batke mit wissenschaftlichen und freundschaftlichen Gesprächen Einiges zum Gelingen der Arbeit beigetragen.
Andrea Schaub aus Tübingen hat in der Endphase noch wertvolle Ratschläge zum Manuskript gegeben.
Herzlich danke ich auch meinen Eltern, die mich auf meinem Weg immer unterstützt haben.
Besonderer Dank gilt Johanna Steffen für ihre Geduld und für ihre Unterstützung.

Während meiner Zeit als Doktorand wurde ich finanziell unterstützt durch ein Stipendium zur Förderung des wissenschaftlichen Nachwuchses der Ludwig-Maximilians-Universität München und mit einer Auslandsaufstockung durch den DAAD.

Lebenslauf

05.05.1968:	Geboren in Nürnberg; Vater: Gerhard Thiele, Landschaftsarchitekt Mutter: Margit Thiele, (geb. Merz), Grafikerin
1974 - 1978:	Grundschule
1978: 1987:	Übertritt ans Sigmund-Schuckert-Gymnasium, Nürnberg Abiturprüfung am Wolfram v. Eschenbach Gymnasium, Schwabach
1987 - 1989:	Zivildienst am Behindertenheim Tannenhof, Ulm
1989 - 1990:	Studiengang Informatik an der Friedrich - Alexander - Universität, Erlangen
1990 - 1992:	Berufsausbildung zum Gärtner Fachrichtung Garten- Landschafts- und Sportplatzbau bei Firma Wilfried Lorenz, Schwabach
1992 - 1993:	Berufliche Tätigkeit als Landschaftsgärtner bei Firma Maasberg, Möhrendorf
1993 - 2000:	Studium der Biologie an der Friedrich - Alexander - Universität, Erlangen Hauptfach: Zoologie Nebenfächer: Botanik, Genetik, Informatik Titel der Diplomarbeit: „Raumorientierung und Raumgedächtnis von Blumenfledermäusen *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae: Glossophaginae)“. (Betreuer: Prof. Dr. O. v. Helversen, Erlangen).
2001 - 2004:	Doktorarbeit an der Ludwig - Maximilans - Universität München, Department Biologie II, Betreuer: PD Dr. York Winter
Seit 2005:	Tätigkeit als Wissenschaftlicher Assistent am Lehrstuhl für Kognitive Neurowissenschaften an der Eberhard-Karls-Universität, Tübingen