

**Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse
(*Myotis daubentonii*, Chiroptera: Vespertilionidae)**

Phenology and life-history strategy of male Daubenton's bats
(*Myotis daubentonii*, Chiroptera: Vespertilionidae)



Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von Jorge André Encarnaç o

Gießen, M arz 2005

Dekan: Prof. Dr. J rgen Mayer
I. Berichterstatter: Prof. Dr. Volkmar Wolters
II. Berichterstatter: PD Dr. habil. Uwe Kierdorf

Abbildung Deckblatt:
Fotomontage Wasserfledermaus (Foto: Marko König, verändert) mit Mainzlarer Fischeich (Foto: Jorge A. Encarnação, verändert)

**Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse
(*Myotis daubentonii*, Chiroptera: Vespertilionidae)**

Phenology and life-history strategy of male Daubenton's bats
(*Myotis daubentonii*, Chiroptera: Vespertilionidae)

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von Jorge André Encarnaçãõ

Gießen, März 2005

Dekan: Prof. Dr. Jürgen Mayer
I. Berichterstatter: Prof. Dr. Volkmar Wolters
II. Berichterstatter: PD Dr. habil. Uwe Kierdorf

Inhalt

Summary	3
Zusammenfassung	6
1. Einleitung	9
2. Die Wasserfledermaus (<i>Myotis daubentonii</i>) als Untersuchungsobjekt	16
3. Untersuchungen zur Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse (<i>Myotis daubentonii</i>)	18
4. Untersuchungsregion „mittleres Lahntal“	21
5. Publikationen und Manuskripte	27
5.1. Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (<i>Myotis daubentonii</i> Kuhl, 1819) im Sommer	27
5.2. Body mass changes in male Daubenton's bats <i>Myotis daubentonii</i> (Chiroptera, Vespertilionidae) during the seasonal activity period	41
5.3. Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (<i>Myotis daubentonii</i>) in the summer habitat	49
5.4. Age-related variation in physical and reproductive condition of male Daubenton's bats (<i>Myotis daubentonii</i>)	60
5.5. Seasonal variation in nocturnal activity of male Daubenton's bats (<i>Myotis daubentonii</i>)	72
5.6. Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats (<i>Myotis daubentonii</i>) during the nursery period	89
5.7. Do mating roosts of Daubenton's bats (<i>Myotis daubentonii</i>) exist at summer sites?	103
6. Zusammenfassende Diskussion	113
7. Konsequenzen für Habitatschutz und Landschaftsplanung	127
8. Forschungsperspektiven	129
9. Literatur	131
10. Publikationsliste	144
Danksagung	146
Curriculum vitae	148

Summary

The Chiroptera constitute the second largest order of mammals (Mammalia). The life-history strategy of bats (Microchiroptera) is distinguished from that of other small insectivorous mammals (r-strategists) by longevity, small number of offspring and slow physical development (K-strategists). Thanks to their active flight, nocturnal activity and echolocation, bats can use nocturnal insects as prey and thereby occupy a specific trophic niche almost exclusively. However, due to this trophic specialization, bats are exposed to periodic food shortage. This led to the evolution of specific energy-saving mechanisms, i.e., torpor and hibernation, and to seasonal migration between summer and winter habitats. In temperate regions, life of bats during the seasonal activity period as well as their reproductive cycles are also adapted to the seasonal fluctuations in prey availability.

In Europe, bats are mainly threatened by anthropogenic impact on their essential habitats. In particular, the progressive loss of summer and winter roosts, but also the reduction in the number of foraging areas and their isolation from roosting areas due to landscape fragmentation have caused a decline in bat abundance during recent decades. Because of methodical difficulties in the study of males, most studies so far have concentrated on the biology and ecology of female bats. However, an in-depth knowledge of season- and age-specific variation of physiological characters, behavioral parameters, and habitat use in male bats is indispensable for understanding the biology of European bat species and their effective protection. Collection of such data requires the study of large numbers of bats over longer periods of time. Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) has been shown to be well suited for such ecological studies in males.

The present doctoral thesis reports results of several long-term studies on the phenology and life-history strategy of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). These studies were conducted between 1997 and 2004 in the central part of the Lahn-river valley (Hesse, Germany). In the course of these studies (chapters 5.1 to 5.7) 173 mist-nettings and 54 roost-captures were performed. A total of 2364 Daubenton's bats were captured, of which 601 were individually marked by forearm banding. Habitat use was analyzed by radio-tracking of 24 female and 52 male *M. daubentonii*, and behavior in foraging areas was studied in 99 individuals marked with chemoluminescent snap light-sticks.

Chapter 5.1. analyzes whether differences in site fidelity exist among male Daubenton's bats and whether males migrate between different summer sites. The study proves the existence of a male-dominated population with a high percentage of resident individuals over several years. Furthermore, the investigation provides evidence of spatial relationships of the studied population to other summer habitats and hibernation sites, thus demonstrating connections among different habitat types.

Chapter 5.2. studies seasonal variations in body mass of adult and juvenile (young of the year) male *M. daubentonii* during their stay in the summer habitat. Body mass increased during summer. While in adults two periods (one in early, the other in late summer) of pronounced increase in body mass were observed, body mass of juveniles increases continuously until the animals left the site.

Chapter 5.3. analyzes the reproductive condition and the activity pattern of adult and juvenile male *M. daubentonii* in the summer habitat. Reproductive condition is assessed based on the temporal variation of epididymal distension. Adult males exhibit reproductive quiescence in early summer and are in best reproductive condition in late summer. In juvenile males, spermatogenesis can already start in the year of birth; however the degree of epididymal distension is generally lower than in adult males. It was further shown that in late summer adult males stay longer in the day roosts than in early summer.

In **chapter 5.4.**, age effects on the seasonal variations in body mass and epididymal distension and the relationship between physical and reproductive maturation of male *M. daubentonii* are analyzed. The study reveals that males can reach sexual maturity already in their year of birth. However, physical maturation is not completed before 3 to 4 years of age. Reproductive condition was best in males older than 3 years.

In **chapter 5.5.** the hypothesis is tested that nightly activity (hunting activity in particular) of male Daubenton's bats increases during times of elevated energy demands. Furthermore, intraspecific interactions in foraging area are documented and related to competitive behavior. The results reveal a strong seasonal variation of food intake. During the period of maximal spermatogenetic activity and steep increase in body mass (mid-summer), males consume significantly more food than during earlier periods of the year (early summer). Calculated values for energy intake by males during mid-summer match the energy intake of lactating females in early summer.

Using GIS-based habitat analysis of summer habitats of *M. daubentonii* and radio-tracking data, **chapter 5.6.** demonstrates that, in comparison with nursery roosts, male roosts tend to be located in climatically less favorable areas with fewer and more distant foraging areas.

Chapter 5.7. analyzes the behavior of male Daubenton's bats during late summer. Evidence is provided that heavy males in good reproductive condition spend more time in the day-roosts than lighter males. Roosts captures moreover show that in the roosts males are either solitary or occur along with females. This is very similar to the situation in bat species, for which the existence of mating roosts and mating activity in the summer habitat have been established.

In summary, the above studies proved the existence of various physiological, behavioral, and ecological adaptations of male Daubenton's bats to the climatic conditions of Central Europe. All energy-expensive processes (spermatogenesis, mating, deposition of body fat reserves) occur in

summer when food availability is high. Special energy-saving mechanisms (torpor, hibernation) enable the animals to lower their metabolic rate during shorter or longer (winter) periods of food shortage. The behavior of the animals is adapted to the seasonal variations in food demand, related to physical development and reproduction. Male Daubenton's bats are able to use less productive areas as summer sites, that are not suitable for females and their offspring. This results in a partial segregation of the two sexes in the summer habitat. It is hypothesized that males are actively displaced by females showing agonistic behavior. In this way, females would secure the most productive areas within the summer habitat for themselves and their young. The results of the above studies are essential for understanding the biology of Daubenton's bat. The findings about the phenology and life-history strategy for this species allow the development of protective measures for this but, by analogy, also for other, rare and threatened bat species.

Zusammenfassung

Die Fledertiere (Chiroptera) sind die zweitgrößte Ordnung der Säugetiere (Mammalia). Fledermäuse (Microchiroptera) unterscheiden sich durch ihre Langlebigkeit, die geringe Anzahl an Nachkommen und deren langsame körperliche Entwicklung (K-Strategen) deutlich in ihrer Lebenszyklusstrategie von anderen insektivoren Kleinsäugetern (r-Strategen). Durch die Fähigkeit zum aktiven Flug, die Nachtaktivität und die Echoortung können Fledermäuse nachtaktive Fluginsekten erbeuten und besetzen damit eine nahrungsökologische Nische, die sie nahezu konkurrenzlos nutzen können. Aufgrund ihrer nahrungsökologischen Spezialisierung sind Fledermäuse der gemäßigten Breiten regelmäßig auftretenden Nahrungsengpässen ausgesetzt. Diese zwangen sie zur Entwicklung von Torpor und Winterschlaf zur Energieeinsparung und machten saisonale Wanderungen zwischen Sommer- und Winterlebensräumen notwendig. Auch die Lebensweise während der saisonalen Aktivitätsperiode sowie der Reproduktionszyklus sind an die starken jahreszeitlichen Schwankungen der Nahrungsverfügbarkeit in den gemäßigten Klimazonen angepasst.

Hauptursache der starken Gefährdung europäischer Fledermäuse ist der menschlichen Einfluss auf alle für sie essentiellen Habitattypen. Vor allem der fortschreitende Sommer- und Winterquartierverlust als Folge menschlicher Aktivitäten, aber auch die Abnahme potentieller Jagdhabitats und deren Isolierung von den Quartiergebietern durch zunehmende Landschaftsfragmentierung, sind für den Rückgang der Fledermausbestände in den vergangenen Jahrzehnten verantwortlich. Wegen der methodischen Schwierigkeiten bei der Untersuchung männlicher Fledermäuse liegen viel mehr Studien zur Biologie und Ökologie weiblicher als männlicher Fledermäuse vor. Fundierte Kenntnisse der saison- und altersspezifischen Entwicklungsprozesse physiologischer Merkmale, der saisonalen Verhaltensänderungen und der Lebensraumnutzung männlicher Fledermäuse sind jedoch zum Verständnis der Biologie europäischer Fledermausarten und daraus abzuleitende Schutzmaßnahmen unverzichtbar. Solche Resultate lassen sich nur durch die Erfassung großer Stichproben im Rahmen von Langzeitstudien erbringen. Die Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) hat sich als geeignete Art zur vertiefenden ökologischen Untersuchung der Männchen erwiesen.

Im Rahmen der vorliegenden Dissertation wurden in den Jahren 1997 bis 2004 im mittleren Lahntal (Hessen, Deutschland) verschiedene Langzeit-Studien zur Phänologie und der Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*) durchgeführt. Im Rahmen dieser Untersuchungen (Kapitel 5.1. bis 5.7.) wurden durch 173 Netzfänge und 54 Quartierfänge 2364 Wasserfledermäuse gefangen und 601 Tiere individuell mittels Unterarmklammern markiert. Außerdem wurde die zeitliche und räumliche Habitatnutzung von 24 weiblichen und 52 männlichen

Wasserfledermäusen mittels telemetrischer Studien untersucht und das Verhalten von 99 Tieren im Jagdgebiet durch die Markierung mit chemilumineszenten „Knicklichtern“ dokumentiert.

In **Kapitel 5.1.** wird untersucht, ob zwischen männlichen Wasserfledermäusen Unterschiede in der Lebensraumbindung existieren und ob sommerliche Wanderungsbewegungen der Männchen zwischen verschiedenen Teillebensräumen auftreten. Die Studie belegt die Existenz einer mehrjährig-stabilen Männchen-dominierten Population mit einem vergleichsweise hohen Anteil an relativ standorttreuen Männchen. Außerdem können räumliche Beziehungen dieser Population zu anderen Sommerlebensräumen und Winterquartieren nachgewiesen und somit der Zusammenhang der verschiedenen Habitattypen dargestellt werden.

In **Kapitel 5.2.** werden die saisonalen Veränderungen der Körpermasse adulter und juveniler Wasserfledermaus-Männchen während ihres Aufenthaltes im Sommerlebensraum vergleichend untersucht. Die Studie dokumentiert die Zunahme der Körpermasse männlicher Wasserfledermäuse während des Sommers. Während bei adulten Männchen insbesondere im Früh- und Spätsommer eine deutliche Körpermassezunahme verzeichnet werden kann, nimmt die Körpermasse juveniler Männchen ab dem Geburtszeitpunkt bis zum Verlassen des Sommerlebensraumes kontinuierlich zu.

In **Kapitel 5.3.** werden der Reproduktionsstatus und die Aktivitätsmuster männlicher Wasserfledermäuse im Sommerlebensraum untersucht. Dabei werden die zeitlichen Veränderungen der Nebenhodenfüllungen (als Maß für den Reproduktionsstatus) beider Altersklassen und des Aktivitätsmusters der Männchen analysiert. Die Ergebnisse belegen einen sexuellen Ruhezustand adulter Männchen im Frühsommer und ihre maximale Fortpflanzungsbereitschaft im Spätsommer. Die Spermatogenese kann bei juvenilen Männchen bereits im Geburtsjahr einsetzen, allerdings ist der Füllungsgrad der Nebenhoden geringer als bei adulten Männchen. Im Spätsommer halten sich adulte Männchen länger in den Tagesquartieren auf als im Frühsommer.

In **Kapitel 5.4.** wird eine altersspezifische Analyse der zeitlichen Veränderungen von Körpermasse und Nebenhodenfüllungen durchgeführt. Außerdem wird der Zusammenhang zwischen sexuellen und physischen Reifeprozessen männlicher Wasserfledermäuse dokumentiert. Die Studie belegt, dass männliche Wasserfledermäuse schon im Geburtsjahr geschlechtsreif werden können, der physische Reifeprozess aber erst im Alter von drei bis vier Jahren abgeschlossen ist. Die höchste Fortpflanzungsbereitschaft zeigen verhältnismäßig schwere Männchen, die älter als 3 Jahre sind.

In **Kapitel 5.5.** wird durch Verhaltensanalysen untersucht, ob die nächtliche Aktivität (insbesondere die Jagdzeit) männlicher Wasserfledermäuse bei erhöhtem Energiebedarf ansteigt. Außerdem werden intraspezifische Interaktionen im Jagdgebiet dokumentiert und in Zusammenhang mit Konkurrenzverhalten gebracht. Die Ergebnisse dieser Studie belegen eine saisonal deutlich

schwankende Nahrungsaufnahme. In der Zeit maximaler Spermatogenese und deutlicher Körpergewichtszunahme nehmen Männchen mehr Nahrung zu sich als im Frühsommer. Die errechnete Energieaufnahme während dieser Zeit erreicht das Niveau adulter Weibchen während der Laktationsperiode im Frühsommer.

Mit Hilfe einer GIS-gestützten Habitatanalyse und telemetrischer Studien wird in **Kapitel 5.6.** gezeigt, dass Männchenquartiere in klimatisch und nahrungsökologisch ungünstigeren Gebieten und weiter entfernt von den Jagdgebieten liegen, als Wochenstubenquartiere.

In **Kapitel 5.7.** wird das Verhalten männlicher Wasserfledermäuse im Spätsommer untersucht. Diese Untersuchung belegt, dass vergleichsweise schwere, fortpflanzungsbereite adulte Männchen im Spätsommer mehr Zeit in ihren Tagesquartieren verbringen als leichtere Individuen. Quartierfänge belegen zudem, dass solitäre männliche Wasserfledermäuse in dieser Zeit alleine oder mit Weibchen vergesellschaftet sind. Dieses Verhalten wird mit dem Verhalten anderer Fledermausarten verglichen, für die Paarungsquartiere und Paarungsaktivität in Sommerlebensräumen nachgewiesen wurden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Entwicklung physiologischer Merkmale sowie Verhalten und Lebensraumnutzung männlicher *Myotis daubentonii* an die klimatischen Verhältnisse Mitteleuropas angepasst sind. Alle energieaufwendigen Prozesse (Spermatogenese, Paarung, Aufbau von Körperfettreserven) laufen in den Monaten mit ausreichendem Nahrungsangebot ab. Physiologische Energiesparmassnahmen (Torpor, Winterschlaf) ermöglichen es den Tieren, ihre Stoffwechselrate zu senken, um kurz- und längerfristige Nahrungsengpässe zu überdauern. Das Verhalten der Männchen ist an die saisonal unterschiedlichen Bedingungen angepasst, die sich aus dem Energiebedarf der Entwicklungsprozesse und dem Paarungsgeschehen ergeben. Außerdem sind männliche Wasserfledermäuse in der Lage, klimatisch und nahrungsökologisch ungünstigere Lebensräume zu besiedeln, die den Ansprüchen der Weibchen nicht genügen und für die Aufzucht der Jungen ungeeignet sind. Somit belegen die Ergebnisse dieser Studie eine sommerliche Geschlechtertrennung bei Wasserfledermäusen und Unterschiede in der Quartierwahl, der Vergesellschaftungen in den Quartieren und der Qualität der von Männchen bzw. Weibchen genutzten Sommerlebensräume. Die Ursache für diese inhomogene Verteilung der Geschlechter zur Wochenstubenzeit ist vermutlich agonistisches Verhalten der Weibchen gegenüber Männchen, wodurch die anspruchloseren Männchen in suboptimale Gebiete verdrängt werden. Die Ergebnisse dieser Studien zur Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse sind grundlegend für das Verständnis der Biologie der gesamten Art und ermöglichen die Ableitung von Schutzmaßnahmen, die auf seltenere bzw. gefährdete Fledermausarten übertragen werden können.

1. Einleitung

Die Fledertiere (Ordnung: Chiroptera) mit den beiden Unterordnungen Microchiroptera (Fledermäuse) und Megachiroptera (Flughunde) stellen mit weltweit 925 Arten die zweitgrößte Gruppe der Säugetiere (Klasse: Mammalia). Hauptverbreitungsgebiet der Chiroptera sind die Tropen und Subtropen. Der Artenreichtum, die weite Verbreitung und die Vielfalt der Ernährungsweisen sind Zeugnisse einer außerordentlich erfolgreichen stammesgeschichtlichen Entwicklung. Durch Fossilfunde konnte nachgewiesen werden, dass diese Entwicklung sehr rasch voranschritt und vermutlich vor 70-100 Millionen Jahren im Paläozän auf einem ausgereiften Niveau stagnierte (Neuweiler 1993, Altringham 1996, Simmons & Conway 2003).

Fledermäuse weisen im Vergleich mit anderen Säugetieren vergleichbarer Körpergröße eine außergewöhnliche Lebenszyklusstrategie auf (Tuttle & Stevenson 1982). Unter Lebenszyklusstrategie (Begon et al. 1998, engl.: life-history strategy (Caswell 1989)) eines Organismus versteht man das evolutionär entstandene System der Wachstums- und Differenzierungsprozesse, Speichervorgänge und insbesondere der Fortpflanzung während seines gesamten Lebens. Im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung haben sich durch natürliche Selektion bestimmte Muster und Merkmale herausgebildet. Die Phänologie und die Lebenszyklusstrategie eines Organismus sind an die Menge und Verteilung verfügbarer Ressourcen in seinem Habitat angepasst. Diese Ressourcen werden je nach Spezies verstärkt in die Erzeugung möglichst vieler Nachkommen innerhalb kurzer Zeit bei geringer individueller Lebensdauer (sog. r-Selektion) oder in langfristiges Überleben bei relativ geringer jährlicher Nachkommenzahl (sog. K-Selektion) investiert (MacArthur 1962, MacArthur & Wilson 1967). Vereinfacht ausgedrückt, existieren nach diesem Konzept K-selektierte Populationen in einer konstanten Umwelt mit hoher Populationsdichte, während r-selektierte Populationen in schwankenden Umwelten mit variablem Populationswachstum und variablen Mortalitätsraten leben (Pianka 1970, Boyce 1984). Diese zwei gegensätzlichen Umwelttypen haben einen grundlegenden Einfluss unter anderem auf die Geschwindigkeit des körperlichen Reifungsprozesses, den Zeitpunkt des Reproduktionsbeginns, die Nachkommenzahl und die Lebensspanne der Organismengruppen. Innerhalb einer Organismengruppe ähneln sich die Lebenszyklusstrategien, während zwischen verschiedenen Gruppen deutliche Unterschiede bestehen (Caswell 1989, Lessells 1991, Smith 1991, Stearns 1992).

Die Lebenszyklusstrategie der meisten Kleinsäuger ist durch rasche körperliche Reifung, frühes Einsetzen der Reproduktion, hohe Nachkommenzahl und eine kurze Lebensspanne charakterisiert und entspricht damit einer typischen r-Strategie (Millar 1977, Millar & Hickling 1991, Promislow & Harvey 1990, Barclay & Harder 2003). So liegt etwa das dokumentierte Höchstalter der Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*, Soricidae) bei 32 Monaten (Borowski 1973). Die Weibchen dieser Art gebären nach

einer Tragzeit von 20-21 Tagen (Vogel 1972) bis zu 14 Junge (Yudin 1971) in 2-3 Würfen pro Jahr (Nagel 2005), welche ca. 28 Tage gesäugt werden (Nagel 1980).

Fledermäuse weisen eine vollkommen andere Lebenszyklusstrategie auf. Ihre Langlebigkeit, die geringe Anzahl an Nachkommen und deren langsame körperlichen Entwicklung machen sie zu K-Strategen, ein für kleine, insektivore Säugetiere einmaliges Phänomen (Tuttle & Stevenson 1982, Gaisler 1989, Promislow & Harvey 1990, Austad & Fischer 1991, Partridge & Barton 1993, Holmes & Austad 1994, Racey & Entwistle 2000, Wilkinson & South 2002, Barclay & Harder 2003). So liegt zum Beispiel das dokumentierte Höchstalter der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) bei 28 Jahren (Cervený & Bürger 1989). Wasserfledermaus-Weibchen gebären nach einer Tragzeit von 53-55 Tagen (Bogdanowicz 1994) in der Regel nur ein Jungtier pro Jahr (Ryberg 1947), welches etwa 45 Tage lang gesäugt wird (Nyholm 1965).

Nahrungsökologische Einnischung europäischer Microchiroptera

Im Laufe der Erdgeschichte entstand der aktive Flug bei drei Wirbeltierklassen (Reptilia: Pterosauria; Aves; Mammalia: Chiroptera; Ziswiler 1976). Die meisten der rezenten Vogel- und Fledermausarten sind insektivor und konkurrieren daher um die gleichen Nahrungsressourcen. Vermutlich haben dieser Konkurrenzdruck und der Prädationsdruck durch tagaktive Vögel zur Entwicklung der Nachtaktivität und des akustischen Orientierungssystems der Fledermäuse geführt (Erkert 1982, Fenton 1995, Speakman 1995). Durch die Fähigkeit zum aktiven Flug, die Nachtaktivität und die Echoortung können Fledermäuse nachtaktive Fluginsekten erbeuten (Fenton 1982, Findley & Wilson 1982, Rydell & Racey 1995, Simmons 1995, Jones & Rydell 2003) und besetzen damit eine nahrungsökologische Nische, die sie nahezu konkurrenzlos nutzen können (Altringham 1996, Gebhard 1997).

Fledermäuse sind kleine Säugetiere mit einem ungünstigen Volumen/Oberflächen-Verhältnis und einer hohen Stoffwechselrate. Zur Deckung ihres Energiebedarfs müssen insektivore Kleinsäuger kontinuierlich große Mengen an Nahrung aufnehmen (Churchfield 1990, Dieterlen 2005). Aufgrund ihrer nahrungsökologischen Spezialisierung sind Fledermäuse der gemäßigten Breiten regelmäßig auftretenden Nahrungsengpässen ausgesetzt, die sie zur Entwicklung spezieller physiologischer Anpassungsmechanismen zur Energieeinsparung zwang (Racey 1982, Altringham 1996, Gebhard 1997). Der Torpor (Tageslethargie) ist ein Mechanismus, der den Fledermäusen die Überdauerung kurzfristiger Nahrungsengpässe während des Tages oder der Nacht ermöglicht. Hierbei wird die Körpertemperatur kontrolliert abgesenkt und durch die Verminderung der Stoffwechselrate der Energieverbrauch stark reduziert (Speakman & Thomas 2003). Insektivore Fledermäuse stehen zudem vor dem Problem, dass im Winter kaum Insekten verfügbar sind. Diesen mehrere Monate andauernden

Nahrungsengpass überdauern die Tiere im sogenannten Winterschlaf bei stark abgesenkten Körperfunktionen und minimaler Stoffwechselrate. Ihren Energiebedarf decken die Tiere während dieser Zeit aus körpereigenen Fettreserven, die sie während der Sommermonate aufgebaut haben (Ewing et al. 1970, McNab 1982, Thomas 1995, Kunz et al. 1998, Speakman & Rowland 1999). Das Körpergewicht von insektivoren Fledermausarten der gemäßigten Klimazonen weist dementsprechend deutliche jahreszeitliche Schwankungen auf (Ransome 1990), deren exakter Verlauf allerdings nur für wenige Arten gut dokumentiert ist.

Saisonspezifischer Habitatanspruch europäischer Microchiroptera

Europäische Fledermäuse nutzen zu verschiedenen Jahreszeiten unterschiedliche Habitattypen, die den jeweiligen seasonspezifischen Ansprüchen der Tiere genügen müssen (Walsh et al. 1995). Diese unterschiedlichen Habitatansprüche können Fledermäuse in der Regel nicht in einem einzelnen Gebiet realisieren. Entsprechend kommt es zu saisonalen Wanderungen zwischen Sommer- und Winterlebensraum, die oft mehrere hundert Kilometer voneinander entfernt liegen können (Gebhard 1997, Fleming & Eby 2003). Für *Myotis daubentonii* beträgt die größte nachgewiesene Distanz zwischen Winterquartier und Sommerlebensraum 260 km (Urbanczyk 1991). Fledermäuse unterscheiden sich somit von anderen kleinen, nachtaktiven und insektivoren Säugetieren zusätzlich durch ihre saisonalen Langstrecken-Wanderungen.

Sommerlebensraum

Die Sommerlebensräume (Nutzung: ca. April – September) müssen ein warmes Klima, ausreichende Nahrungsressourcen und trockenwarme Tagesverstecke aufweisen. In diesen Gebieten finden im Frühsommer die Aufzucht der Jungen und im Spätsommer die Paarung statt. Die Wasserfledermaus benötigt im Sommerlebensraum vor allem Baumhöhlen in der Nähe von Gewässern mit ruhiger Oberfläche (Bogdanowicz 1994, Altringham 2003, Nagel & Häussler 2003, Geiger & Rudolph 2004). Während des Aufenthaltes im Sommerlebensraum wird der Energievorrat (Fettreserven) aufgebaut, der für die Winterschlafperiode benötigt wird (Kunz 1982, Kunz & Lumsden 2003).

Winterlebensraum

Der Winterlebensraum muss so beschaffen sein, dass er den Fledermäusen das Überleben bei stark abgesenkter Stoffwechselrate und entsprechend geringem Energieverbrauch ermöglicht. Die Quartiere des Winterlebensraumes (Nutzung: ca. Oktober – März) müssen eine konstant niedrige Temperatur, hohe Luftfeuchtigkeit und geeignete Hangplätze aufweisen. Wasserfledermäuse nutzen vor

allem feuchtkühle Stollen und Keller (Bogdanowicz 1994, Altringham 2003, Nagel & Häussler 2003, Geiger & Rudolph 2004). Hier überdauern sie mehrere Monate ohne Nahrungsaufnahme und geschützt vor zu großem Flüssigkeitsverlust (Thomas 1995, Altringham 1996).

Lebensweise und Reproduktionszyklus europäischer Microchiroptera

Die Anpassungen europäischer Fledermäuse an die jahreszeitlichen Schwankungen der Nahrungsverfügbarkeit beschränken sich nicht auf den Winterschlaf und die Wanderungen zwischen Sommerlebensraum und Winterquartier. Auch die Lebensweise während der saisonalen Aktivitätsperiode sowie der Reproduktionszyklus sind an die stark schwankenden Umweltbedingungen in den gemäßigten Klimazonen angepasst.

Nach dem Verlassen des Winterquartiers im Frühling bilden gravide bzw. laktierende Weibchen Kolonien in klimatisch begünstigten Habitaten, so genannte Wochenstuben. Die Männchen beteiligen sich nicht an der Jungenaufzucht und werden in den Quartieren der Wochenstubenkolonien meist nicht geduldet (Kunz 1982, Altringham 1996, McCracken 2004). Zur Wochenstubenzeit kann man bei Fledermäusen eine mehr oder weniger deutliche räumliche Trennung der Geschlechter beobachten. So sind in den Wochenstubengebieten nur vereinzelt männliche Fledermäuse in separaten Quartieren zu finden. Dagegen können in höher gelegenen und damit meist klimatisch ungünstigeren Regionen Populationen mit einem überdurchschnittlich hohem Männchenanteil auftreten (Barclay 1991, Cryan et al. 2000, Holzhaider & Zahn 2001). Habitatanalysen zur Klärung der Mechanismen dieser „Geschlechtertrennung“ wurden bislang kaum durchgeführt. Erst nach der Entwöhnung der Jungtiere finden sich wieder gemischtgeschlechtliche Vergesellschaftungen in den Quartieren (Altringham 1996, Gebhard 1997).

Die Paarungszeit der Fledermäuse beginnt im Spätsommer. Für einige Arten konnte belegt werden, dass sich solitäre Männchen in so genannten Paarungsquartieren etablieren, die sie gegen Konkurrenten verteidigen. Diese Paarungsquartiere werden von den Weibchen aufgesucht, die entweder den Standort des Quartiers kennen oder durch Balzverhalten der Männchen angelockt werden (Racey 1982, Altringham 1996, Zahn & Dippel 1997, McCracken & Wilkinson 2000, Wilkinson & McCracken 2003, Kunz 2004). Auch in den Winterquartieren, die ab September aufgesucht werden, wurden Kopulationen beobachtet (Eisentraut 1949, Roer & Egsbaek 1966, 1969, Grimmberger et al. 1987, Harje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, Gebhard 1997). Nur für einige Fledermausarten ist der zeitliche Verlauf des Paarungsgeschehens gut beschrieben. Bei anderen Arten, darunter der Wasserfledermaus, ist dagegen unklar, zu welcher Zeit die meisten Paarungen stattfinden (Gebhard 1987).

Der Winterschlaf unterbricht bei den meisten europäischen Fledermausarten den Reproduktionszyklus (Gustafson 1979, Racey & Entwistle 2000). Beim männlichen Sexualzyklus kommt es dadurch zu einer zeitlichen Asynchronität zwischen Spermatogenese und Paarung (Kruttsch 2000). Damit die Geburt der Jungen in die Zeit maximaler Nahrungsverfügbarkeit fällt und den Weibchen nach der Jungenaufzucht noch genügend Zeit zum Aufbau von Fettreserven für die nächste Winterschlafperiode bleibt, kommt es nach der Kopulation nicht sofort zur Befruchtung (Racey 1982). Vielmehr werden die Spermien in Uterus und Ovidukt nach der Kopulation mehrere Monate bis zur Ovulation und Befruchtung gespeichert (Courier 1927, Guthrie 1933, Matthews 1937, Guthrie & Jeffers 1938, Pearson et al. 1952, Wimsatt 1942, 1944a, 1944b). Letztere findet erst wenige Tage nach dem Aufwachen der Weibchen aus dem Winterschlaf statt (Crichton 2000). Die Trächtigkeitsdauer beträgt ca. 7-8 Wochen. Nach der Geburt im Juni werden 1 bis maximal 2 Jungtiere pro Weibchen etwa 4-5 Wochen gesäugt. Während der späten Gravidität und Säugezeit ist der Nahrungsbedarf weiblicher Fledermäuse sehr hoch (Tuttle & Stevenson 1982, Kurta et al. 1989, Kunz & Stern 1995, Kunz & Hood 2000). Die gemeinsame Aufzucht der Jungen ermöglicht es den reproduktiven Weibchen, die thermoregulatorischen und energetischen Vorteile der Koloniebildung auszunutzen (Kunz 1982, Kunz & Lumsden 2003).

Durch die Asynchronität von Spermatogenese und Paarung und der Speicherung der Spermien im weiblichen Reproduktionstrakt lösen die Fledermäuse das Problem, dass aus nahrungsökologischen Gründen der Geburtszeitpunkt bereits wenige Wochen nach Beendigung des Winterschlafs liegen muss (Racey 1982, Thomas 1995, Crichton 2000, Kruttsch 2000). Der Aufbau körpereigener Fettreserven für den Winterschlaf und die Reproduktionsprozesse sind energieaufwendige Vorgänge (McNab 1982, Wilde et al. 1995, Speakman & Thomas 2003), die in der Phase günstigsten Nahrungsangebotes im Sommerlebensraum ablaufen (Wilson 1979, Altringham 1996).

Spezialisierungen europäischer „trawling“-Fledermausarten

Alle 34 europäischen Fledermausarten sind insektivor (Krapp 2001) und können durch die Fähigkeit zum aktiven Flug, die Nachtaktivität und die Echoortung nachtaktive Fluginsekten als Hauptbeute nutzen (Fenton 1982, Findley & Wilson 1982, Rydell & Racey 1995, Simmons 1995, Jones & Rydell 2003). Damit besetzen sie eine nahrungsökologische Nische, bei deren Nutzung sie ausschließlich untereinander konkurrieren (Altringham 1996, Gebhard 1997). Diese interspezifische Konkurrenz hat zu Spezialisierungen der einzelnen Arten geführt, die als Ausdruck einer Konkurrenzvermeidung gewertet werden können. Die Spezialisierungen betreffen sowohl morphologische Merkmale (z.B. Flügelformen, Ohrformen) als auch die Mechanismen der Beuteortung

(z.B. Frequenz und Modulation der Ortungsrufe) und des Beutefangs (Fenton 1982, Findley & Wilson 1982, Altringham 1996).

Die Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) ist, wie *M. dasycneme* und *M. capaccini*, eine „trawling“-Art (Siemers et al. 2000, Roer 2001, Spitzenberger & von Helversen 2001). Hinsichtlich Morphologie, Echoortung und Jagdstrategie sind diese Arten an die Jagd nach kleinen, weichhäutigen Insekten (vorwiegend Chironomidae) in geringer Höhe über der Wasseroberfläche angepasst (Swift & Racey 1983, Jones & Rayner 1988, Kalko & Schnitzler 1989, Beck 1991, Vaughan 1997). Diese nahrungsökologische Spezialisierung hat allerdings periodische Nahrungsengpässe zur Folge, da die Abundanz und damit die Verfügbarkeit fliegender Gewässerinsekten starken Tages- und saisonalen Schwankungen unterliegt (Lewis & Taylor 1964, Morris & Brooker 1981, Titmus & Badcock 1981, Otto 1991). Die Jagdaktivität der „trawling“-Fledermäuse reflektiert die Aktivität der Beuteinsekten. So liegt beispielsweise der abendliche Aktivitätsbeginn der Fledermäuse während des nächtlichen Aktivitätsmaximums der Gewässerinsekten (Rydell et al. 1996). Kurzfristige Nahrungsengpässe am Tage bzw. bei schlechter Witterung in der Nacht werden im Torpor überbrückt, langfristige Nahrungsengpässe während der Wintermonate werden im Winterschlaf überdauert (Ewing et al. 1970, McNab 1982, Thomas 1995, Kunz et al. 1998, Speakman & Rowland 1999, Roer 2001, Roer & Schober 2001, Spitzenberger & von Helversen 2001, Speakman & Thomas 2003).

Gefährdung europäischer Microchiroptera

Fledermäuse stellen in Europa die am stärksten gefährdete Säugetiergruppe dar (Stebbing 1988, Altringham 1996, Gebhard 1997). Hauptursache dieser Gefährdung ist der menschlichen Einfluss auf alle für sie essentiellen Habitattypen, vor allem der fortschreitende Sommer- und Winterquartierverlust als Folge menschlicher Aktivitäten (Racey & Entwistle 2003). Aber auch eine Abnahme potentieller Jagdhabitats und deren Isolierung von den Quartiergebietern durch zunehmende Landschaftsfragmentierung spielen eine Rolle (Jones et al. 1995). Zwar liegen die Jagdgebiete in der Regel nur einige hundert Meter bis wenige Kilometer von den Sommerquartieren entfernt (Willig et al. 2003), doch müssen sie durch linienförmige Landschaftselemente mit diesen in Verbindung stehen. Diese Linienstrukturen dienen vielen Fledermausarten als Orientierungshilfen, mittels derer sie die begrenzte Reichweite der akustischen Wahrnehmung kompensieren (Griffin 1960). Infolge von Lebensraumveränderungen sind alle europäischen Fledermausarten gefährdet und entsprechend sowohl auf nationaler (BnatschG § 20 f, BartSchVO § 1) wie internationaler Ebene (Berner Konvention, Bonner Konvention, Abkommen zur Erhaltung der Fledermäuse in Europa, Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie [92/43/EWG] der Europäischen Union) streng geschützt (Mitchell-Jones 1989, Boye et al. 1999). Entscheidende Voraussetzung für den effektiven Schutz und das Management bedrohter Arten

sind Kenntnisse der Lebensraumansprüche sowie Informationen über die dynamischen Prozesse, welche die Größe von Populationen und ihre Verbreitung bestimmen (Hunter 1996, Primack 1998). Für Erfolg versprechende Schutzmaßnahmen werden unter anderem Daten zur saison-, geschlechts- und altersspezifischen Konstitution, zum Verhalten und zur Lebensraumnutzung benötigt, deren Kenntnis die Erfassung des Gefährdungsgrades von Populationen und der Ursachen und Mechanismen dieser Gefährdung ermöglicht (Soulé 1986). Auf der Basis solcher Kenntnisse können dann effektive Schutzmaßnahmen eingeleitet werden (Suter 1998). Die besondere Lebensweise europäischer Fledermäuse stellt spezifische Ansprüche an die Erfassung ökologischer Daten im Rahmen der „Conservation Biology“, vor allem wegen der räumlichen Trennung von Sommer- und Winterlebensraum (Hutson 1989, Altringham 1996, 2003, Racey & Entwistle 2003).

Methodische Besonderheiten bei der Untersuchung europäischer Microchiroptera

Die „heimliche“ und hochmobile Lebensweise von Fledermäusen erfordert die Anwendung spezieller Untersuchungsmethoden, die mit hohem zeitlichem und personellem Aufwand verbunden sind (Kunz 1988, Altringham 1996). Auch können z.B. im Sommer beide Geschlechter nicht gleich gut untersucht werden. Während die Weibchen durch die Koloniebildung vergleichsweise leicht nachzuweisen sind und eine hohe Standortgebundenheit aufweisen, führen die meist solitäre Lebensweise der Männchen und deren geringe Habitatbindung zu einer wesentlich geringeren Nachweishäufigkeit (Altringham 1996, McCracken 2004). Aus diesem Grund wurden in der Vergangenheit ungleich mehr Untersuchungen zur Biologie und Ökologie weiblicher als männlicher Fledermäuse durchgeführt. So existieren für die gut untersuchte Wasserfledermaus umfangreiche Dokumentationen, in denen allerdings die Angaben zum Verhalten und zur Lebensraumnutzung der Männchen lückenhaft und bisweilen widersprüchlich sind (Bogdanowicz 1994, Altringham 2003, Nagel & Häussler 2003, Geiger & Rudolph 2004). Fundierte Kenntnisse der saison- und altersspezifischen Entwicklungsprozesse physiologischer Merkmale, der saisonalen Verhaltensänderungen und der Lebensraumnutzung männlicher Fledermäuse sind jedoch zum Verständnis der Biologie von Fledermäusen und daraus abzuleitende Schutzmaßnahmen unverzichtbar. Solche Resultate lassen sich nur durch die Erfassung großer Stichproben im Rahmen von Langzeitstudien erbringen.

2. Die Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) als Untersuchungsobjekt

Die meisten europäischen Fledermausarten sind zur Untersuchung von Entwicklungsprozessen und Habitatnutzung der Männchen wenig geeignet. Seltene oder schwer nachweisbare Arten kommen für solche Untersuchungen nicht in Frage. Die Wasserfledermaus hat sich demgegenüber als geeignetes Untersuchungsobjekt herausgestellt. Diese Baumhöhlen bewohnende Art ist in Europa weit verbreitet (Bogdanowicz 1994, Roer & Schober 2001), kommt in Deutschland in vergleichsweise hoher Dichte vor (Boye et al. 1999) und lässt sich wegen ihrer engen Bindung an Gewässer (Altringham 2003, Nagel & Häussler 2003, Geiger & Rudolph 2004) und ihrer charakteristischen Jagdstrategie direkt über Wasserflächen (Kalko 1987, Jones & Rayner 1988, Kalko & Schnitzler 1989, Kalko 1991, Siemers et al. 2000) verhältnismäßig einfach nachweisen. Außerdem ist aus verschiedenen Regionen Europas bekannt, dass bestimmte Sommerlebensräume überwiegend von männlichen Wasserfledermäusen genutzt werden (Leuzinger & Brossard 1994, Russo 2002, Altringham 2003) und damit für die Untersuchung der männlichen Entwicklungsprozesse und Habitatnutzung gut geeignet sind. Im Rahmen der „Conservation Biology“ bieten sich häufige Fledermausarten als Untersuchungsobjekte an. An diesen Arten können Erkenntnisse gewonnen werden, die sich auf nahe verwandte, seltenere Arten übertragen lassen (Agosta 2002).



Abbildung 1: Die Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) in ihrem charakteristischen Jagdhabitat über einem Gewässer (Foto: Marko König).

Männliche Wasserfledermäuse wurden bislang in der Forschung wenig beachtet, so dass lange Zeit nur zum Ablauf der Balz und der Paarungen im Winterquartier nähere Angaben existierten (Eisentraut 1949, Roer & Egsbaek 1966, 1969, Grimmberger et al. 1987). Die Konstitution, das Verhalten und die Lebensraumnutzung der Männchen während der Sommermonate wurden bisher kaum untersucht. Durch Einzelbeobachtungen konnten einzelne Männchen oder kleinere Männchengruppen in Baumhöhlen, aber auch in Felsspalten, in Brücken oder an Gebäuden nachgewiesen werden (Natuschke 1960, Geiger 1992, Dietz 1998). Leuzinger & Brossard (1994) beobachteten, dass in den Tälern des Berner Juras (Schweiz) bis August ausschließlich männliche Wasserfledermäuse vorkommen. Ähnliches beschreiben auch Russo (2002) für die Abruzzen in Italien und Altringham (2003) für die Yorkshire Dales in England. Interessanterweise können vor allem in der zweiten Mai-Hälfte bis Anfang Juni (Hochschwangerschaft und Geburtszeitraum) größere Ansammlungen adulter Männchen in Winterquartieren beobachtet werden (Degn 1989, Urbanczyk 1989, Harrje 1994). Auch im Spätsommer (Mitte August bis Mitte September) treten adulte Männchen und Jungtiere in großer Zahl vor Winterquartieren auf (Klawitter 1980, Lehnert 1993, Harrje 1994). Weibchen sind dort zu dieser Zeit deutlich unterrepräsentiert und fliegen erst ab Mitte September zum Winterschlaf in das Winterquartier ein (Harrje 1994).

3. Untersuchungen zur Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*)

Eine der grundlegenden Aufgaben der modernen Ökologie ist die Analyse von Übereinstimmungen und Unterschieden in den Lebenszyklusstrategien von Organismengruppen (Begon et al. 1998). Die ungleichen Voraussetzungen für Untersuchungen an weiblichen und männlichen europäischen Fledermäusen führen dazu, dass zur Lebenszyklusstrategie der Weibchen deutlich mehr Ergebnisse vorliegen als zu derjenigen der Männchen. Insbesondere über das Wachstum, den Energiehaushalt und die Fortpflanzung männlicher Fledermäuse fehlen saisonal- und altersspezifische Informationen. Außerdem existieren bislang keine fundierten Kenntnisse darüber, wie sich das Verhalten der Männchen während der saisonalen Aktivitätsperiode verändert und ob sich deren Lebensraumnutzung von Weibchen unterscheidet. Auch das Paarungsverhalten europäischer Fledermäuse ist noch nicht vollständig geklärt.

Obwohl die Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) durch ihre weite Verbreitung und enge Habitatbindung gute Voraussetzungen zur Untersuchung der oben genannten Aspekte bietet, liegen auch für die Männchen dieser Art kaum Informationen zu den saison- bzw. altersspezifischen Entwicklungsprozessen physiologischer Merkmale, den saisonalen Verhaltensänderungen und der Lebensraumnutzung im Sommerlebensraum vor. Der derzeitige Kenntnisstand stützt sich auf Einzelbeobachtungen in Sommerlebensräumen oder auf Untersuchungsergebnisse in Winterlebensräumen. Aus diesem Grund werden im Rahmen der vorliegenden Dissertation in sieben Untersuchungen (Kapitel 5.1. bis 5.7.) folgende, bislang ungeklärte Fragen zur Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse bearbeitet:

- i. Existieren zwischen männlichen Wasserfledermäusen Unterschiede hinsichtlich der Lebensraumbindung und treten sommerliche Wanderungsbewegungen der Männchen zwischen verschiedenen Teillebensräumen auf? (siehe **Kapitel 5.1.**)
- ii. Wie verändert sich die Körpermasse adulter und juveniler Wasserfledermaus-Männchen während ihres Aufenthaltes im Sommerlebensraum? (siehe **Kapitel 5.2.**)
- iii. Wie verlaufen die saisonalen Veränderungen der Fortpflanzungsbereitschaft adulter und juveniler Wasserfledermaus-Männchen während ihres Aufenthaltes im Sommerlebensraum? Unterscheiden sich die Aktivitätsmuster sexuell inaktiver (Frühsommer) und maximal fortpflanzungsbereiter (Spätsommer) Männchen? (siehe **Kapitel 5.3.**)
- iv. In welchem Alter ist der körperliche Reifungsprozess männlicher Wasserfledermäuse abgeschlossen und welche Beziehung besteht zwischen körperlicher und sexueller Reifung? (siehe **Kapitel 5.4.**)

- v. Haben männliche Wasserfledermäuse während des Zeitraums der Körpermasse-Zunahme und Spermatogenese einen erhöhten Nahrungsbedarf? Steigt die nächtliche Aktivität (insbesondere die Jagdzeit) männlicher Wasserfledermäuse bei erhöhtem Nahrungsbedarf an? Kommt es in den Jagdgebieten der Wasserfledermaus zu intraspezifischer Konkurrenz und besteht ein Zusammenhang zwischen dem agonistischen Verhalten der Männchen und dem Nahrungsbedarf? (siehe **Kapitel 5.5.**)
- vi. Liegen Männchenquartiere in anderen Gebieten als Weibchenquartiere und welche Beziehung besteht zwischen Quartierlage und Habitatqualität? Können Männchen aufgrund ihres geringeren Nahrungsanspruchs während der Aufzuchszeit ungünstigere Gebiete nutzen als gravide bzw. laktierende Weibchen? (siehe **Kapitel 5.6.**)
- vii. Existieren bei Wasserfledermäusen Paarungsquartiere im Sommerlebensraum und zeigen die Männchen Verhaltensweisen, die auf Paarungsaktivität im Sommer hinweisen? (siehe **Kapitel 5.7.**)

In **Kapitel 5.1.** wird die erste Frage (i.) untersucht und erstmals für Europa die Phänologie einer von Männchen dominierten Wasserfledermaus-Population im Sommerlebensraum durch eine Langzeitstudie dokumentiert sowie mittels Fang-Markierungs-Wiederfang-Methodik analysiert. Die Ergebnisse zeigen, dass die untersuchte Population die notwendigen Voraussetzungen für weitergehende Untersuchungen saison- und altersspezifischer Veränderungen physiologischer Merkmale (Kapitel 5.1. bis 5.4.), saisonaler Verhaltensänderungen (Kapitel 5.3. und 5.5.) und der Lebensraumnutzung (Kapitel 5.6.) männlicher Wasserfledermäuse bietet.

Zur Untersuchung der zweiten Frage (ii.) werden in **Kapitel 5.2.** adulte und juvenile Wasserfledermaus-Männchen vergleichend untersucht. Die Studie analysiert vergleichend die Körpermasseentwicklung adulter und juveniler männlicher Wasserfledermäuse während des Sommers. Die Ergebnisse bilden die Grundlage für weiterführende Studien zur körperlichen Reifung (Kapitel 5.4.) und Nahrungsökologie (Kapitel 5.5.) männlicher Wasserfledermäuse.

In **Kapitel 5.3.** wird der dritten Frage (iii.) nach den Veränderungen von Reproduktionsstatus und Aktivitätsmuster männlicher Wasserfledermäuse im Sommerlebensraum nachgegangen. Dabei werden die zeitlichen Veränderungen der Nebenhodenfüllungen (als Maß für den Reproduktionsstatus) beider Altersklassen und des Aktivitätsmusters der Männchen analysiert. Die Untersuchung liefert die erforderlichen Basisdaten für weiterführende Studien zur körperlichen Reifung (Kapitel 5.4.) und Nahrungsökologie (Kapitel 5.5.) männlicher Wasserfledermäuse.

Die Untersuchung der vierten Frage (iv.) war durch die kontinuierliche Fang-Markierung-Wiederfang-Untersuchung (Kapitel 5.1. bis 5.3.) über mehrere Jahre im Rahmen dieser Dissertation

erstmalig möglich. Dazu wird in **Kapitel 5.4.** eine altersspezifische Analyse der zeitlichen Veränderungen von Körpermasse und Nebenhodenfüllungen durchgeführt. Auf der Basis der umfangreichen Datengrundlage wird außerdem der Zusammenhang zwischen sexuellen und physischen Reifeprozessen männlicher Wasserfledermäuse dokumentiert. Dieser Aspekt der Reproduktionsökologie männlicher Fledermäuse wird weltweit erstmals auf der Basis einer im Freiland erhobenen Datengrundlage dokumentiert.

Da der Aufbau von Fettreserven und die Spermatogenese energieaufwendige Prozesse darstellen, können bei Kenntnis der saisonalen Veränderungen von Körpermasse und Nebenhodenfüllung der Energiebedarf männlicher Wasserfledermäuse abgeschätzt und der fünfte Fragenkomplex (v.) in **Kapitel 5.5.** untersucht werden. Die Ergebnisse der Langzeit-Studien (Kapitel 5.1. bis 5.3.) erlauben erstmalig eine Abschätzung des Energie- und Nahrungsbedarfs männlicher Wasserfledermäuse auf der Basis einer umfangreichen Datengrundlage. Durch Verhaltensanalysen wird untersucht, ob die nächtliche Aktivität (insbesondere die Jagdzeit) und die intraspezifische Interaktionen männlicher Wasserfledermäuse bei erhöhtem Energiebedarf ansteigen.

Weibliche Wasserfledermäuse haben zur Wochenstubenzeit einen erhöhten Energiebedarf und zeigen territoriales Verhalten gegenüber Männchen im Jagdgebiet. Auf der Basis der in Kapitel 5.1., 5.2., 5.3. und 5.5. dargestellten Ergebnisse wird die Hypothese formuliert, dass der geringe Nahrungsbedarf der Männchen und das agonistische Verhalten der Weibchen im Jagdgebiet einen Einfluss auf die Quartiergebietswahl von Wasserfledermäusen zur Wochenstubenzeit haben. Die daraus resultierende sechste Frage (vi.) nach Unterschieden in der Quartierlage von Männchen und Weibchen wird in **Kapitel 5.6.** untersucht.

Paarungsaktivität von Wasserfledermäusen wurde bislang nur in Winterquartieren nachgewiesen. Durch die mehrjährige Untersuchung der saisonalen Entwicklung physiologischer Merkmale, des Verhaltens und der Lebensraumnutzung männlicher Wasserfledermäuse im Sommer (Kapitel 5.1. bis 5.5.) und auf der Basis von Ergebnissen anderer Arbeitsgruppen (Altringham 2003, Geiger & Rudolph 2004, Senior et al. 2004) konnten Hinweise darauf gesammelt werden, dass Wasserfledermäuse sich schon im Sommerlebensraum paaren. Zur Untersuchung der siebten Frage (vii.) wird in **Kapitel 5.7.** das Verhalten männlicher Wasserfledermäuse im Spätsommer analysiert.

Abschließend erfolgt in **Kapitel 6.** eine zusammenfassende Diskussion der in Kapitel 5.1. bis 5.7. dargestellten Ergebnisse auf deren Basis in **Kapitel 7.** Konsequenzen für den Habitatschutz und die Landschaftsplanung entwickelt werden. In **Kapitel 8.** werden Forschungsperspektiven vorgestellt, die sich aus den Untersuchungsergebnissen der vorliegenden Studie ergeben.

4. Untersuchungsregion „mittleres Lahntal“

Die Untersuchungsregion umfasst eine Fläche von ca. 700 km² des mittleren Lahntals und seiner Randgebiete in der Umgebung von Gießen (Mittelhessen, Deutschland). Es ist durch ein Nebeneinander von Hügel- und Beckenlandschaften geprägt (160-498 m über NN) und besitzt einen ländlichen Charakter (Siedlungsflächenanteil 14,6 %) (Abbildung 2) (Klausing 1988).

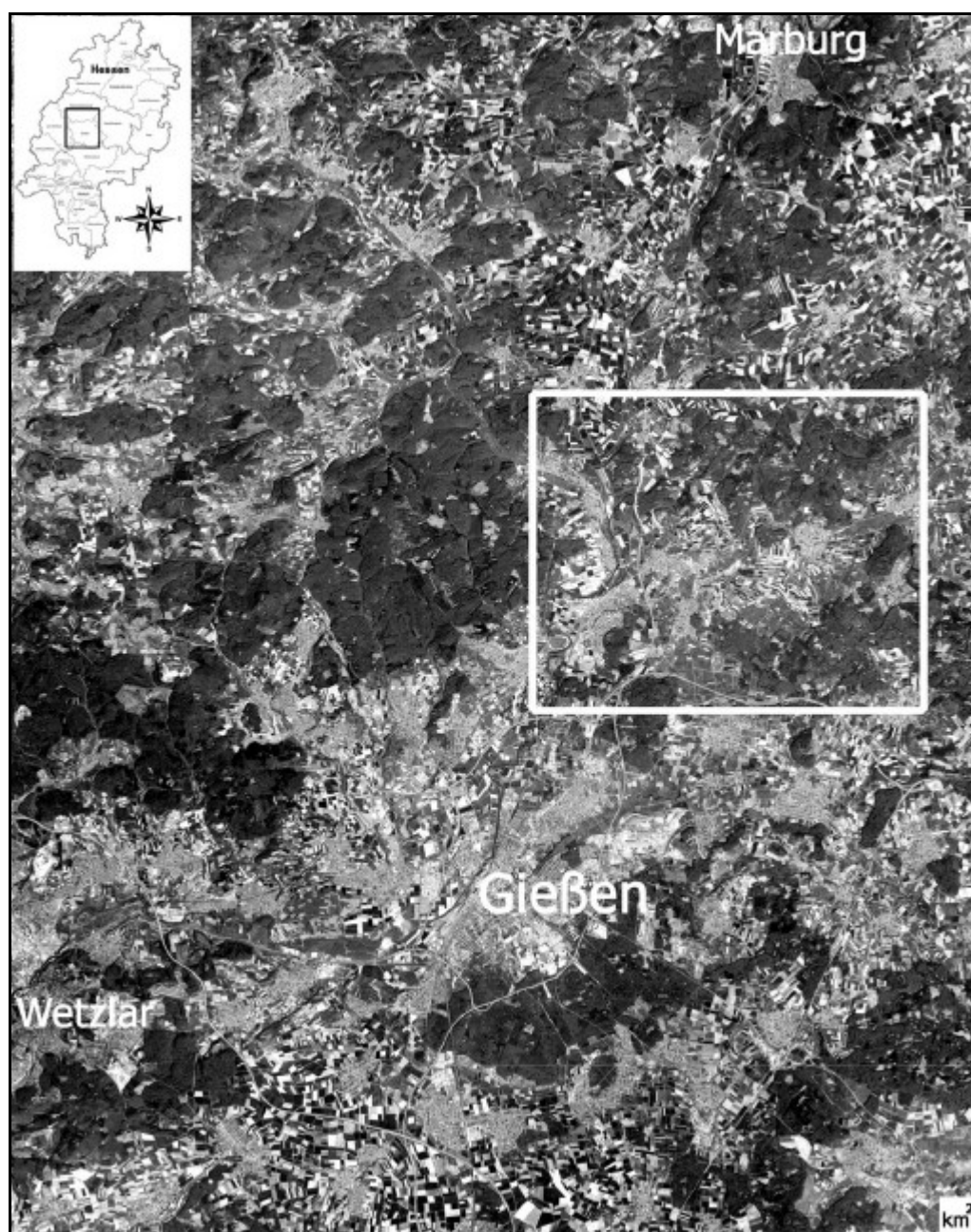


Abbildung 2: Untersuchungsregion „mittleres Lahntal“. Satellitenaufnahme des Lahntalausschnittes zwischen Marburg und Wetzlar (Hessen, Deutschland) mit angrenzenden Regionen sowie das Untersuchungsgebiet „Staufenberg“ (Rahmen, siehe auch Abbildung 5) im östlich der Lahn gelegenen Lumdatal (Quelle: D-Sat 2.0, 2000).

Der vorherrschende Laub- bzw. Mischwald (27,4 % der Fläche des Untersuchungsgebietes) ist teilweise noch relativ naturnah. Reine Nadelwälder spielen mit 6,9 % der Fläche eine untergeordnete Rolle. Die Gewässerfläche im Untersuchungsgebiet (Anteil 0,6 %, ohne Fließgewässer < 10 m Breite) setzt sich zu gleichen Teilen aus der Lahn und stehenden Gewässern zusammen. Die Lahn durchzieht die Untersuchungsregion auf ca. 38 km Länge. Stehende Gewässer sind mit Größen bis zu 34,2 ha vor allem im Lahntal anzutreffen (Flächenangaben aus eigener Erhebung). Die klimatischen Verhältnisse in der Untersuchungsregion variieren in Abhängigkeit von der Höhenlage deutlich, wobei sich das Lahntal durch höhere Lufttemperaturen und geringere Niederschläge gegenüber dem umgebenden Hügelland auszeichnet (Abbildungen 3 und 4) (Kalb & Vent-Schmidt 1981).

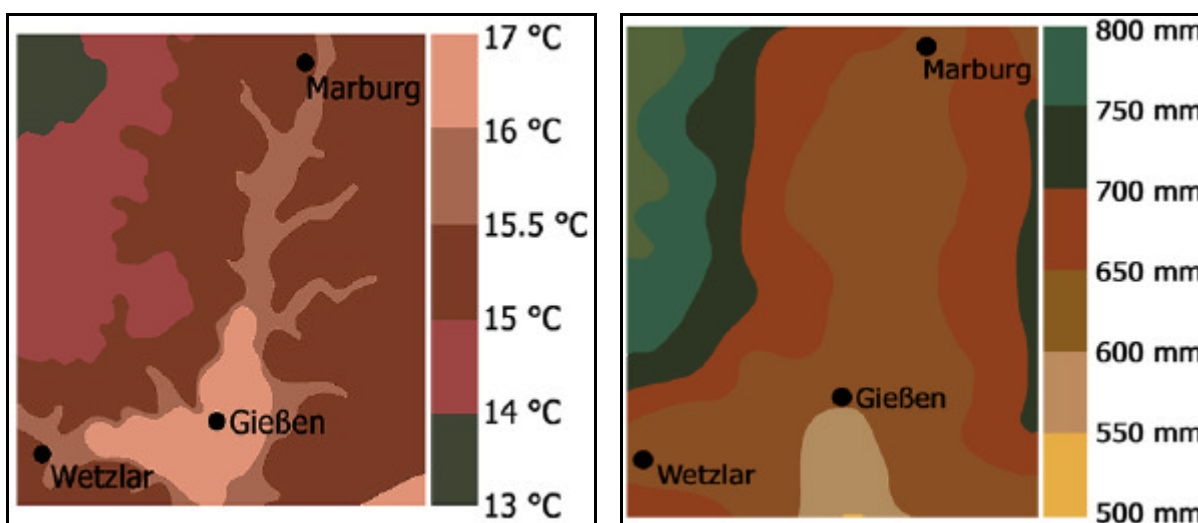


Abbildung 3 (links): Lufttemperaturen (Mittelwerte) im mittleren Lahntal und angrenzenden Regionen im Juni (Quelle: Kalb & Vent-Schmidt 1981, verändert).

Abbildung 4 (rechts): Jährliche Niederschläge (Mittelwerte) im mittleren Lahntal und angrenzenden Regionen (Quelle: Kalb & Vent-Schmidt 1981, verändert).

Untersuchungsgebiet „Staufenberg“

Das Untersuchungsgebiet liegt im Zentrum des „mittleren Lahntals“ (50° 39' 47" N / 8° 45' 14" O) in den Gemeindebereichen der Städte Allendorf (Lumda), Staufenberg und Lollar und hat eine Größe von ca. 32 km². Es umfasst den westlichsten Teil des Lumdatals von Allendorf (Lumda) bis zur Einmündung der Lumda in die Lahn und einen zentralen Abschnitt des mittleren Lahntals zwischen Lollar-Salzböden und dem „Gießener Ring“ (A480). Das Lumdatal erstreckt sich von Mücke bis nach Lollar und befindet sich im Grenzbereich der natürlichen Haupteinheiten „Marburg-Gießener Lahntal“ und „Vorderer Vogelsberg“. Der westliche, das Untersuchungsgebiet umfassende Teil des Lumdatals liegt am Rande der naturräumlichen Untereinheiten „Gießener Lahntal“ und „Lumda-Plateau“ (Klausing 1988) (Abbildung 5).

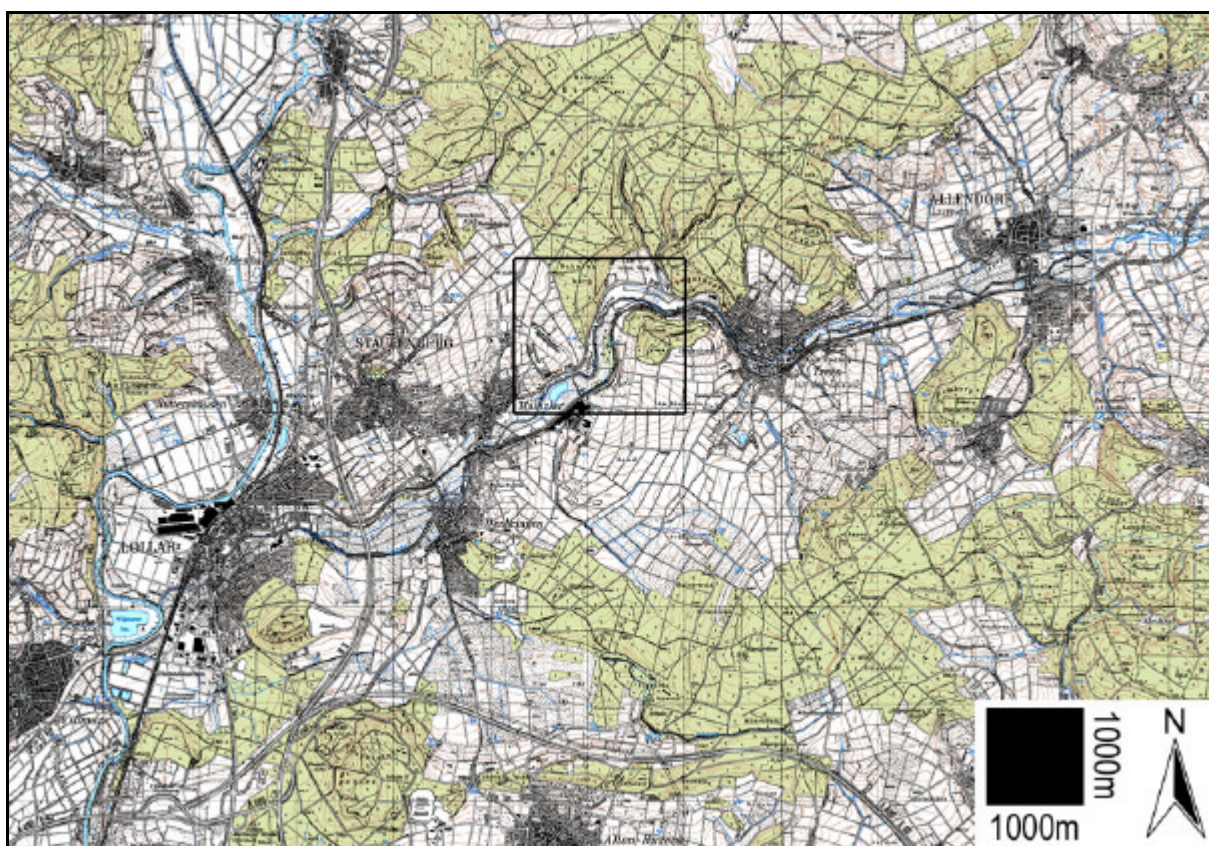


Abbildung 5: Untersuchungsgebiet „Staufenberg“ im östlich der Lahn gelegenen Lumdata. Topographische Karte des Untersuchungsgebietes zwischen Allendorf (Lumda) und Lollar mit angrenzenden Regionen sowie dem Kernbereich der Untersuchungen (Rahmen, siehe auch Abbildung 7) (Quelle: Hessisches Landesvermessungsamt 2000, verändert).

Das Zentrum des Untersuchungsgebietes ist der Abschnitt des Lumdata zwischen Staufenberg-Mainzlar und Staufenberg-Treis. In diesem Kerngebiet liegen ein Fischteich innerhalb einer Bachaue mit landwirtschaftlich genutzten Feuchtwiesen und Feldern sowie die beiden Waldbestände „Hainbuch“ und „Schabenberg“. Eine Vielzahl von Landschaftsstrukturen, wie Hecken, Baumgruppen oder Einzelbäume, gestalten die Lumda-Aue recht inhomogen. Zwischen Mainzlar und Treis verläuft die Landstraße L3146 (Abbildung 6).

Untersuchte Waldgebiete im Untersuchungsgebiet „Staufenberg“

Es wurden zwei zentral im Untersuchungsgebiet gelegene Mischwaldgebiete mit überwiegender Laubholz-Anteil („Hainbuch“ und „Schabenberg“, Forstamt Wettenberg) untersucht, die Vorkommen von *M. daubentonii* aufweisen (Abbildung 5 und 6).

Das Gebiet „Hainbuch“ ist ein im Osten des Untersuchungsgebietes gelegenes, 30,1 ha großes Waldstück, dessen Bestandesalter im Mittel bei 120 Jahren (Streubereich: 30 bis 170 Jahre) liegt. Es besitzt einen Inselcharakter und ist im Osten, Süden und Westen von Feldflächen umgeben. Der Bestand steht exponiert auf einer Anhöhe, deren höchster Punkt bei 242,4 m über NN liegt. Im Norden

folgt der Waldrand in einer Entfernung von 20-100 m dem Verlauf der Lumda. Die benachbarten Waldbestände „Schabenberg“ (westlich) und „Pfungskopf“ (nordöstlich) liegen 250 m entfernt (Abbildung 6).

Das Gebiet „Schabenberg“ liegt im Zentrum des Untersuchungsgebietes und ist 33,9 ha groß. Die dortigen Bestände sind durchschnittlich 100 Jahre alt (Streubereich: 20 bis 210 Jahre). Er ist der südlichste Abschnitt des viel größeren Stadtwaldes mit einer Ausdehnung von ca. 10 km². Im Westen und Osten grenzt auch dieser Bestand an offene Feldfläche. Die Landstraße L3146 verläuft auf einer Strecke von 650 m direkt am südöstlichen Waldrand entlang. Dieses Waldgebiet liegt auf einem nach Osten abschüssigen Hang, der seinen höchsten Punkt bei 273,9 m über NN besitzt. In diesem Bereich fließt die Lumda in 50-100 m Entfernung annähernd parallel zum Waldrand (Abbildung 6).

Beide Waldgebiete werden forstwirtschaftlich genutzt und stellen in ihrer Anlage einen typischen Altersklassenwald dar. Sie liegen im schwach subkontinentalen Bereich der unteren Buchen-Mischwaldzone (180-274 m ü NN). Der mäßig bis betont frische, mittel- bis tiefgründige Boden hat sich auf Buntsandstein (mesotroph, mit Lößlehm) als Ausgangsgestein ausgebildet. Er ist bestockt mit einem Hainsimsen-Traubeneichen-Buchenwald oder einem Hainsimsen-Buchen-Stieleichenwald (Reccius 1996), in denen Totholzanteile vorhanden sind.

Untersuchte Gewässer im Untersuchungsgebiet „Staufenberg“

Innerhalb des Untersuchungsgebietes „Staufenberg“ befinden sich acht Gewässer unterschiedlichen Typs. Dies sind sechs Stillgewässer, die Lumda und die Lahn. Fünf der stehenden Gewässer sind recht klein. Sie werden von Wasserfledermäusen nur vereinzelt genutzt und daher in dieser Arbeit nicht näher beschrieben. Sie erfüllen vermutlich die Funktion von Ausweich-Jagdhabitaten, die nur kurzfristig und von wenigen Tieren genutzt werden (Abbildung 5 und 6).

Der Mainzlarer Fischteich ist ein bohnenförmiges Gewässer von ca. 260 m Länge und maximal 110 m Breite. Er befindet sich auf 170 m über NN Höhe in unmittelbarer Nähe zur Lumda östlich von Mainzlar und ist im Osten und Süden von landwirtschaftlich genutzter Fläche umgeben, im Westen grenzt er an ein Feuchtbiotop. Der Teich hat eine Wasserfläche von 16.100 m² und wurde 1988 als Angelgewässer angelegt. Neben ihm liegt nördlich ein ungefähr 1.000 m² großer Amphibienteich und westlich ein 300 m² großes Feuchtgebiet. Die Wassertiefe des Teiches liegt zwischen 0,1 und 3 m, die des Amphibienteiches zwischen 0,5 und 1 m. Im Angelgewässer befindet sich eine Insel mit einer Größe von 600 m² und dichter Vegetation. Das Litoral des Teiches ist zum größten Teil als Steilufer ausgebildet, nur der nordöstliche Teil entwickelt sich zunehmend zur Flachwasserzone. Die Wasserzufuhr erfolgt über einen Zufluss aus der Lumda, der am südöstlichen Ende des Teiches in die Flachwasserzone einmündet, und über Niederschläge. Auf der gegenüberliegenden Seite liegt der

Abfluss, der das Teichwasser wieder in die Lumda leitet. Der Fischbesatz wird durch regelmäßigen Besatz durch den örtlichen Angelverein künstlich hoch gehalten. Die Qualität des Teiches leidet unter dem Nährstoffeintrag aus Landwirtschaft, Fisch- und Entenkot und dem herbstlichen Laubfall, die eine starke Eutrophierung bedingen (Abbildung 5 und 6).

Die Lumda entspringt westlich von Mücke, 20 km vom Untersuchungsgebiet entfernt, und mündet am östlichen Stadtrand von Lollar in die Lahn. Der stark bis sehr stark veränderte Bachlauf (Gewässerstrukturgüteklasse 56, Hessisches Ministerium für Umwelt, Landwirtschaft & Forsten 2000) hat im Untersuchungsgebiet eine Länge von ca. 12 km, eine Breite von 4 bis 6 m und im Kernbereich eine relativ naturnahe Gestalt mit einigen kleinen Stillwasserbereichen. Die Gewässertiefe variiert zwischen 0,2 und 1,8 m. Die Lumda verläuft nur wenige Meter nordwestlich des Mainzlarer Fischteiches. Der Bach wird nach den Richtwerten der Ländergemeinschaft Wasser in die Gewässergüteklasse II-III eingestuft (Hessische Landesanstalt für Umwelt 1994), was durch eigene Untersuchungen bestätigt werden konnte. An diesem Gewässer wird regelmäßig geangelt, und es werden Besatzmaßnahmen vom örtlichen Angelverein durchgeführt. Die Gewässerqualität der Lumda leidet unter dem hohen Eintrag an Düngemitteln aus der Landwirtschaft und der Wassererwärmung durch den Einfluss des Teiches (Abbildung 5 und 6).



Abbildung 6: Kernbereich des Untersuchungsgebietes „Staufenberg“. Luftbildaufnahme des Lumdatausschnittes zwischen den Ortsteilen Mainzlar und Treis (Staufenberg) mit den Waldgebieten „Hainbuch“ und „Schabenberg“ sowie der „Lumda“ (Bach) und dem Mainzlarer Fischteich (Quelle: Forstamt Wettenberg, verändert).

Die 245 km lange Lahn entspringt im Rothaargebirge und mündet in der Nähe von Koblenz in den Rhein. Der 10 km lange Abschnitt im Untersuchungsgebiet „Staufenberg“ ist 20 bis 40 m breit und ca. 3 km Luftlinie vom Mainzlarer Fischteich entfernt (Abbildung 5). Im Bereich des Untersuchungsgebietes ist die Lahn nicht schiffbar und drei befahrbare Brücken überqueren ihren Lauf. Im stark bis sehr stark veränderten Verlauf der Lahn (Gewässerstrukturgüteklasse 56, Hessisches Ministerium für Umwelt, Landwirtschaft & Forsten 2000) existieren sowohl schnell als auch langsam fließende Bereiche mit einer inhomogenen Randvegetation. Die Lahn ist in diesem Bereich mäßig belastet (Gewässergüteklasse II, Hessische Landesanstalt für Umwelt 1994).

5. Publikationen und Manuskripte

5.1. Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer

Zeitschrift: *Myotis* 40 (2002), 19-31

Autoren: Jorge A. Encarnação, Markus Dietz & Uwe Kierdorf

Myotis	Vol. 40	19 - 31	Bonn, December 2002
--------	---------	---------	---------------------

Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer

Jorge Encarnação, Markus Dietz & Uwe Kierdorf

Abstract. The dynamics and the structure of a population of Daubenton's bats in their summer habitat near Staufenberg (Hesse, Germany) were surveyed during the years 1998 to 2001. To obtain data on the variation of the population size during the year, the bats were regularly counted on their flight path. To detect short-term fluctuations in population size, the counting frequency was increased in early and late summer. The composition of the population was studied by mist-netting and banding of the animals. In the study area, males were more abundant than females. The high recapture rate of individual males indicated the existence of a group of "resident" individuals. In addition, the low recapture rate of most males, the registered short-term fluctuations of population size and the migration to other habitats and hibernation roosts in summer, suggested the temporary occurrence also of a large number of "roving" males in the study area. In comparison to the adults, juvenile males showed a higher mobility.

Key words. *Myotis daubentonii*, males, summer-habitat, mobility, residence, migration.

Einleitung

Bei Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) kommt es während der Wochenstubenzeit zu einer räumlichen Trennung der Geschlechter. Die Weibchen bilden große, ortstreue Wochenstuben-Kolonien mit zumeist 20 bis 50 Weibchen pro Quartier, in denen Männchen nur selten zu finden sind. Diese leben in der Regel einzeln oder in kleinen Gruppen in unterschiedlicher Entfernung von den trächtigen Weibchen (Geiger 1992, Dietz 1998). Auch klimatisch ungünstigere Lebensräume, in denen im Sommer keine reproduzierenden Weibchen auftreten, werden von männlichen *M. daubentonii* besiedelt (Leutzinger & Brossard 1994, Altringham et. al. 1998). Der kurzfristige Besuch von Winterquartieren im Mai und August (Klawitter 1980, Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, Kugelschafter & Ortmann 1996) belegt ferner eine deutlich höhere Mobilität der Männchen während der Sommermonate im Vergleich zu reproduzierenden Weibchen.

In der vorliegenden Untersuchung wurde die Populationsphänologie innerhalb eines Sommerlebensraumes von *M. daubentonii* dokumentiert und analysiert. Außerdem wurde geprüft, ob zwischen männlichen Wasserfledermäusen Unterschiede in der Lebensraumbindung existieren.

Untersuchungsgebiet und Methode

Die Datenaufnahme erfolgte von Mitte Mai 1998 bis Ende Oktober 2001 in einem Wasserfledermaus-Habitat bei Staufenberg (Hessen). Die Quartiere der Population befinden sich

innerhalb eines forstwirtschaftlich genutzten Mischwaldes (max. 274 m ü. NN) mit überwiegendem Laubholzanteil am Rande einer Talsenke. Ein Bachlauf (Lumda) mit begleitender Vegetation wird als einzige Flugroute zu einem wenige hundert Meter entfernten Fischteich (170 m ü. NN) genutzt. Dieser stellt das Hauptjagdgebiet der ansässigen Population dar. Als weitere Jagdgebiete konnten Abschnitte des Baches und eines ca. 4 km entfernten Flusses (Lahn) nachgewiesen werden. Der Fluss wird durch den Siedlungsbereich angefliegen.

Um einen Überblick über die Populationsdynamik im Jahresverlauf zu erhalten, wurden einmal wöchentlich an jeweils der gleichen günstigen Stelle der Flugroute alle vorbeifliegenden *M. daubentonii* gezählt. Dabei wurden nach der Methode von Dietz & Fitzenräter (1996) alle Individuen berücksichtigt, die innerhalb von 30 Minuten nach der ersten Sichtung eines Tieres am Beobachtungsstandort vorbeiflogen. Im Mai und August 1999 wurden die Zählungen täglich bzw. jeden zweiten Tag durchgeführt, um kurzfristige Fluktuationen in der Größe des Bestandes erfassen zu können. Die Bestandszusammensetzung wurde mittels Netzfängen zur Ausflugszeit entlang der Flugroute bestimmt. Die Fänge erfolgten im Abstand von maximal 14 Tagen. Das Alter der Tiere wurde anhand der Erkennbarkeit der Epiphysenfugen (Anthony 1988, Racey 1988) und der Ausprägung des Unterlippenflecks („chin-spot“) (Richardson 1994, Geiger et al. 1996) bestimmt. Alle gefangenen *M. daubentonii* wurden mittels Unterarmklammern individuell markiert. Die Zählungen und Netzfänge fanden nur bei trockener Witterung statt.

Nachfolgend wird unter Population in Anlehnung an Begon et al. (1998) eine Gruppe von Individuen einer Art (hier *M. daubentonii*) in einem bestimmten Gebiet verstanden, unabhängig von Zeitpunkt und Zeitdauer des Aufenthalts. Da sich nie die gesamte Population gleichzeitig im Untersuchungsgebiet befindet, wird die Gesamtheit der Individuen, die diesen Sommerlebensraum zur gleichen Zeit nutzen, als Bestand bezeichnet. Durch die regelmäßige Erfassung von Bestandsgröße und Bestandszusammensetzung an der Flugroute ist somit eine Beschreibung der Phänologie dieser Population möglich.

Eine Schätzung der Populationsgröße anhand der Fang-Markierungs-Wiederfang-Methode war nicht sinnvoll, da einerseits kein Flächenbezug hergestellt werden konnte und sich andererseits die angewandten Berechnungsverfahren für die untersuchte Fledermauspopulation als wenig geeignet erwiesen haben. Verglichen mit der Anzahl durchgeführter Markierungen und den Bestandsgrößen im Untersuchungszeitraum wurden die realistischsten Werte mit der Formel nach Lincoln (Begon 1979) errechnet, die allerdings eine Geschlossenheit der Population und die gleiche Fangwahrscheinlichkeit aller Individuen voraussetzt. Wegen der Reproduktion und der ungleichen Verweildauer der Tiere im Untersuchungsgebiet waren diese Voraussetzungen jedoch nicht erfüllt. Geeigneter erschien die Anwendung der Formel nach Jolly-Seber (Jolly 1965) in der Natalität, Mortalität und Migration Berücksichtigung finden. Die auf diese Weise erhaltenen Werte lagen allerdings deutlich unter dem im Juli 1998 nachgewiesenen Maximalbestand und müssen somit als unrealistisch eingeschätzt werden.

Zur Darstellung der monatlichen Bestandszusammensetzung wurden die Fänge gleicher Monate der vier Untersuchungsjahre zusammengefasst.

Die beobachtete Verteilung der Wiederfanghäufigkeit männlicher Wasserfledermäuse innerhalb eines Wiederfangjahres wurde mit einer, bei gleicher Fangwahrscheinlichkeit für jedes Individuum und gleicher Wiederfangwahrscheinlichkeit der markierten Tiere gegebenen, binomialen Häufigkeitsverteilung verglichen (χ^2 -Test). Ferner wurde mittels des χ^2 -Tests geprüft, ob sich die Verteilung der Wiederfanghäufigkeit der 1998 markierten adulten Männchen in den drei Folgejahren von einer Binomialverteilung unterschied. Für die Gegenüberstellung der Verteilungen adulter und juveniler Männchen (1998 markiert) wurden prozentuale Häufigkeiten verwendet, um die Vergleichbarkeit der unterschiedlich großen Stichproben zu gewährleisten.

Ergebnisse

In Abbildung 1 sind die wöchentlichen Fluktuationen in der Bestandsgröße für die Jahre 1998, 1999 und 2000 dargestellt. Die ersten Wasserfledermäuse traten in allen Jahren jeweils Ende März auf, die letzten wurden Ende Oktober auf der Flugroute beobachtet. Zwischen den drei Jahren existierten Unterschiede in Dynamik und maximaler Größe des Bestandes.

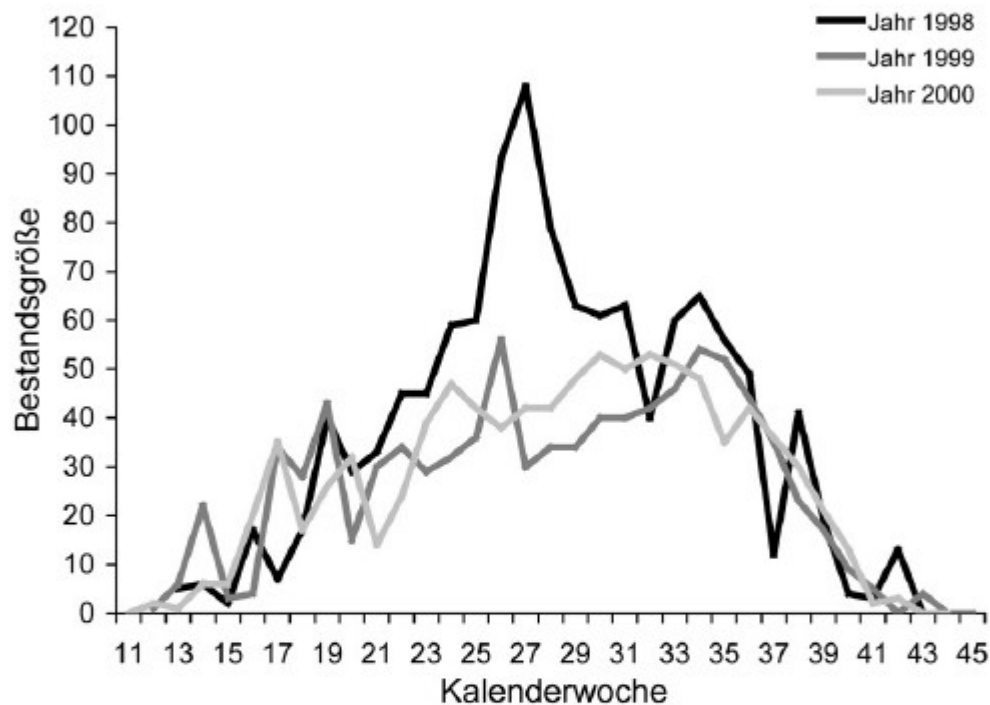


Abb. 1: Veränderungen in der Bestandsgröße von *Myotis daubentonii* im Untersuchungsgebiet in den Jahren 1998 (schwarz), 1999 (dunkelgrau) und 2000 (hellgrau), ermittelt durch eine wöchentliche Bestandszählung an der einzigen Flugroute. - Fig 1. Variation in population size of *Myotis daubentonii* in the study area during the years 1998 (black), 1999 (dark-grey) and 2000 (light-grey), established by weekly counting along the only flight path.

In allen Jahren war ab Ende März (Kalenderwoche (KW) 12) ein tendenzieller Bestandsanstieg mit deutlichen Schwankungen bis Ende Mai (KW 21) zu beobachten. Von Mai bis August blieb die Bestandsgröße relativ konstant zwischen 30 und 60 Tieren, ausgenommen kurzfristiger „Peaks“ Anfang Juli in den Jahren 1998 (KW 27 mit 108 Individuen) und 1999 (KW 26 mit 56 Individuen) und einer kurzen Abnahme auf 40 Tiere in der 32. Woche des Jahres 1998. Im Jahr 2000 blieben diese vorübergehenden Fluktuationen aus und das Bestandsmaximum wurde mit 53 Individuen (KW 30 und 32) Ende Juli/Anfang August registriert. Ab Anfang September (KW 35) verringerte sich die Bestandsgröße in allen Jahren stetig, und in der letzten Oktoberwoche (KW 44) waren auf der Flugroute keine Tiere mehr nachweisbar. Durch mehrmalige Zählungen pro

Woche wurden im Mai und August 1999 deutliche Bestandsschwankungen innerhalb weniger Tage von bis zu 50 % nachgewiesen.

In allen Jahren dominierten adulte Mnchen den Bestand. Ihr Anteil schwankte zwischen 66,7 % und 84,5 % der Gesamtjahresfnge an der Flugroute. Der Anteil adulter Weibchen betrug zwischen 4 % und 9,5 %. Die Zahl der Jungtiere war in allen Jahren geringer als die der Adulten. Dabei lag der Anteil der mnnlichen Jungtiere mit 4,4 % bis 17,1 % der Gesamtjahresfnge stets etwas hher als derjenige der weiblichen (2,2 % bis 9 %).

Abbildung 2 zeigt die monatliche Bestandszusammensetzung fr die zusammengefassten Jahre 1998 bis 2001. Der Anteil adulter Mnchen an den Fngen war im April mit 88,9 % am hchsten und im Oktober mit 30,2 % am niedrigsten, der Anteil der adulten Weibchen lag zwischen 6,6 % (August) und 18,6 % (Juli). In den Monaten Juli bis September betrug der Anteil der mnnlichen Jungtiere zwischen 3,5 % und 26,5 %, derjenige der weiblichen Jungtiere zwischen 2,9 % und 8,8 % der Gesamtmonatsfnge. Im Oktober dominierten die mnnlichen Jungtiere mit 37,7 % gegenber allen anderen Gruppen (adulte Mnchen 30,2 %, adulte Weibchen 7,6 %, juvenile Weibchen 24,5 %).

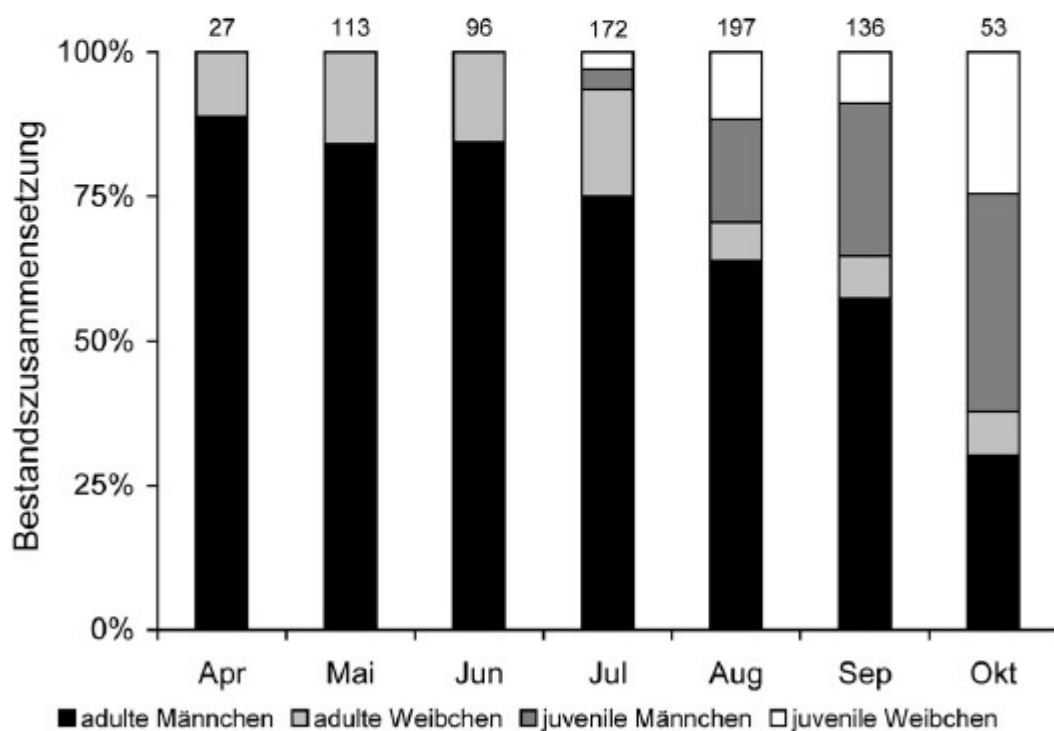


Abb. 2: Bestandszusammensetzung in den Monaten April bis Oktober der zusammengefassten Jahre 1998 bis 2001, ermittelt durch regelmige Netzfnge auf der einzigen Flugroute. Dargestellt sind die prozentualen Anteile (absolute Fangzahlen ber den Balken) der jeweiligen Gruppe am Gesamtfang fr die einzelnen Fangmonate. - Fig. 2. Population composition of *Myotis daubentonii* during the months April to October for the combined years 1998 - 2001, established by regular mist-netting along the only flight path. Depicted are the percentages (absolute catch values above the columns) for the different groups.

Im Untersuchungszeitraum wurde mehrmals das Quartier der ansässigen Wochenstube abgefangen. Bei diesen Quartierfängen konnten nie mehr als neun reproduzierende Weibchen nachgewiesen werden. Auf der Flugroute wurden während der vier Untersuchungsjahre insgesamt 15 reproduzierende Weibchen, einschließlich der Weibchen aus den Quartierfängen, nachgewiesen.

Bei den regelmäßigen Netzfängen konnte schon bald ein drastischer Anstieg des Anteils markierter Tiere beobachtet werden. Dabei wurden, neben den wenigen reproduzierenden Weibchen, auch einige Männchen mehrmals pro Jahr gefangen. Die Wiederfanghäufigkeiten der im Jahr 1998 markierten adulten Männchen (n = 58) in den Jahren 1999, 2000 und 2001 ist in Abbildung 3 dargestellt.

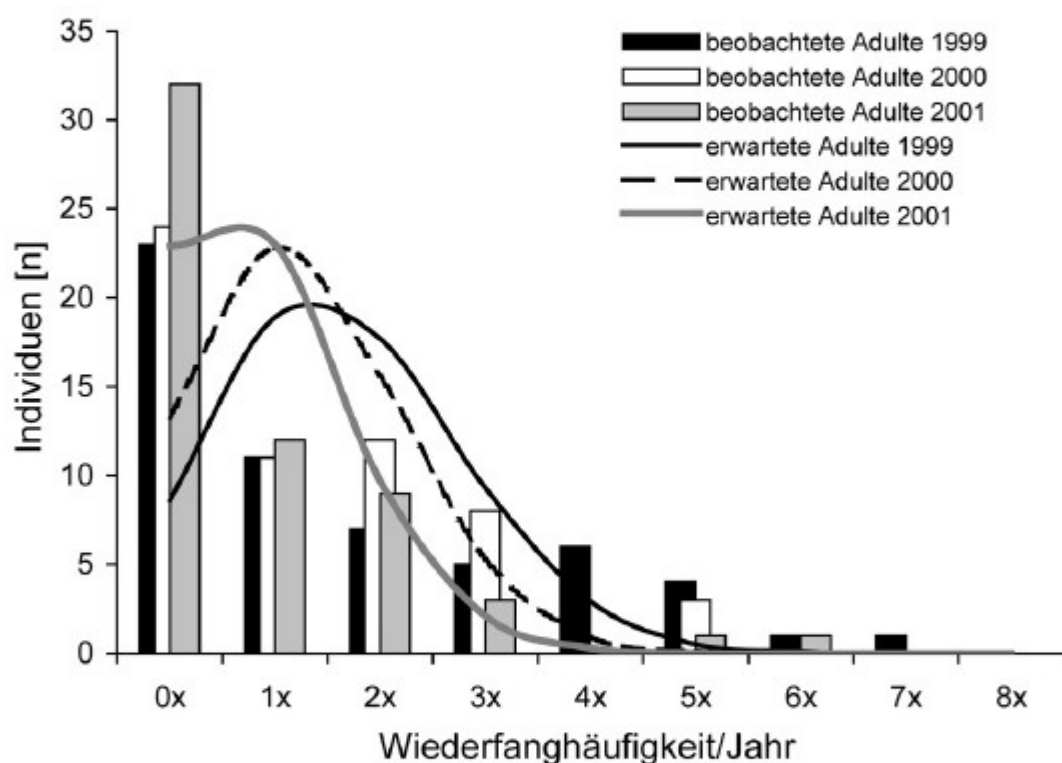


Abb. 3: Wiederfanghäufigkeiten der 1998 markierten adulten Männchen (n = 58) in den Jahren 1999 (schwarz), 2000 (weiß) und 2001 (grau) im Vergleich zur erwarteten Verteilung bei gleicher und gleichbleibender Fangwahrscheinlichkeit (Kurven, Binomialverteilung). Die beobachtete Verteilung weicht jeweils signifikant von einer Binomialverteilung ab (1999: $\chi^2 = 35,39$, $df = 2$, $p < 0,001$; 2000: $\chi^2 = 18,99$, $df = 2$, $p < 0,001$; 2001: $\chi^2 = 9,21$, $df = 1$, $p < 0,01$). - Fig. 3. Recapture frequencies of adult males marked in 1998 (n=58) in the years 1999 (black), 2000 (white) and 2001 (grey) compared to the expected distribution given equal and unchanged (re)capture chances (lines, corresponding to a binomial distribution). In each year, the observed distribution differed from a binomial distribution (1999: $\chi^2 = 35,39$, $df = 2$, $p < 0,001$; 2000: $\chi^2 = 18,99$, $df = 2$, $p < 0,001$; 2001: $\chi^2 = 9,21$, $df = 1$, $p < 0,01$).

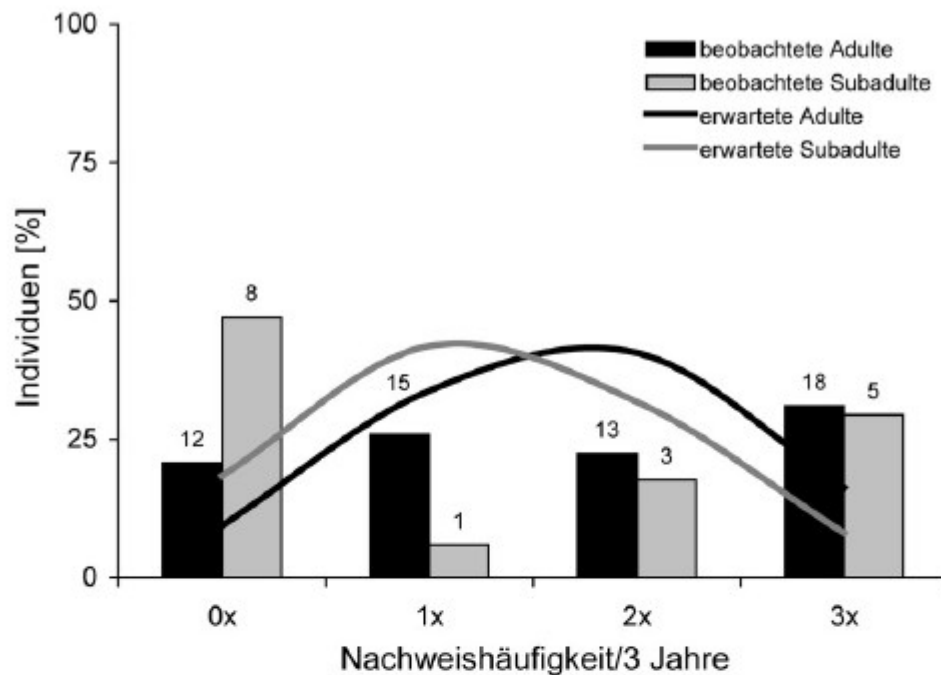


Abb. 4: Nachweishäufigkeiten der 1998 markierten adulten ($n = 58$, schwarz) und juvenilen ($n = 17$, grau) Männchen in den drei Folgejahren (1999 – 2001) im Vergleich zur erwarteten Verteilung bei gleicher und gleichbleibender Fangwahrscheinlichkeit (Kurven, Binomialverteilung). Aufgetragen ist der Prozentanteil (abs. Anzahl über den Balken) der gefangenen Tiere für die unterschiedlichen Nachweishäufigkeiten. Die beobachtete Verteilung der adulten Männchen weicht signifikant von einer Binomialverteilung ab ($\chi^2 = 21,52$, $df = 2$, $p < 0,001$; subadulte Männchen: zu kleine Stichprobe). Die Verteilung der prozentualen Wiederfanghäufigkeit adulter Männchen weicht signifikant von der der Juvenilen ab ($\chi^2 = 84,02$, $df = 3$, $p < 0,001$). - Fig. 4. Frequencies of presence of adult males ($n=58$, black) and juvenile males ($n=17$, grey) marked in 1998 in the three following years (1999-2001) compared to the expected distribution given equal and unchanged (re)capture chances (lines, corresponding to a binomial distribution). Absolute values are given above the columns. For adult males the observed distribution differed significantly from a binomial distribution ($\chi^2 = 21,52$, $df = 2$, $p < 0,001$), for juveniles the sample was too small for statistical analysis. The distribution of recapture frequencies differed significantly between adult and juvenile males ($\chi^2 = 84,02$, $df = 3$, $p < 0,001$).

Von den 58 Individuen wurden 23 im Jahre 1999, 24 im Jahre 2000 und 32 im Jahre 2001 auf der Flugroute nicht wiedergefangen. Andere Männchen wurden demgegenüber in den drei Jahren häufig wiedergefangen (min. 5 Ind. $\geq 3x$ /Jahr gefangen). Der Unterschied zwischen der beobachteten Verteilung der Wiederfanghäufigkeiten und einer Binomialverteilung war in allen Wiederfangjahren signifikant (1999: $\chi^2 = 35,39$, $df = 2$, $p < 0,001$; 2000: $\chi^2 = 18,99$, $df = 2$, $p < 0,001$; 2001: $\chi^2 = 9,21$, $df = 1$, $p < 0,01$).

Auch die beobachtete Häufigkeitsverteilung der (im Jahr 1998 als Juvenile markierten) subadulten Männchen ($n = 17$) unterscheidet sich tendenziell in jedem Wiederfangjahr von einer Binomialverteilung. Eine statistische Absicherung dieser Aussage war allerdings wegen der geringen Stichprobengröße nicht möglich.

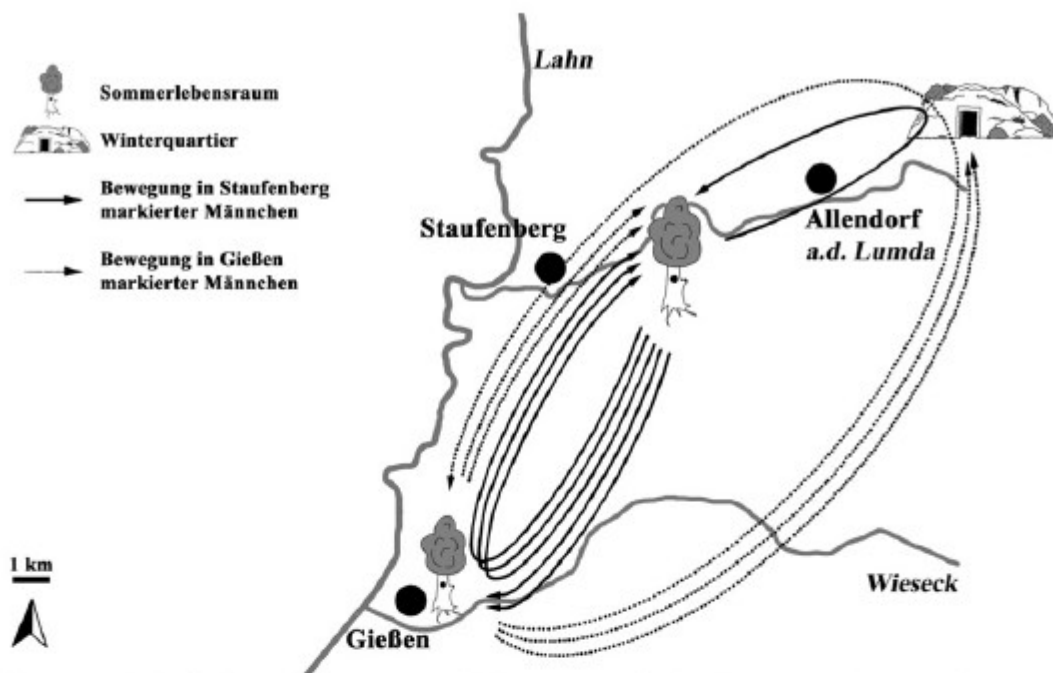


Abb. 5: Wiederfunde markierter männlicher Wasserfledermäuse in der Umgebung von Staufenberg. Von den fünf in Gießen wiedergefangenen adulten Männchen kehrten drei (zwei im selben Jahr) nach Staufenberg zurück. Auch das vor dem Winterquartier nachgewiesene Tier konnte kurz darauf wieder in Staufenberg nachgewiesen werden (durchgezogene Pfeile). Zwei in Gießen beringte Männchen wurden in Staufenberg, drei weitere vor dem Winterquartier wiedergefangen. Von diesen kehrte eines im selben Jahr an seinen Beringungsort zurück (punktierte Pfeile). - Fig. 5. Rediscoveries of marked Daubenton's bats in the area around Staufenberg. Of five males marked in the summer habitat and recaptured in Giessen three returned to Staufenberg (two already in the same year). The animal found at the winter roost was detected in Staufenberg shortly thereafter (unbroken lines). Two males marked in Giessen were recaptured in Staufenberg, three others also marked in Giessen were recaptured at the winter roost. Of these one returned to Giessen (dotted lines).

Die Verteilung der Nachweishäufigkeit der im Jahr 1998 markierten adulten und juvenilen Männchen innerhalb der drei Folgejahre ist in Abbildung 4 dargestellt.

Auch hier weicht die beobachtete Verteilung der Nachweishäufigkeit der adulten Männchen signifikant von einer Binomialverteilung ab (adulte Männchen: $\chi^2 = 21,52$, $df = 2$, $p < 0,001$; subadulte Männchen: zu kleine Stichprobe). Relativ viele Individuen wurden entweder nicht mehr oder in allen drei Wiederfangjahren nachgewiesen. Die relativen Häufigkeitsverteilungen adulter und subadulter Männchen unterschieden sich signifikant voneinander ($\chi^2 = 84,02$, $df = 3$, $p < 0,001$). Während 79,3 % aller im Jahre 1998 markierten adulten Männchen mindestens in einem Jahr im Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden konnten (31 % sogar in allen drei Wiederfangjahren), wurden 47,1 % der im Jahre 1998 juvenilen Männchen bis Ende 2001 nicht mehr wiedergefangen. 29,4 % der mittlerweile subadulten Tiere wurden in allen drei Wiederfangjahren nachgewiesen.

Dass männliche Wasserfledermäuse ihren Sommerlebensraum kurzfristig verlassen, wurde durch mehrere Wiederfänge in einem Umkreis von 10 km um Staufenberg nachgewiesen (Abb. 5).

Sechs in Staufenberg markierte adulte Männchen wurden zwischen Juli und September desselben Jahres in einem Wochenstubegebiet (Gießen) bzw. an einem Winterquartier (Allendorf) wiedergefangen. Von diesen Tieren kehrten vier an ihren Beringungsort zurück. Auch fünf adulte Männchen der Gießener Population konnten in Staufenberg bzw. am Winterquartier nachgewiesen werden.

Diskussion

Die vorliegende Studie ergab, dass in der Staufenberger *M. daubentonii*-Population Männchen deutlich überrepräsentiert sind. Ferner wurde nachgewiesen, dass innerhalb der Männchen Unterschiede hinsichtlich der Lebensraumbindung bestehen. Durch Wiederfänge konnten Bewegungen adulter Männchen zu anderen Sommerlebensräumen und einem Winterquartier nachvollzogen werden.

Die kurzfristigen Bestandsfluktuationen im Mai und August sind sehr wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass Männchen das Gebiet vorübergehend verlassen bzw. aufsuchen. Den Bestand bildeten während dieser Perioden überwiegend Männchen, die in ihrer Mehrzahl mehrfach im Jahr in Staufenberg nachgewiesen werden konnten. Ferner gelang in diesen Monaten der größte Teil der Wiederfänge in der Umgebung Staufenbergs. Auch an Winterquartieren wird im Mai und August eine sehr hohe Aktivität registriert, für die insbesondere adulte Männchen und im August zusätzlich Jungtiere verantwortlich sind (Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, Kugelschafter & Ortman 1996). Dietz (1998) beobachtete im Mai und August in einem Sommerlebensraum hohe Anteile an nicht markierten Männchen, und Rieger (1997) beschreibt einen „Mai-Peak“ an Flugrouten im Rheingebiet bei Schaffhausen. Die Ergebnisse unserer Untersuchung sowie der zitierten Studien deuten darauf hin, dass Männchen insbesondere im Mai und August eine erhöhte Mobilität aufweisen.

Die Besiedlung der Sommer- bzw. der Winterlebensräume durch *M. daubentonii* ist nach Dietz (1998) direkt von der Insektenabundanz an Gewässern abhängig. Im Winter fehlen die Insekten als Nahrungsgrundlage. Die mitteleuropäischen Fledermäuse kompensieren diesen jahreszeitlichen Nahrungsmangel dadurch, dass sie im Herbst von den Sommerlebensräumen zu den Winterquartieren wandern und dort einen mehrmonatigen Winterschlaf halten. Die beobachteten saisonalen Bestandsschwankungen korrespondieren mit den Ergebnissen anderer Untersuchungen in verschiedenen Sommer- und Winterlebensräumen von *M. daubentonii* (Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, Dietz 1996, Kugelschafter & Lüders 1996, Rieger 1997).

Für die Unterschiede in der maximalen Bestandsgröße in den Jahren 1998, 1999 und 2000 können (einzeln oder in Kombination) Veränderungen von Wintersterblichkeit, Geburtenrate, Jungensterblichkeit oder Insektenaufkommen verantwortlich sein. Im Untersuchungszeitraum traten keine Witterungsanomalien auf. Zeitgleich in der Umgebung durchgeführte Untersuchungen an Wasserfledermäusen geben keinen Hinweis auf Veränderungen der dortigen Bestandsgrößen. Schwankungen der Anzahl nachgewiesener Wasserfledermäuse auf einer Flugroute zwischen verschiedenen Jahren

stellte auch Rieger (1997) fest. In seinem Untersuchungsgebiet existierten allerdings mehrere Flugrouten vom Quartier- ins Jagdgebiet, und er vermutet daher, dass die Nutzung der verschiedenen Flugrouten einer wetterbedingten Schwankung unterlag. In unserer Studie könnten Tiere ohne enge Bindung an ein bestimmtes Gebiet, die nur im Jahr 1998 kurzfristig Staufenberg als Sommerlebensraum nutzten, zu dem hohen Bestand in diesem Jahr geführt haben. Für diese Annahme spricht die Bestandszusammensetzung Anfang Juli 1998 mit einem großen Anteil unbekannter adulter Männchen, von denen die meisten in der Folgezeit nicht wiedergefangen wurden.

Ein ähnliches Geschlechterverhältnis wie in der Staufenberger Population ist aus anderen, höher gelegenen bzw. aus anderen Gründen klimatisch ungünstigeren Gebieten bekannt (Leutzinger & Brossard 1994, Altringham et. al. 1998). Für *M. lucifugus*, eine nordamerikanische Art mit ähnlichen Lebensraumansprüchen wie *M. daubentonii*, gibt es Belege, dass Populationen in relativ kalten Regionen mit geringer Insektenabundanz zu über 90 % aus adulten Männchen bestehen (Barclay 1991). Darüber hinaus gibt es eine Vielzahl von Berichten über günstige Gebiete, in denen zahlenmäßig die Wasserfledermaus-Weibchen dominieren (Lundberg et al. 1983, Geiger 1992, Rieger 1992, Leutzinger & Brossard 1994, Altringham et. al. 1998, Dietz 1998). Somit ist eine räumliche Geschlechtertrennung durch Nutzung unterschiedlicher Sommerlebensräume für *M. daubentonii* mehrfach belegt.

Die aus unserer Sicht wahrscheinlichste Erklärung für die unterschiedlichen Wiederfanghäufigkeiten männlicher Wasserfledermäuse ist eine ungleiche Aufenthaltsdauer im Untersuchungsgebiet. Männchen, die sich oft und lange in einem Lebensraum aufhalten, haben eine höhere Fangwahrscheinlichkeit als solche, die dies nur selten und kurzfristig tun. Auch Geiger (1992) stellte in der von ihm untersuchten Population einen „ortsfesten Männchenkern“ fest, dessen Mitglieder er über mehrere Jahre nachweisen konnte. Ergänzt wurde dieser durch eine wesentlich größere Anzahl von Männchen, die relativ selten oder nur in einem Sommer nachgewiesen werden konnten. Ähnliches wurde auch in der Gießener Population beobachtet. Die Tatsache, dass ein Großteil der subadulten Männchen (1998 als Juvenile markiert) nach dem Markierungsjahr nicht mehr im Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden konnte, deutet darauf hin, dass juvenile Männchen eine vergleichsweise höhere Mobilität aufweisen als adulte. Es gibt aber auch Jungtiere, die einen im Geburtsjahr kennen gelernten Sommerlebensraum über Jahre hinweg nutzen.

Die sommerlichen Wanderungsbewegungen der Männchen in der Umgebung von Staufenberg können differenziert werden in Wanderungen zwischen verschiedenen Sommerlebensräumen und Wanderungen zwischen Sommerlebensraum und Winterquartier, ohne die Motivation zum Winterschlaf. Wanderungsbewegungen im Früh- bzw. Spätsommer scheinen keine Seltenheit zu sein, wie übereinstimmende Beobachtungen an Winterquartieren (Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, Kugelschäfer & Ortmann 1996) und Sommerlebensräumen (Geiger 1992, Dietz 1998) belegen.

Durch die Aggregation relativ standorttreuer Männchen in bestimmten Gebieten und das Umherwandern anderer Männchen zwischen verschiedenen Lebensräumen kommt es zu einer ungleichmäßigen Verteilung der Tiere im Raum. Zu den für Wasserfledermäuse

wichtigen Ressourcen im Sommer gehören Baumhöhlen, in denen sie sich bei Tag ungestört aufhalten und so ihren Energiebedarf senken können (Nyholm 1965, Richarz & Limbrunner 1992, Rydell et al. 1994, Dietz 1998). Eine weitere wichtige Ressource sind Gewässer mit einer hohen Abundanz weichhäutiger Insekten (Taake 1992, Dietz 1998, Arnold et al. 2000). Durch Spezialisierung auf die effiziente Nutzung dieser Ressourcen grenzen sich Wasserfledermäuse von sympatrisch vorkommenden Fledermausarten ab (Neuweiler 1993), schränken allerdings auch ihre Ausdehnungsmöglichkeiten ein. Ferner kann es zu einer gesteigerten intraspezifischen Konkurrenz um knappe Ressourcen, wie z.B. Jagdraum und Quartier, kommen.

Es ist anzunehmen, dass beide Geschlechter gleichermaßen Lebensräume mit hohem Nahrungs- und Baumhöhlenangebot präferieren. Allerdings besteht besonders zur Wochenstubenzeit ein Unterschied im Energiebedarf der Geschlechter. Die Weibchen tragen den Nachwuchs aus und ziehen ihn alleine auf. Ihr daraus resultierender erhöhter Energiebedarf (Dietz 1998, 2000) kann vermutlich nur in insektenreichen Gebieten gedeckt werden. Beobachtungen von territorialem Verhalten im Jagdgebiet (Wallin 1961, Rieger 1992, Encarnação et al. 2002) lassen auf intraspezifische Konkurrenz in Wasserfledermaus-Populationen schließen, bei der sich reproduzierende Weibchen vermutlich dominant gegenüber Männchen verhalten. Es ist anzunehmen, dass dies eine wesentliche Ursache für die ungleiche räumliche Verteilung der Geschlechter ist. Für diese Annahme spricht, dass sich reproduzierende Weibchen in günstigen Habitaten konzentrieren, Wochenstubenkolonien bilden und ihre Jungen aufziehen (Lundberg et al. 1983, Geiger 1992, Dietz 1998). Im Gegensatz zu den Weibchen, die auf konstante ergiebige Ressourcen zur Jungenaufzucht angewiesen sind (Dietz 1998), können sich Männchen hinsichtlich der Ressourcennutzung flexibler verhalten. Sie sind jederzeit in der Lage, ihre Körpertemperatur abzusenken, um Energie in nahrungsrärmeren Perioden zu sparen und müssen auch keine Fettreserven vor der Wochenstubenzeit anlegen. Dies ermöglicht den Männchen die erfolgreiche Nutzung insgesamt weniger ergiebiger Nahrungsquellen. Diese kommen sowohl in den ansonsten günstigen Wochenstubengebieten als auch in suboptimalen Lebensräumen vor. Vermutlich gestattet der niedrige Energiebedarf den Männchen selbst das nach Fiedler (1993) energieaufwendige Umherwandern zwischen verschiedenen Gebieten.

Für die Richtigkeit der oben dargelegten Ansicht spricht der Nachweis männchendominierter Populationen in klimatisch ungünstigeren bzw. nahrungsrärmeren Lebensräumen (Leutzinger & Brossard 1994) und das kurzfristige Auftreten von Männchen an Winterquartieren bzw. in Sommerlebensräumen (Geiger 1992, Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, Kugelschafter & Ortmann 1996, Dietz 1998).

Es ist zu vermuten, dass das Verhalten der Männchen außer durch die Suche nach Nahrung auch durch die Paarungsmotivation beeinflusst wird. Das Verhalten der relativ standorttreuen Männchen ist möglicherweise eine Taktik, um den Paarungserfolg zu erhöhen, vergleichbar der Paarungsstrategie männlicher *Nyctalus noctula* (Gebhard 1997) bzw. *Myotis myotis* (Müller & Widmer 1992, Zahn & Dippel 1997). Sollte diese Vermutung zutreffen, bestünde zwischen männlichen Wasserfledermäusen auch eine Konkurrenz um die Ressource „Paarungsort“. Durch die Territorialität etablierter Männchen würden andere Männchen schon in den Sommermonaten daran gehindert, sich

dauerhaft in bestimmten Gebieten niederzulassen und so zum „Umherwandern“ gedrängt. Letzteres Verhalten wäre somit im Hinblick auf den Fortpflanzungserfolg suboptimal und würde von konkurrenzschwachen Männchen praktiziert. Andererseits kann eine hohe Mobilität für Männchen aber auch von Vorteil sein, da sie die Möglichkeit zur Nutzung kurzfristig frei werdender Ressourcen verbessert. Ferner besteht vor allem für ältere Individuen die Möglichkeit, etablierte Männchen zu verdrängen.

Zusammenfassend bestätigen die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung die Existenz von Wasserfledermaus-Populationen, die zahlenmäßig von adulten Männchen dominiert werden. Diese weisen in den Sommermonaten eine deutlich höhere Mobilität auf als reproduzierende Weibchen. Anhand ihrer Standorttreue können relativ „ortstreue“ Männchen (mit enger Lebensraumbindung) und eher „umherwandernde“ Männchen (kurzfristiger Aufenthalt in verschiedenen Lebensräumen) unterschieden werden. Männliche Jungtiere weisen im Geburtsjahr eine höhere Mobilität auf als Adulte und können vielfach sowohl in anderen Sommerlebensräumen als auch an Winterquartieren für kurze Zeit nachgewiesen werden. In anderen Fällen verbleiben sie aber auch längere Zeit im gleichen Sommerlebensraum. Es wird vermutet, dass die Etablierung männlicher Wasserfledermäuse in bestimmten Gebieten Bestandteil einer Paarungsstrategie ist. Zur Prüfung dieser Hypothese sind weiterführende Studien erforderlich.

Zusammenfassung

In einem Sommerlebensraum von *Myotis daubentonii* wurde in den Jahren 1998 bis 2001 die Phänologie der ansässigen Population durch regelmäßige Bestandszählungen und Netzfänge auf der einzigen Flugroute untersucht. Adulte Männchen dominierten im Untersuchungsgebiet. Hinsichtlich ihrer Lebensraumbindung konnten zwei Gruppen unterschieden werden. Kurzfristige Fluktuationen der Bestandsgröße, geringe Wiederfanghäufigkeiten einiger Individuen und nachgewiesene Wanderungen in benachbarte Lebensräume deuten darauf hin, dass es sowohl relativ standorttreue als auch „umherwandernde“ Männchen gibt. Juvenile Männchen weisen eine höhere Mobilität auf als adulte Männchen.

Danksagung

Die Studie wurde am Arbeitskreis Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Giessen e.V. durchgeführt. Wir danken der gesamten Fledermaus-Arbeitsgruppe für die enge Zusammenarbeit. Insbesondere richtet sich unser Dank an Ulrike Balzer, Patrick Schubert und Sandra Schweizer für die tatkräftige Unterstützung bei der Feldarbeit.

Literatur

- Altringham, J., D. Waters & R. Warren (1998): Managing river catchments for Daubenton's bats - catering for 'Two-pools Eddy'. – *Bat News* 48: 2-3.
- Anthony, E. L. P. (1988): Age determination in bats. - In: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. – (T.H. Kunz, ed.) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., London.
- Arnold, A., M. Braun, N. Becker & V. Storch (2000): Zur Nahrungsökologie von Wasser- und Rauhhaufledermaus in den nordbadischen Rheinauen. - *Carolinea* 58: 257-263.

- Barclay, R. M. R. (1991): Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. - *J. Anim. Ecol.* 60: 165-178.
- Begon, M. (1979): *Investigating Animal Abundance: capture-recapture for biologists.* - E. Arnold (Publishers) Limited, London.
- Begon, M. E., J. C. Harper & C. R. Townsend (1998): *Ökologie.* - Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg, Berlin, 750 S.
- Dietz, M. & B. Fitzenräter (1996): Zur Flugroutennutzung einer Wasserfledermauspopulation (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Stadtbereich von Gießen. - *Säugetierk. Inf.* 4 (20): 107-116.
- Dietz, M. (1998): Habitatansprüche ausgewählter Fledermausarten und mögliche Schutzaspekte. - *Beitr. Akad. Natur- u. Umweltschutz Baden-Württ.* 26: 27-57.
- Dietz, M. (2000): Die Jagdstrategie von Wasserfledermausweibchen (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) während der Graviditäts- und Säugephase. - *Z. Säugetierk., Sonderheft zu Band 65:* 13-14.
- Encarnação, J., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): Einflussfaktoren auf die Jagdaktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*). - *Z. Säugetierk., Sonderheft zu Band 67:* 10.
- Fiedler, W. (1993): Paarungsquartiere der Rauhhauffledermaus (*Pipistrellus nathusii*) am westlichen Bodensee. - *Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspflege Bad.-Württ.* 75: 143-150.
- Gebhard, J. (1997): *Fledermäuse.* - Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin: 378 S.
- Geiger, H. (1992): Untersuchungen zur Populationsdichte der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni* Kuhl, 1819) im mittelfränkischem Teichgebiet. - unveröffentl. Diplomarbeit Universität Erlangen: 119 S.
- Geiger, H., M. Lehnert & C. Kallasch (1996): Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks („chin-spot“). - *Nyctalus (N.F.)* 6: 23-28.
- Harrje, C. (1994): Etho-ökologische Untersuchung der ganzjährigen Aktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii* Kuhl 1819) am Winterquartier. - *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* 39: 15-52.
- Jolly, M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. - *Biometrika* 52: 225-247.
- Kallasch, C. & M. Lehnert (1994): Zur Populationsökologie von Wasser- und Fransenfledermäusen (*Myotis daubentonii* und *M. nattereri*) in der Spandauer Zitadelle (Berlin). - *Sber. Ges. Naturf. Freunde* 34: 69-91.
- Klawitter, J. (1980): Spätsommerliche Einflüge und Überwinterungsbeginn der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) in der Spandauer Zitadelle. - *Nyctalus (N.F.)* 1: 227-234.
- Kugelschafter, K. & S. Lüders (1996): Zur saisonalen Nutzungsdynamik der Kalkberghöhle (Schleswig-Holstein) durch Fransen- (*Myotis nattereri*) und Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*). - *Z. Säugetierk., Sonderheft zu Band 61:* 34-35.
- Kugelschafter, K. & A. Ortmann (1996): Frühsommeraktivität von Wasserfledermausmännchen (*Myotis daubentonii*) an der Kalkberghöhle in Bad Segeberg/Schleswig-Holstein. - *Z. Säugetierk., Sonderheft zu Band 61:* 30-31.
- Leutzinger, Y. & C. Brossard (1994): Répartition de *M. daubentonii* en fonction du sexe et de la période de l'année dans le Jura bernois. Résultats préliminaires. - *Mitteilungen Naturf. Ges. Schaffhausen* 39: 135-143.
- Lundberg, K., B. Almgren & C. Odelberg (1983): Nagot om vattenfladdermusens (*Myotis daubentonii*) ekologi. - *Fauna och flora* 78: 237-242.
- Mühlenberg, M. (1993): *Freilandökologie.* - Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg, Wiesbaden, 3. Auflage: 380-389.
- Müller, A. & W. Widmer (1992): Beobachtungen an einem Männchen-Einzelquartier des Großen Mausohrs (*Myotis myotis*). - *Myotis* 30: 139-144.
- Neuweiler, G. (1993): *Biologie der Fledermäuse.* - Georg Thieme Verlag, Stuttgart-New York: 350 S.

- Nyholm, E. S. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* und *Myotis daubentoni*. - Ann. Zool. Fenn. 2: 79-123.
- Racey, P. A. (1988): Reproductive Assessment in Bats. - In: Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats (T. H. Kunz ed.), Smithsonian Institution Press: 31-45.
- Richardson, P.W. (1994): A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. - J. Zool. 233: 307-309.
- Richarz, K. & A. Limbrunner (1992): Fledermäuse: Fliegende Koblode der Nacht. - Stuttgart, Franckh-Kosmos, 192 S.
- Rieger, I. (1997): Flugstraßen von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) finden und dokumentieren. - Nyctalus (NF.) 6 : 331-353.
- Rieger, I., H. Alder & D. Walzthöny (1992): Wasserfledermäuse, *Myotis daubentoni*, im Jagdhabitat über dem Rhein. - Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen 37: 1-34.
- Rydell, J., A. Bushby, C. C. Cosgrove & P. A. Racey (1994): Habitat use by bats along rivers in north east Scotland. - Folia Zoologica 43 (4): 417-424.
- Taake, K.-H. (1992): Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern jagender Fledermäuse (Chiroptera: Vespertilionidae). - Myotis 30: 7-94.
- Wallin, L. (1961): Territorialism on the hunting ground of *Myotis daubentoni*. - Säugetierk. Mitteilungen 9: 156-159.
- Zahn, A. & B. Dippel (1997): Male roosting habits, mating systems and mating behaviour of *Myotis myotis*. - J. Zool. 243: 659-674.

Jorge Encarnação & Uwe Kierdorf, Institut für Allgemeine & Spezielle Zoologie (Bereich Tierökologie), Justus-Liebig-Universität Gießen, Heinrich-Buff-Ring 26-32 (IFZ), 35392 Gießen (Germany). e-mail: Jorge.A.Encarnacao@allzool.bio.uni-giessen.de und kierdorf@lindlar.de, Markus Dietz, Institut für Tierökologie und Naturbildung, Richard-Wagner-Str. 12, 35321 Laubach (Germany). e-mail: Daubentonii@aol.com

5.2. Body mass changes in male Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) during the seasonal activity period

Zeitschrift: Mammalia 68 (2004), 291-297

Autoren: Jorge A. Encarnação, Markus Dietz, Uwe Kierdorf & Volkmar Wolters

Body mass changes in male Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) during the seasonal activity period

Jorge A. ENCARNAÇÃO

Department of Animal Ecology, Justus-Liebig-University of Giessen
Heinrich-Buff-Ring 26-32 (IFZ), D-35392 Giessen (Germany)

Markus DIETZ

Institute of Animal Ecology and Nature Education
Richard-Wagner-Str. 12, D-35321 Laubach (Germany)

**Uwe KIERDORF
Volkmar WOLTERS**

Department of Animal Ecology, Justus-Liebig-University of Giessen
Heinrich-Buff-Ring 26-32 (IFZ), D-35392 Giessen (Germany)

Encarnação J. A., Dietz M., Kierdorf U. & Wolters V. 2004. — Body mass changes in male Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) during the seasonal activity period. *Mammalia* 68 (4): 291-297.

ABSTRACT

Body mass changes of adult and juvenile male Daubenton's bats were studied in a summer habitat in Hesse (Germany) in the years 1998-2001. Animals from the resident population were regularly captured along the flight path from April to October, and body mass was determined using a digital balance. Body mass of adult individuals differed significantly among fortnightly periods (Kruskal-Wallis ANOVA by ranks: $H = 141.75$, $p < 0.001$). Body mass increased significantly from the second half of April (median: 7.0 g) to the first half of May (median: 7.8 g). Between the second half of May and the first half of August, median body mass fluctuated between 7.8 g and 8.3 g. From the second half of July (median: 7.9 g) to the second half of August (median: 8.4 g), and the second half of September (median: 9.3 g) body mass again significantly increased. The highest median body mass (9.6 g) was recorded in the second half of October. Median body mass of juvenile males ranged between 6.5 g in the first half of July and 8.5 g in the second half of October. Differences in body mass over the studied period were significant ($H = 21.70$, $p < 0.01$). During the months July, August, and September, body mass of adult males was significantly higher than that of juveniles, whereas in October the difference was no longer of statistical significance. It is suggested that the decrease in body mass observed in some adult males in September was related to their reproductive activity.

KEY WORDS

Myotis daubentonii,
body mass,
activity period.

RÉSUMÉ

Variations de la masse corporelle chez les mâles de Myotis daubentonii (Chiroptera, Vespertilionidae) pendant la saison d'activité.

Les variations de la masse corporelle des mâles, adultes et juvéniles, du Murin de Daubenton pendant la saison active ont été étudiées en Hesse (Allemagne) de 1998 à 2001. D'avril à octobre, des captures régulières d'animaux de la population locale ont été effectuées lors de leurs déplacements et la masse corporelle de chaque individu a été déterminée à l'aide d'une balance digitale. La masse corporelle des individus mâles varie significativement entre quinzaines successives (Test de Kruskal-Wallis : $H = 141,75$, $p < 0,001$). La masse corporelle augmente significativement de la dernière quinzaine d'avril (médiane : 7,0 g) à la première quinzaine de mai (médiane : 7,8 g). Entre la seconde moitié de mai et la première quinzaine d'août, la médiane de la masse corporelle a oscillé entre 7,8 et 8,3 g. De la dernière quinzaine de juillet (médiane : 7,9 g) à fin août (médiane : 8,4 g), puis à la seconde moitié de septembre (médiane : 9,3 g), la masse corporelle a significativement augmenté. La médiane la plus élevée (9,6 g) correspond à la dernière quinzaine d'octobre. La médiane de la masse corporelle des mâles juvéniles s'échelonne de 6,5 g pour la première quinzaine de juillet à 8,5 g pour la dernière quinzaine d'août. Les différences de masses corporelles au cours de la période d'étude sont significatives ($H = 21,70$, $p < 0,01$). Au cours des mois de juillet, août et septembre, la masse corporelle des adultes est significativement supérieure à celle des juvéniles, cette différence s'estompant dès le mois d'octobre. Il est suggéré que la perte de poids de certains mâles adultes en septembre est liée avec l'activité d'accouplement.

MOTS-CLÉS
Myotis daubentonii,
masse corporelle,
saison,
activité.

INTRODUCTION

All Central European bats feed on insects, and hibernation is an adaptation to overcome the seasonal food shortage in winter. To meet their energy requirements throughout the period of hibernation, the animals deposit a fat reserve after the breeding season (Ewing *et al.* 1970; Kunz *et al.* 1998; Speakman & Rowland 1999). During hibernation, these body-fat reserves constantly decline. In consequence, hibernating bat species exhibit pronounced seasonal variation in body mass (Ransome 1990).

To meet the high energy demands during gestation and lactation, reproducing female bats must again build up larger fat reserves after leaving the hibernation roost. As has been shown for *Myotis daubentonii* (Dietz 1998, 2000), reproducing

females therefore choose summer habitats with high insect densities and use these food resources very efficiently. As a further consequence of gestation and lactation, female *M. daubentonii* exhibit considerable variation in body mass over summer (Encarnação, unpubl. observ.).

In contrast to gravid or lactating females, males are always able to reduce their body temperature in order to save energy during periods of reduced food supply. Moreover, males do not need to build up fat reserves as quickly as females that prepare for lactation. This makes males more flexible with respect to the use of food resources. So far, male Daubenton's bats have been much less studied than females, and information on body mass changes of males from summer habitats is limited. The purpose of the present study has therefore been to record body mass changes

of adult and juvenile males during the seasonal activity period and to compare the body mass of the two age classes.

MATERIALS AND METHODS

The study was conducted during the seasonal activity period in the years 1998 through 2001 near Staufenberg (Hesse, Germany). The research area is used as a summer habitat by a male dominated *M. daubentonii* population. These males can be subdivided into relatively resident animals and vagrant ones. All of them use tree roosts as loners or in groups in a mixed forest that is situated at the border of a valley (highest elevation 274 m a.s.l.) and predominantly consists of broadleaf trees. Within the valley, a brook with accompanying vegetation is used as a flight path to a fish pond (170 m a.s.l.) situated a few hundred metres away. The pond and the brook are the most important foraging areas of the population. Additional foraging areas are sections of a river approximately 4 km away. These are reached via flight paths through housing estates (Encarnação *et al.* 2002).

At different places along the flight paths of the population, mist-netting was conducted from April to October during fly-off time. The time intervals between the catches were less than 14 days. In addition to mist-netting, the animals were caught with a funnel-shaped basket trap at known roosts. The age of the animals was determined based on the detection of the epiphyseal cartilage (Anthony 1988; Racey 1988) and the shape of the "chin-spot" (Richardson 1994; Geiger *et al.* 1996). Body mass was measured with a digital balance.

Since, even after logarithmic transformation, the body mass data deviated from normality, non-parametric tests were used for statistical evaluation. Variation in body mass among fortnightly periods was compared in adult and juvenile bats using Kruskal-Wallis ANOVA by ranks. This was followed by pairwise comparisons using the Mann-Whitney U-test. The latter test was also applied to test for significant differences in body

mass between adult and juvenile bats in the months July through October. When performing multiple comparisons with the U-test, α was adjusted by the Bonferroni method in order to correct for the increased probability of type I errors. To facilitate comparison with the results of other studies, in addition to median values also group means are given.

RESULTS

Body mass of adult males differed significantly among the fortnightly periods ($H = 141.75$, $p < 0.001$), overall increasing from April to October (Fig. 1). Body mass significantly increased ($p < 0.001$) from the second half of April (median: 7.0 g; mean: 7.1 g) to the first half of May (median and mean: 7.8 g). Between the second half of May and the first half of August, median body mass fluctuated between 7.8 g and 8.3 g (means: 7.8-8.2 g). From the first half of August to the second half of September, body mass again significantly increased ($p < 0.01$) (median and mean from 8.0 g to 9.3 g). Highest median body mass (9.6 g) was recorded in the second half of October. The highest individual body mass was 12.5 g, recorded for a male caught in the first half of September.

Differences in body mass of juvenile males over the studied period were also significant ($H = 21.70$, $p < 0.01$). Median body mass ranged between 6.5 g in the first half of July and 8.5 g (means: 6.5-8.2 g) in the second half of October (Fig. 2).

Juvenile body mass significantly increased ($p < 0.05$) from the second half of July (median and mean: 6.5 g) to the first half of September (median: 7.5 g; mean: 7.7 g). In August and September, median body mass increased slowly from 7.2 g to 7.5 g (means: 7.0-7.7 g). The difference in body mass between the second half of July and the second half of October, when the highest median value of 8.5 g (mean: 8.2 g) was recorded, was also significant ($p < 0.05$).

During the months of July, August and September, body mass of adult males was always

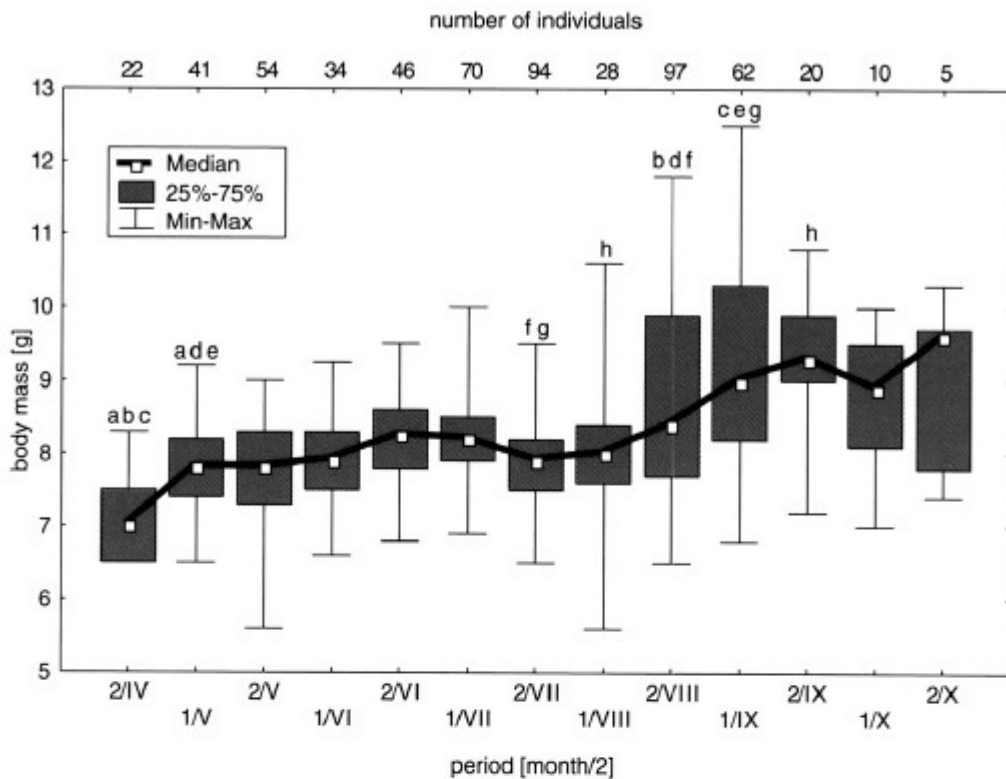


FIG. 1. — Box plots of body mass of adult male Daubenton's bats from the second half of April to the second half of October (years 1998 through 2001) in Hesse (Germany). Body mass varied significantly among the fortnightly periods (Kruskal-Wallis-ANOVA by ranks: $H = 141.75$, $p < 0.001$). Periods identified by the same lower case letters are significantly different (Mann-Whitney U-tests with Bonferroni correction: $p < 0.01$ or $p < 0.001$).

significantly higher than that of juveniles ($p < 0.0001$), whereas in October the difference was no longer of statistical significance ($p > 0.05$) (Table 1).

DISCUSSION

Body mass of adult males increased from late April to early May and afterwards remained relatively unchanged until August. Subsequently, body mass increased again, the highest median value being recorded in the second half of October. Contrary to this general tendency, it was, however, observed that individual males with maximally filled epididymides lost mass during this period (Encarnação, unpubl. observ.). Body mass of juvenile males increased continuously from the first half of July until the end of

October, the gain in median mass during this period being 2 g (increase in mean body mass: 1.7 g).

Lehnert (1993) also recorded an increase in body mass of juvenile male *M. daubentonii* at a hibernation roost from mid-summer to autumn. The average gain in body mass from July to October (difference between means) was, however, only 0.7 g compared to 1.7 g in the present study. For juveniles (both sexes pooled) from a hunting site in southern Sweden, Lundberg *et al.* (1983) recorded an increase in mean body mass of 1.5 g from late July to early September, which corresponds much better with our findings.

For adult males, Lehnert (1993) observed a similar course of body-mass changes during summer as was found in our study. An increase in body mass of adult male Daubenton's bats in late August/early September at a hibernation roost

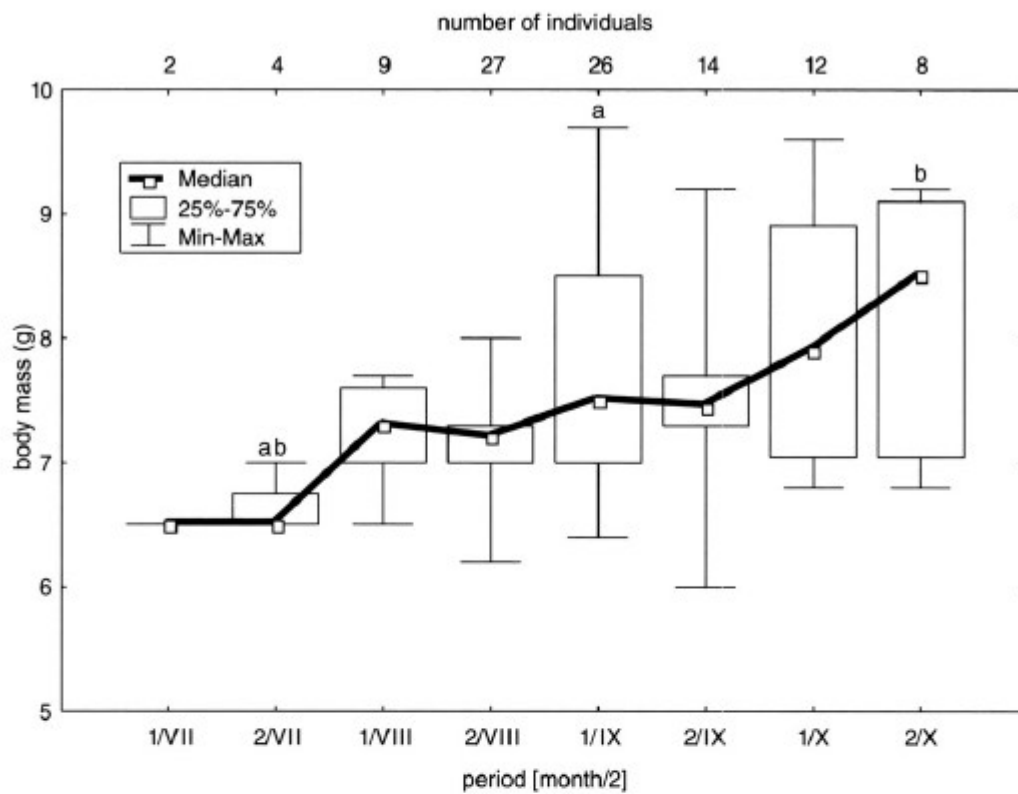


FIG. 2. — Box plots of body mass of juvenile male Daubenton's bats from the first half of July to the second half of October (years 1998 through 2001) in Hesse (Germany). Body mass varied significantly among the fortnightly periods (Kruskal-Wallis-ANOVA by ranks: $H = 21.70$, $p < 0.01$). Periods identified by the same lower case letters are significantly different (Mann-Whitney U-tests with Bonferroni correction: $p < 0.05$).

TABLE 1. — Comparison of body mass of adult and juvenile male Daubenton's bats in the period July through October. Significant differences in body mass between the two age classes existed in July, August and September, while in October the difference was no longer of statistical significance (Mann-Whitney U-tests with Bonferroni correction).

	Period	July		August		September		October	
	Group	Adult	Juvenile	Adult	Juvenile	Adult	Juvenile	Adult	Juvenile
Body mass [g]	N	164	6	125	36	82	40	15	20
	Median	8.0	6.5	8.3	7.2	9.0	7.5	9.0	8.0
	Max	10.0	7.0	11.8	8.0	12.5	9.7	10.3	9.6
	Min	6.5	6.5	5.6	6.2	6.8	6.0	7.0	6.8
	p		< 0.0001		< 0.0001		< 0.0001		> 0.05, n.s.

was also reported by Harrje (1994a). The average body mass of adult male *M. daubentonii* caught by Lundberg *et al.* (1983) from May to August varied between 7.5 g and 9.5 g. In Lehnert's and Harrje's investigations, the increase in body mass of adult males was more pronounced than in the present study. This discrepancy can be explained

by the fact that (contrary to the latter studies) our material did not include the heaviest males, as these regularly left the summer habitat forming our study area. The absence of heavy adult males from our study area during the later phase of the seasonal activity period is probably also the reason for the fact that body mass in October did no

longer significantly differ between adult and juvenile males.

Harrje (1994a) reports a body mass loss of about 40 % in Daubenton's bats during hibernation. A corresponding decline in body mass was also observed by us in adult males caught in autumn and again in the following spring (Encarnação, unpubl. observ.).

A similar course of body mass changes as in adult male *M. daubentonii* was also observed in male *Nyctalus noctula* by Racey (1974). For *Plecotus auritus* Entwistle *et al.* (1998) reported an increase in average body mass from mid-May to mid-July, followed by a decrease to early-September. Afterwards body mass again increased and, corresponding to our results, the highest average was recorded in October.

A direct comparison of the absolute body mass values reported in the various studies is difficult for different reasons. First, habitat quality, insect supply in particular, probably varied between the study areas. In consequence, it can be assumed that also the rate of body mass gain during summer differed among the individuals from the various populations. Second, the degree of stomach filling at catching was probably also different, causing additional variation in recorded body mass. According to Harrje (1994b) and Geiger (1992), the stomach content of *M. daubentonii* can weigh up to 2 g, thus accounting for a considerable proportion of the measured body mass.

In our study, the bats were caught soon after leaving their roosts and therefore very likely most or all of the animals had empty stomachs. Geiger (1992) also caught animals immediately after they had left their roosts. In his study, average body mass of adult males during the period May to August was 7.6 g, and increase in mean body mass of juvenile males from July to August was 1.6 g, which closely corresponds to the results obtained by us.

In *Nyctalus noctula*, males with high reproductive activity in the summer habitat lose body mass in September (Gebhard 1997). There are indications that male Daubenton's bats exhibit a similar mating strategy as *Nyctalus noctula*, which would explain the body mass loss of individual

adult males with maximally filled epididymides observed during September (Encarnação *et al.* 2004).

In summary, from birth onward, the body mass of juvenile male Daubenton's bats constantly increases until autumn. In October the difference in body mass between adult and juvenile males is no longer significant. Body mass of adult males increases in late spring, remains more or less unchanged until August and again increases in late summer/early autumn, when fat reserves for the hibernation period are deposited. Between late autumn and the following spring, i.e., during hibernation, the animals lose body mass. It is suspected that the body mass loss of individual adult males in September is related to their mating activity. Further studies are encouraged to test this hypothesis.

Acknowledgements

We would like to thank the bat researchers at the study group of wildlife biology at the Justus-Liebig-University Giessen for their close cooperation. Our special thanks go to Ulrike Balzer, Patrick Schubert and Sandra Schweitzer for their energetic support in the field.

REFERENCES

- ANTHONY E. L. P. 1988. — Age determination in bats, in Kunz T. H. (ed.), *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Inst. Press, Washington: 1-28.
- DIETZ M. 1998. — Habitatansprüche ausgewählter Fledermausarten und mögliche Schutzaspekte. *Beitr. Akad. Natur- und Umweltschutz Baden-Württ.* 26: 27-57.
- DIETZ M. 2000. — Die Jagdstrategie von Wasserfledermausweibchen (*Myotis daubentoni* Kuhl, 1819) während der Graviditäts- und Säugephase. *Z. Säugetierk.* 65 (Suppl.): 13-14.
- ENCARNAÇÃO J. A., DIETZ M. & KIERDORF U. 2002. — Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer. *Myotis* 40: 19-31.
- ENCARNAÇÃO J. A., DIETZ M. & KIERDORF U. 2004. — Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. *Mammal. Biol.* 69: 163-172.

- ENTWISTLE A. C., RACEY P. A. & SPEAKMAN J. R. 1998. — The reproductive cycle and determination of sexual maturity in male brown long-eared bats, *Plecotus auritus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool., Lond.* 244: 63-70.
- EWING W. G., STUDIER E. H. & O'FARRELL M. J. 1970. — Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 36: 119-129.
- GEBHARD J. 1997. — *Fledermäuse*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- GEIGER H. 1992. — *Untersuchungen zur Populationsdichte der Wasserfledermaus (Myotis daubentonii Kuhl, 1819) im mittelfränkischen Teichgebiet*. Diploma Thesis, Universität Erlangen.
- GEIGER H., LEHNERT M. & KALLASCH C. 1996. — Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks („chin-spot“). *Nyctalus* 6: 23-28.
- HARRJE C. 1994a. — Etho-ökologische Untersuchung der ganzjährigen Aktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii* Kuhl 1819) am Winterquartier. *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* 39: 15-52.
- HARRJE C. 1994b. — *Zur ökologischen Bedeutung von Stollenquartieren für Wasserfledermäuse (Myotis daubentonii, Kuhl 1819), eine Studie zur ganzjährigen Aktivität am Winterquartier*. Diploma Thesis, Universität Kiel.
- LEHNERT M. 1993. — *Populationsökologische Aspekte der spätsommerlichen Einflüge der Wasserfledermaus (Myotis daubentonii) in die Spandauer Zitadelle*. Diploma Thesis, Freie Universität Berlin.
- KUNZ T. H., WRAZEN J. A. & BURNETT C. D. 1998. — Changes in body mass and fat reserves in pre-hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Ecoscience* 5: 8-17.
- LUNDBERG K., ALMGREN B. & ODELBERG C. 1983. — Nagot om vattenfladdermusens (*Myotis daubentonii*) ekologi. *Fauna Flora* 78: 237-242.
- RACEY P. A. 1974. — The reproductive cycle in male noctule bats, *Nyctalus noctula*. *J. Reprod. Fert.* 41: 169-182.
- RACEY P. A. 1988. — Reproductive assessment in bats, in Kunz (ed.), *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Inst. Press, Washington: 31-45.
- RANSOME R. 1990. — *The Natural History of Hibernating Bats*. Christopher Helm, London.
- RICHARDSON P. W. 1994. — A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. *J. Zool., Lond.* 233: 307-309.
- SPEAKMAN J. R. & ROWLAND A. 1999. — Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proc. Nutr. Soc.* 58: 123-131.

5.3. Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat

Zeitschrift: Mammalian Biology 69 (2004), 163-172

Autoren: Jorge A. Encarnação, Markus Dietz & Uwe Kierdorf



Original investigation

Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat

By J. A. ENCARNAÇÃO, M. DIETZ, and U. KIERDORF

Department of Animal Ecology, Justus-Liebig-University of Giessen, Giessen, Germany and Institute of Animal Ecology and Nature Education, Laubach, Germany

Receipt of Ms. 07. 10. 2002

Acceptance of Ms. 31. 03. 2003

Abstract

We studied temporal variation in epididymal filling (a measure of reproductive condition) and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in a summer habitat near Staufenberg (Hesse, Germany). Epididymal filling in adult males declined from April to early July. Thereafter epididymal filling sharply increased and the highest median value was reached in the second half of September, i. e., prior to the occupation of the hibernaculum. Highest median epididymal filling in juveniles occurred in the first half of September. During August, September and October epididymal filling of adult males was significantly higher than that of juveniles. In late summer (August/September) relatively heavy adult males stayed significantly longer in their day roosts and spent significantly less time foraging than in early summer (June/July). The findings suggest that a large proportion of matings in *M. daubentonii* occurs already in the day roosts within the summer habitat.

Key words: *Myotis daubentonii*, epididymis, reproduction, activity pattern

Introduction

A temporal asynchrony exists between spermatogenesis and mating in males of many hibernating bat species. Sperm production takes place during summer, while mating occurs after cessation of spermatogenesis (MILLER 1939; WIMSATT 1960, 1969; GUSTAFSON 1979; HOSKEN et al. 1998). This basic pattern of male reproductive activity is also found in Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*). However, at present our knowledge of the timing of reproduction in this species is still limited. Statements about male reproductive activ-

ity are largely based on sporadic observations on few individuals in hibernation roosts. Adult males with sperm-filled epididymides were recorded during different periods of winter and mating behaviour was occasionally observed in hibernation roosts (EISENTRAUT 1949; ROER and EGSBAEK 1969; GRIMMBERGER et al. 1987; HARRJE 1994; KALLASCH and LEHNERT 1994). It was concluded that most matings in *Myotis daubentonii* take place between late autumn and early spring. From other bat species as e. g., *Nyctalus noctula* (GEB-

HARD 1997) and *Myotis myotis* (ZAHN and DIPPEL 1997) it is known, however, that mating occurs predominantly in late summer, i.e., already prior to the occupation of the hibernation roost.

The purpose of the present study was to investigate if in Daubenton's bats as well mating occurs predominantly prior to the occupation of the hibernation roost. For that reason we studied temporal variation in epididymal filling (a marker of reproductive condition) and activity pattern in males in the summer habitat.

Material and methods

The study was conducted from mid May 1998 to late October 2001 near Staufenberg (Hesse, Germany). The research area (50°39'47" N/8°45'14" E) is used as a summer habitat by a male dominated *M. daubentonii* population. Based on recapture frequencies over several years, these males can be subdivided in relatively resident (high recapture rate) and vagrant animals (low recapture rate). They use tree roosts as single individuals or in groups in a mixed forest (highest elevation 274 m a.s.l.) that is situated at the border of a valley and predominantly consists of deciduous trees. Within the valley, a brook with accompanying vegetation is used as a flight path to a fish pond (170 m a.s.l.) situated a few hundred metres away. The pond and the brook are the most important foraging areas of the population. Additional foraging areas are sections of a river approximately 4 km away. These are reached via flight paths through housing estates (ENCARNAÇÃO et al. 2002).

At different places along the flight path to the fish pond mist-netting was conducted from April to October during fly off time. The time intervals between the catches were less than 14 days. Prior to July 1998, however, only one catch was carried out on May 16th. In addition to mist-netting, animals were caught with a funnel-shaped basket trap at known roosts.

Adult and juvenile animals were discriminated based on the detection of unfused and translucent phalangeal epiphyses (ANTHONY 1988; RACEY 1988) and the presence of a jet black, well-defined "chin-spot" (RICHARDSON 1994; GEIGER et al. 1996) in juveniles. In 578 adults and 103 juveniles the filling of the epididymides was visually estimated (Fig. 1) and categorized as 0, 25,

50, 75 or 100 per cent. Values were recorded for each body side separately and the mean value of the two recordings per animal was used for evaluation.

During the research period, eight adult males of *M. daubentonii* were radio-tracked for different stretches of time in the months of June to September (Tab. 1). For that a transmitter of about 0.6 g (type LB-2, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada) was attached to the fur of the back of the animals with cyanoacrylate glue. To facilitate use of the "homing-in-on-the-animal"-method (WHITE and GARROTT 1990), a small piece of reflection foil was fixed to the tip of the flexible aerial. This allows a better recognition of the animal in its foraging area, using a spotlight.

Between 1998 and 2001 four relatively heavy adult males were radio-tracked in either early summer (June/July, n = 10 nights) or late summer (August/September, n = 15 nights). Normally transmitters lasted for two to five nights in the field, however, in one case a transmitter lasted for two weeks. It was assumed that the tracked animals were resident individuals in the Staufenberg habitat because of their high recapture rates (Tab. 1). Each animal was tracked by at least one person with a VR500-receiver and a HB9CV-hand-held antenna with amplifier (Wagener Telemetrieanlagen, Köln, Germany). The observation time corresponded to the astronomical night lengths. Average contact-time was 88% of the observation time. Range of the transmitter was up to 2000 m in open areas and up to 500 m in forest. During the night the observed behaviour was continuously recorded and subdivided into: foraging (flight directly over a stretch of water); transfer flight (fast, directed change of location); flight in the forest (any kind of flying activity in the forest); resting outside of the day roost; resting in the day roost; and undetermined (location and behaviour unknown).

To compensate for differences in night lengths between early and late summer, for comparison of the two periods, the times spent for each of these behaviours are expressed as a percentage of the respective astronomical night length. Only nights with observations during the complete astronomical night length were included in the calculations.

Variation in epididymal filling among the different fortnightly periods was compared in adult and juvenile bats using Kruskal-Wallis ANOVA by ranks. This was followed by pairwise comparisons using the Mann-Whitney U-test. The latter test was also applied to test for significant differences in epididymal filling between adult and ju-

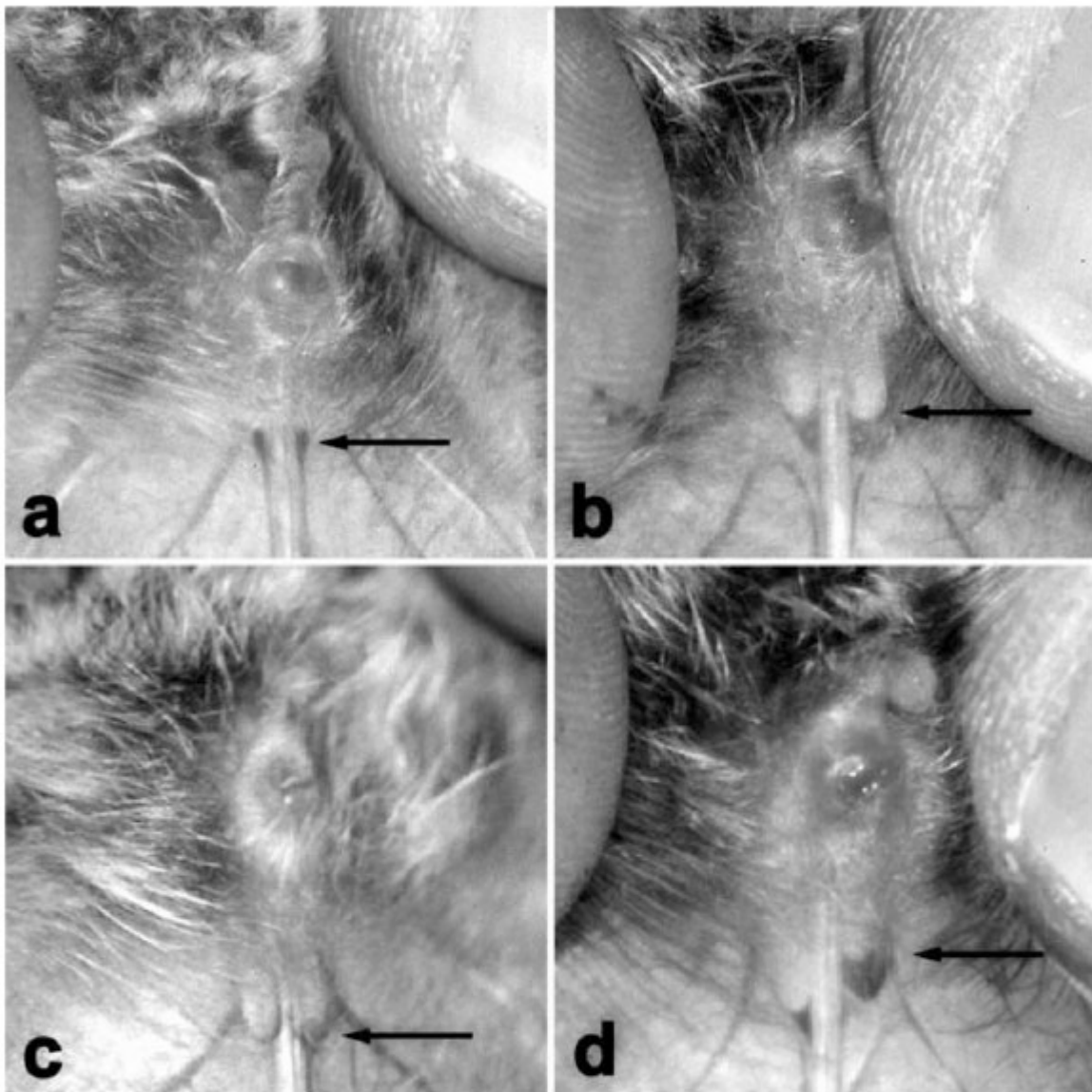


Fig. 1. Different degrees of epididymal filling in *Myotis daubentonii*. (a) empty epididymides (0%), (b) epididymal filling of 50%, (c) epididymal filling of 100%, (d) right epididymis 75% filled, left epididymis 25% filled.

venile bats in the months July through October. When performing multiple comparisons with the U-test, α was adjusted by the Bonferroni method in order to correct for the increased probability of type I errors. Frequency distribution of the different bat activities during the early and late summer periods was compared using the χ^2 -test. The lengths of time spent for hunting flights and in the day roosts, respectively, during the early and the late summer periods were compared by the Mann-Whitney U-test, again applying α -adjustment by the Bonferroni method.

Results

Reproductive state of male *Myotis daubentonii* in summer

Epididymal filling in adult males varied significantly among the fortnightly periods (Kruskal-Wallis ANOVA by ranks: $H(df = 12, N = 578) = 329.78, p < 0.001$) (Fig. 2). In the second half of April and in May, epididymal filling was recognizable. The median degree of filling varied between 25% and 37.5%. Epididymal filling

Table 1. Radio-tracking data, age, body mass, epididymal filling at tagging, and annual catching frequencies of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during early and late summer. ¹ Identification number of individual males; ² Epididymal filling.

Identif. ¹	Radio-tracking		Characteristics at tagging				Catching frequency/year			
	Time of year	Period	Nights (n)	Age (yr)	Body mass (g)	Epid. Fill. ² (%)	1998	1999	2000	2001
M12023	Early summer	3/VI-16/VI 1999	5	1	7.3	0	2	3	0	0
M12018	Early summer	30/VI-2/VII 1999	3	≥2	8.0	0	1	4	0	0
M12004	Early summer	22/VII-26/VII 1998	3	≥1	7.8	25	2	6	6	1
M12043	Early summer	28/VII-31/VII 1999	4	1	8.1	0	1	7	2	3
M12011	Late summer	24/VIII-26/VIII 2001	3	≥4	10.0	100	2	1	0	2
M13873	Late summer	24/VIII-26/VIII 2000	3	≥2	9.9	100	-	3	3	1
M12024	Late summer	25/VIII-26/VIII 1999	2	≥2	11.4	100	2	4	0	0
M12100	Late summer	1/IX-2/IX 1999	2	≥1	11.1	100	-	3	1	1

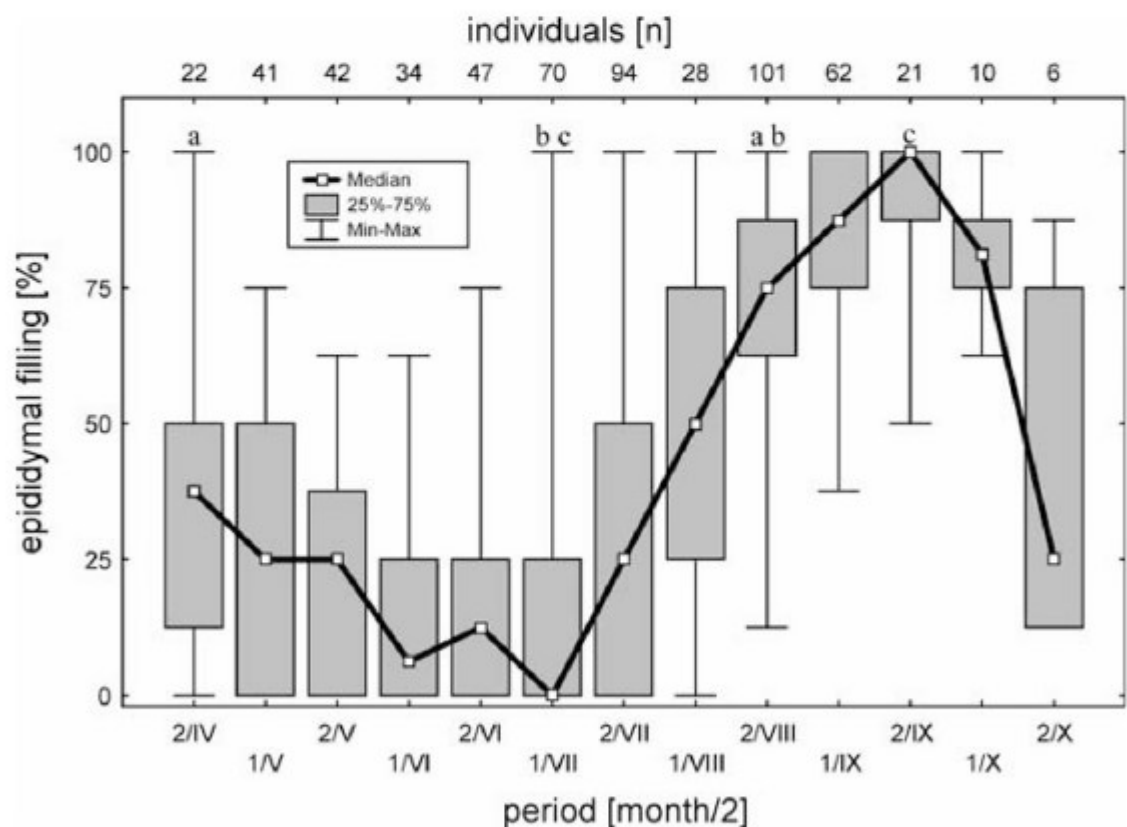


Fig. 2. Epididymal filling of adult male Daubenton's bats from the second half of April to the second half of October (years 1998 through 2001). Epididymal filling during the fortnightly periods varied significantly (Kruskal-Wallis ANOVA by ranks: $H(df = 12, N = 578) = 329.78, p < 0.001$). Letters identify significant differences between fortnightly periods (Mann-Whitney U-tests with Bonferroni correction: a/b/c: $p < 0.001$).

decreased from May to July, and in the first half of July a median filling of 0% was recorded. Thereafter, epididymal filling increased rapidly and reached a maximum (median of 100%) in the second half of September. The difference to the first half of July was significant at $p < 0.001$. Epididymal filling in the second half of August was significantly higher than in the second half of April and the first half of July ($p < 0.001$ for both comparisons). In October, epididymal filling decreased, reaching a median value of only 25% in the second half of this month. However, the difference between the second half of October and the second half of September was not statistically significant ($p > 0.05$). In May and June none of the caught adult males had an epididymal filling of 100%. From mid August until end of October no adult males with empty epididymides were observed.

Epididymal filling of juvenile males showed a similar course as that of the adults (Fig. 3). Also in the juveniles, a significant difference in the degree of epididymal filling between the fortnightly periods from July to October was observed (Kruskal-Wallis ANOVA by ranks: $H(df = 7, N = 103) = 27.25, p < 0.001$). Until the second half of July, the epididymides were empty. An increase in filling was noted after the first half of August, reaching a maximum in the first half of September with a median value of 62.5%. Thereafter a marked decrease of epididymal filling was recorded, and in the second half of October the median value was only 18.8%. Epididymal filling in the first half of September was significantly higher than that in both the first half of August ($p < 0.01$) and the second half of October ($p < 0.05$). Only in September, juvenile males with an epididy-

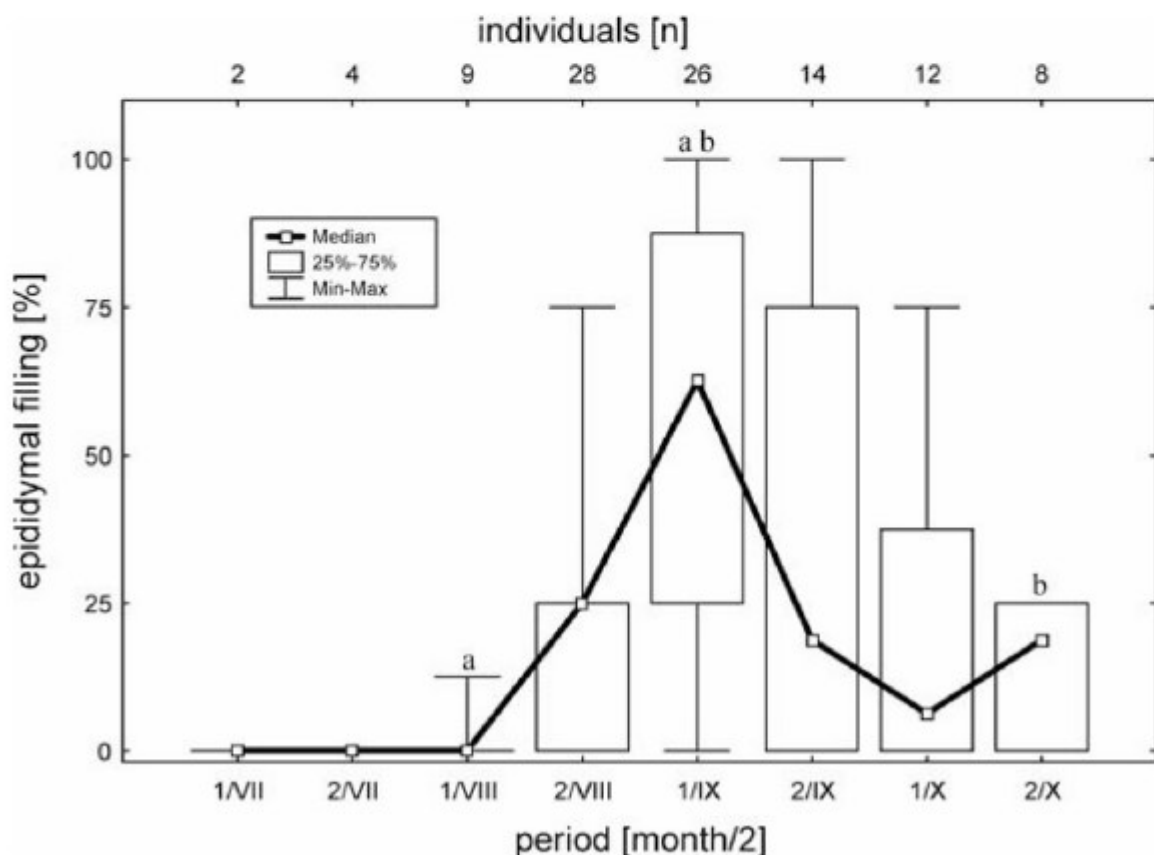


Fig. 3. Epididymal filling of juvenile male Daubenton's bats from the first half of July to the second half of October (years 1998 through 2001). Epididymal filling during the fortnightly periods varied significantly (Kruskal-Wallis ANOVA by ranks: $H(df = 7, N = 103) = 27.25, p < 0.001$). Letters identify significant differences between fortnightly periods (Mann-Whitney U-tests with Bonferroni correction: a: $p < 0.01$, b: $p < 0.05$).

mal filling of 100% were sporadically observed.

In July no significant difference in epididymal filling existed between juvenile and adult males, whereas in August, September and October the values of adults were significantly higher ($p < 0.001$) than those of juveniles.

Behaviour of the radio-tracked animals

For 25 observation nights from June until September the absolute and the relative duration (expressed as percentage of astronomical night length) of the different behaviours of eight male *M. daubentonii* were determined (Fig. 4). The behaviours “fora-

ging” and “resting in the day roost” clearly dominated both in early summer and late summer. In early summer, the mean time spent foraging by four radio-tracked males (237.1 min) accounted for 47.8% of the night length. 32.1% of the night (mean: 157.9 min) were spent in the roost that was used as a day roost the next day. In contrast, the four males radio-tracked in late summer, spent only 16% of the night foraging (mean: 98.5 min) and stayed for 72.7% of the night in their day roosts (mean: 448 min).

The frequency distribution of the different behaviours of the adult males in early summer differed significantly from that observed in late summer ($\chi^2 = 132.05$, $df = 5$,

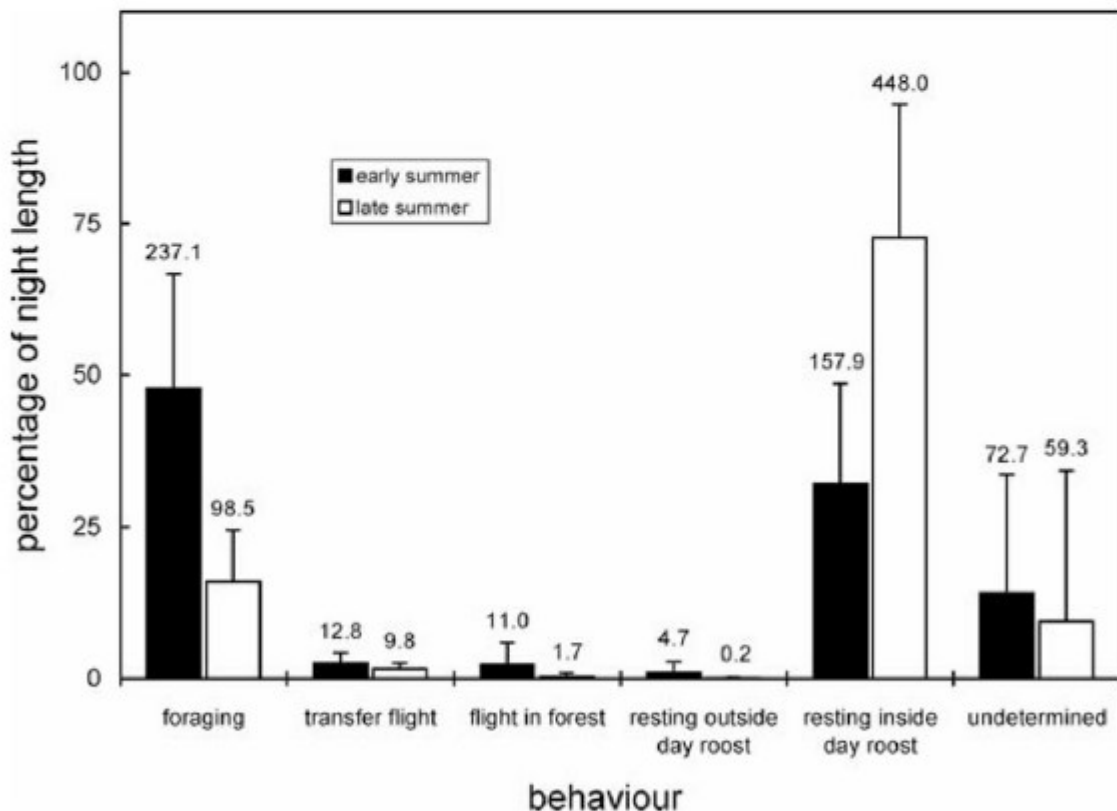


Fig. 4. Frequency distribution (means and standard deviations) of different behaviours of adult male Daubenton's bats during the astronomical night periods in early summer (June/July, 15 observation nights) and in late summer (August/September, 10 observation nights). Mean absolute duration (in minutes) of the respective behaviour is given above the bars. During both observation periods four males were radiotracked. Frequency distribution of the different behaviours differed significantly between the early and the late summer period ($\chi^2 = 132.05$, $df = 5$, $p < 0.001$). During early summer, males spent significantly more time foraging ($U = 11$, $p < 0.001$) and stayed significantly shorter in their day roosts ($U = 14$, $p < 0.01$) than in late summer (Mann-Whitney U-tests with Bonferroni correction).

$p < 0.001$). Also the absolute values for "foraging" ($p < 0.001$) and the time spent in the day roost differed significantly ($p < 0.01$) between early and late summer (U-tests, Fig. 4).

Discussion

The present study provides information on the reproductive status and the activity pattern of male Daubenton's bats during different periods of the year. In April/May, epididymides of adult males were still moderately filled in most cases, whereas in June and July a reproductive resting state with mostly no or only low epididymal filling was recorded. This corresponds to the situation in other bat species [*Eptesicus serotinus* (COURRIER 1927), *Pipistrellus pipistrellus* (COURRIER 1927; RACEY and TAM 1974), *Myotis grisescens* (MILLER 1939), *Myotis lucifugus* (MILLER 1939; GUSTAFSON 1979), *Myotis velifer* (KRUTZSCH 1961), *Rhinolophus hipposideros* (GAISLER and TITLBACH 1964), *Nyctalus noctula* (RACEY 1974), *Antrozous pallidus* (BEASLEY and ZUCKER 1984), *Nyctophilus geoffroyi*, *N. major*, *Vespertilio regulus* (HOSKEN et al. 1998)]. According to studies in *Miniopterus inflatus*, the period of reproductive quiescence is accompanied by testicular apoptosis (ONYANGO et al. 1995). In late July spermatogenesis is renewed, triggered by increased androgen secretion. In early autumn, the accessory sex glands of male bats reach their maximum size, the testosterone level is maximal, the epididymides are completely filled, and spermatogenesis stops abruptly (WIMSATT 1960, 1969; KRUTZSCH 1961; RACEY 1974; RACEY and TAM 1974; HOSKEN et al. 1998). In the above species and in *M. daubentonii*, a progressive increase in epididymal filling occurs in late summer. In the present study and in a previous one by KALLASCH and LEHNERT (1994), maximum filling of the epididymides was observed in September. In October, epididymal filling already showed a decreasing tendency, which may be taken as evidence of previous reproductive activity.

In their year of birth, the epididymides of juvenile males were already filled to different extent (sometimes 100%). However, values of epididymal filling for juveniles were lower than those of adults. Juvenile males with sperm-filled epididymides during late summer were also observed by WEISHAAR (1992), suggesting that juveniles can reach sexual maturity already in the year of birth. KOKUREWICZ and BARTMAŃSKA (1992) found 3–4 months old males with sperm filled epididymides and spermatic ducts that otherwise did not show any sign of sexual maturity. The presence of sperm filled epididymides as such can, however, not be used as a valid indicator of sexual maturity, because it is unknown if the spermatozoa have actually acquired fertilising capacity (KRUTZSCH 1961). It is generally believed that males of European bat species attain sexual maturity at the beginning of their second year of life (EISENTRAUT 1949; SLUITER 1961; GAISLER and TITLBACH 1964). Further studies are needed to clarify if, contrary to this view, male *M. daubentonii* can attain sexual maturity already in their first year of life.

Radio-tracking revealed that the behaviour of male Daubenton's bats during the night was dominated by "foraging" and "resting in the day roost". In addition, differences were assured concerning the activity patterns during early summer and late summer. While males during early summer spent most of the night foraging and only briefly rested in their day roost, in late summer they spent most of the time resting in their day roost and foraged only for shorter time.

Seasonal changes in activity patterns related to reproduction were also observed in females of *M. daubentonii* (DIETZ, unpubl. observ.) and *Nyctalus leisleri* (SHIEL et al. 1999). There are two possible explanations for the behaviour observed during late summer males in this study. First, the long resting periods in the roosts could be an energy saving behaviour of individuals shortly before the occupation of their hibernation roosts. Arguments in favour of this hypothesis could be the relatively high body mass

of the males and the fact that insect emergence in late August is already low (KURTZE 1974; LEWIS and TAYLOR 1964), making foraging flights energetically uneconomic. However, the findings of HARRJE (1994) do not support this view. According to this author, the body mass of male *Daubenton's* bats occupying their hibernation roosts in the second half of September exceeds 12 g. All of the males radio-tracked during late summer by us were lighter than 12 g, and therefore very probably not in condition to occupy their hibernation roosts.

The second explanation for the long stay of the males in the day roost during late summer is related to a potential change in the function of the roost. It is known from *N. noctula* (GEBHARD 1997) and *M. myotis* (ZAHN and DIPPEL 1997) that males establish special mating roosts, where they spend most of the night. We suggest that this may also be the case for the resident *M. daubentonii* males.

The assumption that the main mating period of *M. daubentonii* extends from late autumn to spring was largely based on single observations of copulations (EISENTRAUT 1949; ROER and EGSBAEK 1966, 1969; GRIMMBERGER et al. 1987; HARRJE 1994; KALLASCH and LEHNERT 1994) and studies on females in hibernation roosts (STRELKOV 1962). However, valid statements on reproduction time can hardly be derived from observations of occasional matings (HARRJE 1994). According to STRELKOV (1962), 17% of female *M. daubentonii* arriving at the hibernation roost were already mated, compared to 98% of the females leaving the hibernation roost in the following spring. However, from recent studies on the timing

of arrival at hibernation roosts by *M. daubentonii* (HARRJE 1994; KALLASCH and LEHNERT 1994) it can be deduced that very probably a considerable proportion of reproducing females had already arrived at the hibernation roost before STRELKOV (1962) started his study. Therefore, the number of mated females flying into the hibernation roost was presumably considerably higher than stated. Until now, only a few lekking males of *M. daubentonii* have been observed in hibernation roosts. These males search very intensively the walls and ceilings of hibernation roosts for females (ROER and EGSBAEK 1969). Copulations take place mostly without any previous courtship display by the males. From *M. myotis* (ITTERMANN 1991) and *N. noctula* (GEBHARD 1997) copulations in the hibernation roosts are also known, although in these species most of the matings presumably take place in September within the summer habitat.

In conclusion our data indicate that adult males of *M. daubentonii* are able to mate from August onward. The results of the present study further suggest that similar to other bat species most mating activities in *M. daubentonii* already take place in the summer habitat.

Acknowledgements

We would like to thank the bat researchers of the study group on wildlife biology at the Justus-Liebig-University Giessen for their close co-operation. Our special thanks go to ULRIKE BALZER, PATRICK SCHUBERT, and SANDRA SCHWEITZER for their energetic support in the field.

Zusammenfassung

Reproduktionsstatus und Aktivitätsmuster männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*) im Sommerlebensraum

Untersucht wurden die zeitlichen Veränderungen der Nebenhodenfüllung (als Maß für den Reproduktionsstatus) und der Aktivitätsmuster männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*) in einem Sommerlebensraum in der Nähe von Staufenberg (Hessen, Deutschland). Von April bis Anfang Juli nahmen die Nebenhodenfüllungen adulter Männchen ab. Anschließend stiegen die Werte stark

an, und der höchste Medianwert wurde in der zweiten Septemberhälfte bestimmt, d. h. vor Bezug des Winterquartiers. Der höchste Medianwert der Nebenhodenfüllung juveniler Männchen wurde für die erste Septemberhälfte ermittelt. In den Monaten August, September und Oktober war die Nebenhodenfüllung adulter Männchen signifikant höher als diejenige von juvenilen Männchen. Im Spätsommer (August/September) hielten sich relativ schwere adulte Männchen signifikant länger im Tagesquartier auf und verbrachten signifikant weniger Zeit mit der Nahrungssuche als im Frühsommer (Juni/Juli). Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß ein Großteil der Paarungen von *M. daubentonii* bereits in den Tagesquartieren des Sommerlebensraumes stattfindet.

References

- ANTHONY, E. L. P. (1988): Age determination in bats. In: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Ed. by T. H. KUNZ. Washington, D. C., London: Smithsonian Institution Press. Pp. 1–28.
- BEASLEY, L. J.; ZUCKER, I. (1984): Photoperiod influences the annual reproductive cycle of the male pallid bat (*Antrozous pallidus*). *J. Reprod. Fert.* **70**, 567–573.
- COURRIER, J. J. (1927): Etude sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez quelques mammifères à l'activité testiculaire périodique. *Arch. Biol.* **37**, 173–334.
- EISENTRAUT, M. (1949): Beobachtungen über Begattungen bei Fledermäusen im Winterquartier. *Zool. Jb. Syst.* **78**, 297–300.
- ENCARNAÇÃO, J.; DIETZ, M.; KIERDORF, U. (2002): Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer. *Myotis* **40**, 19–31.
- GAISLER, J.; TITLBACH, M. (1964): The male sexual cycle in the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros hipposideros* Bechstein, 1800). *Acta Soc. Zool. Bohemosl.* **3**, 268–277.
- GEBHARD, J. (1997): Fledermäuse. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser Verlag.
- GEIGER, H.; LEHNERT, M.; KALLASCH, C. (1996): Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks ("chin-spot"). *Nyctalus* **6**, 23–28.
- GRIMMBERGER, E.; HACKETHAL, H.; URBANCYK, Z. (1987): Beitrag zum Paarungsverhalten der Wasserfledermaus, *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819) im Winterquartier. *Z. Säugetierkunde* **52**, 133–140.
- GUSTAFSON, A. W. (1979): Male reproductive patterns in hibernating bats. *J. Reprod. Fert.* **56**, 317–331.
- HARRJE, C. (1994): Etho-ökologische Untersuchung der ganzjährigen Aktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii* Kuhl 1819) am Winterquartier. *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* **39**, 15–52.
- HOSKEN, D. J.; BLACKBERRY, M. A.; STEWART, T. B.; STUCKI, A. F. (1998): The male reproductive cycle of three species of Australian vespertilionid bat. *J. Zool. (London)* **245**, 261–270.
- ITTERMANN, L. (1991): Beobachtungen in einem Männchen-, Paarungs- und Winterquartier vom Mausohr, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *Nyctalus* **4**, 145–149.
- KALLASCH, C.; LEHNERT, M. (1994): Zur Populationsökologie von Wasser- und Fransenfledermäusen (*Myotis daubentonii* und *M. nattereri*) in der Spandauer Zitadelle (Berlin). *Sber. Ges. Naturf. Freunde* **34**, 69–91.
- KOKUREWICZ, T.; BARTMANSKA, J. (1992): Early sexual maturity in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii* (Kuhl 1819), Chiroptera: Vespertilionidae); Field observations and histological studies on the genitalia. *Myotis* **30**, 95–108.
- KRUTZSCH, P. H. (1961): The reproductive cycle in the male vespertilionid bat *Myotis velifer*. *Anat. Rec.* **139**, 309.
- KURTZE, W. (1974): Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten. *Zool. Jb. Syst.* **101**, 297–344.
- LEWIS, T.; TAYLOR, L. R. (1964): Diurnal periodicity of flight insects. *Trans. Royal Ent. Soc. Lond.* **116**, 393–476.
- MILLER, R. E. (1939): The reproductive cycle in male bats of the species *Myotis lucifugus lucifugus* and *Myotis grisescens*. *J. Morph.* **64**, 267–295.
- ONYANGO, D. W.; GACHOKA, G. E.; OTIANGA'AWITI, G. E.; HENDRICKX, A. G. (1995): Seasonally dependent testicular apoptosis in the tropical Long-fingered bat (*Miniopterus inflatus*). *Z. Säugetierkunde* **60**, 206–214.
- RACEY, P. A. (1974): The reproductive cycle in male noctule bats, *Nyctalus noctula*. *J. Reprod. Fert.* **41**, 169–182.
- RACEY, P. A. (1988): Reproductive assessment in bats. In: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Ed. by T. H. KUNZ. Wa-

- shington, D. C., London: Smithsonian Institution Press. Pp. 31–45.
- RACEY, P. A.; TAM, W. H. (1974): Reproduction in male *Pipistrellus pipistrellus* (Mammalia: Chiroptera). *J. Zool. (London)* **172**, 101–122.
- RICHARDSON, P. W. (1994): A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. *J. Zool. (London)* **233**, 307–309.
- ROER, H.; EGSBAEK, W. (1966): Zur Biologie einer skandinavischen Population der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera). *Z. Säugetierkunde* **31**, 440–453.
- ROER, H.; EGSBAEK, W. (1969): Über die Balz der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera) im Winterquartier. *Lynx* **10**, 85–91.
- SHIEL, C. B.; SHIEL, R. E.; FAIRLEY, J. S. (1999): Seasonal changes in the foraging behaviour of Leisler's bats (*Nyctalus leisleri*) in Ireland as revealed by radio-telemetry. *J. Zool. (London)* **249**, 347–358.
- SLUITER, J. W. (1961): Sexual maturity in males of the bat *Myotis myotis*. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet. C* **64**, 243–249.
- STRELKOV, P. P. (1962): The peculiarities of reproduction in bats (Vespertilionidae) near the northern border of their distribution. *Proc. Int. Symp. Meth. Mamm. Invest., Prague 1962*, 306–311.
- WEISHAAR, M. (1992): Zur Frage nach der Geschlechtsreife bei mitteleuropäischen Fledermäusen. *Nyctalus* **4**, 312–314.
- WHITE, G. C.; GARROTT, R. A. (1990): Analysis of wildlife radio-tracking data. San Diego: Academic Press.
- WIMSATT, W. A. (1960): Some problems of reproduction in relation to hibernation in bats. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* **124**, 249–267.
- WIMSATT, W. A. (1969): Some interrelations of reproduction and hibernation in mammals. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **23**, 511–549.
- ZAHN, A.; DIPPEL, B. (1997): Male roosting habits, mating systems and mating behaviour of *Myotis myotis*. *J. Zool. (London)* **243**, 659–674.

Authors' addresses:

J. A. ENCARNÇÃO and U. KIERDORF, Department of Animal Ecology, Justus-Liebig-University of Giessen, Heinrich-Buff-Ring 26–32, D-35392 Giessen, Germany, (e-mail: Jorge.A.Encarnacao@allzool.bio.uni-giessen.de); M. DIETZ, Institute of Animal Ecology and Nature Education, Richard-Wagner-Str. 12, D-35321 Laubach, Germany

5.4. Age-related variation in physical and reproductive condition of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*)

Zeitschrift: Journal of Mammalogy, überarbeitetes Manuskript eingereicht am 24. Januar 2005

Autoren: Jorge A. Encarnação, Uwe Kierdorf, Klemens Ekschmitt & Volkmar Wolters

Abstract

We studied age-related variation of body mass and epididymal distension in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) from a study area in central Germany during April to October of the years 1998-2003. On first capture, animals ($n = 336$) were banded and classified as either young of the year or adults (i.e. males ≥ 1 year of age). On recapture, the animals first caught as young of the year could be assigned an exact age in years. The findings on epididymal distension in young of the year indicate that some males reach sexual maturity (defined as onset of spermatogenesis) already in their year of birth, while others do so in their second summer. Body mass and epididymal distension were positively correlated both in young of the year and in adult males. This suggests that attainment of early sexual maturity and reproductive condition during later life are dependent on an individual's body condition. Body mass and epididymal distension showed pronounced seasonal variation in all age classes (young of the year, 1, 2, 3 year olds, and males ≥ 4 years of age), with highest values reached in late summer. In August, body mass and epididymal distension of adult males from all age classes were significantly higher than those of young of the year. Generally, older males tended to be heavier and in better reproductive condition than younger ones. Our data suggest that physical condition and the dependent reproductive condition of male Daubenton's bats both increase after the initial onset of fertility (start of spermatogenesis) until three years of age. This relatively late physical maturation is in line with other life-history traits characterizing long-lived bats as K-strategists among small mammals.

Key words: banding, body mass, Daubenton's bat, epididymal distension, Germany, life history, maturation, *Myotis daubentonii*, reproduction.

Introduction

The life history of small mammals is generally characterized by early physical maturation, start of breeding at young age, high number of offspring per litter and short life-span (Millar 1977; Millar and Hickling 1991; Promislow and Harvey 1990). Bats are an exception to this rule. They exhibit unusual life histories for small-sized mammals in that they are long-lived, develop more slowly and produce few offspring per litter (Promislow and Harvey 1990; Austad and Fischer 1991; Holmes and Austad 1994; Partridge and Barton 1993; Gaisler 1989, Wilkinson and South 2002).

All bat species of the temperate climate zone are insectivorous and therefore subject to seasonal fluctuations in the availability of their prey. Food intake and energy expenditure, as reflected by body mass, and reproductive activity of bats from temperate zones are thus tightly constrained by both ambient temperature and food availability (Wilson 1979). Hibernation is an adaptation to overcome the food shortage in winter, and hibernating species exhibit pronounced seasonal variation in body

mass (Ransome 1990). To cover their energy demands during hibernation, the animals build up fat depots after the breeding season (Ewing et al. 1970; Kunz et al. 1998; Speakman and Rowland 1999). During hibernation, these body-fat reserves gradually decline. In consequence, bats are lightest when they leave their hibernation roosts. Mating activity starts in late summer when the animals have again increased their body mass and are in best physical condition.

Previous studies on male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) from central Europe showed that body mass of adult individuals (i.e. of males ≥ 1 year of age) increases during spring and then remains relatively unchanged until August. Later, body mass increases again and peaks in October. Body mass of male young of the year increases continuously from birth until the end of October. In October, differences in body mass and forearm length are no longer significant between young of the year and adult males (Kokurewicz and Bartmanska 1992; Encarnaç o et al. 2004a).

Spermatogenesis in Daubenton's bats extends until late summer. The spermatozoa that are released from the testes pass into the epididymides where they are stored in the caudae epididymides. The reproductive condition of males can be assessed from a visual inspection of the degree of distension of their caudae epididymides. Maximum epididymal distension in Daubenton's bats from Central Germany was recorded in September, and in October a decreasing tendency was observed, suggesting previous reproductive activity (Encarnaç o et al. 2004b). Based on this observation, it was hypothesized that a considerable proportion of matings occurs already in the summer habitat. This is in contrast to the view expressed by Strelkov (1962) who studied Daubenton's bats in the Leningrad area (Russia) and concluded that most matings occur during the animals' stay in the hibernacula (see discussion in Encarnaç o et al. 2004b).

While the variation in body mass and in reproductive condition of male Daubenton's bats during the seasonal activity period were analyzed in previous studies (Encarnaç o et al. 2004a,b), the question of differences between male age classes with respect to these factors has not been studied in this species so far. Such studies require information on the age of the bats, which can only be obtained by individual marking of animals in a given area and subsequent recapturing over a period of several years. The present study reports data on body mass and epididymal distension in free-living, male Daubenton's bats from a German study area in which such marking and recapturing was performed over 6 years. We analyzed whether differences among age classes occurred for these parameters. Specifically, we investigated (1) at what males reach sexual maturity, here defined as the age when viable spermatozoa are produced for the first time (Racey, 1974), (2) whether the reproductive condition of males (expressed as epididymal distension) is related to their physical condition (expressed as body mass), and (3) whether physical condition and reproductive condition of male Daubenton's bats tend to improve beyond their first year of life.

Materials and Methods

The study was conducted in the years 1998 to 2003 near Staufenberg (Hesse, Central Germany). The research area is used as a summer habitat by a male dominated *M. daubentonii* population. Males use tree roosts singly or in groups of up to 51 individuals in a mixed forest (highest elevation 274 m a.s.l.) that is situated at the border of a valley and is dominated by deciduous trees. In the valley, a brook with accompanying vegetation is used as a flight-path to a fish pond (170 m a.s.l.) situated a few hundred meters away. The pond and the brook are the most important foraging areas of the population. Additional foraging areas locate along stretches of a river approximately 4 km away (Encarnaç o et al. 2002).

Mist-netting was conducted from April to October during fly-off time at different locations along the flight-path to the fish pond. In addition to mist-netting, animals were caught with a funnel-shaped basket trap at known roosts.

On first capture, adult males and young of the year were discriminated based on the presence of unfused and translucent phalangeal epiphyses (Anthony 1988; Racey 1988) and the presence of a black, well-defined „chin-spot“ (Richardson 1994) in the latter. Most of the young are born between mid-June and early-July. In total, 336 males were captured and marked by forearm-banding. A total of 832 recordings from marked animals were included in the analysis. Individuals that were marked as young of the year could be assigned an exact age (in years) on first capture and recapture, respectively. Individuals that were already adult when caught the first time, could on recapture be assigned only a minimum age. From this group, we used data from animals which were at least 4 years of age when analyzing the relationship between age and physical and reproductive condition.

Body mass was measured with a digital balance (Kern, EM 150-1, Ballingen-Frommern, Germany) to the nearest 0.1 g. Degree of distension of the caudae epididymides was visually estimated and recorded as 0, 25, 50, 75 or 100 % (Encarnaç o et al. 2004b). Values were recorded for each epididymis separately, and the mean of the two recordings per animal was used for evaluation.

Differences among age classes [young of the year (0), 1, 2, and 3 year olds, and males ≥ 4 years of age (4+)] in the seasonal variation of body mass and epididymal distension were tested using General Linear Model analysis (GLM). Forward stepwise selection was applied in order to exclude non-significant independent variables from the model. In addition, we performed a comparison of body mass and degree of epididymal distension among age classes for the month of August (days 214 – 244 of the year, $n = 103$ individuals). This month was chosen because (1) in August most likely males of all age classes were present in the study area because movement to hibernation sites starts after August, (2) the animals were feeding exclusively on insects, since young are all weaned by August, and (3) August

is the period of steepest increase of both body mass and epididymal distension during the seasonal cycle (Encarnaç o et al. 2004a,b). Data for the different age classes were compared by non-parametric ANOVA (Kruskal-Wallis), followed by multiple pairwise comparisons with the Mann-Whitney-U-Test. To correct for error accumulation due to replicate testing, we applied Bonferroni a-adjustment.

The relationship between body mass and degree of epididymal distension in males captured during August and September was assessed by calculating the Spearman rank correlations between the two variables. Contrary to the other tests, we also included (adult) males into the correlation analysis that could not be assigned to a specific age class.

The study was performed in compliance with the current animal care and nature conservation laws of Germany and approved by the nature conservation authority of the administrative district of Giessen, federal state of Hesse.

Results

Both body mass and epididymal distension showed pronounced seasonal variation in all age classes (Figs 1 and 2). A particularly steep increase in body mass and epididymal distension was recorded for older males (age classes 3 and 4+) during late summer.

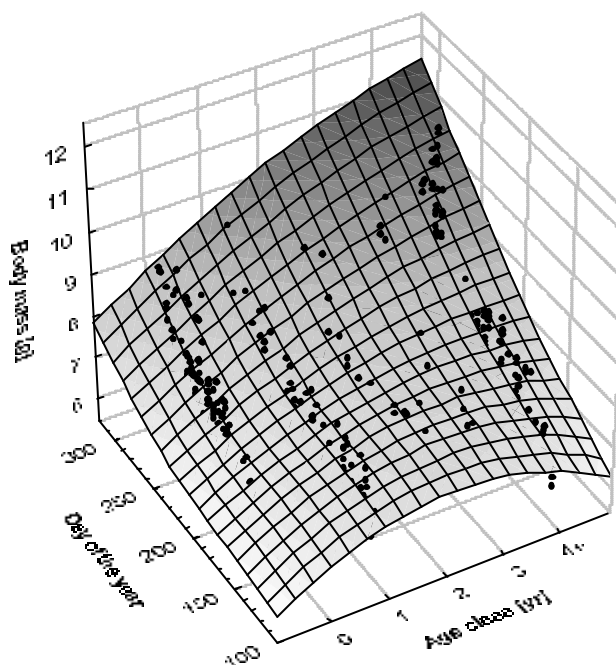


Figure 1: 3D-plot showing the seasonal variation of body mass for the different age classes of male Daubenton's bats; 0 = Young of the year, 4+ animals \geq 4 years of age.

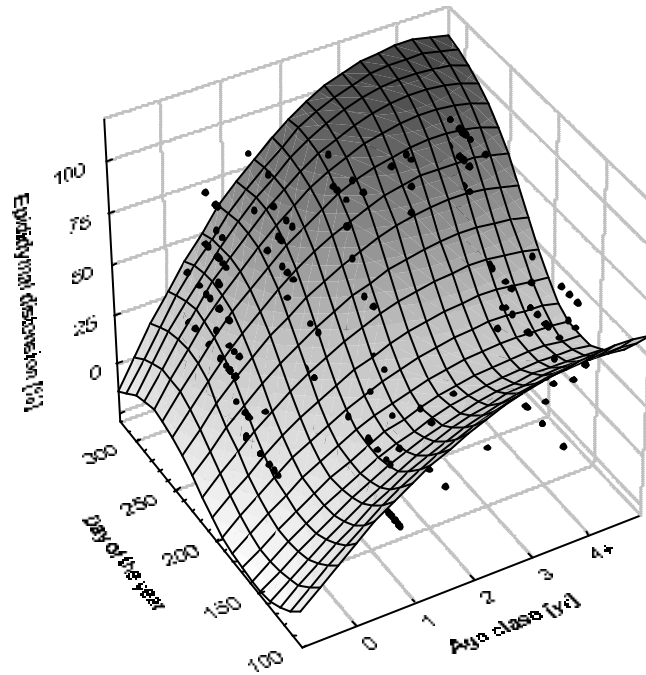


Figure 2: 3D-plot showing the seasonal variation of epididymal distension for the different age classes of male Daubenton's bats; 0 = Young of the year, 4+ animals \geq 4 years of age.

Between mid-August and October, all captured adult males showed at least some degree of epididymal distension, indicating that they had undergone spermatogenesis. Epididymal distension could also be observed in some young of the year, indicating previous spermatogenetic activity. A visible distension of the caudae epididymides in animals from this age class was first recorded in August and values peaked in September. However, contrary to the situation in adult males, young of the year with un-distended caudae epididymides were recorded in all months from birth until the end of the seasonal observation period. In August/September 38% of the captured young of the year had undistended caudae epididymides. These findings indicate that not all young of the year had reached sexual maturity in their year of birth.

GLM analysis revealed a significant main effect of the variables Day of year (season) and Age class on body mass. In addition, the interaction of the two variables was significant (Table 1). For epididymal distension, the effect of the variable Day of year and the interaction effect Age class \times Day of year were significant (Table 1). This indicates that an age influence on epididymal distension (reproductive condition) was only given during a certain period of the year, i.e. during the reproduction period.

Table 1: Results of the GLM analysis for body mass and epididymal distension of male Daubenton's bats.

	Body mass		Epididymal distension	
	SS	p-Value	SS	p-Value
Intercept	215.1	< 0.000001	21797.2	< 0.000001
Day of year	33.7	< 0.000001	85726.8	< 0.000001
Age class	14.8	= 0.0002	pooled	n.s.
Age class x Day of year	16.5	= 0.00006	100902.6	< 0.000001
Error	208.1		253577.9	

The largest differences among age classes were visible in August. In this month, body mass showed a clear increase with age (Fig. 3). Highest individual body mass was recorded in age class 4+ (males 4 years or older), while median body mass was highest in the group of the 3 year old males. Body mass in August varied significantly among the age classes (KW-ANOVA, $p < 0.001$). Young of the year were significantly lighter than males from all other age classes, while body mass of males ≥ 4 years of age significantly exceeded those of 1 and 2 year old males (MW-U-Test with Bonferroni-correction, $p < 0.05$).

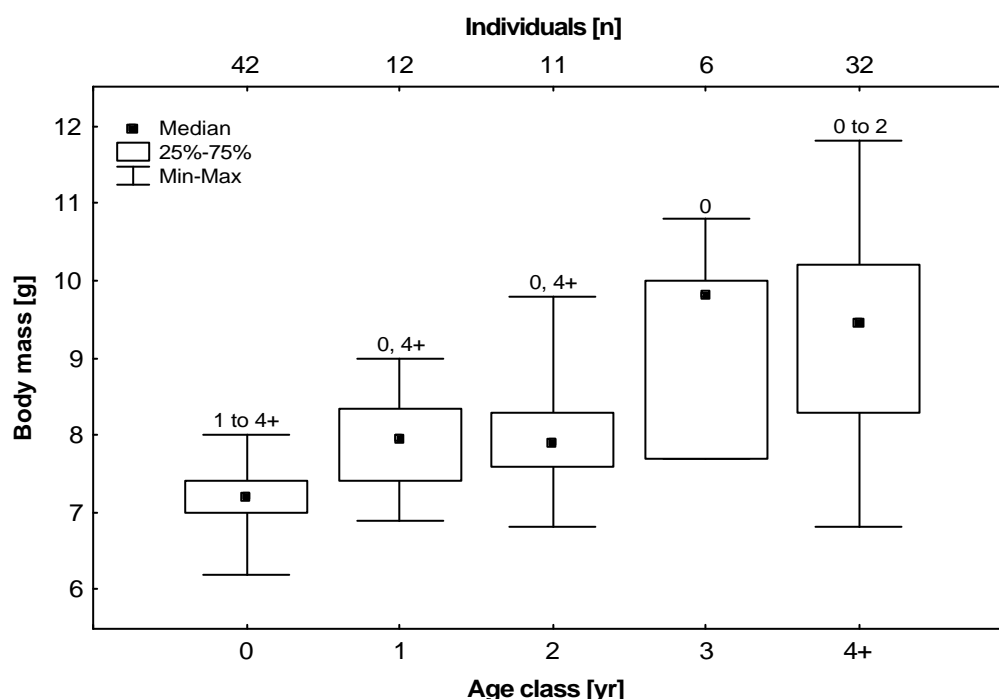


Figure 3: Body mass in different age classes of male Daubenton's bats in August. Numbers identify significantly different age classes (MW-U-Test with Bonferroni-correction, $p < 0.05$). 0 = Young of the year, 4+ = individuals ≥ 4 years of age.

Similar to body mass, also the degree of epididymal distension in August increased with age (Fig. 4). Values differed significantly among age classes (KW-ANOVA, $p < 0.001$). The degree of epididymal distension in young of the year was significantly lower than that in all other age classes, and

values for males ≥ 4 years significantly exceeded those for 1 year old males (MW-U-tests with Bonferroni-correction, $p < 0.05$).

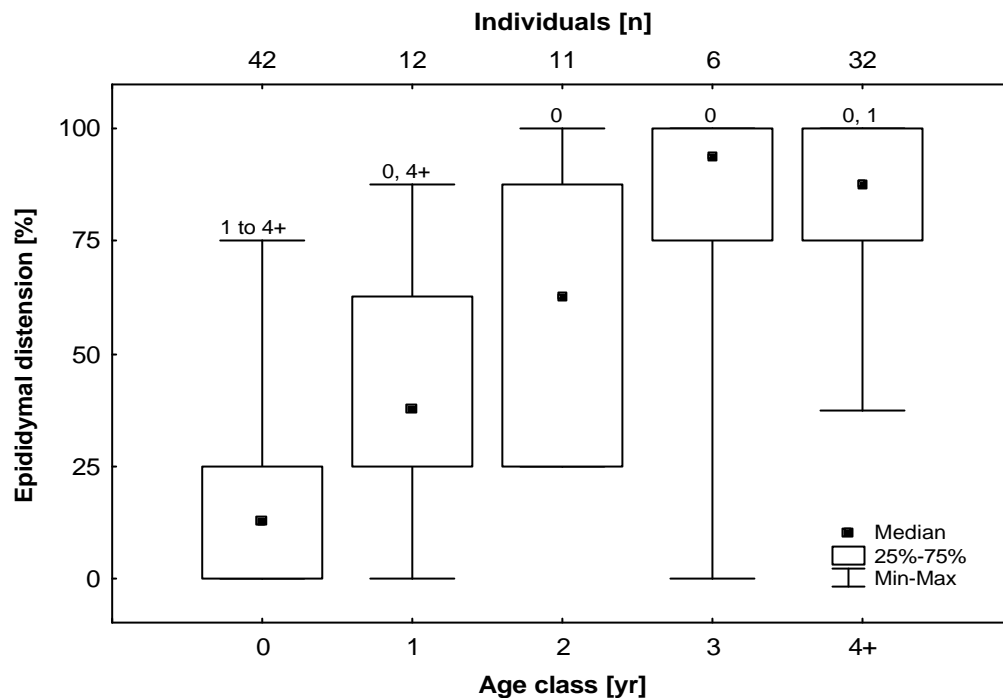


Figure 4: Epididymal distension in different age classes of male Daubenton's bats in August. Numbers identify significantly different age classes (MW-U-Test with Bonferroni-correction, $p < 0.05$). 0 = Young of the year, 4+ = individuals ≥ 4 years of age.

Body mass and degree of epididymal distension of males caught during August and September were positively correlated ($r_s = 0.47$, $p < 0.000001$, $n = 322$). The relationship between the two variables remained significant when the analysis was restricted to either adult males ($r_s = 0.23$, $p < 0.001$, $n = 238$) or to young of the year ($r_s = 0.29$, $p < 0.01$, $n = 84$).

Discussion

Both physical condition (expressed as body mass) and reproductive condition (expressed as epididymal distension) of male Daubenton's bats showed pronounced seasonal variation in all age classes. In addition, significant differences in body mass and epididymal distension existed among the age classes. In August, body mass and epididymal distension of adult males were significantly higher than those of the young of the year. Differences also existed among adults, with older males exhibiting higher values than younger ones. Body mass and degree of epididymal distension were positively correlated both in young of the year and in adult males, indicating that reproductive condition was dependent on physical condition. Spermatogenesis is an energy demanding processes (Racey and Entwistle 2000), and it may be assumed that males have to reach a threshold body mass in order to start sperm production.

The results of the present study are in line with those of other studies on bats (Entwistle et al. 1998; Speakman and Racey 1986) and other mammals (e.g. Lincoln 1998) which likewise showed that the reproductive condition of males is closely linked to their physical condition. Major factors controlling body mass gain in bats during the seasonal activity period are the access to productive foraging areas and the energy expenditure for flying that is related to the distance between roost site and foraging area (Beasley and Zucker 1986; Henry et al. 2002).

Our data on the degree of epididymal distension in young of the year indicate that male Daubenton's bats can undergo spermatogenesis for the first time at two to three months of age. This is in principal agreement with the findings of Kokurewicz and Bartmanska (1992) who, based on field observations and histological studies on reproductive organs, also stated that male Daubenton's bats can reach sexual maturity, i.e. start to produce viable spermatozoa (Racey 1974), already in their year of birth. Male young of the year are thus capable to participate in reproduction already prior to their first hibernation period. The findings of the present study further suggest that males which do not achieve sexual maturity in their year of birth do so in their second summer.

In a study on brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) from Scotland, Entwistle et al. (1998) found that, while most males reached sexual maturity at about 15 months of age, 29% showed a degree of testicular and epididymal development at three months of age indicating that they had reached sexual maturity already in their first autumn. Because individual reaching sexual maturity already in their first autumn were relatively heavy, Entwistle et al. (1998) concluded that attainment of sexual maturity by male bats in their year of birth was probably dependent on their physical condition. The results of the present study clearly support this view.

Generally, older males (age classes 3 and 4+) were heavier and in better reproductive condition than younger ones, with body mass and epididymal distension showing a tendency to increase with animal age at least until the third year of life. This suggests that the development of physical and reproductive condition in male Daubenton's bats was not completed within one year; instead physical and reproductive condition increased during later life. It can, therefore, be concluded that the process of physical and related reproductive maturation in male Daubenton's bats extends long beyond the initial onset of fertility, which can occur already in the year of birth. Corresponding findings have been reported for males of other long-lived mammal species (e.g. Lincoln 1998).

Based on the findings of the present study it might be hypothesized that mating success of male Daubenton's bats varies with age and body mass because prime-aged, heavy males are able to out-compete lighter (younger) males regarding the access to females. It is further supposed that particularly young of the year are out-competed, which in August were significantly lighter than males

from all other age-classes. In a previous study (Encarnação et al. 2004a), we showed that first in October, young of the year are no longer significantly lighter than adult males. If the above reasoning is correct, it would mean that, although they are potentially capable of reproducing, young of the year may be prevented from doing so by competition with older males and may therefore not form part of the effective breeding population. However, so far no data is available on the differential reproductive success of male Daubenton's bats of different age and/or body weight that would allow the above hypothesis to be tested.

In conclusion, the results of the present study indicate that male Daubenton's bats can reach sexual maturity already at about three months of age, depending on their physical condition. Our data further suggest that physical and reproductive condition of male Daubenton's bats increases until three years of age. This late maturation is in principal agreement with findings on other life-history traits, such as the low number of offspring per litter (Gaisler 1989), which characterize long-lived bats as K-strategists. This is in marked contrast to other mammals of similar size, such as shrews, which exhibit early physical and reproductive maturation and can be classified as r-strategists (Barclay and Harder 2003).

Acknowledgments

We gratefully acknowledge the help provided by our students during field work over many years. We also thank Patrick Schubert and the bat study group at the University of Giessen for their help in this study and two anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript.

Literature Cited

- Anthony, E. L. P. (1988): Age determination in bats. In: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Ed. by Kunz, T. H., Washington, D.C., London: Smithsonian Institution Press. Pp. 1-28.
- Austad, S. N., and K. E. Fischer. 1991. Mammalian ageing, metabolism, and ecology: evidence from the bats and marsupials. *Journal of Gerontology* 46:B47-B53.
- Barclay, R. M. R., and L. D. Harder. 2003. Life histories of bats: Life in the slow lane. In: *Bat Ecology*, Ed. by Kunz, T. H. and Fenton, M. B., University of Chicago Press, London.
- Beasley, L. J., and I. Zucker. 1986. Circannual cycles of body mass, food intake and reproductive condition in male Pallid bats. *Physiology and Behavior* 38:697-702.
- Encarnação, J. A., M. Dietz, U. Kierdorf, and V. Wolters. 2004a. Body mass changes in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the seasonal activity period. *Mammalia* 68:291-297.
- Encarnação, J. A., M. Dietz, and U. Kierdorf. 2004b. Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. *Mammalian Biology* 69:163-172.
- Encarnação, J. A., M. Dietz, and U. Kierdorf. 2002. Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer. *Myotis* 40:19-31.

- Entwistle, A. C., P. A. Racey, and J. R. Speakman. 1998. The reproductive cycle and determination of sexual maturity in male brown long-eared bats, *Plecotus auritus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology (London)* 244:63-70.
- Ewing, W. G., E. H. Studier, and M. J. O'Farrell. 1970. Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 36:119-129.
- Gaisler, J. 1989. The r-K selection model and life history strategies in bats. In: *European Bat Research*, Ed. by Hanak, V., Horáček, I., and Gaisler, J., pp. 117-124. Charles University Press, Prague.
- Henry, M., D. W. Thomas, R. Vaundry, and M. Carrier. 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 83:767-774.
- Holmes, D. J., and S. N. Austad. 1994. Fly now, die later: life-history correlates of gliding and flying in mammals. *Journal of Mammalogy* 75:224-226.
- Kokurewicz, T., and J. Bartmanska. 1992. Early sexual maturity in male Daubenton's bats (*Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) Chiroptera: Vespertilionidae); field observations and histological studies on the genitalia. *Myotis* 30:95-108.
- Kunz, T. H., J. A. Wrazen, and C. D. Burnett. 1998. Changes in body mass and fat reserves in prehibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Ecoscience* 5:8-17.
- Lincoln, G. A. 1998. Reproductive seasonality and maturation throughout the complete life-cycle in the mouflon ram (*Ovis musimon*). *Animal Reproduction Science* 53:87-105.
- Millar, J. S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolution* 31:370-386.
- Millar, J. S., and G. J. Hickling. 1991. Body size and the evolution of mammalian life histories. *Functional Ecology* 5:588-593.
- Partridge, L., and N. H. Barton. 1993. Optimality, mutation and the evolution of ageing. *Nature* 362:305-311.
- Promislow, D. E. L., and P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology (London)* 220:417-437.
- Racey, P. A. 1974. Ageing and assessment of reproductive status of Pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*. *Journal of Zoology (London)* 173:264-271.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. In: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Ed. by Kunz, T. H., Washington, D.C., London: Smithsonian Institution Press. Pp. 31-45.
- Racey, P. A., and A. C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. In: *Reproductive biology of bats*, Ed. by Crichton, E. G. and Krutzsch, P. H., Academic Press, London, San Diego.
- Ransome, R. 1990. *The natural history of hibernating bats*. Christopher Helm, London.
- Richardson, P. W. 1994. A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. *Journal of Zoology (London)* 233:307-309.
- Speakman, J. R., and A. Rowland. 1999. Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proceedings of the Nutrition Society* 58:123-131.
- Speakman, J. R., and P. A. Racey. 1986. The influence of body condition on sexual development of male Brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild. *Journal of Zoology (London)* 210:515-525.
- Strelkov, P. P. 1962. The peculiarities of reproduction in bats (Vespertilionidae) near the northern border of their distribution. *Proc. Int. Symp. Meth. Mamm. Invest.*, Prague, 1962:306-311.

- Wilkinson, G. S., and J. M. South. 2002. Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell* 1:124-131.
- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. In: *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae, Part III*. Ed. by Baker, R., Jones, K. and Carters, D. C. , Special Publications of the Museum of Texas Tech University, Lubbock 16, Pp. 317-378.

5.5. Seasonal variation in nocturnal activity of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*)

Zeitschrift: Behavioral Ecology and Sociobiology, Manuskript eingereicht am 01. März 2005

Autoren: Jorge A. Encarnação, Uwe Kierdorf & Volkmar Wolters

Abstract

We studied nocturnal activity in adult male *Myotis daubentonii* from mid-May to early September of the years 1998-2003 in a male-dominated population in central Germany. Departure from roost after sunset, nightly activity time, time spent foraging, and return to roost before sunrise were recorded in radio-tracked animals. Behavior in foraging areas was studied in animals marked with chemiluminescent light-sticks. Bats spent most of their nightly activity time foraging (mean foraging time: 238 min d⁻¹, = 79.7 % of nightly activity time). Nocturnal activity varied considerably over the four observation periods (range of means: 165-416 min) and was most extended in mid-summer (period 3: 22 July – 14 August). Based on a mean number of 10.7 prey attacks per minute and the time spent foraging, we calculated food intake of the bats in the four periods. Calculated intake values ranged between 1.7 and 5.6 grams of insects per day, providing the animals with 1.5 to 5.0 kJ of ingested energy per gram body mass and day. Calculated food intake was highest in mid-summer, the period of maximum spermatogenic activity and steepest increase in body mass. Intraspecific aggression in the form of chasing flights was observed in foraging areas. These flights frequently ended with the chased animal leaving the foraging area, while the chaser remained at the site and extended its hunting area over that formerly used by the chased animal. When chasing flights were observed between two animals of different sex, it was always the male that was chased. The results of this study provide supporting evidence for the hypothesis of territorial behavior of Daubenton's bats in foraging areas.

Key words. *Myotis daubentonii*, foraging activity, prey attack rate, food intake, chasing flights, territoriality, Germany.

Introduction

All Central European bat species are insectivorous and use hibernation as a means to overcome food shortage during winter. Hibernating bat species exhibit pronounced seasonal variation in body mass (Ransome 1990). Prior to the hibernation period, the animals build up fat reserves that gradually decline during hibernation (Ewing et al. 1970; Kunz et al. 1998; Speakman and Rowland 1999).

Previous studies on adult male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) from Germany showed that body mass steeply increases during spring and then again in August (Fig. 1) (Encarnação et al. 2004a). Spermatogenesis starts in late spring/early summer and extends until late summer. The reproductive condition of individuals can be assessed from a visual inspection of the degree of distension of the caudae epididymides in which the spermatozoa are stored. Maximum epididymal distension was recorded in September (Fig. 1) (Encarnação et al. 2004b). Both, increase in body mass

and sperm production are energy expensive processes. It is therefore hypothesized that energy demand and, in consequence, food intake of male Daubenton's bats are highest during mid-summer. However, thus far no data on seasonal variation in food intake of Daubenton's bats are available.

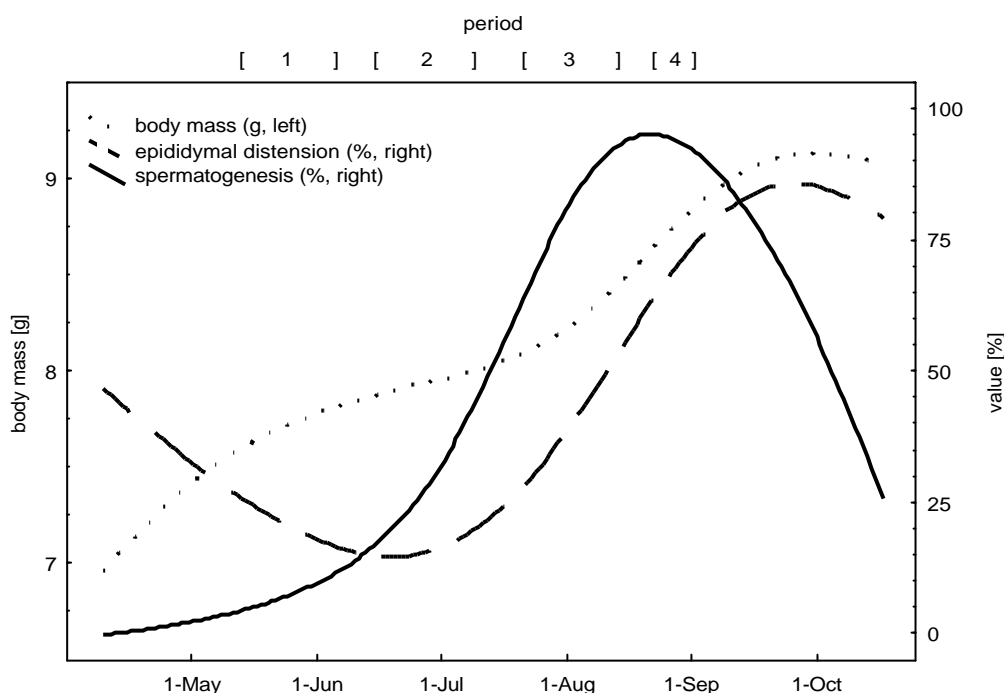


Figure 1: Schematic illustration of temporal variation (distance weighted least squares curves) in body mass, spermatogenetic activity and epididymal distension in adult male Daubenton's bats over the seasonal activity period. Body mass changes were calculated based on 720 individual recordings and changes in epididymal distension based on 715 individual recordings. The curve of spermatogenetic activity is not based on actual data, but was drawn based on the values of epididymal distension in *M. daubentonii* and on data from other *Myotis* species (Miller 1939, Wimsatt 1960). For definition of periods see Materials and methods.

In order to test the hypothesis of an increased food intake during mid-summer, we recorded the nocturnal activity of male Daubenton's bats during four observation periods from mid-spring to late summer. We predicted that nocturnal activity would be highest and that males would spend more time foraging during the period of high spermatogenetic activity and steep body mass increase to cover their energy requirements.

Intraspecific aggression among Daubenton's bats in foraging areas has been previously described and was interpreted as territorial behavior to defend productive foraging areas against conspecifics (Wallin 1961; Encarnação et al. 2002a). Aggressive encounters usually include chasing flights and end with one of the two animals involved leaving the foraging area (Encarnação 2001; Heimann 2001). A corresponding behavior has also been observed in *Pipistrellus pipistrellus* (Racey and Swift 1985; Barlow and Jones 1997), *Eptesicus fuscus* (Hill and Smith 1984) and *Eptesicus nilssoni* (Rydell 1986), with the frequency of aggressive interactions increasing with declining food availability. Prompted

by these observations, we tested the hypothesis that in *M. daubentonii* intraspecific competition for food is highest during the period of increased energy demand and that this is reflected by a higher frequency of enforced changes of location in the bats.

Methods

Field site and animal population

The study was conducted from May 1998 to September 2003 near Staufenberg (Central Hesse, Germany). The study area is used as a summer habitat by a male-dominated *M. daubentonii* population, the size and sex-ratio of which have remained remarkably stable over many years (Encarnaç o et al. 2002b). Males use tree roosts as single individuals or in groups of up to 51 individuals in a mixed forest (highest elevation 274 m a.s.l.) that is situated at the border of a valley and mainly consists of deciduous trees (Encarnaç o et al. 2004b). In the valley, a brook with accompanying vegetation is used as a flight path to a fish pond (170 m a.s.l.) situated a few hundred meters away. The pond and the brook are the most important foraging areas of the population. Sections of a river approximately 4 km away are used as additional foraging areas. The present population was chosen for study because of the high percentage of resident males that exhibited a marked site fidelity to the two main foraging areas and could thus be observed over the whole seasonal activity period (Encarnaç o et al. 2002b).

Capture of bats

Bats were caught by mist-netting at different places along the flight path to the fish pond at fly-off. Sex of the captured animals was determined by visual inspection, and young of the year were discriminated from adults based on the presence of a 'chin-spot' (Richardson 1994; Geiger et al. 1996) and of unfused and translucent phalangeal epiphyses in the former (Anthony 1988; Racey 1988). After marking, the animals were released at the same location.

Radio-tracking

During the 6yr-study period, in total 43 adult males Daubenton's bats were radio-tracked. For that a transmitter weighing about 0.5 g (type LB-2, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada) was attached to the fur of the back with cyanoacrylate glue. Radio-tracking was performed by cross-bearing followed by the 'homing-in-on-the-animal'-method (White and Garrot 1990). To facilitate use of the 'homing'-method, a small piece of reflection foil was fixed to the tip of the flexible aerial. This enables a better recognition of the animal in its foraging area, using a spotlight. The animals were tracked by three observer-groups, each equipped with a VR500-receiver and an HB9CV-hand-held antenna with amplifier (Wagener Telemetrieanlagen, K ln, Germany). The observation time corresponded to the

astronomical night length. During the night, the observed behavior was continuously monitored, and the following data were recorded: 1) departure time (first departure from day roost after the daily period of inactivity), 2) arrival time (last arrival at day roost before the daily period of inactivity), 3) flight-time over water (regarded as reflecting the time spent foraging), 4) time spent on transfer flights (flights leading to a fast, directed change of location), 5) flight-time in forest; 6) time spent resting outside the day roost; 7) time spent resting in the day roost, and 8) undetermined (animal location and behavior unknown). The number of transfer flights per night was used as an indicator of evictions from the hunting area. Nightly activity time is defined as the period between first departure from the day roost after the daily inactivity period and last arrival in the day roost before the daily inactivity period.

Up to five adult males were radio-tracked simultaneously. Animals were tracked during the following four observation periods: period 1 (14 May – 6 June), 7 individuals; period 2 (16 June – 10 July), 15 individuals; period 3 (22 July – 14 August), 8 individuals; period 4 (23 August – 2 September), 9 individuals. Normally, transmitters lasted between two and five nights in the field; however, in one case a transmitter lasted for two weeks. Four marked males could not be located following release. During the study period, 122 departures from and 128 arrivals at the day-roosts were observed. For 116 nights, the nocturnal activity period of marked animals could be recorded. Average contact-time was 91.5 % of the observation time. For analysis of the nightly flight-time over water, only nights with hunting activity of the bats and a contact time over 90 % were included in the calculations ($n = 89$). To compensate for variation in the number of observation nights per individual, we used individual mean nightly flight-time over water for calculating the mean number of prey attacks by bats per period. Mean numbers of transfer flights per period were also calculated based on individual means over several nights.

Tracking with light-sticks

In 1999, we tagged 85 adult males and 14 adult females with small, chemiluminescent snap light-sticks (Buchler 1976a) that were attached to the fur of the back with a drop of cyanoacrylate glue. The light-sticks (size 12×2 mm) weighed about 0.2 g and were visible from a distance of about 250 m with the naked eye and from about 500 m using night-vision binoculars. For identification, adult males were marked with green and adult females with blue light-sticks. The light-sticks remained visible for up to 8h and were removed by the bats during grooming. After releasing, the animals were tracked continuously in the hunting grounds and their vicinity until sunrise. Observed behavior was subdivided into: 1) foraging flights, characterized by circling close to (up to 30 cm above) the water surface; 2) prey attacks, defined as all motions for insect capture, 'low catches' and 'high catches' (Kalko and Schnitzler 1989), few social calls were registered in animals showing this behavior; 3) chasing flights,

characterized by hectic, fast flight of two animals at varying heights, no preferred direction of flight, no prey attacks, frequent social calls; and 4) transfer flights, characterized by fast, directed flight, no prey attacks, few social calls. The number of prey attacks per animal was recorded using night-vision binoculars, a mechanical counter and a micro-chronometer.

Up to 13 animals were tagged per night. Animals were tracked in 12 nights between 29 April and 21 September 1999. All prey attacks were counted irrespective of other behavior of the tagged animals. During the study period, 2079 prey attacks of Daubenton's bats were observed in 138 observation intervals (total time: 3.1 h). Only observation intervals ≥ 30 seconds (78 observation intervals (range: 0.5-11.5 min), total time = 2.6 h) and nights with a total observation time of greater than 300 seconds ($n = 7$) were included in the analysis.

Foraging time and energy intake of bats

At present, no data on capture success rate and food intake of *M. daubentonii* bats are available. We therefore used data from *M. lucifugus*, a closely related species of similar body mass, comparable hunting strategy and prey size (Gould 1955; Findley 1972; Whitaker 1972; Belwood and Fenton 1976; Buchler 1976b; Swift and Racey 1983; Anthony and Kunz 1977; Frenckell and Fenton 1987) to calculate food intake of Daubenton's bats. Calculations were based on the time spent foraging ("flight over water"), the mean prey attack rate recorded in bats marked with light-sticks (10.7 attacks per minute), a capture success rate of 70 % [mean value for *M. lucifugus* calculated from several studies (Gould 1955, 1959; Anthony and Kunz 1977; Rydell et al. 2002)], and an average body mass of 2.2 mg per insect (Griffin et al. 1960). Energy intake in *M. daubentonii* was calculated using the values provided by Kurta et al. (1989). According to these authors, one gram of fresh insects provides *M. lucifugus* with 7.25 kJ of ingested energy, 6.12 kJ of assimilated energy, and 5.51 kJ of metabolized energy. Ingested energy per gram body weight of *M. daubentonii* was calculated based on the recorded body mass of the radio-tracked males.

Based on body mass (BM) data, field metabolic rates (FMRs) for the males were calculated based on the following formula (Speakman and Thomas 2003):

$$\log_e \text{FMR [kJ d}^{-1}] = 1.87 + 0.732 \log_e \times \text{BM [g]}.$$

Statistical analysis

Data for the four different periods were compared by non-parametric Kruskal-Wallis ANOVA (KW-ANOVA), followed by multiple pairwise comparisons with the Mann-Whitney-U-Test (MW-U). To correct for error accumulation due to replicate testing, we applied Bonferroni a-adjustment. Pearson's Product-Moment-Correlation (PMC) was used to test whether absolute nightly activity was correlated

with astronomical night length or flight time over water. Statistical evaluation of the data was performed with the software packages Excel XP Professional (Microsoft) and Statistica v6.0 for Windows (StatSoft).

Results

Nocturnal activity

The duration of nocturnal activity of male Daubenton's bats between 14 May and 2 September was independent of astronomical night length (PMC (n = 116): $r = -0.121$, $p = 0.198$), but correlated significantly with the time of 'flight over water' which was regarded as reflecting the time spent foraging (PMC (n = 92): $r = 0.945$, $p < 0.001$). Nights with no activity, due to the animals staying in the roost all night, were occasionally observed only during periods 1 and 4.

Relative nightly activity time (= percentage of astronomical night length) ranged between 0 and 87 % and varied significantly among the four observation periods ($H(df=3, N=92) = 35.63$, $p < 0.0001$). Nightly activity in periods 2 and 3 significantly exceeded that in periods 1 and 4 ($p < 0.05$ for all comparisons) (Fig. 3).

Absolute nightly activity time ranged between 0 and 539 minutes. Values varied significantly among the four observation periods ($H(df=3, N=116) = 42.21$, $p < 0.0001$). Nightly activity time in period 3 was significantly ($p < 0.05$ for all comparisons) higher than in periods 1, 2 and 4. Moreover, the nightly activity time in period 2 was significantly higher than in period 1 ($p < 0.05$) (Table 1).

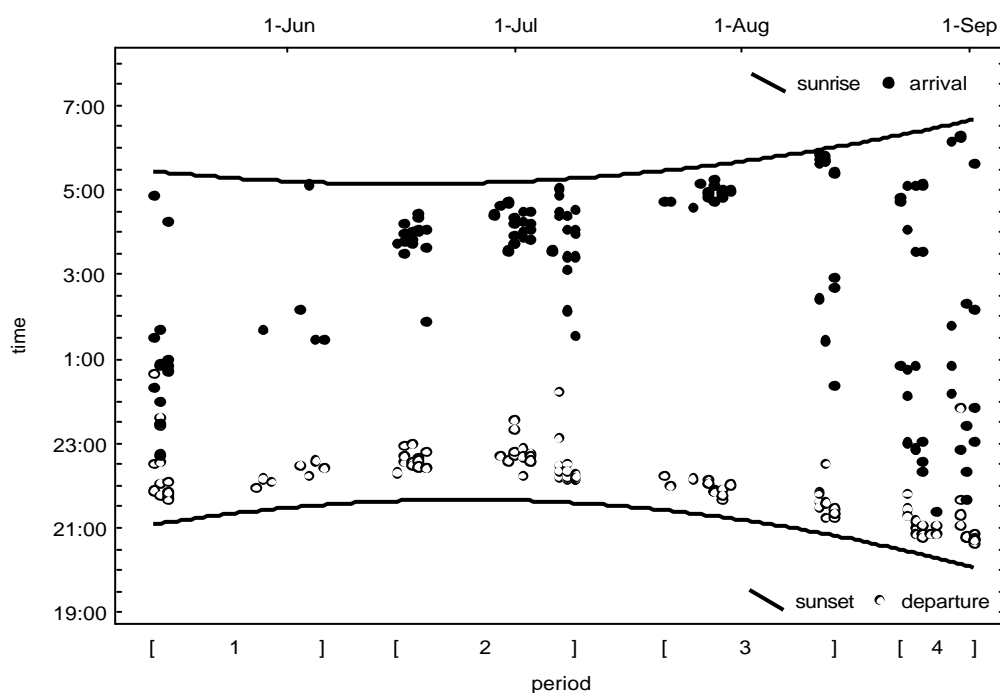


Figure 2: Times of departure from roost and arrival at roost of radio-tracked male Daubenton's bats during the seasonal activity period in relation to sunset and sunrise. For definition of periods see Materials and methods.

Table 1: Departure from roost after sunset, nightly activity and return to roost before sunrise in minutes of radio-tracked male Daubenton's bats. ¹⁾ Periods with significantly different values (MW-U-Tests with Bonferroni-adjustment, $p < 0.05$).

period	departure from roost (minutes after sunset)					nightly activity (minutes between departure and arrival)					arrival at roost (minutes before sunrise)				
	mean(SD)	median	min-max	dataset [n]	sig. ¹⁾	mean(SD)	median	min-max	dataset [n]	sig. ¹⁾	mean(SD)	median	min-max	dataset [n]	sig. ¹⁾
1	69.1(47.4)	50.5	34-215	20		165.1(126.3)	175.0	0-413	19	2/3	232.8(109.5)	243.0	2-408	17	2/3
2	56.9(23.0)	54.0	33-156	45	3/4	319.8(43.1)	320.5	198-401	44	1/3	72.2(41.9)	67.0	12-224	45	1/3/4
3	44.2(14.9)	43.0	25-102	26	2	416.0(74.1)	242.5	188-494	26	1/2/4	72.7(87.1)	43.5	9-343	28	1/2/4
4	48.4(35.2)	38.0	25-220	31	2	246.2(178.6)	159.0	0-539	27	3	292.7(173.1)	334.0	14-545	34	2/3
1-4	54.0(31.1)	46.0	25-220	122		298.9(135.9)	324.0	0-539	116		152.2(146.9)	77.0	2-545	128	

Table 3: Nightly foraging time (flight over water¹⁾, number of prey attacks, number of successful captures, food intake and ingested energy of radio-tracked male Daubenton's bats during the four observation periods. Values were calculated based on the recorded foraging time (min) multiplied by 10.7 prey attacks per minute, a capture success rate of 70%, an insect weight of 2.2 mg, and an energy content of 7.25 kJ per gram of insect prey.

period	foraging time [min d ⁻¹]					prey attacks [n d ⁻¹]	succ. captures [n d ⁻¹]	food intake [g d ⁻¹]	ingested energy [kJ d ⁻¹]	body mass [g]	ingested energy ² [kJ d ⁻¹ g ⁻¹]
	mean(SD)	median	min-max	dataset [n]	sig. ¹⁾	mean(SD)	mean(SD)	mean(SD)	mean(SD)	mean(SD)	mean(SD)
1	100.8(65.4)	93.7	20.3-202.3	7	2/3	1079(699)	755(490)	1.7(1.1)	12.0(7.8)	8.1(0.6)	1.5(1.1)
2	283.6(45.4)	279.7	202.5-419.0	15	1	3035(486)	2125(340)	4.7(0.7)	33.9(5.4)	8.3(0.6)	4.1(0.9)
3	341.9(102.7)	348.0	150.5-476.0	8	1	3658(1099)	2561(769)	5.6(1.7)	40.8(12.3)	8.4(1.2)	5.0(1.7)
4	176.1(144.6)	109.3	44.7-429.3	9		1885(1547)	1319(1083)	2.9(2.4)	21.0(17.3)	10.1(1.4)	2.3(2.0)
1-4	238.0(123.5)	272.0	20.3-476.0	39		2546(1321)	1782(925)	3.9(2.0)	28.4(14.8)	8.7(1.2)	3.4(1.9)

¹⁾ Periods with significantly different values (MW-U-Tests with Bonferroni-adjustment, $p < 0.05$).

²⁾ Ingested energy per gram body mass of bats.

Time between arrival at roost and sunrise varied more strongly than time between sunset and departure from roost (Fig. 2, Table 1). The time interval between sunset and first departure of the tracked animals from the day-roost ranged between 25 and 220 minutes and varied significantly among the four observation periods ($H(df=3, N=122) = 15.89, p < 0.01$). Time to departure in period 2 was significantly longer ($p < 0.05$ for both comparisons) than in periods 3 and 4 (Table 1). The time interval between last arrival at the day-roost and sunrise ranged between 2 and 545 minutes and also varied significantly among the four observation periods ($H(df=3, N=128) = 49.28, p < 0.0001$). Time to sunrise in periods 1 and 4 was significantly longer than in periods 2 and 3 ($p < 0.05$ for all comparisons). The difference between period 2 and 3 was also significant ($p < 0.05$) (Table 1). Our data show that the extended nocturnal activity during mid-summer was mostly caused by a later arrival at the day roosts.

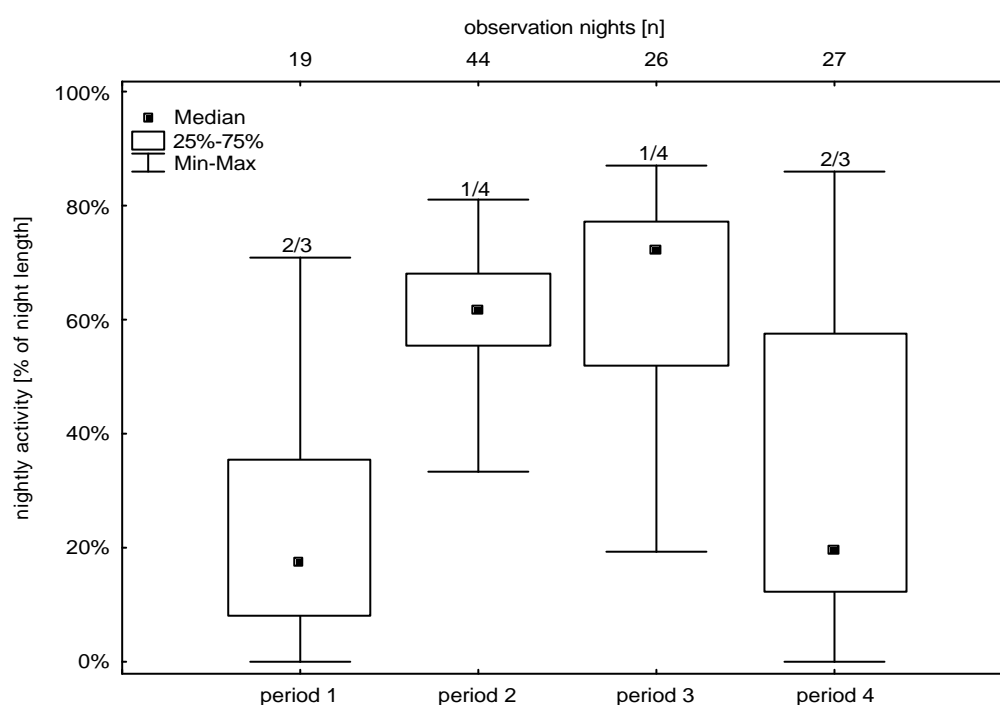


Figure 3: Duration of nightly activity in percent of astronomical night length for radio-tracked male Daubenton's bats during the four study periods. Numbers above the box and whisker plots identify periods with significantly different nightly activity (MW-U-Tests with Bonferroni-adjustment: $p < 0.05$).

Foraging activity and food intake

Over the whole study period, 73 individual hunting areas were observed, the size of which ranged between about 10 and 500 m². Mostly, the animals foraged close to the water surface (at a height of less than 30 cm) with both 'low catches' and 'high catches' (Kalko and Schnitzler 1989). Foraging at altitudes of more than 1m above the water surfaces was only rarely observed, and very few social calls were recorded during the foraging flights. Mean number of prey attacks by adult males was 10.7 per min.

Foraging activity accounted for most of the nightly activity (Table 2). Percentage of nightly activity time spent foraging varied significantly among the four observation periods ($H(df=3, N=89) = 10.12, p < 0.05$). Pairwise comparisons revealed a significant lower value in period 1 compared to period 2 ($p < 0.05$, Table 2).

Table 2: Percentage of nightly activity time spent foraging ('flight over water') of radio-tracked male Daubenton's bats. ¹⁾Periods with significantly different values (MW-U-Tests with Bonferroni-adjustment, $p < 0.05$).

period	mean(SD)	median	min-max	dataset [n]	sig. ¹⁾
1	63.9(23.2)	63.6	30.0-97.1	17	2
2	85.4(9.5)	85.1	61.8-98.3	32	1
3	82.3(15.5)	88.3	57.4-98.4	15	
4	81.6(16.4)	85.6	36.8-99.1	25	
1-4	79.7(17.4)	84.8	30.0-99.1	89	

Foraging time ranged between 20.3 and 476.0 min d⁻¹ and varied significantly among the four observation periods. Values varied significantly among the four periods ($H(df=3, N=39) = 16.87, p < 0.001$). Foraging time in periods 2 and 3 was significantly higher than in period 1 ($p < 0.05$ for both comparisons) (Table 3).

Calculated number of prey attacks per bat and night (calculated as mean individual foraging time per night [min] $\times 10.7$) ranged between 217 and 5093. Mean values of prey attacks and successful captures (assuming a capture success rate of 70%) for the four observation periods are also given in Table 3. Mean daily ingested energy per bat ranged between 12.7 (observation period 1) and 40.8 kJ d⁻¹ (period 3), corresponding, respectively, to 1.5 and 5.0 kJ d⁻¹ per gram body mass (Table 3).

Based on the mean body mass of the radio-tracked male Daubenton's bats over the whole study period (Table 3) an average FMR of 31.6 kJ d⁻¹ (3.9 kJ d⁻¹ g⁻¹) was calculated. Applying the conversion factors used by Kurta et al. (1989), this corresponds to 35.1 kJ d⁻¹ (4.3 kJ d⁻¹ g⁻¹) of assimilated and 41.6 kJ d⁻¹ (5.1 kJ d⁻¹ g⁻¹) of ingested energy. This energy is provided at an insect consumption of 5.7 g d⁻¹.

Aggressive behavior in foraging areas

When two hunting animals met along the borders of their individual hunting areas, intraspecific aggression was frequently observed. One animal chased the other, following it at a short distance in a hectic and fast flight with frequent changes of direction and altitude. The duration of these chasing flights was relatively short (range 3 sec – 5 min). No prey attacks were observed during these flights, but often intense social calls of a hearable frequency were registered. At the end of the chasing flight, the

two animals either reverted to foraging flights in their respective individual hunting areas, or one animal left the area with a fast, directed flight during which no prey attacks occurred and very few social calls were heard (transfer flight). Chasing flights were observed over the whole seasonal activity period, with a tendency toward an increasing frequency during early nighttime and in July.

It was observed that after successful eviction of a con-specific the remaining animal often extended its hunting area over the area previously hunted by the chased individual and used the now larger hunting area for longer periods of time. Sometimes the chased animal, after staying away from the site for some time (up to 19 minutes) repeatedly tried to return into its former hunting area. In all these cases, it was again driven out. Chasing flights in hunting areas were observed both between animals of the same sex and between males and females. In the latter case, it was always the male that was chased.

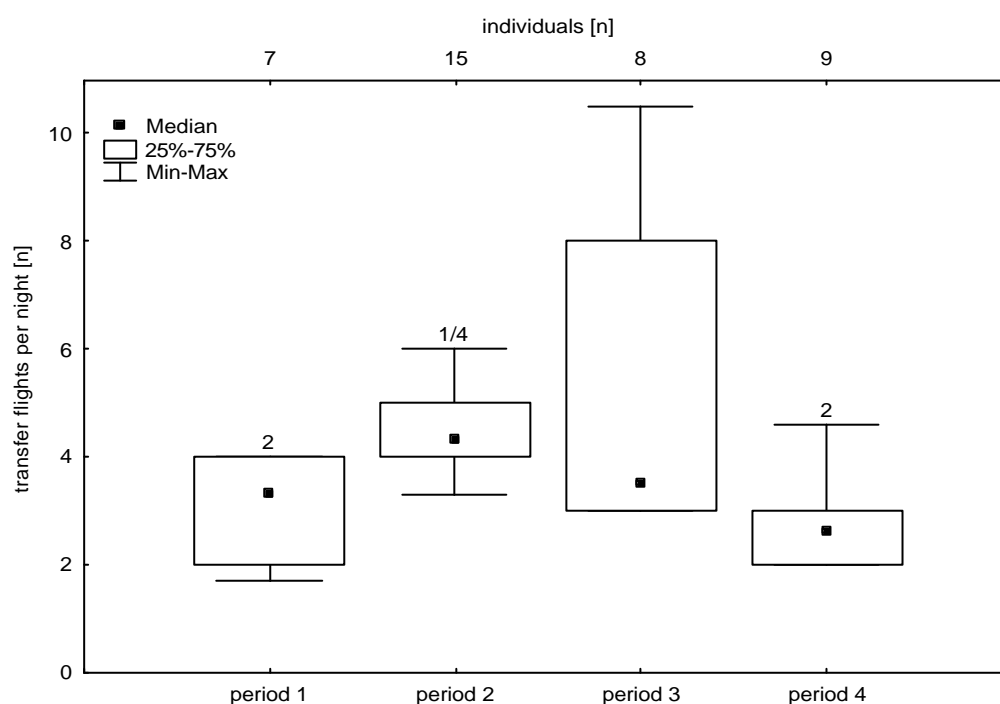


Figure 4: Number of transfer flights per night of radio-tracked male Daubenton's bats (means over several nights) during the four study periods. Numbers above the box and whisker plots identify periods with significantly different number of transfer flights (MW-U-Tests with Bonferroni-adjustment: $p < 0.05$).

Mean number of transfer flights of individual bats over several nights ranged between 1.7 and 10.5 per night. Values varied significantly among the four observation periods ($H(df=3, N=39) = 15.61$, $p < 0.01$). Number of transfer flights in period 2 was significantly higher than in periods 1 and 4 ($p < 0.05$ for both comparisons). Highest numbers of transfer flights for individual bats were observed in period 3 (Figure 4).

Discussion

The present study revealed pronounced seasonal variation in the duration of nocturnal activity, particularly the time spent foraging, of male Daubenton's bats. As predicted, nocturnal activity was most extended and foraging time longer in mid-summer. Extension of the nightly activity period was due to both, earlier departure from and a later arrival at the roost. It is assumed that extended foraging activity and the resulting increased food intake were caused by the higher energy demand related to the intense spermatogenetic activity and steep increase in body mass during this period.

Main factors affecting emergence time in echolocating bats are foraging strategy and predation risk. Bats that feed on small aerial insects have to forage for a long time to meet their food demands (Kurta et al. 1989). Thus, they leave their roosts relatively early to get access to the peak in flight activity of small dipterans at dusk and extend their foraging activity until dawn. Emergence well before dark and foraging at dusk, however, exposes the animals to an increased risk of predation by diurnal predators.

Daubenton's bats feed mainly on aquatic Diptera, primarily Chironomidae (Swift and Racey 1983; Beck 1991; Taake 1992; Sullivan et al. 1993; Vaughan 1997) and forage over most of the nightly activity period (Arnold et al. 1998; Dietz 1998; Encarnação et al. 2004b). The evening emergence of *M. daubentonii* correlates with the peak in flight activity of small insects (e.g. chironomids) at dusk (Rydell et al. 1996; Dietz 1998). In contrast, bats that can feed independently of the dusk peak of dipterans emerge later (Racey and Swift 1985; Rydell et al. 1996), thereby reducing their predation risk (Jones and Rydell 1994).

Emergence time of insectivorous bats is also affected by energetic aspects related to age, reproductive state and body condition (Duvergé et al. 2000). Shiel and Fairley (1999) observed that during the nursery period female *Nyctalus leisleri* leave their roosts earlier than during other times of the year.

Compared with the present investigation, other studies on *M. daubentonii* reported earlier emergence times (between 5 and 44 min after sunset) and later arrival times at roosts (between 31 and 54 before sunrise) (Helmer 1983; Dietz and Fitzenräter 1996; Rydell et al. 1996; Rieger 1997; Arnold et al. 1998). However, most of the observed individuals in the latter studies were pregnant or lactating females, which according to Hill and Smith (1984) leave their roosts earlier than males. For pregnant female *M. daubentonii*, Dietz (1998) calculated a foraging time of up to 465 min per night.

Difference in body mass of female *M. lucifugus* between first leave from and first return to the roost was 1.6 g in pregnant and 2.3 g in lactating individuals (Anthony and Kunz 1977). As in the present study, an average weight of 2.2 mg per insect (Griffin et al. 1960) was taken to calculate the feeding rate of the bats, which was 7 insects per min in the study by Anthony and Kunz (1977). This

compares well with the feeding rate of 8 insects per min calculated by Gould (1955, 1959) for the species.

Kalko and Braun (1991) observed a mean number of 15 prey attacks per min in a field study on *M. daubentonii*; however, some of these attacks were unsuccessful. Dietz (1998) reported a mean of 11.2 prey attacks per min for female *M. daubentonii*, which compares well with our value of 10.7 prey attacks per min for males.

Calculated average daily food intake of male *M. daubentonii* over the whole study period was 3.9 g of insects, with values for the different observation periods ranging between 1.7 and 5.6 g. For *M. lucifugus*, Kurta et al. (1989) calculated an insect consumption of 5.5 g d⁻¹ for a pregnant female of 9 g body mass and of 6.7 g d⁻¹ for a 7.9 g lactating female, while Dietz (1998) calculated an insect consumption of 7.2 g d⁻¹ for a pregnant female of *M. daubentonii* weighing 9.5 g

Using the data on the energy content of fresh insects provided by Kurta et al. (1989), daily ingested energy in male *M. daubentonii* was calculated at between 12.0 (observation period 1) and 40.8 kJ (period 3, mid-summer).

Speakman and Thomas (2003) calculated FMRs for insectivorous bat species of between 1.7 and 4.4 kJ d⁻¹ g⁻¹. Using their equation, a FMR of 3.9 kJ d⁻¹ g⁻¹ was calculated for male Daubenton's bats over the whole study period. This energy is provided at an insect consumption of 5.7 g d⁻¹. This value corresponds well with the intake of 5.6 g of insects per day observed in period 3. However, mean food intake over all four observation periods (3.9 g d⁻¹) was considerably lower. A possible explanation for this discrepancy may be that Speakman and Thomas (2003) based their formula on FMR of breeding females bats, which have a particularly high energy demand. Calculated assimilated energy for breeding females of other insectivorous bats species is also high (*Pipistrellus pipistrellus*: 4.3 kJ d⁻¹ g⁻¹ (Racey and Speakman 1987), *Myotis lucifugus*: 5.2 kJ d⁻¹ g⁻¹ (Kurta et al. 1989), *Myotis daubentonii*: 4.5 kJ d⁻¹ g⁻¹ (Dietz 1998), *Plecotus auritus*: 4.7 kJ d⁻¹ g⁻¹ (McLean and Speakman 1999)). The findings of the present study suggest that energy demand of male Daubenton's bats during the period of peak spermatogenesis and rapid increase in body mass equals that of lactating females.

Aggressive interactions in *M. daubentonii* (Wallin 1961; Encarnação et al. 2002a) and other bat species from temperate zones (Barclay 1984; Rydell 1986; Balcombe and Fenton 1988) have been reported from foraging areas during the nursery period; however, information of the sex of the individuals showing this behavior is lacking. In our study area, aggressive interactions in the form of chasing flights in foraging areas were observed during the whole seasonal activity period.

Chasing behavior in foraging areas might be regarded as evidence of territoriality of bats. However, as was stated by Hickey and Fenton (1990) intraspecific chases do not necessarily mean

territoriality. These authors observed intraspecific chases in *Lasiurus borealis* at manipulated feeding sites (use of lamps to attract insects), but this behavior did not lead to an exclusion of bats from the sites. Thus, even an individual that was chased 19 times always remained at the feeding site immediately after it had been chased. Our observations in non-manipulated foraging areas differ from those by Hickey and Fenton (1990) in that successful exclusion of bats by con-specifics for longer periods of time was observed, which is viewed as support for the territoriality hypothesis. Also the observation that the bat which had chased its con-specific used the latter's previous hunting area exclusively over a longer period of time is in line with this hypothesis. Intraspecific aggression among foraging bats has also been observed in other bat species, especially at low insect densities (Leonard and Fenton 1983; Belwood and Fullard 1984; Racey and Swift 1985; Rydell 1986, 1989). However, the function of this behavior may vary between species and also be dependent on prey density.

Aggression between the two sexes in foraging areas was detected during the nursery period, with females being dominant over males (Barclay 1984; Rydell 1986; Balcombe and Fenton 1988). The behavior of the females was regarded as a means by which they increase their foraging success during times of particularly high energy demand.

Intraspecific competition might also be a factor involved in small-scale separation of female and male insectivorous bats. Small-scale separation of pregnant/lactating females and adult males has been observed within the core distribution areas of *M. lucifugus* in Canada (Barclay 1991) and in *M. daubentonii* from various European countries (Leuzinger and Brossard 1994; Russo 2002, Altringham 2003, Encarnação et al. 2005). A possible explanation for the spatial segregation of the two sexes during this time of the year is competition for access to productive foraging areas (Barclay 1991; Leuzinger and Brossard 1994).

Energy demand of female bats is highest during the lactation period (Kurta et al. 1989). Thus, food consumption of female *M. lucifugus* and *M. velifer* increases by about 45 % from pregnancy to the lactation period (Kunz 1974; Anthony and Kunz 1977). It may be assumed that males are able to use less productive foraging areas than females during these periods.

In conclusion, the results of the present study support the hypothesis that energy demand and, in consequence, food intake of male Daubenton's bats is maximal during the period of high spermatogenic activity and steep increase in body mass. Furthermore, behavioral observations are consistent with the hypothesis that bats show territorial behavior in order to achieve exclusive use of foraging areas.

References

- Altringham J (2003) *British Bats*, Harper Collins Publishers.
- Anthony ELP (1988) Age determination in bats. In: Kunz TH (ed) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, pp 1-28
- Anthony ELP, Kunz TH (1977) Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. *Ecology* 58:775-786
- Arnold A, Braun M, Becker N, Storch V (1998) Beitrag zur Ökologie der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) in Nordbaden. *Carolinea* 56:103-110
- Balcombe JP, Fenton MB (1988) Eavesdropping by bats: The influence of echolocation call design and foraging strategy. *Ethology* 79:158-166
- Barclay RMR (1984) Observations on the migration, ecology and behaviour of bats at Delta Marsh, Manitoba. *Can Field Nat* 98:331-336
- Barclay RMR (1991) Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. *J Anim Ecol* 60:165-178
- Barlow KE, Jones G (1997) Differences in songflight calls and social calls between two phonic types of the vespertilionid bat *Pipistrellus pipistrellus*. *J Zool (London)* 241:315-324
- Beck A (1991) Fecal analyses of european bat species. *Myotis* 32/33:109-119
- Belwood JJ, Fenton MB (1976) Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Can J Zool* 54:1674-1678
- Belwood JJ, Fullard JH (1984) Echolocation and foraging behaviour in the Hawaiian hoary bat, *Lasiurus cinereus semotus*. *Can J Zool* 62:2113-2120
- Buchler ER (1976a) A chemiluminescent tag for tracking bats and other small nocturnal animals. *J Mamm* 57:173-176
- Buchler ER (1976b) Prey selection in *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Am Nat* 110:619-628
- Dietz M (1998) Habitatansprüche ausgewählter Fledermausarten und mögliche Schutzaspekte. *Beitr Akad Natur- und Umweltschutz Baden-Württemberg* 26:27-57
- Dietz M, Fitzenräter B (1996) Zur Flugroutennutzung einer Wasserfledermauspopulation (*Myotis daubentoni* Kuhl, 1819) im Stadtbereich von Gießen. *Säugetierkd Inf* 20:107-116
- Duvergé PL, Jones G, Rydell J, Ransome RD (2000) Functional significance of emergence timing in bats. *Ecography* 23:32-40
- Encarnaç o JA (2001) Untersuchungen zur Ökologie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) in Teilbereichen des Gießener Lahntals. Diploma thesis, Justus-Liebig-University Gießen
- Encarnaç o JA, Dietz M, Kierdorf U (2002a) Einflussfaktoren auf die Jagdaktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*). *Mamm Biol* 67 (Suppl.):10
- Encarnaç o JA, Dietz M, Kierdorf U (2002b) Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer. *Myotis* 40:19-31
- Encarnaç o JA, Dietz M, Kierdorf U, Wolters V (2004a) Body mass changes in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the seasonal activity period. *Mammalia* 68:291-297
- Encarnaç o JA, Dietz M, Kierdorf U (2004b) Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. *Mamm Biol* 69:163-172

- Encarnaç o JA, Kierdorf U, Holweg D, Jasnoch U, Wolters V (2005) Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the nursery period. *Mamm Rev*, in press
- Ewing WG, Studier EH, O'Farrell MJ (1970) Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. *Comp Biochem and Physiol* 36:119-129
- Findley JS (1972) Phenetic relationship among bats of the genus *Myotis*. *Sys Zool* 21:31-52
- Frenckell B, Fenton MB (1987) Bat activity over calm and turbulent water. *Can J Zool* 65:219-222
- Geiger H, Lehnert M, Kallasch C (1996) Zur Alterseinstufung von Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks („chin-spot“). *Nyctalus* 6:23-28
- Gould E (1955) The feeding efficiency of insectivorous bats. *J Mamm* 36:399-407
- Gould E (1959) Further studies on the feeding efficiency of bats. *J Mamm* 40:149-150
- Griffin DR, Webster FA, Michael CR (1960) The echolocation of flying insects by bats. *Anim Behav* 8:141-154
- Heimann H (2001) Untersuchungen zur Territorialit t bei Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Jagdgebiet. Diploma thesis, Justus-Liebig-University Gießen
- Helmer W (1983) Boombewonende Watervleermuizen *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) in het rijk van Nijmegen. *Lutra* 26:1-11
- Hickey MBC, Fenton MB (1990) Foraging by red bats (*Lasiurus borealis*): do intraspecific chases mean territoriality? *Can J Zool* 68:2477-2482
- Hill JE, Smith JD (1984) Bats – a natural history. British Museum (Natural History), London
- Jones G, Rydell J (1994) Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Phil Trans R Soc Lond B* 346:445-455
- Kalko E, Braun M (1991) Foraging areas as an important factor in bat conservation: Estimated capture attempts and success rate of *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819). *Myotis* 29:55-60
- Kalko EKV, Schnitzler HU (1989) The echolocating and hunting behavior of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*. *Behav Ecol Sociobiol* 24:225-238
- Kunz TH (1974) Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* 55:693-711
- Kunz TH, Wrazen JA, Burnett CD (1998) Changes in body mass and fat reserves in prehibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Ecoscience* 5:8-17
- Kurta A, Bell GP, Nagy KA, Kunz TH (1989) Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Phys Zool* 62:804-818
- Leonard ML, Fenton MB (198) Habitat use by spotted bats (*Euderma maculatum*, Chiroptera: Vespertilionidae): Roosting and foraging behaviour. *Can J Zool* 61:1487-1491
- Leuzinger Y, Brossard C (1994) Répartition de *M. daubentonii* en fonction du sexe et de la période de l'année dans le Jura bernois - Résultats préliminaires. *Mitt Naturf Ges Schaffhausen* 39:135-143
- McLean JA, Speakman JR (1999) Energy budgets of lactating and non-reproductive brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) suggest females use compensation in lactation. *Funct Ecol* 13:360-372
- Racey PA (1988) Reproductive assessment in bats. In: Kunz TH (ed) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, pp 31-45
- Racey PA, Speakman JR (1987) The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symp Zool Soc Lond* 57:107-125

- Racey PA, Swift SM (1985) Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behavior. *J Anim Ecol* 54:205-215
- Ransome R (1990) The natural history of hibernating bats. Christopher Helm, London
- Richardson PW (1994) A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. *J Zool (London)* 233:307-309
- Rieger I (1997) Flugstraßen von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) finden und dokumentieren. *Nyctalus* 6:331-353
- Russo D (2002) Elevation affects the distribution of the sexes in Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Italy. *Mammalia* 66:543-551
- Rydell J (1986) Feeding territoriality in female northern bats, *Eptesicus nilssoni*. *Ethology* 72:329-337
- Rydell J (1989) Feeding activity of the northern bat *Eptesicus nilssoni* during pregnancy and lactation. *Oecologia* 80:562-565
- Rydell J, Entwistle A, Racey PA (1996) Timing of foraging flights in three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos* 76:243-252
- Rydell J, McNeill DP, Eklöf J (2002) Capture success of little brown bats (*Myotis lucifugus*) feeding on mosquitoes. *J Zool (London)* 256:379-381
- Shiel CB, Fairley JS (1999) Evening emergence of two nursery colonies of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in Ireland. *J Zool (London)* 247:439-447
- Speakman JR, Rowland A (1999) Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proc Nut Soc* 58:123-131
- Speakman JR, Thomas DW (2003) Physiological ecology and energetics of bats. In: Kunz TH, Fenton MB (eds) *Bat ecology*, University of Chicago Press, London, pp 430-492
- Sullivan CM, Shiel CB, McAney CM, Fairley JS (1993) Analysis of the diets of Leisler's *Nyctalus leisleri*, Daubenton's *Myotis daubentoni* and pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* bats in Ireland. *J Zool (London)* 231:656-663
- Swift SM, Racey PA (1983) Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *J Zool (London)* 200:249-259
- Taake K-H (1992) Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern jagender Fledermäuse (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis* 30:7-94
- Vaughan N (1997) The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal Rev* 27:77-94
- Wallin L (1961) Territorialism on the hunting ground of *Myotis daubentoni*. *Säugetierkd Mitt* 9:156-159
- Whitaker JO (1972) Food habits of bats from Indiana. *Can J Zool* 50:877-883
- White GC, Garrott RA (1990) *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press, San Diego

5.6. Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the nursery period

Zeitschrift: Mammal Review 35 (2005), Manuskript akzeptiert am 14. Feb. 2005

Autoren: Jorge A. Encarnação, Uwe Kierdorf, Daniel Holweg, Uwe Jasnoch & Volkmar Wolters

Abstract

1. We investigated sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in their summer habitat in central Germany. We studied whether the location of and landscape structure around 9 nursery roosts and 7 male-only roosts differed during the nursery period (15 May – 31 July). Roosts were located by radio-tracking, and animal numbers and group composition were obtained by trapping and counting at roosts. Landscape structure was evaluated by a geographical information system (GIS)-based habitat analysis.
2. Marked variation in animal numbers was observed both in nursery roosts (range: 6-144 individuals) and male roosts (range: 1-51 individuals). The surroundings of nursery and male roosts varied significantly in the proportion of areas belonging to different landscape elements. The areas covered by ponds, lakes and rivers, as well as the area covered by coppices were larger in the surroundings of nursery roosts. Moreover, nursery roosts lay closer to a river and at lower altitudes than male roosts. Male Daubenton's bats used more distant foraging sites than gravid or lactating females.
3. The differences in roost-site location between the two sexes are suggestive of intraspecific competition for access to productive foraging areas in the surroundings of the summer roosts, with females being dominant over males. We assume that breeding females defend climatically favourable areas with good food supply in order to increase the survival of their offspring.

Keywords: GIS; Intraspecific competition; Landscape structure; Roost; Sexual segregation.

Introduction

Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) is distributed throughout Europe and Asia. Key habitats for this species are riverine areas with extensive still water surfaces as foraging areas and old deciduous forests providing roosts (Jones & Rayner, 1988; Boonman, 2000; Warren, Waters, Altringham & Bullock, 2000). It is designated as species of Community interest to be protected under Annex IV of the European Union Directive 92/43/EEC on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora (Habitats and Species Directive). The species is listed in Annex II of the Bonn Convention for the Conservation of Migratory Wild species (Battersby & Greenwood, 2004). In Germany, the Daubenton's bat is considered 'not endangered' (Boye, Hutterer & Benke, 1998); however, the species is protected by the Federal Nature Conservation Act in conjunction with the Federal Ordinance on the Conservation of Species (Boye, Dietz & Weber, 1999). Member states of the European Union are bound under the Habitats and Species Directive to monitor the state of preservation of all bat species listed in Annex IV. In addition, the Agreement on the Conservation of Bats in Europe (under the Bonn Convention) is encouraging consistent monitoring methodologies on a

pan-European scale for a range of species, including Daubenton's bat. Relatively abundant species, like Daubenton's bat, are important for conservation because of their role in ecosystems and the opportunities they offer for synthesising information and highlighting important areas for conservation and research (Agosta, 2002).

In many bat species, spatial segregation of the two sexes during the nursery period has been observed. This segregation either occurs on a large (supraregional) scale (Stutz & Haffner, 1986; Schmidt, 1994), or operates on a smaller (regional) scale. In the latter case, segregation of the two sexes is thought to reflect spatial variation in the distribution of roost sites and/or food supply (Barclay, 1991; Güttinger, 1994; Grindal, Morissette & Brigham, 1999). Based on observations in foraging areas, small-scale sexual segregation in the summer habitat has been previously reported for Daubenton's bat (Leuzinger & Brossard, 1994; Encarnação, Dietz & Kierdorf, 2002; Russo, 2002; Altringham 2003). It has been hypothesised that a sex ratio corresponding to that observed in foraging areas also occurs at roost sites (Russo, 2002). Generally, summer habitats occupied predominantly by males of this species are regarded to be inferior compared to nursery areas with respect to climatic factors and food supply (mainly water insects) (Leuzinger & Brossard, 1994; Russo, 2002; Altringham 2003).

We tested whether differences existed in roost site location between nursery roosts (NR) in trees, defined here as roosts occupied by at least one gravid or nursing female Daubenton's bat, and tree roosts occupied solely by adult males of this species (male roosts, MR), and whether these differences could be related to variation in habitat requirements between the two sexes. For that we compared the landscape structure around NR and MR during the nursery period (15 May – 31 July) in the central part of the valley of the river Lahn and the surrounding upland areas (Hesse, central Germany).

Methods

The study area is located around the city of Giessen (Hesse, central Germany) and has a size of approximately 700 km² (Fig. 1). It comprises a lowland area along the river Lahn and its tributaries and surrounding upland areas (elevations between 160 and 498 m a.s.l.). While agriculture is the main type of land use in the lowland area, land use in the upland areas is dominated by forestry with a high percentage of deciduous and mixed forests (Klausing, 1988). Water bodies in the study area comprise ponds and lakes (size up to 34.2 ha), located mainly in the lowland area, a 42 km long stretch of the river Lahn (width ranging from 10 to 90 m), and several brooks. The area of the stagnant water bodies almost equals that of the river Lahn. Compared to the surrounding upland areas, the lowland area is characterised by less precipitation and higher temperatures (Kalb & Vent-Schmidt, 1981).

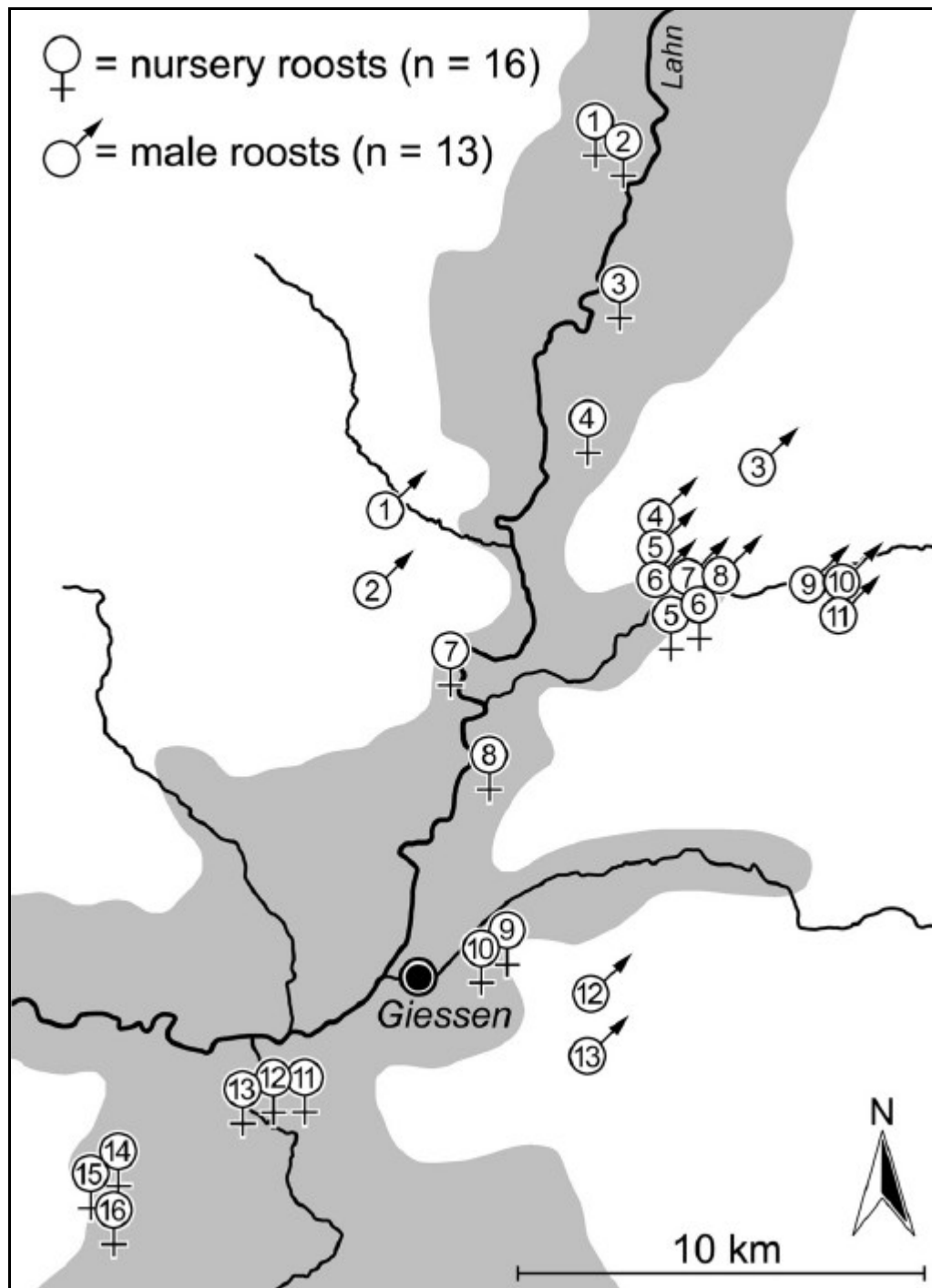


Figure 1: Map of the study area comprising a lowland area along the river Lahn and its tributaries (shaded) and surrounding upland areas (white). The location of nursery roosts ($n = 16$) and male roosts ($n = 13$) is indicated.

Daubenton's bats were caught during the nursery periods (15 May – 31 July) of the years 2002-2004, by mist-netting in foraging areas from sunset until three hours after sunset. A total of 18 gravid or nursing females and 29 adult males were equipped with radio transmitters (for details see Encarnaç o, Dietz & Kierdorf, 2004). Radio-tracking was performed by cross-bearing (Meschede & Heller, 2000), followed by 'homing-in-on-the-animal' (White & Garrot, 1990). Animals were radio-tracked

over the nightly activity period to establish roost sites and hunting areas. Of the 62 tree roosts found by radio-tracking in the study area, animal numbers could be documented for 16 nursery roosts (NR) and 13 male roosts (MR). Occupancy of roosts solely by adult males and the number of individuals in these roosts was confirmed by catching with funnel-shaped basket traps at fly-off time. Animal numbers in NR were obtained either by catching ($n = 9$ roosts) or, if the roost was not accessible, by counting at emergence from the roost ($n = 7$ roosts). In the latter cases, identification of emerging bats was performed by their calls, using an ultrasound detector (D 200, Pettersson Elektronik AB, Sweden). Because it is more difficult to distinguish the calls of different *Myotis* species at fly off from the roost than in open habitats (e.g. Vaughan, Jones & Harris, 1997), we cannot definitively state that all emerging *Myotis* were actually Daubenton's bats. In Table 1, we use the expression "total *Myotis*" to indicate this fact. However, in none of the cases where we captured all animals in a roost (9 NR, 13 MR) did we observe animals from *Myotis* species other than *M. daubentonii*. We, therefore, assume that this was also the case in the remaining seven NR where we could only count the animals. Sex of the captured animals was determined by visual inspection, and juveniles were discriminated from adults based on the presence of a 'chin-spot' (Richardson, 1994; Geiger, Lehnert & Kallasch, 1996) and of unfused and translucent phalangeal epiphyses (Anthony, 1988).

Analysis of landscape structure around roost sites was performed with the geographical information system MapInfo Professional v7.5 (MapInfo, New York, USA). The area covered by different landscape elements in the surroundings (defined here as a circular area with a radius of 4000 m around roost sites) of the tree roosts was quantified, using the ATKIS database of the Hessisches Landesvermessungsamt and, when necessary, additional data obtained by aerial photograph analysis and during the field observations. The radius of 4000 m around roost sites was chosen because in a previous study more than 90% of breeding females had home ranges with a radius of less than 4000 m around their roost (Encarnação, unpubl. data).

The comparison between the surroundings of NR and MR was limited to roosts that met the following criteria: (1) tree roost, (2) occupancy confirmed between 15 May and 31 July, (3) detection of emergence from the roost, (4) NR: occupancy by at least one gravid or nursing female, (5) MR: occupancy solely by adult males, and (6) distance of at least 2000 m from the next roost of the same type (NR or MR). The latter criterion led to the exclusion of some roosts due to their proximity to other roosts. Thereby we attempted to minimise overlap of data for clustered roosts of the same type. Given these preconditions, 9 NR and 7 MR were included in the geographical analysis.

Based on ATKIS-data, the following landscape elements were discriminated: open space (48.6 % of study area), housing area (14.6 %), deciduous forest (11.9 %), coniferous forest (6.9 %), mixed forest (15.5 %), coppices (1.9 %), ponds and lakes (0.3 %), river (0.3 %). The landscape element

“open space” included mainly arable land and meadows. Coppices are distinguished from forests on the basis of their lower height and the fact that they are not normally used for wood production. We determined the areas of the different landscape elements around each roost. In addition to the above parameters, also the distance to the nearest pond/lake, the nearest brook and the river Lahn as well as the altitude of the roost site were determined for the 9 NR and 7 MR. For all radio-tracked animals, we further determined the distance between roost site and most-distant foraging area. In addition, cavity tree density within a radius of 50 m around roost sites was determined.

Frequency distribution of areas covered by different landscape elements around NR and MR was compared with the Chi²-test. Areas of landscape elements, distances to water bodies, elevation of roost sites, distances between roost sites and most-distant foraging areas, roost tree densities around roosts, and group sizes in NR and MR were compared with the Mann-Whitney-U-test. Statistical evaluation of the data was performed with the software packages Microsoft Excel and Statistica v6.0 for Windows. For all statistical tests, the probability level determining significance was $p < 0.05$.

Results

Myotis group size (most likely all *M. daubentonii*) in NR (median: 29.5; mean (SD) = 38.2 (34.0); range: 6-144 individuals) significantly (U-test: $p < 0.001$) exceeded that in MR (median: 8; mean (SD) = 10.8 (12.9); range: 1-51 individuals). Co-occurrence of Daubenton's bats with other bat species (*Nyctalus noctula*, *N. leisleri*) was observed in four roosts. In addition to females and their offspring, also adult male Daubenton's bats were observed in some NR with small group size (Table 1). None of the radio-tracked gravid or nursing females used a roost located in the upland areas.

The frequencies of areas covered by different landscape elements differed significantly (Chi²-test: $p < 0.001$) between the surroundings of NR and MR. While the proportion of open space, housing estates, coppice, ponds/lakes and river were higher around NR, the proportions of deciduous, mixed and coniferous forest were higher around MR (Fig. 2).

Comparison of areas of certain landscape elements within the 4 km radius revealed significantly higher values for coppices, ponds/lakes and the river Lahn for NR (Table 2). Contrary to MR, all NR were situated in the lowland area along the river Lahn and its tributaries (Fig. 1). NR lay significantly closer to the Lahn and at significantly lower altitudes than MR (Table 2).

All radio-tracked animals exclusively foraged over open water bodies (ponds/lakes, brooks, river) at a maximum individual distance from the roost of 620 to 7587 m. Foraging areas of radio-tracked breeding females were situated significantly (U-test: $p < 0.05$) closer to the roost sites (maximum

distance; median: 1985 m, mean (SD): 2301 (1578) m) than those of radio-tracked males (median: 3633 m, mean (SD): 3677 (1857) m).

Cavity tree density ranged from 8.9 to 42.0 per hectare and did not significantly differ between the surroundings of NR (median: 22.9, mean (SD): 22.8 (10.9) cavity trees/ha) and MR (median: 21.7, mean (SD): 21.7 (9.5) cavity trees/ha); U-test: $p > 0.05$).

Table 1: Observation dates for nursery roosts (NR) and male roosts (MR) in the study area and group size in these roosts. Roosts included in the geographical analysis ($n = 16$) are underlined.

roost		date (d/m/y)	captured <i>Myotis daubentonii</i>			total <i>Myotis</i> ¹⁾	<i>Nyctalus</i>	total group size
Type	number		adult females	adult males	juveniles			
<u>NR</u>	1	02.07.2004	5	5	1	11		11
NR	2	03.07.2004	1			12		12
<u>NR</u>	3	19.07.2003	1			34		34
<u>NR</u>	4	29.07.2004	1			28		28
<u>NR</u>	5	17.05.2003	7	3	0	10		10
NR	6	05.07.2002	8	1	1	10		10
<u>NR</u>	7	26.06.2003	1			53		53
<u>NR</u>	8	30.06.2004	74	0	70	144	11 <i>N. noctula</i>	155
NR	9	27.06.2004	2	4	0	6		6
<u>NR</u>	10	09.07.2002	16	0	15	31		31
<u>NR</u>	11	26.06.2002	43	0	5	48	4 <i>N. noctula</i>	52
NR	12	25.06.2003	1			23	2 <i>N. noctula</i>	25
NR	13	28.06.2003	26	0	1	27		27
<u>NR</u>	14	21.07.2004	32	0	30	62		62
NR	15	22.07.2004	1			54		54
NR	16	23.07.2004	1			58		58
<u>MR</u>	1	13.07.2004	0	10	0	10		10
<u>MR</u>	2	25.05.2004	0	1	0	1		1
<u>MR</u>	3	11.07.2003	0	18	0	18		18
<u>MR</u>	4	11.07.2004	0	3	0	3		3
MR	5	12.07.2003	0	4	0	4		4
MR	6	21.06.2004	0	12	0	12		12
<u>MR</u>	7	17.05.2003	0	3	0	3	1 <i>N. leisleri</i>	4
MR	8	05.07.2002	0	10	0	10		10
MR	9	05.07.2004	0	7	0	7		7
<u>MR</u>	10	20.06.2003	0	51	0	51		51
MR	11	31.05.2004	0	8	0	8		8
MR	12	21.06.2003	0	6	0	6		6
<u>MR</u>	13	31.05.2002	0	8	0	8		8

¹⁾ number of animals recorded (captured or counted) at fly off (probably also all non-captured *Myotis* were *M. daubentonii*)

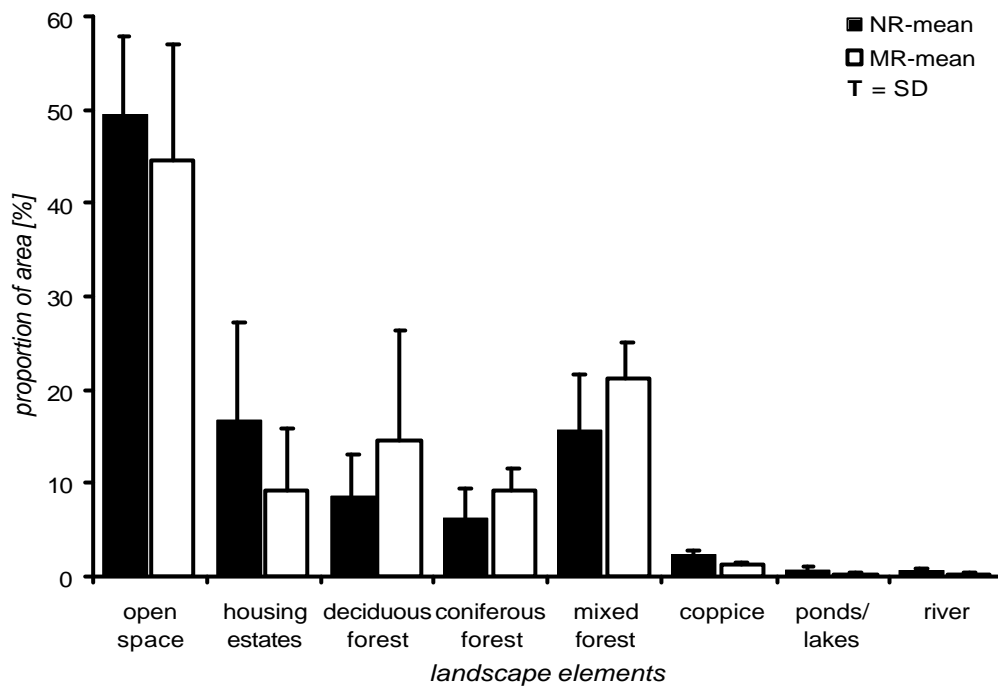


Figure 2: Proportion of area covered by different landscape elements within a radius of 4 km around tree roosts.

Table 2: Areas of different landscape elements within a radius of 4 km around nursery roosts (NR) and male roosts (MR), distance of NR and MR to ponds/lakes, river and brooks, and altitude of NR and MR.

factor		NR (n = 9)			MR (n = 7)			MW-U p
		median	mean (SD)	range	median	mean (SD)	range	
open space	ha	2602.7	2509.9	1763.2-2930.1	2412.9	2246.1	1232.1-	n.s.
housing area	ha	781.1	844.0 (531.9)	283.6-1965.2	322.0	453.5 (343.0)	264.2-1224.3	n.s.
deciduous forest	ha	418.2	432.8 (234.1)	90.9-873.7	425.4	724.4 (586.6)	261.4-1734.0	n.s.
coniferous forest	ha	334.6	318.3 (163.0)	116.4-564.3	500.4	460.9 (119.5)	256.4-577.0	n.s.
mixed forest	ha	824.0	790.8 (294.9)	283.3-1282.3	1038.8	1064.2	842.7-1279.7	n.s.
coppice	ha	116.3	107.0 (38.9)	51.6-159.9	62.5	61.6 (11.6)	46.6-78.1	< 0.05
pond/lake area	ha	26.7	31.7 (26.4)	6.6-96.8	5.4	7.7 (5.0)	3.5-15.1	< 0.01
river area	ha	27.6	26.6 (10.0)	4.4-39.4	0	7.1 (10.0)	0-25.6	< 0.01
distance to	m	705.0	794.4 (510.2)	390.0-2050.0	1050.0	1164.0	460.0-2200.0	n.s.
distance to river	m	877.0	1459.1	210.0-3850.0	4010.0	4353.0	2565.0-	< 0.01
distance to brook	m	650.0	721.4 (459.2)	114.0-1351.0	449.0	1069.9	170.0-2500.0	n.s.
altitude (a.s.l.)	m	200.0	205.6 (29.2)	175.0-260.0	242.0	256.4 (30.6)	230.0-320.0	< 0.01

Discussion

Using a geographical information system (GIS)-based approach, the present study, for the first time, analysed differences in habitat structure around roost occupied by gravid or nursing female Daubenton's bats and solely by adult males of this species, and habitat use by breeding females and adult males.

Nursery colonies of Daubenton's bats with up to 156 females have been previously recorded in forest areas. However, these colonies were distributed over several roosts, with mostly between 10 and 45 females per individual roost (Nyholm, 1965; Cervený & Bürger, 1989; Geiger, 1992; Dietz, 1998; Holthausen & Pleines, 2001). The highest number of individuals reported in the literature for a single NR of Daubenton's bats in a tree is 113 animals (Geiger, 1992). Our finding of 144 Daubenton's bats (74 females and their offspring) therefore constitutes the highest value recorded for a single NR in a tree so far.

MR of Daubenton's bats with up to 25 individuals have been reported in the literature (Natuschke, 1960; Geiger, 1992; Dietz, 1998). The highest number of adult males observed in a MR in this study ($n = 51$) more than doubles this value. Co-occurrence of Daubenton's bats with other bat species (*Myotis bechsteinii*, *M. myotis*, *M. mystacinus*, *Nyctalus noctula*, *N. leisleri*, *Pipistrellus nathusii*, *Plecotus auritus*) in a single roost is frequently observed (Natuschke, 1960; Nyholm, 1965; Swift & Racey, 1983; Cervený & Bürger, 1989; Merz, 1991; Geiger, 1992; Rieger, 1996).

The present study revealed differences (1) in the location of tree roosts occupied solely by adult male Daubenton's bats and roosts occupied by at least one breeding female and (2) in the structure of the landscape surrounding these roosts. NR were on average located at lower elevations than MR. Thus, all NR were situated within the valley of the river Lahn and its tributaries, which is a climatically favourable region (higher temperature, less precipitation) compared to the surrounding upland areas. Potential foraging areas (water bodies) were more extended in the surroundings of NR, and these lay closer to the river Lahn, which was one of the major foraging areas of the population (Dietz, 1998, Encarnação et al., 2004). Some adult males were encountered in NR in the lowland area, but none of the radio-tracked breeding females used a roost located in the upland areas. It is therefore concluded that a certain degree of segregation of the two sexes was given during the nursery period.

Compared to adult males, breeding female bats have higher energy requirements (related to foetal growth and milk production) and, in consequence, need to take up more food (Kunz, 1974; Anthony & Kunz, 1977; Racey & Speakman, 1987; Kurta, Bell, Nagy & Kunz, 1989). It has further been observed that nursing female Daubenton's bats return to the roosts once or twice a night to feed their young (Encarnação, unpubl. data), which reduces the time that they can spend foraging. A reduction of body temperature during the daytime in order to save energy is no option for the females, since this would negatively affect foetal growth and milk production (Wilde, Knight & Racey, 1999; M. Dietz pers. comm.). In contrast, males are potentially capable of lowering their body temperature during daytime in the roosts to save energy (Barclay, 1991; Grinevitch, Holroyd & Barclay, 1995). However, Kurta & Kunz (1988) found no evidence that male *M. lucifugus* regularly lower their body temperature during daytime in the roost to minimise their resting energy expenditure in summer.

Sexual segregation in Daubenton's bats during their stay in the summer habitat has been previously observed in study areas in the Swiss Jura (Leuzinger & Brossard, 1994), the Abruzzo mountains in Italy (Russo, 2002), the Yorkshire Dales in England (Altringham, 2003) and central Hesse, Germany (Encarnaç o, unpubl. data). We show that this sexual segregation can also be demonstrated on the basis of roost site location during the nursery period and related to the structural heterogeneity of the habitat. Thus, compared with MR, NR were located in more favourable areas with respect to foraging opportunities and climatic conditions. Breeding females also foraged closer to their roost than adult males.

It has been hypothesised that breeding females need access to more productive foraging areas than males to meet their higher energy requirements and that this is the main reason for the variation in the distribution between the two sexes (Russo, 2002). Our observation that nursery roosts were situated more closely to potential foraging areas and had more of these areas in their surroundings than roosts occupied solely by males provides support for this hypothesis.

The evidence from this and other studies (Grindal, Morissette & Brigham, 1999; Cryan, Bogan & Altenbach, 2000; Russo, 2002) strongly suggests that male bats can utilise less productive foraging areas than breeding females and are therefore able to establish roosts near these areas. It may further be assumed that breeding females tend to defend more productive foraging areas against males, and that, by this, the latter are forced to use less productive areas. Territorial behaviour of Daubenton's bats (Wallin, 1961) and other bat species from temperate zones (Barclay, 1984; Rydell, 1986; Balcombe & Fenton, 1988) has been reported from foraging areas during the nursery period; however, information of the sex of the individuals showing this behaviour has been lacking. In our study area, territorial behaviour of female Daubenton's bats during the nursery period and a shorter stay of males compared to females at a given foraging site were frequently detected (Encarnaç o, unpubl. data). Furthermore, during summer a higher mobility of male compared to female Daubenton's bats was observed (Encarnaç o et al., 2002). This may reflect a repeated force out of males by females. Thus the available evidence is basically consistent with the hypothesis that females defend productive foraging areas against males.

Russo (2002) also discusses whether competition between sexes for suitable roosts might be the key factor causing sexual segregation. However, he considered it unlikely that suitable roost sites at lower altitudes were "saturated" by breeding females. We found a high density of potential roost sites around both NR and MR and no difference between the two roost types. We therefore agree with Russo (2002) that roost sites are unlikely to be a limited resource, and that competition for roost sites is very probably not the key factor underlying the observed segregation of the two sexes.

All NR observed in the study area were located in the climatically favoured lowland area. Given the influence of climatic condition on offspring survival (Kunz, 1974; Ransome, 1994; McOwat & Andrews, 1995), it is suggested that an additional reason for the territorial behaviour of females may be their defence of areas that are best suited for the survival of their young.

Russo (2002) observed that male Daubenton's bats foraging at lower elevations were in better body condition than those foraging at higher altitudes, which suggested that the latter were exploiting less-productive foraging areas. Also in our study area, particularly heavy males were observed in the lowland foraging areas. Furthermore, aggressive interactions among males were recorded at these sites (Encarnaç o, unpubl. data). It is therefore hypothesised that an additional factor influencing the distribution of Daubenton's bats was territorial behaviour by these males leading to the exclusion of other males from the most productive foraging areas relatively close to NR. In our study, adult male Daubenton's bats were found along with breeding females and their offspring in NR with small group size. It may be speculated that these males were tolerated by the breeding females because the resulting increase in group size provided a thermoregulatory benefit to the animals (Barclay & Harder, 2003).

In conclusion, the present study presents evidence for sexual segregation of Daubenton's bats during the nursery period. This segregation is interpreted as resulting mainly from competition for productive foraging areas in climatically favoured regions, with females being dominant over males.

Acknowledgements

We thank Markus Dietz, Andrea Mortzeck, Patrick Schubert and the bat study group at the University of Giessen for their help in this study. The Hessisches Landesvermessungsamt kindly provided the ATKIS-data used in the geographical analysis. We are grateful to Norma G. Chapman and two anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript.

References

- Agosta, S.J. (2002) Habitat use, diet and roost selection by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in North America: a case for conserving an abundant species. *Mammal Review* 32, 179-198.
- Altringham, J. (2003) *British Bats*. Harper Collins Publishers, London.
- Anthony, E.L.P. & Kunz, T.H. (1977) Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. *Ecology* 58, 775-786.
- Anthony, E.L.P. (1988) Age determination in bats. In: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Ed. by T.H. Kunz), pp. 1-28. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., London.
- Balcombe, J.P. & Fenton, M.B. (1988) Eavesdropping by bats: The influence of echolocation call design and foraging strategy. *Ethology* 79, 158-166.

- Barclay, R.M.R. (1984) Observations on the migration, ecology and behaviour of bats at Delta Marsh, Manitoba. *Canadian Field-Naturalist* 98, 331-336.
- Barclay, R.M.R. (1991) Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. *Journal of Animal Ecology* 60, 165-178.
- Barclay, R.M.R. & Harder, L.D. (2003) Life histories of bats: life in the slow lane. In: *Bat Ecology* (Ed. by T.H. Kunz and M. Brock Fenton), pp. 209-253. University of Chicago Press, Chicago & London.
- Battersby, J.E. & Greenwood, J.D. (2004) Monitoring terrestrial mammals in the UK: past, present and future, using lessons from the bird world. *Mammal Review* 34, 3-29.
- Boonman, M. (2000) Roost selection by noctules (*Nyctalus noctula*) and Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Journal of Zoology (London)* 251, 385-389.
- Boye, P., Dietz, M. & Weber, M. (1999) Bats and bat conservation in Germany. German Federal Agency for Nature Conservation, Bonn-Bad Godesberg.
- Boye, P., Hutterer, R. & Benke, H. (1998) Rote Liste der Säugetiere (Mammalia). In: *Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands* (Ed. by M. Binot, R. Bless, P. Boye, H. Gruttke and P. Pretscher). Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55, 33-39.
- Cervený, J. & Bürger, P. (1989) Density and structure of the bat community occupying an old park at Žihobce (Czechoslovakia). In: *European Bat Research 1987* (Ed. by V. Hanák, I. Horáček and J. Gaisler), pp. 475-486. Charles University Press, Praha.
- Cryan, P.M., Bogan, M.A. & Altenbach, J.S. (2000) Effect of elevation on distribution of female bats in the Black Hills, South Dakota. *Journal of Mammalogy* 81, 719-725.
- Dietz, M. (1998) Habitatansprüche ausgewählter Fledermausarten und mögliche Schutzaspekte. *Beiträge der Akademie für Natur- und Umweltschutz, Baden-Württemberg* 26, 27-57.
- Encarnaç o, J.A., Dietz, M. & Kierdorf, U. (2002) Zur Mobilität männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer. *Myotis* 40, 19-31.
- Encarnaç o, J.A., Dietz, M. & Kierdorf, U. (2004) Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. *Mammalian Biology* 69, 163-172.
- Geiger, H. (1992) Untersuchungen zur Populationsdichte der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni* Kuhl, 1819) im Mittelfränkischen Teichgebiet. Diploma thesis, University of Erlangen-Nürnberg, Germany.
- Geiger, H., Lehnert, M. & Kallasch, C. (1996) Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks („chin-spot“). *Nyctalus (N.F.)* 6, 23-28.
- Grindal, S.D., Morissette, J.L. & Brigham, R.N. (1999) Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology* 77, 972-977.
- Grinevitch, L., Holroyd, S.L. & Barclay, R.M.R. (1995) Sex differences in the use of daily torpor and foraging time by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive season. *Journal of Zoology (London)* 235, 301-309.
- Güttinger, R. (1994) Ist in Mitteleuropa das Klima der primär begrenzende Faktor für das Vorkommen von Fortpflanzungskolonien des Grossen Mausohrs (*Myotis myotis*)? *Berichte der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* 87, 87-92.
- Holthausen, E. & Pleines, S. (2001) Planmäßiges Erfassen von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) im Kreis Viersen (Nordrhein-Westfalen). *Nyctalus (N.F.)* 7, 463-470.
- Jones, G. & Rayner, J.M.V. (1988) Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats, *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology (London)* 215, 113-132.

- Kalb, M. & Vent-Schmidt V. (1981) Das Klima von Hessen. Herausgeber: Hessisches Landesamt für Ernährung, Landwirtschaft und Landesentwicklung. Wiesbaden.
- Klausing, O. (1988) Die Naturräume Hessens (1:200.000). Herausgeber: Hessisches Landesamt für Umwelt. Wiesbaden.
- Kunz, T.H. (1974) Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* 55, 693-711.
- Kurta, A., Bell, G.P., Nagy, K.A. & Kunz, T.H. (1989) Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology* 62, 804-818.
- Kurta, A. & Kunz, T.H. (1988) Roosting metabolic rate and body temperature of male little brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. *Journal of Mammalogy* 69, 645-651.
- Leuzinger, Y. & Brossard, C. (1994) Répartition de *M. daubentonii* en fonction du sexe et de la période de l'année dans le Jura bernois - Résultats préliminaires. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen* 39, 135-143.
- McOwat, T.P. & Andrews, P.T., 1995. The influence of climate on the growth rate of *Rhinolophus ferrumequinum* in West Wales. *Myotis* 32/33, 69-79.
- Merz, H. (1991) Kleiner Abendsegler (*Nyctalus leisleri*) in einer Gesellschaft der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) in Süddeutschland. *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg* 146, 207-209.
- Meschede, A. & Heller, K.G. (2000) Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 66, 1-374.
- Natuschke, G. (1960) Ergebnisse der Fledermausberingung und biologische Beobachtungen an Fledermäusen in der Oberlausitz. *Bonner Zoologische Beiträge* 11, 77-79.
- Nyholm, E.S. (1965) Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* und *Myotis daubentoni*. *Annales Zoologici Fennici* 2, 77-123.
- Racey, P.A. & Speakman, J.R. (1987) The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symposium of the Zoological Society London* 57, 107-125.
- Ransome, R.D. (1994) Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperature. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112, 337-351.
- Richardson, P.W. (1994) A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. *Journal of Zoology (London)* 233, 307-309.
- Rieger, I. (1996) Wie nutzen Wasserfledermäuse, *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1817), ihre Tagesquartiere? *Zeitschrift für Säugetierkunde* 61, 202-214.
- Russo, D. (2002) Elevation affects the distribution of the sexes in Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Italy. *Mammalia* 66, 543-551.
- Rydell, J. (1986) Feeding territoriality in female northern bats, *Eptesicus nilssoni*. *Ethology* 72, 329-337.
- Schmidt, A. (1994) Phänologisches Verhalten und Populationseigenschaften der Raauhautfledermaus, *Pipistrellus nathusii* (Keyserling und Blasius, 1839), in Ostbrandenburg. *Nyctalus (N.F.)* 5, 77-100.
- Stutz, H.P. & Haffner, M. (1986) Activity patterns of non-breeding populations of *Nyctalus noctula* (Mammalia, Chiroptera) in Switzerland. *Myotis* 23/24, 149-156.
- Swift, S.M. & Racey, P.A. (1983) Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *Journal of Zoology (London)* 200, 249-259.

- Vaughan, N., Jones, G. & Harris, S. (1997) Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters. *Bioacoustics* 7, 189-207.
- Wallin, L. (1961) Territorialism on the hunting ground of *Myotis daubentoni*. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 9, 156-159.
- Warren, R.D., Waters, D.A., Altringham, J.D. & Bullock, D.J. (2000) The distribution of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) and pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) (Vespertilionidae) in relation to small-scale variation in riverine habitat. *Biological Conservation* 92, 85-91.
- White, G.C. & Garrott, R.A. (1990) Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, San Diego.
- Wilde, C.J., Knight, C.H. & Racey, P.A. (1999) Influence of torpor on milk protein composition and secretion in lactating bats. *Journal of Experimental Zoology* 284, 35-41.

5.7. Do mating roosts of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) exist at summer sites?

Zeitschrift: *Myotis* 43 (2005), Manuskript akzeptiert am 17. März 2005

Autoren: Jorge A. Encarnação, Uwe Kierdorf & Volkmar Wolters

Abstract

The paper reports observations on nightly roost occupation by adult male Daubenton's bats during late summer in a study area in Hesse (Central Germany). Heavy individuals in good reproductive condition (high degree of distension of the caudae epididymides) spent more of the night time in the roost than lighter ones. Most of the analyzed roosts (9 of 11) were either occupied by solitary males or a single male accompanied by adult females and young of the year. Matings were observed between captured individuals kept together in a cage. Our findings provide circumstantial evidence for the existence of mating roosts in *M. daubentonii* at summer sites.

Key words. *Myotis daubentonii*, reproduction, mating system, roosting behavior, summer site.

Introduction

Bats exhibit a great variety of mating systems (Kunz 2004). Most species are apparently polygynous, while fewer appear to be monogamous. Mating systems of bats can be categorized according to the structural roosting and mating associations of males and females, and the stability and seasonality of these associations (Bradbury 1977). For Vespertilionidae from temperate zones, single-male/multi-female colonies and multi-male/multi-female colonies are observed during the seasonal mating period (McCracken & Wilkinson 2000). Mating colonies consisting of several females and a single male that controls access to females directly ('harem-defense-polygyny', Emlen & Oring 1977) have been reported for *Nyctalus noctula* (Sluiter & Van Heerdt 1966, Mayer 1995), *Pipistrellus pipistrellus* (Gerell & Lundberg 1985, Lundberg & Gerell 1986, Gerell-Lundberg & Gerell 1994, Park et al. 1998) and *Pipistrellus nathusii* (Heise 1982, Gerell-Lundberg & Gerell 1994). Seasonal multi-male/multi-female colonies were described for *Myotis lucifugus* (Thomas et al. 1979, Wai-Ping & Fenton 1988), *Myotis myotis* (Zahn & Dippel 1997), *Myotis nattereri* (Park et al. 1998) and *Plecotus auritus* (Speakman & Racey 1987, Speakman et al. 1991, Burland 1998, Park et al. 1998). In these species, males attempt to establish themselves in preferred roosting areas (see e.g. Zahn & Dippel 1997 for *Myotis myotis*) and to control access to females indirectly by showing dominance or territorial behavior ('resource-defense-polygyny', Emlen & Oring 1977). Several other bat species show promiscuity in mixed colonies, and males are neither dominant nor territorial (e.g. *Myotis lucifugus*; Thomas et al. 1979).

At present, the mating system of *Myotis daubentonii* is not fully understood. Several investigations indicated a promiscuous mating behavior at hibernation sites (Eisentraut 1949, Strelkov 1962, Roer & Egsbaek 1966, 1969, Grimmberger et al. 1987, Harrje 1994, Kallasch and Lehnert 1994). However, more recent studies provided increasing evidence that mating also occurs at summer sites

(Encarnaç o et al. 2002, 2004a,b, in prep. a, Altringham 2003, , Geiger & Rudolph 2004, Senior et al. 2004). The present study reports observations on the roosting behavior of male Daubenton's bats and group composition in their roosts at summer sites during late-summer, providing circumstantial evidence for the existence of mating roosts in the summer habitat.

Materials and Methods

The study was conducted in late summer (12. August – 3. September) of the years 1999-2004 near Giessen (Central Hesse, Germany). The study area comprises a lowland region along the river Lahn and its tributaries and surrounding upland areas (Encarnaç o et al. 2005a). Daubenton's bats were caught by mist-netting in foraging areas from sunset until three hours after sunset. Captured animals were temporarily kept in a portable cage (males and females together) to observe their behavior. A total of 18 adult males were equipped with radio transmitters (for details see Encarnaç o et al. 2004a). Radio-tracking was performed by 'homing-in-on-the-animal' (White & Garrot, 1990) during one to three nights per individual. The observation time corresponded to the astronomical night length. We recorded the time spent resting in the day roost (roosting time) during the night. Only nights with a contact time over 90 % (n = 37) were included in the analysis. In 11 roosts found by radio-tracking in the study area, group composition was recorded by catching with funnel-shaped basket traps at fly-off time. Sex of the captured animals was determined by visual inspection, and young of the year were discriminated from adults based on the presence of a 'chin-spot' (Richardson 1994, Geiger et al. 1996) and of unfused and translucent phalangeal epiphyses in the former (Anthony 1988). Body mass of adult males was measured with a digital balance (Kern, EM 150-1, Ballingen-Frommern, Germany) to the nearest 0.1 g, and the degree of distension of their caudae epididymides was visually estimated and recorded as 0, 25, 50, 75 or 100 % (Encarnaç o et al. 2004a). Values were recorded for each epididymis separately, and the mean of the two recordings per animal was used for evaluation. The effect of body mass and epididymal distension on the roosting time of males was tested using General Linear Model analysis (GLM). Forward stepwise selection was applied to exclude non-significant independent variables from the model. The relationship between roosting time and body mass as well as degree of epididymal distension was assessed by calculating Spearman rank correlations between the variables.

Results

Male Daubenton's bats used cavities and cracks in trunks or branches of trees (n = 10) and cavities in bridges (n = 1) as summer roosts. The roosts were used for shelter during the daily inactivity period; however, also during the night males frequently stayed in the roosts for different periods of time

(nightly roosting time). In four of the eleven roosts, a solitary male was found, while in two roosts two males each were observed. Group size in the remaining five roosts varied between 3 and 7 individuals. In each of these roosts a single adult male was recorded along with individuals from other groups (adult females, young of the year, see table 1).

Table 1: Radio-tracking data, age, body mass, epididymal distension at tagging, and roosting behavior of male Daubenton's bats and group composition in analyzed roosts.

Identif. ¹	Characteristics at tagging				Roosting behavior and composition						Total <i>M.d.</i>
	Nights ² [n]	Age [yr]	Body mass [g]	Epid. dist ³ [%]	Roosting ⁴ [min]	Roost type ⁵	ad ⁶ males [n]	ad females [n]	yg ⁷ males [n]	yg females [n]	
M12024	2	≥ 2	11.4	87.5	504	Ca Tt	1	4	0	0	5
M12100	1	≥ 1	11.1	100	559						
M13873	3	≥ 2	9.9	100	478	Ca Tt	1	0	0	0	1
M12011	3	≥ 4	10	100	445						
M12026	3	≥ 5	9.4	87.5	231	Cr Tt	1	1	1	0	3
M13875	3	≥ 3	10.2	87.5	155	Ca Tt	1	0	0	0	1
M13875	3	≥ 4	11	100	578	Ca Tt	1	0	0	0	1
M12018	2	≥ 5	7.4	87.5	193	Ca Tb	2	0	0	0	2
M12043	3	≥ 5	11.1	87.5	531						
M25570	2	2	6.8	75	128	Cr Tt	2	0	0	0	2
M11813	2	≥ 5	8.5	62.5	93						
H136598	2	≥ 1	11.2	87.5	339	Ca Tt	1	1	3	1	6
H136595	3	3	7.7	37.5	80						
M05594	1	9	8.8	62.5	279	Cr Tb	1	0	0	0	1
H136651	1	≥ 1	11.6	75	481						
M25666	1	≥ 2	12.5	75	542						
H136663	1	≥ 1	12.1	75	519	Cr Tb	1	2	0	3	6
H136620	1	≥ 1	10.4	100	398	Ca Br	1	3	1	2	7

¹Identification number of individual males; ²Number of observation nights; ³Epididymal distension; ⁴time spent in day roost; ⁵Ca = cavity or Cr = crack in Tt = trunk of tree, Tb = branch of tree or Br = stonework of bridge; ⁶ad = adult (≥ 1yr); ⁷yg = young (young of the year)

Nightly roosting time of the males was positively correlated with body mass ($r_s = 0.74$, $p < 0.000001$, $n = 37$) and degree of epididymal distension ($r_s = 0.56$, $p < 0.001$, $n = 37$). Heavy individuals with more distended caudae epididymides tended to spend more of the nighttime in the day roost than lighter ones (Figure 1).

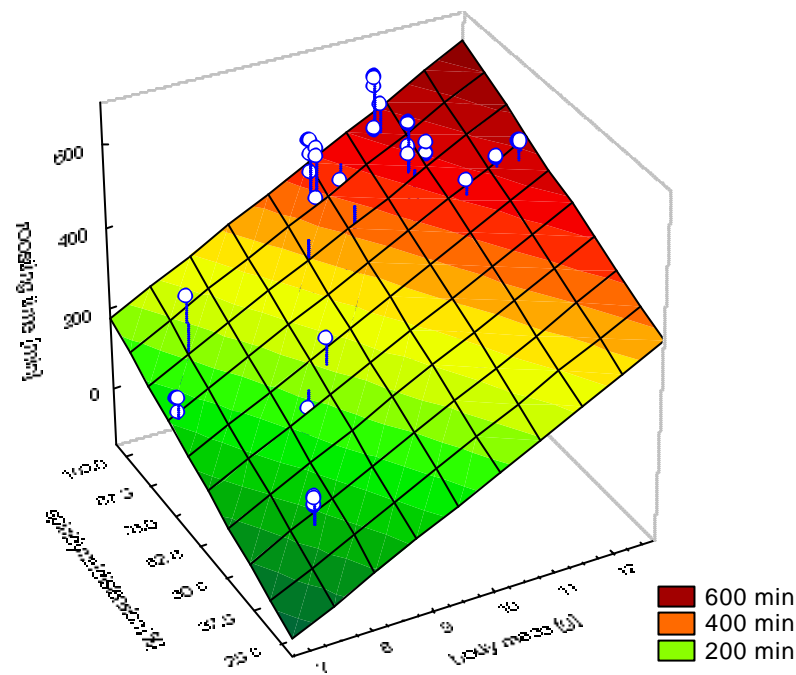


Figure 1: 3D-plot showing the relationship among roosting time, body mass and degree of distension of the caudae epididymides of male Daubenton's bats.

GLM analysis revealed a significant main effect of the variable epididymal distension ($p < 0.05$) on roosting time. In addition, the interaction of the two variables body mass and epididymal distension was significant ($p < 0.001$, table 2). No courtship behavior (e.g. 'song-flights' or distinctive calls) was shown by the males. Copulations were sometimes observed in the portable cage in which the bats were kept.

Table 2: Results of the GLM analysis for roosting time of male Daubenton's bats.

	roosting time	
	SS	p-Value
Intercept	774.8	$p = 0.79$
body mass	pooled	n.s.
epididymal distension	61140.1	$p < 0.05$
body mass x epididymal distension	386301.6	$p < 0.00001$
Error	360846.6	

Discussion

The present study revealed that in late summer adult male Daubenton's bats in good physical (large body mass) and reproductive condition (high degree of epididymal distension) tend to spend more of the nighttime in the day roost than lighter individuals with on average less distended caudae

epididymides. In most of the roosts, only a single adult male was observed, which was sometimes accompanied by adult females and young of the year. During the nightly roosting time, no courtship behavior was shown by the males; however, matings between captured Daubenton's bats were observed.

Based largely on investigations at swarming sites and hibernation roosts, it is generally believed that the main mating period of *M. daubentonii* extends from late autumn to spring (Eisentraut 1949, Roer & Egsbaek 1966, Kallasch & Lehnert 1994, Harrje 1994). During this time, male Daubenton's bats do not exhibit any particular behavior to attract females, but intensively search the walls and ceilings of caves for mating partners. Copulations take place in an apparently random manner and mostly without any previous courtship behavior by the males (Roer & Egsbaek 1969, Grimmberger et al. 1987).

Valid statements on the reproduction period cannot, however, be based only on occasional observations of matings (Harrje 1994). According to Strelkov (1962), 17 % of female *M. daubentonii* arriving at the hibernation roost were already mated, compared to 94 % of the females leaving the hibernation roost the following spring. However, more recent studies on the timing of arrival at hibernation roosts by *M. daubentonii* (Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994) suggest that a considerable proportion of adult females had already arrived at the hibernation roost before Strelkov (1962) started his investigation. Therefore, the number of already mated females flying into the hibernation roost may have been underestimated by this author.

The mating behavior shown by *M. daubentonii* from autumn until spring at swarming sites and hibernation roosts is similar to that of *Myotis lucifugus* from North America. The two species are closely related, occupy habitats of similar structure, are of about the same size and possess a very similar reproductive cycle (Bogdanowicz 1994, Fenton & Barclay 1980, Gaisler & Zukal 2002). Reproduction in *M. lucifugus* has been extensively studied (Fenton 1984), and the species' mating system was characterized as random and promiscuous (Thomas et al. 1979, Wai-Ping & Fenton 1988).

Recent studies in male *M. daubentonii* revealed that epididymal distension reaches a maximum in late summer, prior to the occupation of the hibernaculum. It was further observed that in late summer adult males stayed significantly longer in their day roosts and spent significantly less time foraging than in early summer (Encarnação et al. 2004a, Encarnação et al. in prep. b). This fact, and the decrease in body mass observed in some males in September (Encarnação et al. 2004b), suggest that matings in *M. daubentonii* occur already in the summer habitat. If this was the case, it would parallel the situation in *M. myotis* and *N. noctula*, in which most matings take place in September within the summer habitat (Gebhard 1997). Two periods with mating activity have also been suggested for *Pipistrellus nathusii*

(Fiedler 1998). This author reports a mating period at summer sites after the young are weaned and a second one later in the year, when the bats congregate at hibernation roosts.

Recently, several studies provided circumstantial support for the hypothesis that male Daubenton's bats try to exclude other males from high-quality summer sites, mostly breeding habitats, by territorial behavior (Russo 2002, Senior et al. 2004, Encarnaç o et al. 2005b). A possible explanation for the long nocturnal stay of heavy male Daubenton's bats in roosts could therefore be their defense of mating roosts against other males. For *M. myotis*, Zahn and Dippel (1997) discussed that a crucial factor determining male reproductive success may be the time spent in the roost. Males staying in the roost for longer times had a higher chance of meeting a female, and copulated more frequently than males that occupied a roost for a shorter period of time. Males were observed to enter the roost before the females, presumably to maximize the chance of attracting a mate.

Extended nocturnal stays of territorial males in mating roosts are also known from bat species with a 'harem-defense-polygyny' mating strategy, like *N. noctula* (Sluiter & Van Heerdt 1966) and *P. pipistrellus* (Lundberg & Gerell 1986). Male Daubenton's bats did not show a special courtship behavior at their roosts, as is e.g. known in the form of 'song-flights' in *P. pipistrellus* (Lundberg & Gerell 1986) or of distinctive calls in *N. noctula* (Sluiter & Van Heerdt 1966). However, mating roosts may be traditionally known to females. Group composition in the studied roosts suggests that adult females visited them along with young of the year. A corresponding situation has been observed in confirmed mating roosts of other bat species (Fiedler 1998, Kronwitter 1988, Ohlendorf & Ohlendorf 1998, Zahn & Dippel 1997, Walk & Rudolph 2004). Our findings, therefore, point to 'resource-defense-polygyny'-strategy of male Daubenton's bats at summer sites.

In conclusion, the findings of the present study support the hypothesis that matings in Daubenton's bats occur not only at swarming sites and in hibernation roosts from autumn to spring, but also at summer sites. Our findings further provide circumstantial evidence for the occurrence of mating roosts in this species and a 'resource-defense-polygyny' strategy by males during late summer. Based on analysis of Daubenton's bats in England, Senior et al. (2004) recently arrived at a corresponding conclusion. The concept of mating roosts in Daubenton's bats is also supported by Geiger & Rudolph (2004), who likewise observed adult males and females in the same roosts at summer sites. Further studies are needed to better understand the mating system of the Daubenton's bat.

Acknowledgments

We gratefully acknowledge the help provided by our students during field work over many years. We also thank Markus Dietz, Patrick Schubert and the bat study group at the University of Giessen for their help in this study.

Zusammenfassung

Untersucht wurde die Dauer der nächtlichen Quartiernutzung durch adulte männliche Wasserfledermäuse während des Spätsommers in einem hessischen Untersuchungsgebiet. Schwere, fortpflanzungsbereite Individuen (stark gedehnte Caudae epididymides) verbrachten längere Zeit der Nacht im Quartier als als leichte Männchen. In den meisten der untersuchten Quartiere (9 von 11) fanden sich entweder solitäre Männchen oder ein Männchen zusammen mit adulten Weibchen und Jungtieren. Paarungen zwischen gefangenen Individuen wurden in Transportbehältern beobachtet. Die Ergebnisse liefern zusätzliche Hinweise auf die Existenz von Paarungsquartieren im Sommerlebensraum von *M. daubentonii*.

References

- Altringham, J. (2003): British Bats. – Harper Collins Publishers, London.
- Anthony, E.L.P. (1988): Age determination in bats. – In: Ecological and behavioral methods for the study of bats. Ed. By T.H. Kunz, Smithsonian Institution Press, Washington DC, London: 1-28.
- Bogdanowicz, W. (1994): *Myotis daubentonii*. – Mammalian Species 475: 1-9.
- Bradbury, J.W. (1977): Social organization and communication. – In: Biology of bats (Vol. III). Ed. By W.A. Wimsatt, Academic Press, New York.
- Burland, T.M. (1998): Social organization and population structure in the Brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. – PhD thesis, University of Aberdeen, Scotland.
- Eisentraut, M. (1949): Beobachtungen über Begattungen bei Fledermäusen im Winterquartier. – Zool. Jb. Syst. 78: 297-300.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. – Science 197: 215-223.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): Zur Mobilit t m nnlicher Wasserflederm use (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Sommer. – Myotis 40: 19-31.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2004a): Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. – Mammalian Biology 69: 163-172.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz, U. Kierdorf & V. Wolters (2004b): Body mass changes in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the seasonal activity period. – Mammalia 68: 291-297.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz, D. Holweg, U. Jasnoch, U. Kierdorf & V. Wolters (2005a) Quartierwahl von Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii*) im Sommerlebensraum: Erste Ergebnisse einer GIS-basierten Analyse. Nyctalus, in press.
- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf, D. Holweg, U. Jasnoch & V. Wolters (2005b): Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the nursery period. – Mammal Review, in press.
- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf, K. Ekschmitt & V. Wolters (in prep. a): Age-related variation in physical and reproductive condition of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*).
- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf & V. Wolters (in prep. b): Seasonal variation in nocturnal activity of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*).

- Fenton, M.B. & R.M.R. Barclay (1980): *Myotis lucifugus*. – Mammalian Species 142: 1-8.
- Fenton, M.B. (1984): Sperm competition? The case of vespertilionid and rhinolophid bats. – In: Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. Ed. by R.L. Smith, Academic Press, New York.
- Fiedler, W. (1998): Paaren – Pennen – Pendelzug: Die Flughautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) am Bodensee. – Nyctalus (N.F.) 6: 517-522.
- Gebhard, J. (1997): Fledermäuse. - Birkhäuser Verlag, Basel-Boston-Berlin.
- Geiger, H., M. Lehnert & C. Kallasch (1996): Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks („chin-spot“). – Nyctalus (N.F.) 6: 23-28.
- Geiger, H. & B.-U. Rudolph (2004): Wasserfledermaus *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817). – In: Fledermäuse in Bayern. Ed. by A. Meschede & B.-U. Rudolph, Ulmer Verlag, Stuttgart: 127-138.
- Gaisler, J. & J. Zukal (2002): Ecomorphometry of *Myotis daubentonii* and *Myotis lucifugus*: a comparison. – In: Abstracts of the 9th European Bat Research Symposium 2002, Le Havre (France): 6.
- Gerell, R. & K. Lundberg (1985): Social organization in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. – Behavioral Ecology and Sociobiology 16: 177-184.
- Gerell-Lundberg, K. & R. Gerell (1994): The mating behaviour of the Pipistrelle and Nathusius' pipistrelle (Chiroptera) - a comparison. – Folia zoologica 43: 315-324.
- Grimmberger, E.; H. Hackethal & Z. Urbanczyk (1987): Beitrag zum Paarungsverhalten der Wasserfledermaus, *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819) im Winterquartier. – Z. Säugetierkunde 52: 133-140.
- Harrje, C. (1994): Etho-ökologische Untersuchung der ganzjährigen Aktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii* Kuhl 1819) am Winterquartier. – Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen 39: 15-52.
- Heise, G. (1982): Zum Vorkommen, Biologie und Ökologie der Flughautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in der Umgebung von Prenzlau (Uckermark), Bezirk Neubrandenburg. – Nyctalus (N.F.) 1: 281-300.
- Kallasch, C. & M. Lehnert (1994): Zur Populationsökologie von Wasser- und Fransenfledermäusen (*Myotis daubentonii* und *M. nattereri*) in der Spandauer Zitadelle (Berlin). – Sber. Ges. Naturf. Freunde 34: 69-91.
- Kronwitter, F. (1988): Population structure, habitat use and activity patterns of the noctule bat, *Nyctalus noctula* Schreb., 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radio-tracking. – Myotis 26: 23-85.
- Kunz, T.H. (2004): Roost selection, social organization, and mating systems in the Chiroptera. – In: Abstracts of the 13th International Bat Research Conference 2004, Mikolajki (Poland). Ed. by W. Bogdanowicz, P.H.C. Lina, M. Pilot & R. Rutkowski, Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Science, Warszawa, Poland: 42-43.
- Lundberg, K. & R. Gerell (1986): Territorial advertisement and mate attraction in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. – Ethology 71: 115-124.
- Mayer, F. (1995): Multiple paternity and sperm competition in the noctule bat (*Nyctalus noctula*) revealed by DNA fingerprinting. – Bat research News 36: 88.
- McCracken, G.F. & G.S. Wilkinson (2000): Bat Mating Systems. – In: Reproductive Biology of bats. Ed. by E.G. Crichton & P.H. Krutzsch, Academic Press, New York.

- Ohlendorf, B. & L. Ohlendorf (1998): Zur Wahl der Paarungsquartiere und zur Struktur der Haremsgesellschaften des Kleinabendseglers (*Nyctalus leisleri*) in Sachsen Anhalt. – *Nyctalus* (N.F.) 6: 476-491.
- Park, K.J., E. Masters & J.D. Altringham (1998): Social structure of three sympatric bat species (Vespertilionidae). – *Journal of Zoology* (London) 244: 379-389.
- Richardson, P.W. (1994): A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. – *Journal of Zoology* (London) 233: 307-309.
- Roer, H. & W. Egsbaek (1966): Zur Biologie einer skandinavischen Population der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera). – *Z. Säugetierkunde* 31: 440-453.
- Roer, H. & W. Egsbaek (1969): Über die Balz der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera) im Winterquartier. – *Lynx* 10: 85-91.
- Russo, D. (2002): Elevation affects the distribution of the sexes in Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Italy. – *Mammalia* 66: 543-551.
- Senior, P., J. Altringham & R. Butlin (2004): Sexual segregation and mating strategies in *Myotis daubentonii*. – In: Abstracts of the 13th International Bat Research Conference 2004, Mikolajki (Poland). Ed. by W. Bogdanowicz, P.H.C. Lina, M. Pilot & R. Rutkowski, Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Science, Warszawa, Poland: 45.
- Sluiter, J.W. & P.F. van Heerdt (1966): Seasonal habits of the noctule bat (*Nyctalus noctula*). – *Archives Neerlandaises de Zoologie* 16: 423-439.
- Speakman, J.R. & P.A. Racey (1987): The energetics of pregnancy and lactation in the Brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. – In: Recent Advances in the Study of bats. Ed. by M.B. Fenton, P.A. Racey & J.M.V. Rayner, Cambridge University Press, Cambridge.
- Speakman, J.R., P.A. Racey, C.M.C. Catto, P.I. Webb, S.M. Swift & A.M. Burnett (1991): Minimum summer populations and densities of bats in N.E. Scotland, near the northern borders of their distributions. – *Journal of Zoology* (London) 225: 327-345.
- Strelkov, P.P. (1962): The peculiarities of reproduction in bats (Vespertilionidae) near the northern border of their distribution. – *Proc. Int. Symp. Meth. Mamm. Invest.*, Prague: 306-311.
- Thomas, D.W., M.B. Fenton & R.M.R. Barclay (1979): Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus* I. Mating behavior. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 129-136.
- Wai-Ping, V. & M.B. Fenton (1988): Non-selective mating in little brown bats (*Myotis lucifugus*). – *Journal of Mammalogy* 69: 641-645.
- Walk, B. & B.-U. Rudolph (2004): Kleinabendsegler *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817). – In: Fledermäuse in Bayern. Ed. by A. Meschede & B.-U. Rudolph, Ulmer Verlag, Stuttgart: 253-261.
- White, G.C. & R.A. Garrott (1990): Analysis of wildlife radio-tracking data. – Academic Press, San Diego.
- Zahn, A. & B. Dippel (1997): Male roosting habits, mating systems and mating behaviour of *Myotis myotis*. – *Journal of Zoology* (London) 243: 659-674.

6. Zusammenfassende Diskussion

Im Rahmen der vorliegenden Dissertation werden sieben Untersuchungen zur Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*) vorgelegt. Die Ergebnisse dieser Studien schließen bislang bestehende Kenntnislücken zur Ökologie von Wasserfledermaus-Männchen. Die neuen Erkenntnisse führen, im Kontext mit bekannten Daten zur Ökologie der Weibchen, zu einem deutlich verbesserten Verständnis der Biologie der Wasserfledermaus. Darauf aufbauend können Schutzmaßnahmen abgeleitet werden, die auf seltenere bzw. gefährdete Fledermausarten übertragbar sind. Im Folgenden werden die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungen zusammenfassend dargestellt:

Auf der Grundlage der Ergebnisse der in **Kapitel 5.1.** dargestellten Untersuchung konnte die Lebensraumbindung männlicher Wasserfledermäuse und das Auftreten von Wanderungen zwischen verschiedenen Teillebensräumen geklärt werden (Kapitel 3., Frage i.). Das Untersuchungsgebiet wird von einer mehrjährig-stabilen Männchen-dominierten Population genutzt, dessen Männchen sich hinsichtlich ihrer Lebensraumbindung unterscheiden. Ein im Vergleich zu anderen Sommerpopulationen vergleichsweise hoher Anteil an relativ standorttreuen Individuen mit enger Habitatbindung steht einer deutlich höheren Anzahl „umherwandernder“ Individuen mit geringer Habitatbindung gegenüber. Außerdem existieren räumliche Beziehungen dieser Population zu anderen Sommerlebensräumen und Winterquartieren, wodurch der Zusammenhang der verschiedenen Habitattypen dargestellt werden konnte.

Die Ergebnisse der zweiten Untersuchung (**Kapitel 5.2.**) dokumentieren die saisonalen Veränderungen der Körpermasse adulter bzw. juveniler Wasserfledermaus-Männchen während des Aufenthaltes im Sommerlebensraum und beantworten damit die zweite Frage (Kapitel 3., Frage ii.). Die Studie belegt eine deutliche Körpermassenzunahme bei adulten Männchen insbesondere im Früh- und Spätsommer. Die Körpermasse juveniler Männchen nimmt demgegenüber bis zum Verlassen des Sommerlebensraumes kontinuierlich zu.

In **Kapitel 5.3.** wurden die Fragen nach dem Verlauf der saisonalen Veränderungen der Fortpflanzungsbereitschaft adulter und juveniler Wasserfledermaus-Männchen während ihres Aufenthaltes im Sommerlebensraum und den Unterschieden der Aktivitätsmuster sexuell inaktiver (Frühsommer) und maximal fortpflanzungsbereiter (Spätsommer) Männchen beantwortet (Kapitel 3., Frage iii.). Die Untersuchungsergebnisse dieser Studie belegen einen sexuellen Ruhezustand adulter Männchen im Frühsommer und ihre maximale Fortpflanzungsbereitschaft im Spätsommer. Die Spermatogenese kann bei juvenilen Männchen bereits im Geburtsjahr einsetzen, allerdings ist der Füllungsgrad der Nebenhoden geringer als bei adulten Männchen. Im Spätsommer (maximale

Fortpflanzungsbereitschaft) halten sich adulte Männchen länger in den Tagesquartieren auf als im Frühsommer (sexueller Ruhezustand). Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Paarungszeit von Wasserfledermäusen früher beginnt als in der Literatur beschrieben.

Die Bearbeitung der Frage, in welchem Alter der körperliche Reifungsprozess männlicher Wasserfledermäuse abgeschlossen ist und welche Beziehung zwischen körperlicher und sexueller Reifung besteht (Kapitel 3., Frage iv.), war nur durch eine mehrjährige und kontinuierliche Fang-Markierung-Wiederaufnahme-Untersuchung möglich. In **Kapitel 5.4.** wurden auf der Basis einer umfangreichen Datengrundlage eine altersspezifische Analyse der zeitlichen Veränderungen von Körpermasse und Nebenhodenfüllungen durchgeführt und der Zusammenhang zwischen sexuellen und physischen Reifeprozessen männlicher Wasserfledermäuse dokumentiert. Die Studie belegt, dass männliche Wasserfledermäuse schon im Geburtsjahr geschlechtsreif werden können, der physische Reifeprozess aber erst im Alter von drei bis vier Jahren abgeschlossen ist. Die höchste Fortpflanzungsbereitschaft zeigen verhältnismäßig schwere Männchen, die älter als 3 Jahre sind.

Der fünfte Fragenkomplex zum Nahrungsbedarf männlicher Wasserfledermäuse während der saisonalen Aktivitätsperiode und den Zusammenhängen mit nächtlicher Aktivität und Konkurrenzverhalten (Kapitel 3., Frage v.) wurde in **Kapitel 5.5.** analysiert. In dieser Untersuchung konnte eine saisonal deutlich schwankende Nahrungsaufnahme männlicher Wasserfledermäuse nachgewiesen werden. In der Zeit maximaler Spermatogenese und deutlicher Körpergewichtszunahme nehmen Männchen mehr Nahrung auf als im Frühsommer. Gleichzeitig steigt ihre Aggressivität. Die errechnete Energieaufnahme während dieser Zeit erreicht das Niveau adulter Weibchen während der Laktationsperiode im Frühsommer.

Die in **Kapitel 5.6.** dargestellte Untersuchung bezieht sich auf die Fragen, ob Männchenquartiere in anderen Gebieten liegen als Weibchenquartiere und ob männliche Wasserfledermäuse aufgrund ihres geringeren Nahrungsanspruchs während der Aufzuchtzeit ungünstigere Gebiete nutzen können als gravide bzw. laktierende Weibchen (Kapitel 3., Frage vi.). Die Resultate dieser GIS-gestützten Habitatanalyse belegen, dass Männchenquartiere in klimatisch und nahrungsökologisch ungünstigeren Gebieten und weiter entfernt von den Jagdgebieten liegen als Weibchenquartiere. Es wird diskutiert, ob das territoriale Verhalten der Weibchen in guten Jagdgebieten die Männchen in schlechtere Jagdgebiete verdrängt, in deren Nähe sie Quartiere beziehen.

Die Untersuchung in **Kapitel 5.7.** behandelt die Frage, ob Paarungsquartiere der Wasserfledermaus im Sommerlebensraum existieren und das Verhalten von Männchen im Spätsommer auf Paarungsaktivität hinweist (Kapitel 3. Frage vii.). Die Studie belegt, dass vergleichsweise schwere,

fortpflanzungsbereite adulte Männchen im Spätsommer mehr Zeit in ihren Tagesquartieren verbringen als leichtere Individuen. Quartierfänge belegen zudem, dass solitäre männliche Wasserfledermäuse in dieser Zeit alleine oder mit Weibchen vergesellschaftet sind. Dieses Verhalten wird mit dem Verhalten anderer Fledermausarten verglichen, für die Paarungsquartiere und Paarungsaktivität in Sommerlebensräumen nachgewiesen wurden. Die mögliche Existenz von Paarungsquartieren im Sommerlebensraum wird diskutiert.

Die Untersuchungsergebnisse der vorliegenden Dissertation gestatten eine detaillierte Bewertung des saisonspezifischen Habitatanspruchs und der Lebensweise der Wasserfledermaus. Außerdem liefern sie wesentliche Befunde zum Verständnis der Ursachen der räumlichen Geschlechtertrennung im Sommerlebensraum sowie zum Zusammenhang zwischen Energie- bzw. Nahrungsbedarf, Territorialverhalten im Jagdgebiet und Habitatwahl der Geschlechter. Im Folgenden werden die im Rahmen der Dissertation gewonnenen Ergebnisse zusammen mit Literaturangaben diskutiert.

Saisonspezifischer Habitatanspruch und Lebensweise der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*)

Die annuelle Aktivitätsperiodik der Wasserfledermaus reflektiert die saisonal schwankende Nahrungsverfügbarkeit. Wenn im September die Insektenabundanz an den Gewässern deutlich abnimmt (Lewis & Taylor 1964, Morris & Brooker 1981, Titmus & Badcock 1981, Otto 1991), verlassen die ersten winterschlafbereiten Wasserfledermäuse die Sommerlebensräume (Kapitel 5.1.) und suchen die Winterquartiere auf (Degn 1989, Urbanczyk 1989, Lehnert 1993, Harrje 1994). In den Monaten November bis März steht den Wasserfledermäusen so gut wie keine Nahrung in den Sommerlebensräumen zur Verfügung, und die Tiere halten Winterschlaf (Bogdanowicz 1994, Altringham 2003, Nagel & Häussler 2003, Geiger & Rudolph 2004). Während des Winterschlafs wird der Energiebedarf aus den körpereigenen Fettreserven gedeckt, die kontinuierlich abgebaut werden (Ewing et al. 1970, McNab 1982, Thomas 1995, Kunz et al. 1998, Speakman & Rowland 1999). Bei Beendigung des Winterschlafes (Ende März/April) sind die Tiere daher ca. 40 % leichter als zu Beginn (Kapitel 5.2., Harrje 1994).

Erst wenn die Insektenabundanz an den Gewässern Ende März wieder ansteigt (Lewis & Taylor 1964, Morris & Brooker 1981, Titmus & Badcock 1981, Otto 1991), verlassen die Tiere die Winterquartiere und wandern in die Sommerlebensräume (Kapitel 5.1., Dietz & Fitzenräter 1996). Dort schließen sich die graviden Weibchen in Wochenstubenkolonien zusammen. Als Quartiere dienen zumeist Baumhöhlen, in denen Gruppen von bis zu 144 Individuen zu finden sind (Kapitel 5.6., Geiger 1992, Dietz 1998, Boonman 2000). Männchen treten nur selten in den Wochenstuben auf.

Demgegenüber wurden aus verschiedenen Regionen Europas Wasserfledermauspopulationen beschrieben, die ausschließlich oder überwiegend aus Männchen bestehen (Kapitel 5.1., Leuzinger & Brossard 1994, Russo 2002, Altringham 2003, Dietz & Encarnação in Vorbereitung). Die Ursachen dieser sommerlichen Geschlechtertrennung werden separat diskutiert (siehe Seite 118).

Die Geburt der Jungtiere erfolgt in der zweiten Junihälfte. Nach einer Säugezeit von etwa 45 Tagen ist es für die dann selbstständigen Jungtiere überlebenswichtig, bis Ende Oktober die für den Winterschlaf erforderlichen Fettreserven aufzubauen. Ab Mitte Juli bis zum Verlassen des Sommerlebensraums Ende Oktober nehmen die Jungtiere kontinuierlich an Körpermasse zu. Im Oktober kann kein Unterschied in der Körpermasse zwischen juvenilen und adulten Männchen mehr festgestellt werden (Kapitel 5.2.). In dieser Zeit können die juvenilen Männchen bereits geschlechtsreif werden. Allerdings erreicht die Ausdehnung ihrer Nebenhoden nicht die Werte adulter Männchen (Kapitel 5.3. und 5.4.). Nach Speakman & Racey (1986) ist die Qualität des Sommerlebensraumes (Nahrungsverfügbarkeit) ein Kriterium, welches über den Zeitpunkt des Eintretens der Geschlechtsreife entscheidet.

Neben dem Aufbau von Fettreserven für den Winterschlaf ist es für die Jungtiere notwendig, die potentiellen Winterquartiere vor dem Winterschlaf kennen zu lernen. Ein aktives „Suchverhalten“ der Jungtiere nach geeigneten Winterquartieren ist bei Wasserfledermäusen eher unwahrscheinlich, da die Erfolgchancen solcher Suchen bei der niedrigen Quartierdichte in Mitteleuropa gering sind. Daher sind zwei Verhaltensweisen bei Jungtieren wahrscheinlicher: (1) „Folgeverhalten“: Die Jungtiere bleiben so lange bei den Weibchen, bis diese zu den Winterquartieren wandern; und (2) „Erkundungsverhalten“: Die Jungtiere weisen eine erhöhte Mobilität und Kontaktfreudigkeit auf und werden auf diese Weise auf die Schwarmaktivität adulter Männchen im Spätsommer an Winterquartieren aufmerksam („Spätsommerschwarmphase“: siehe unten).

Für die unter (2) genannte Möglichkeit spricht die höhere Mobilität männlicher Jungtiere im Vergleich mit adulten Tieren und weiblichen Jungtieren (Kapitel 5.1., Geiger 1992, eigene Beobachtung), die höhere Dichte männlicher als weiblicher Jungtiere an den Winterquartieren im Spätsommer (Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, eigene Beobachtung) und die geringere Wiederfangrate männlicher Jungtiere verglichen mit adulten Tieren und weiblichen Jungtieren am Markierungsort in der zweiten saisonalen Aktivitätsperiode (Kapitel 5.1., Geiger 1992, eigene Beobachtung). Ein weiterer möglicher Vorteil des „Erkundungsverhaltens“ für die männlichen Jungtiere ist, dass sie so Kenntnis von anderen potentiellen Sommerlebensräumen erhalten, die sie in ihrem 2. Lebensjahr nutzen können, wenn sie sich wegen des agonistischen Verhaltens der Weibchen (siehe unten) nicht mehr im Sommerlebensraum ihrer Geburt halten können.

Demgegenüber könnte für die weiblichen Jungtiere das „Folgeverhalten“ vorteilhafter sein, da sie auf diese Weise eine engere Bindung zur Wochenstubengesellschaft aufbauen. Da auch weibliche Fledermäuse schon im Jahr ihrer Geburt geschlechtsreif werden können (Crichton & Krutzsch 2000) und Kopulationen im Winterquartier häufig beobachtet werden (Eisentraut 1949, Roer & Egsbaek 1966, 1969, Grimmberger et al. 1987, Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994, Gebhart 1997), können weibliche Jungtiere schon in der zweiten saisonalen Aktivitätsperiode trächtig sein (eigene Beobachtung). Ihr Reproduktionserfolg hängt neben ihrer körperlichen Konstitution auch von der erfolgreichen Etablierung in einer Wochenstubenkolonie ab. Durch das „Folgeverhalten“ würden weibliche Jungtiere von den adulten Weibchen nicht nur auf die Winterquartiere aufmerksam gemacht werden, sondern auch mögliche Paarungsquartiere kennen lernen (siehe unten). An potentiellen Paarungsquartieren im Sommerlebensraum konnte kein „Balzverhalten“ der solitären Männchen beobachtet werden. Die Vergesellschaftung in diesen Quartieren bestand allerdings oft aus einzelnen Männchen, adulten Weibchen und überwiegend weiblichen Jungtieren. Dies deutet darauf hin, dass die adulten Weibchen diese Quartiere kennen und aktiv aufsuchen (Kapitel 5.7.).

Ende August/September sind die Männchen der Wasserfledermaus maximal fortpflanzungsbereit (Kapitel 5.3. und 5.4.) und zeigen ein Quartierverhalten, welches dem Verhalten territorialer Männchen anderer Fledermausarten an Paarungsquartieren gleicht (Kapitel 5.7., Gebhard 1997, Zahn & Dippel 1997). Möglicherweise existieren auch bei der Wasserfledermaus Paarungsquartiere im Sommerlebensraum, die von solitären Männchen verteidigt werden. Der Fortpflanzungserfolg „balzender“ Fledermausmännchen dürfte entscheidend von ihrer Konstitution und der nächtlichen Aufenthaltsdauer im Paarungsquartier abhängen. Eine gute Konstitution bedingt einen reduzierten Aufwand zur Nahrungsaufnahme. Entsprechend halten sich schwere (fortpflanzungsbereite) Männchen nachts länger im Quartier auf als leichte (Kapitel 5.7.). Eine längere Aufenthaltsdauer ist mit einer höheren Antreffwahrscheinlichkeit der Weibchen verbunden (Gebhard 1997, Zahn & Dippel 1997). Männliche Wasserfledermäuse erreichen ihre optimale Konstitution hinsichtlich Körpermasse und Fortpflanzungsbereitschaft mit drei Jahren (Kapitel 5.4.).

Ein weiterer Einflussfaktor auf den Fortpflanzungserfolg der Männchen ist die Nähe des „Paarungsquartieres“ zu den Weibchen. Männliche Fledermäuse die im Sinne einer „ressource-defense-polygyny“-Strategie Paarungsquartiere besetzen aber kein Balzverhalten zeigen, müssen von den Weibchen aufgesucht werden (Gebhard 1997, Zahn & Dippel 1997). Die Wahrscheinlichkeit des Aufsuchens dieser Quartiere durch Weibchen dürfte mit zunehmender Entfernung von den Wochenstubengebieten abnehmen. Bei Wasserfledermäusen konnte an potentiellen Paarungsquartieren kein Balzverhalten solitärer Männchen festgestellt werden (Kapitel 5.7.). Es wurde ferner nachgewiesen, dass männliche Wasserfledermäuse in potentiellen Wochenstubengebieten eine

bessere Konstitution aufweisen und einen höheren Fortpflanzungserfolg haben als außerhalb (Russo 2002, Senior et al. 2004).

Die Winterquartiere werden ab Anfang September von winterschlafbereiten Tieren besiedelt. Dabei besteht die Tendenz, dass Weibchen vor Männchen, Adulte vor Juvenilen und schwere Tiere vor leichten die Winterquartiere aufsuchen (Lehnert 1993, Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994). Diese Reihenfolge könnte dadurch begründet sein, dass Weibchen in den nahrungsökologisch günstigeren Wochenstubengebieten schneller die erforderlichen Körperreserven aufbauen können, als Männchen in ungünstigeren Sommerlebensräumen. Zudem befinden sich die Jungtiere im Spätsommer noch teilweise im Wachstumsprozess und können somit erst später körpereigene Fettreserven für den Winterschlaf anlegen. Das maßgebliche Kriterium für die Winterschlafbereitschaft ist das Erreichen eines Mindest-Körpergewichts. Zu einem bestimmten Zeitpunkt im Herbst (Ende Oktober) ist die Nahrungsverfügbarkeit in den Sommerlebensräumen allerdings so gering, dass kein weiterer Aufbau von Fettreserven mehr möglich ist und auch „zu leichte“ Tiere die Winterquartiere aufsuchen müssen (Altringham 1996, Gebhard 1997).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Entwicklung physiologischer Merkmale sowie Verhalten und Lebensraumnutzung männlicher *Myotis daubentonii* an die klimatischen Verhältnisse Mitteleuropas angepasst sind. Alle energieaufwendigen Prozesse (Spermatogenese, Paarung, Aufbau von Körperfettreserven) laufen in den Monaten mit ausreichendem Nahrungsangebot ab. Physiologische Energiesparmassnahmen (Torpor, Winterschlaf) ermöglichen es den Tieren, ihre Stoffwechselrate zu senken, um kurz- und längerfristige Nahrungsengpässe zu überdauern. Das Verhalten der Männchen ist an die saisonal unterschiedlichen Bedingungen angepasst, die sich aus dem Energiebedarf der Entwicklungsprozesse und dem Paarungsgeschehen ergeben. Außerdem sind männliche Wasserfledermäuse in der Lage, klimatisch und nahrungsökologisch ungünstigere Lebensräume zu besiedeln, die den Ansprüchen der Weibchen nicht genügen und für die Aufzucht der Jungen ungeeignet sind (siehe unten).

Kleinräumige Geschlechtertrennung bei Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*)

Bei einer Reihe europäischer Fledermausarten wird zur Wochenstubenzeit eine großräumige Geschlechtertrennung beobachtet, als deren Hauptursachen geographische und klimatische Faktoren angesehen werden (Stutz & Haffner 1986, Kronwitter 1988, Petersons 1990, Schmidt 1994). Bei anderen Arten erfolgt die Separierung von Weibchen und Männchen dagegen vergleichsweise kleinräumig, möglicherweise hervorgerufen durch die Verteilung des Quartier- und Nahrungsangebotes und die innerartliche Konkurrenz um diese Ressourcen (Rudolph & Liegl 1990, Barclay 1991, Güttinger 1994, Leuzinger & Brossard 1994, Altringham 2003).

Untersuchungen an drei Wasserfledermauspopulationen im „mittleren Lahntal“ in den Jahren 1992 bis 2003 belegten kleinräumige Unterschiede in der Zusammensetzung von Wasserfledermausvorkommen (Relation Weibchen/Männchen 0,15:1, 1,1:1 und 5,3:1; Abbildung 7), welche sich im Jahresverlauf jeweils nur unwesentlich veränderten (Dietz & Encarnaç o in Vorbereitung). Vergleichbare Unterschiede in der r umlichen Verteilung m nnlicher und weiblicher Wasserflederm use in Jagdgebieten sind auch f r mehrere europ ische Regionen beschrieben worden (Leuzinger & Brossard 1994, Russo 2002, Altringham 2003). Es wird vermutet, dass Sommergebiete von *Myotis daubentonii* mit hohem M nnchenanteil im Vergleich zu Wochenstubengebieten (Nutzung  berwiegend durch gravide bzw. laktierende Weibchen) klimatisch bzw. nahrung kologisch ung nstigere Lebensr ume darstellen (Leuzinger & Brossard 1994, Encarnaç o 2001, Russo 2002, Altringham 2003).

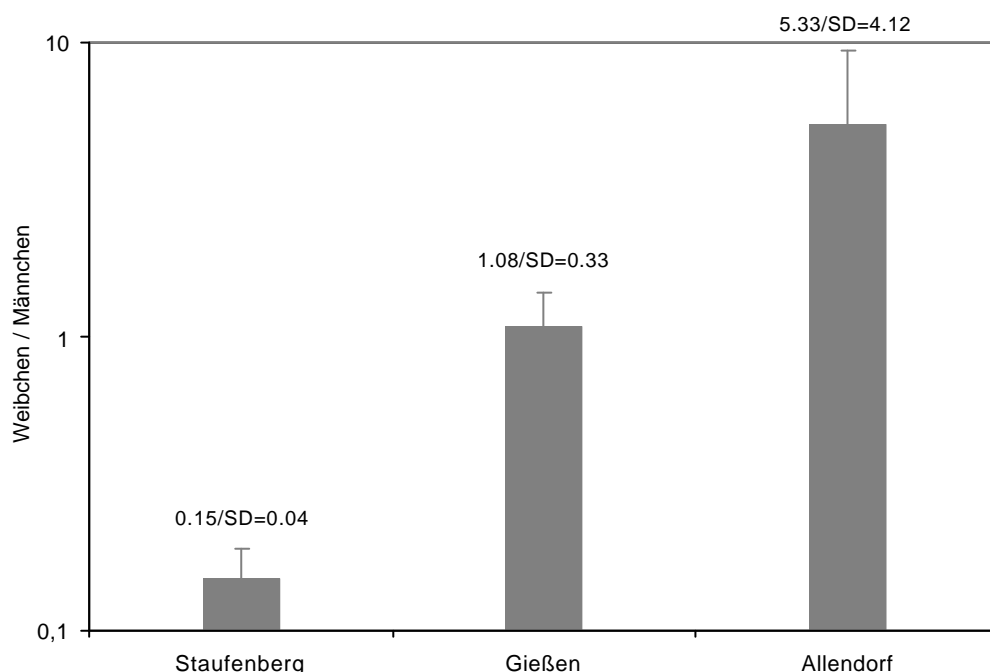


Abbildung 7: Geschlechterverh ltnis (Mittelwert und Standardabweichung, SD) in drei *M. daubentonii*-Sommerpopulationen des mittleren Lahntals. Die Daten beruhen auf Netzf ngen an den jeweiligen Flugrouten w hrend der saisonalen Aktivit tsperiode der Jahre 1992 bis 2003 (Staufenberg: n = 688 Individuen, Gießen: n = 864 Ind., Allendorf (Lahn): n = 168 Ind.; aus Dietz & Encarnaç o, in Vorbereitung).

Territorialverhalten als Ursache der Geschlechtertrennung

Wesentliche Ursache f r die unterschiedliche r umliche Verteilung der Geschlechter zur Wochenstubenzeit d rfte territoriales Verhalten der Weibchen gegen ber den M nnchen sein. Hinweise auf territoriales Verhalten in Jagdgebieten zur Wochenstubenzeit liegen sowohl f r Wasserflederm use (Kapitel 5.5., Wallin 1961, Heimann 2001, Encarnaç o et al. 2002b) als auch f r andere

Fledermausarten vor (Barclay 1984, Rydell 1986, Balcombe & Fenton 1988). Auch der in Kapitel 5.6. belegte geringere Abstand der Wochenstubenquartiere von ertragreichen Jagdgebieten im Vergleich mit Männchenquartieren stützt die Annahme, dass weibliche Wasserfledermäuse Männchen aus den Gunstgebieten verdrängen. Mit dieser Vorstellung im Einklang stehen die Beobachtungen der Untersuchung in Kapitel 5.5., nach denen Wasserfledermaus-Weibchen zur Wochenstubenzeit ihre individuellen Jagdgebiete gegenüber Männchen verteidigen. Auch jagen Männchen vergleichsweise kürzer als Weibchen und wechseln häufiger als diese zwischen verschiedenen Jagdarealen (eigene Beobachtungen). Diese Befunde legen nahe, dass sich Wasserfledermaus-Weibchen dominant gegenüber Männchen verhalten und diese in ertragsärmere Jagdgebiete abdrängen.

Das Auftreten vieler adulter Männchen an Winterquartieren während der „Spätsommerschwarmphase“ (Urbanczyk 1989, Degn 1989, Harrje 1994, Kallasch & Lehnert 1994) ist möglicherweise ebenfalls eine Reaktion auf einen starken Konkurrenzdruck in den Sommerlebensräumen. Es ist vorstellbar, dass die an den Winterquartieren im Spätsommer schwärmenden Männchen von adulten Weibchen (Konkurrenz um Nahrungsressourcen) und dominanten Männchen (Konkurrenz um Nahrungsressourcen und Paarungsquartiere) aus den Sommerlebensräumen vertrieben wurden. Das in dieser Zeit erhöhte agonistische Verhalten männlicher Wasserfledermäuse im Jagdgebiet stützt diese Hypothese (Kapitel 5.5., Heimann 2001). Andere Autoren sind der Meinung, dass das Schwarmverhalten eher ein Hinweis auf eine „Massenbalz“ ist (Kallasch & Lehnert 1994). Gegen diese Hypothese spricht die Unterrepräsentation der Weibchen zu dieser Zeit an den Winterquartieren. Erst bei abnehmender Schwarmaktivität ab der ersten Septemberhälfte werden die Winterquartiere von den winterschlafbereiten Weibchen aufgesucht (Harrje 1994).

Gesteigertes agonistisches Verhalten durch erhöhten Nahrungsbedarf

Agonistisches Verhalten im Jagdgebiet wird im Allgemeinen als Territorialverhalten zur Monopolisierung von Nahrungsressourcen gewertet (Kapitel 5.5., Wallin 1961, Barclay 1984, Rydell 1986, Balcombe & Fenton 1988). Der Nahrungsbedarf von Wasserfledermäusen unterliegt deutlichen saisonalen und geschlechtsspezifischen Schwankungen, die durch den Zeitpunkt und den Ablauf energieaufwendiger Prozesse (Gravidität, Laktation, Spermatogenese, Paarung, Aufbau von Fettreserven) beeinflusst werden (Altringham 1996, Gebhard 1997).

Fledermausweibchen haben während Hochträchtigkeit und Laktation (Mitte Mai bis Mitte Juli) einen deutlich höheren Energiebedarf als Männchen (Kapitel 5.5., Racey & Speakman 1987, Kurta et al. 1989) und nehmen entsprechend mehr Nahrung zu sich [*Myotis lucifugus* (Anthony & Kunz 1977), *Myotis velifer* (Kunz 1974), *Myotis daubentonii* (Dietz 1998)]. Männchen haben in dieser Zeit einen

geringen Nahrungsbedarf (Kapitel 5.5.), da sie kaum Körperfettreserven aufbauen (Kapitel 5.2.) und sich in einem sexuellen Ruhezustand befinden (Kapitel 5.3.). Wasserfledermausweibchen sind wegen ihres hohen Nahrungsbedarfs zur Wochenstubenzeit auf die Nutzung besonders ergiebiger Nahrungsquellen angewiesen. Dies gilt während der Laktationsperiode umso mehr, als die Weibchen ein bis zwei Mal pro Nacht zum Säugen zu den Quartieren zurückkehren (eigene Beobachtung). Damit steht den Weibchen weniger Zeit für die Nahrungssuche zur Verfügung als Männchen. Vermutlich aus diesen Gründen zeigen gravide bzw. trächtige Weibchen eine gesteigerte Aggressivität gegenüber männlichen Wasserfledermäusen (Kapitel 5.5., Heimann 2001). Durch die Verdrängung der Männchen sichern sich die Weibchen den Zugang zu ergiebigeren Nahrungsgründen. Durch ihren geringen Nahrungsbedarf sind männliche Wasserfledermäuse im Frühsommer in der Lage, nahrungsökologisch ungünstigere Sommerlebensräume zu nutzen, in die sie verdrängt werden (Kapitel 5.1., Leuzinger & Brossard 1994, Russo 2002, Altringham 2003). Dort können sie auch Quartiere an klimatisch ungünstigeren Standorten und in größerer Entfernung von den Jagdgebieten beziehen (Kapitel 5.6.). Außerdem weisen die Männchen in den Sommermonaten eine deutlich höhere Mobilität (und damit einen höheren Energieverbrauch zur Lokomotion) auf als gravide bzw. laktierende Weibchen (Kapitel 5.1.).

In den Monaten Juli und August steigt der Energiebedarf adulter Männchen durch den Aufbau körpereigener Fettreserven (Kapitel 5.2.) und die Spermatogenese (Kapitel 5.3. und 5.4.) drastisch an. Diesen erhöhten Energiebedarf decken die Tiere durch längere Jagdzeiten. Ende Juli/August nehmen die Männchen etwa die gleich Menge an Nahrung zu sich wie laktierende Weibchen. Ende August erreichen männliche Wasserfledermäuse ihre maximale Fortpflanzungsbereitschaft und verkürzen drastisch ihre Jagdzeiten (Kapitel 5.3. und 5.5.). Möglicherweise beginnen sie in dieser Zeit bereits mit den Paarungsaktivitäten (Kapitel 5.7.). Von Juli bis September ist ein gegenüber dem Frühsommer gesteigertes agonistisches Verhalten männlicher Wasserfledermäuse zu beobachten. Wenn man bei der vergleichenden Betrachtung der „Vertreibungen“ männlicher Wasserfledermäuse aus dem Jagdgebiet die stark reduzierte Jagddauer Ende August/September mit berücksichtigt, dann ist die Aggressivität der Männchen in dieser Zeit am höchsten (Kapitel 5.5.). Dies ist vermutlich auf die Kombination eines hohen Nahrungsbedarfes mit dem Beginn der Paarungszeit zurückzuführen, da männliche Wasserfledermäuse möglicherweise auch um Paarungsquartiere im Sommerlebensraum konkurrieren (Kapitel 5.7.). Dies wäre eine mögliche Erklärung für das Auftreten vieler adulter Männchen an Winterquartieren während der „Spätsommerschwarmphase“ (siehe oben).

Geschlechtsspezifische Habitatwahl von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) im „mittleren Lahntal“

Während trächtige und laktierende Wasserfledermaus-Weibchen zur Wochenstubenzeit sehr standorttreu sind, weisen Männchen eine deutlich höhere Mobilität auf und können kurzfristig verschiedene Sommerlebensräume und Winterquartiere aufsuchen (Kapitel 5.1.). Männchen nutzen zudem ein breiteres Spektrum an Quartiertypen als trächtige bzw. laktierende Weibchen, die eindeutig Baumhöhlen bevorzugen (Kapitel 5.6 und 5.7., Dietz 1998, Boonman 2000, Encarnação et al. 2005b). So übertagten männliche Wasserfledermäuse oft einzeln oder in kleineren Gruppen in feuchtkühlen Tagesverstecken wie Mauerspalt (Kapitel 5.7., Nyholm 1965). Über die Gruppenzusammensetzung in den Sommerquartieren männlicher Wasserfledermäuse lagen, im Gegensatz zu Wochenstubenkolonien, bislang nur wenige Informationen vor (Geiger 1992, Bogdanowicz 1994, Roer & Schober 2001). Die Untersuchungen in Kapitel 5.6. und 5.7. sowie ergänzende Studien (Encarnação et al. 2005b) liefern zusätzliche Daten.

Zur Prüfung der Hypothese, dass ausschließlich von adulten Männchen genutzte Quartiere (Männchenquartiere, MQ) in ungünstigeren Lebensräumen liegen als Quartiere, die nur oder teilweise von graviden bzw. laktierenden Weibchen genutzt werden (Wochenstubenquartiere, WQ), wurden in Kapitel 5.6. die Lage und die Landschaftsstrukturen in der Umgebung solcher Quartiere untersucht. Eine ergänzende Untersuchung zeigte außerdem, dass männliche Wasserfledermäuse im Sommer ein sehr flexibles Quartierverhalten zeigen und neben Baumhöhlen auch andere Strukturen (z.B. Mauerspalt und ufernahe Krautschicht, Abbildung 8 und 9) zum Übertragen nutzen. Demgegenüber befanden sich alle im Untersuchungsgebiet gefundenen Wochenstuben in Baumhöhlen (Kapitel 5.6., Encarnação et al. 2005b).

Die Gruppen in Sommerquartieren mit adulten Männchen variierten deutlich hinsichtlich Individuenzahl, Geschlechterverteilung und Altersstruktur. Zur Wochenstubenzeit wurden MQ mit bis zu 51 adulten Individuen in Baumhöhlen nachgewiesen (Kapitel 5.6., Encarnação et al. 2005b; Abbildung 10).



Abbildung 8: Wasserfledermausquartier in einer Mauerspalte auf der Unterseite einer Bachbrücke bei Gießen. Am 13.9.2003 wurden in diesem Quartier 21 Wasserfledermäuse (6 adulte Männchen und 15 Jungtiere) durch Fang nachgewiesen (siehe auch Abbildung 10). Am 31.08.2004 konnte dort eine potentielle Paarungsgesellschaft mit 7 Individuen (1 adultes Männchen, 3 adulte Weibchen und 3 Jungtiere) abgefangen werden (siehe Kapitel 5.7.) (aus Encarnação et al. 2005b).



Abbildung 9: Tagesversteck eines adulten Männchens auf dem Boden in der krautigen Randvegetation eines Teiches in ca. 15 cm Entfernung von der Uferböschung. Das Versteck konnte am 8.7.2003 durch Telemetrie gefunden werden (aus Encarnação et al. 2005b).

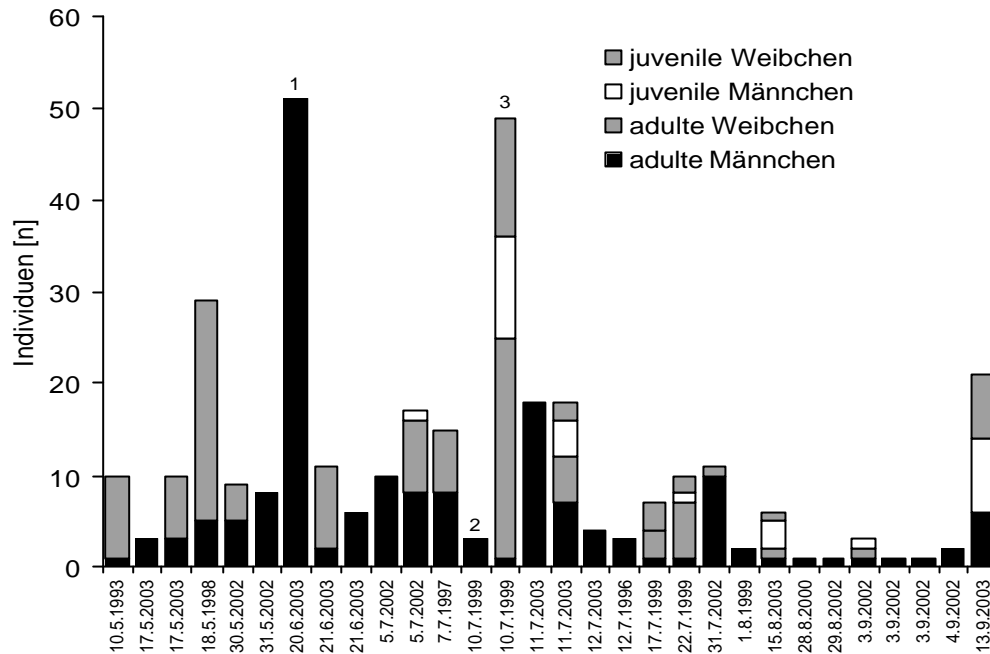


Abbildung 10: Gruppenzusammensetzung von *M. daubentonii* in Quartieren mit adulten Männchen. Die Zusammensetzung variierte im Sommer deutlich hinsichtlich Größe (1 – 51 Ind.) und Alterstruktur (2 – 100 % adulte Männchen). Die hohe Variabilität hinsichtlich der Quartiernutzung adulter Männchen zur Wochenstubenzeit wird durch drei Quartierfänge (1-3) am 20.6.2003 bzw. 10.7.1999 illustriert (aus Encarnação et al. 2005b).

Die Untersuchung ergab ferner, dass zwischen Männchen und graviden bzw. laktierenden Weibchen zur Wochenstubenzeit Unterschiede hinsichtlich der Lebensraum-Struktur existieren. So konnten in der Umgebung der WQ signifikant mehr Gehölz-Fläche, mehr Fläche stehender Gewässer und mehr Lahnfläche nachgewiesen werden. Auch hinsichtlich der Lage konnten Unterschiede zwischen den MQ und WQ festgestellt werden. So lagen WQ signifikant näher an der Lahn (tendenziell auch näher an Bächen) und in geringerer Höhe über NN. Ferner wurde festgestellt, dass die Höhlenbaumdichte in der unmittelbaren Umgebung der Quartierbäume (Wochenstuben, Männchengruppen und gemischte Gruppen) erhöht war (Kapitel 5.6., Encarnação 2005b).

Die Wasserfledermaus bezieht im Sommerhalbjahr vorzugsweise Quartiere in wald- und gewässerreichen Niederungen mit älteren Waldbeständen, die einen hohen Laubholzanteil aufweisen (Bogdanowicz 1994, Altringham 2003, Nagel & Häussler 2003, Geiger & Rudolph 2004). Eine Zunahme der Höhlenbaumdichte mit dem Bestandesalter eines Waldes wurde von Frank (1997) dokumentiert. Seine Befunde und die der eigenen Untersuchungen (Kapitel 5.6., Encarnação 2005b) weisen darauf hin, dass für Wasserfledermäuse die Höhlenbaumdichte ein entscheidender Faktor bei der Wahl ihrer Quartiergebiet ist. Wochenstuben von *M. daubentonii* befinden sich in der Regel in Spechthöhlen in Laubbäumen (z.B. Boonman 2000). Die Bildung kopfstarker Wochenstubenkolonien in größeren Höhlen hängt vermutlich mit den sich daraus ergebenden thermoregulatorischen Vorteilen zusammen, die das

Wachstum der Föten positiv beeinflussen und den Jungtieren die Aufrechterhaltung ihrer Körpertemperatur erleichtern (Kurta et al. 1989). Bei graviden bzw. laktierenden Wasserfledermaus-Weibchen konnte ein zeitweiliges Absenken der Körpertemperatur zur Energieeinsparung nicht festgestellt werden (Dietz & Kalko in Vorbereitung), wahrscheinlich weil dies die Fötalentwicklung verlangsamen bzw. die Milchproduktion reduzieren würde (Swift & Racey 1983, Wilde et al. 1999). Männchen sind in der Auswahl von Tagesverstecken flexibler, was vermutlich darauf zurückzuführen ist, dass sie, im Gegensatz zu trächtigen Weibchen, ihre Körpertemperatur nicht aufrechterhalten müssen. Weibchen stellen somit während Trächtigkeit und Jungenaufzucht höhere Ansprüche an die Quartiere als Männchen.

Wasserfledermäuse ernähren sich von Insekten, die sie an bzw. über der Wasseroberfläche erbeuten (Kapitel 5.5., Kalko & Schnitzler 1989). Infolge dieser Nahrungs-Spezialisierung ist eine Konzentration der Quartiere von *M. daubentonii* in Gewässernähe zu erwarten. Im Einklang mit dieser Vorstellung konnte gezeigt werden, dass die räumliche Verbreitung jagender Wasserfledermäuse mit der Gewässerverteilung korreliert und die Anzahl jagender Individuen in einem Gebiet mit der nutzbaren Gewässerfläche ansteigt (Moeschler & Ruedi 1995, Dietz & Encarnação in Vorbereitung). Wesentliche Faktoren der Eignung eines Gewässers als Jagdgebiet für Wasserfledermäuse sind seine Entfernung zum Quartiergebiet und der Grad der Uferbeschattung (Bustelli 1993).

Das Lahntal stellt einen klimatischen Gunstraum dar, der sich gegenüber dem Umland durch geringere jährliche Niederschläge und höhere Temperaturen auszeichnet. Das zentral im Untersuchungsgebiet gelegene „Gießener Becken“ weist im Vergleich mit den umgebenden Höhenlagen eine höhere mittlere Lufttemperatur im Juni (siehe Einleitung: Abbildung 3), eine größere Zahl von Tagen mit mittleren Temperaturen von mindestens 5 °C bzw. 10 °C und geringere Niederschläge während der Vegetationsperiode auf (siehe Einleitung: Abbildung 4). Die im Vergleich mit den MQ im Durchschnitt 50 m tiefer gelegenen WQ im Untersuchungsgebiet dürften damit deutlich wärmere Standorte darstellen. Mehrere Studien haben gezeigt, dass die klimatischen Bedingungen in einem Habitat die Embryonalentwicklung, den Geburtszeitpunkt und die Jungtiersterblichkeit von Fledermäusen beeinflussen (Kunz 1974, Ransome 1994, McOwat & Andrews 1995). In der Ost-Schweiz konnte für *Myotis myotis* gezeigt werden, dass WQ bevorzugt in wärmeren Gebieten liegen (Güttinger 1994). Die Untersuchung von Russo (2002) lieferte erste Hinweise darauf, dass die Quartierstandorte weiblicher *M. daubentonii* tiefer liegen als die von Männchen. Dies konnte die in Kapitel 5.6. dargestellte Untersuchung bestätigen.

Die Reproduktionsleistung der Wasserfledermaus-Wochenstubenkolonien dürfte hauptsächlich von zwei Faktorenkomplexen abhängig sein. Dies sind der Zugang zu ergiebigen Nahrungsquellen, der den vergleichsweise hohen Energiebedarf reproduzierender Weibchen sichert, und die Verfügbarkeit

klimatischer Gunsträume (mit höheren Lufttemperaturen und geringeren Niederschlägen), die eine erfolgreiche Jungenaufzucht gewährleistet. In Kapitel 5.6. konnten gezeigt werden, dass in der Umgebung der WQ der Gewässerflächenanteil höher ist als in der Umgebung der MQ. Ferner liegen die WQ in geringerer Höhe über NN sowie in geringerer Entfernung zur Lahn als MQ. Ob dem Nahrungsangebot oder den klimatischen Bedingungen eine höhere Bedeutung für die Lage der WQ zukommt, kann nicht entschieden werden, da die ernährungsökologisch günstigen Gebiete im Untersuchungsgebiet auch die klimatisch begünstigten sind. So befinden sich alle untersuchten Wochenstuben im Lahntal. Die anderen gesicherten Unterschiede zwischen WQ und MQ (Höhenlage, Gewässerfläche und Gehölze in der Umgebung) lassen sich auf diesen Lageunterschied zurückführen.

Die Ergebnisse dieser und anderer Studien belegen eine sommerliche Geschlechtertrennung bei Wasserfledermäusen und Unterschiede in der Quartierwahl, der Vergesellschaftungen in den Quartieren und der Qualität der von Männchen bzw. Weibchen genutzten Sommerlebensräume. Die Ursache für diese inhomogene Verteilung der Geschlechter zur Wochenstubenzeit ist vermutlich agonistisches Verhalten der Weibchen gegenüber Männchen, wodurch die anspruchsloseren Männchen in suboptimale Gebiete verdrängt werden.

7. Konsequenzen für Habitatschutz und Landschaftsplanung

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse belegen, dass das Geschlechterverhältnis einzelner Fledermauspopulationen in europäischen Sommerlebensräumen in Abhängigkeit von der Habitatqualität stark variiert. Neben „Wochenstubegebieten“ mit einem hohen Weibchenanteil treten „Männchengebiete“ mit einem überdurchschnittlich hohen Männchenanteil und nur wenigen adulten Weibchen auf. Bislang wurde in der „Conservation Biology“ insbesondere auf die „Wochenstubegebieten“ geachtet, während die „Männchengebiete“ wenig Beachtung fanden. Ein großes Populationssegment blieb dadurch unberücksichtigt. Im Rahmen dieser Studie konnte gezeigt werden, dass die Ausbildung der „Männchengebiete“ eine Reaktion auf vielfältige ökologische Zusammenhänge ist, die sich nicht auf eine Population in einem Sommerlebensraum beschränken.

Die in Kapitel 5.1. nachgewiesenen Bewegungen von Wasserfledermäusen zwischen „Männchengebieten“ und „Wochenstubegebieten“ im Sommer zeigen, dass „Männchengebiete“ möglicherweise bisher unerkannte Funktionen erfüllen. Möglicherweise dienen die Ortswechsel der Männchen der Erkundung von Ressourcen (Paarungsquartiere) in der Nähe der Weibchen. Auf diese Weise würden die männchendominierten Populationen in größerer Entfernung zu den Wochenstubegebieten eine Art „Reservebank“ darstellen und „nachrückende“ Männchen den Genpool der Wochenstubeengesellschaft auffrischen. Die Kenntnisse zum Paarungsgeschehen bei europäischen Fledermäusen sind sehr lückenhaft, so dass bislang für viele Arten keine befriedigenden Aussagen zur Hauptpaarungszeit und zum Hauptpaarungsort möglich sind. Die in den Kapiteln 5.3. und 5.7. geschilderten Befunde legen nahe, dass sich Wasserfledermäuse schon im Spätsommer paaren. Die in der Forschung bislang vernachlässigten „Männchengebiete“ sollten bei zukünftigen Untersuchungen stärker berücksichtigt werden, denn vermutlich spielen männchendominierte Populationen eine wichtige Rolle im Fortpflanzungsgeschehen europäischer Fledermausarten. Außerdem sind weiterführende Untersuchungen zu den Verknüpfungen der verschiedenen Teillebensräume und den Verbindungen zwischen Fledermauspopulationen notwendig, um den indirekten Einfluss von Landschaftseingriffen in Sommerlebensräumen auf benachbarte Populationen besser abschätzen zu können.

In der Eingriffsregelung von Planungsvorhaben wird meist darauf geachtet, dass Störungen während der Wochenstubezeit vermieden werden. Diese Regelung wird durch die Sicherung des Reproduktionserfolges der Weibchen begründet, die in dieser Zeit stör anfälliger sind und einen erhöhten Energie- und Nahrungsbedarf haben. Der alleinige Nachweis von männlichen Fledermäusen in einem Gebiet spielt in der Landschaftsplanung meist nur eine untergeordnete Rolle und wird in der Regel nur am Rande berücksichtigt. In Kapitel 5.5. konnte nachgewiesen werden, dass männliche Fledermäuse zu einem späteren Zeitpunkt im Jahr einen vergleichbar hohen Energie- und

Nahrungsbedarf haben wie Weibchen während der Säugeperiode. In dieser Zeit würden anthropogene Störungen auch für Männchen eine starke Belastung darstellen. Vor jedem Eingriff in den Sommerlebensraum einer Fledermauspopulation sind daher genaue Abwägungen auf der Basis fundierter populationsspezifischer Daten erforderlich. Bei Vorlage eines Reproduktionsnachweises sind insbesondere von Mitte Mai bis Mitte Juli (späte Graviditätsphase bis Entwöhnung der Jungtiere, hoher Nahrungsbedarf der Weibchen) Störungen zu vermeiden. Sollte die ansässige Population deutlich von Männchen dominiert werden und einen hohen Anteil ortstreuer Individuen aufweisen, sind in den Monaten Juni bis September (Spermatogenese und Paarung, hoher Nahrungsbedarf der Männchen) Eingriffe zu unterlassen. Aus nahrungsökologischer Betrachtungsweise sind die Wintermonate (November bis Februar) die beste Zeit, um Eingriffe in Sommerlebensräumen von Fledermäusen durchzuführen. Ist ein Eingriff im Sommerlebensraum während der saisonalen Aktivitätsperiode (März bis Oktober) nicht zu vermeiden, ist die Umsetzung in den Monaten März/April, sowie September/Oktober für die gesamte Fledermauspopulation am verträglichsten. Dabei sind direkte Beeinträchtigungen der Tiere (z.B. in den Tagesquartieren) zu vermeiden.

8. Forschungsperspektiven

Auf der Basis der vorliegenden Untersuchungsergebnisse lassen sich weiterführende Forschungsansätze in den Bereichen Reproduktionsökologie, Landschaftsökologie und Nahrungsökologie formulieren.

Die Kenntnisse zur Reproduktionsbiologie europäischer Fledermausarten sind bislang lückenhaft, und konkrete Informationen zum Paarungsgeschehen existieren nur für wenige Arten. Verantwortlich dafür sind die eingeschränkten Beobachtungsmöglichkeiten des Paarungsgeschehens. Gerade bei Baumhöhlen-bewohnenden Fledermausarten bieten das Auffinden und Erreichen der Quartiere große Probleme, die nur durch hohen zeitlichen und personellen Aufwand zu lösen sind. Ein weiteres Problem ist die Störanfälligkeit der Fledermäuse in den Quartieren. Es ist nahezu unmöglich, geräuschlos die Quartieröffnung zu erreichen bzw. unbemerkt Verhaltensbeobachtungen am bzw. im Quartier durchzuführen. Beides wäre aber notwendig, um das unbeeinflusste Verhalten der Tiere zu studieren. Im Rahmen dieser Untersuchung konnten potentielle Paarungsquartiere der Wasserfledermaus nachgewiesen werden (Kapitel 5.3. und 5.7.). Bei Kenntnis dieser Quartiere können diese vor dem Bezug durch die Fledermäuse zur Paarungszeit mit Beobachtungsinstrumenten ausgerüstet werden, die eine ungestörte Verhaltensbeobachtung ermöglichen. Auf diese Weise sollen in weiterführenden Studien grundlegende Informationen zum Paarungsgeschehen von Wasserfledermäusen in den Sommerlebensräumen gesammelt werden.

Männliche Wasserfledermäuse unterscheiden sich sowohl hinsichtlich Mobilität (Kapitel 5.1.), Konstitution (Kapitel 5.2. bis 5.4.) und Verhalten (Kapitel 5.3., 5.5. und 5.7.). Das Verhalten männlicher Fledermäuse dient wesentlich dem Ziel, den eigenen Fortpflanzungserfolg zu maximieren (Gebhard 1997, Zahn & Dippel 1997). Durch molekularökologische Vaterschaftsanalysen soll der Fortpflanzungserfolg der verschiedenen Männchengruppierungen (ortstreue vs. vagabundierende Männchen (siehe Kapitel 5.1.), schwere vs. leichte Männchen (siehe Kapitel 5.2.), ≥ 3 Jahre vs. 1-2 Jahre alte Männchen (siehe Kapitel 5.4.), solitäre vs. vergesellschaftete Männchen (siehe Kapitel 5.7.)) vergleichend untersucht werden. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden 601 Wasserfledermäuse markiert und mittels einer Fang-Markierung-Wiederfang-Methode über mehrere Jahre dokumentiert. Vaterschaftsanalysen stehen in der Regel vor dem Problem, dass alle Jungtiere einer Saison und alle potentiellen Väter in der vorangegangenen Paarungszeit beprobt werden müssen, um eine ausreichend große Stichprobe zu erhalten. Auf der umfangreichen Datengrundlage der vorliegenden Langzeitstudie ist es durch die Kenntnis des Geburtsjahres einzelner Individuen bzw. der Anwesenheit adulter Männchen in den Jahren davor möglich, Vaterschaftsanalysen im Nachhinein durchzuführen und auf diese Weise die Datenbasis zu verbreitern.

Fledermäuse haben artspezifische Lebensraumanprüche. In Kapitel 5.6. konnten mittels GIS-gestützter Analyse geschlechtsspezifische Unterschiede in der Habitatqualität von Wasserfledermäusen erarbeitet werden. Die Lebensraumqualität beeinflusst allerdings nicht nur die Verteilung der Geschlechter, sondern vermutlich auch die Reproduktionsrate sowie die Größe und Dichte der Wochenstubenkolonien. Entsprechende Erkenntnisse konnten im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gewonnen werden (Encarnaçao, unveröffentlichte Beobachtung). Zur Klärung dieser Zusammenhänge sind weitere Untersuchungen notwendig, vor allem auch im Hinblick auf zukünftige Monitoringstrategien und den Habitatschutz von Fledermäusen. Durch weiterführende GIS-gestützte Habitatanalysen wird es möglich sein, die für die spezifische Habitatwahl verantwortlichen Lebensraumstrukturen herauszufiltern. Auf der Grundlage von Landschaftsdaten sollen dann Vorkommen, Verbreitung, Dichte, Reproduktionsrate und Konstitution verschiedener Fledermauspopulationen für bestimmte Regionen prognostiziert bzw. modelliert werden. Bei detaillierter Kenntnis der Landschaftsstrukturen in einem Sommerlebensraum ist es außerdem möglich, die Raumnutzung und das Verhalten von Fledermäusen zu prognostizieren und den Einfluss von Landschaftseingriffen zu modellieren.

In Kapitel 5.5. wurden die saisonalen Änderungen des nächtlichen Verhaltens von männlichen Wasserfledermäusen analysiert. Dabei konnte nachgewiesen werden, dass der Verlauf des saisonal schwankenden Nahrungsbedarfs männlicher Fledermäuse nicht mit dem Verlauf für die Weibchen übereinstimmt. Die Mechanismen, die zur Anpassung des Nahrungsbedarfs an die jahreszeitlich unterschiedliche Nahrungsverfügbarkeit führen, stellen einen weiteren interessanten Forschungsansatz dar. Insbesondere sollen in diesem Rahmen die Nutzungsstrategien verschiedener Arten innerhalb eines Sommerlebensraumes vergleichend analysiert werden. Neben den art- und geschlechtsspezifischen Untersuchungen zur Nahrungsökologie, bildet die Untersuchung interspezifischer Konkurrenz in ähnlichen Jagdhabitaten einen Schwerpunkt dieser Studien.

9. Literatur

- Agosta, S.J. (2002): Habitat use, diet and roost selection by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in North America: a case for conserving an abundant species. – *Mammal Rev.* 32, 179-198.
- Altringham, J.D. (1996): *Bats – Biology and Behaviour*. – Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Altringham, J. (2003): *British Bats*. – Harper Collins Publishers, London.
- Altringham, J.; D. Waters & R. Warren (1998): Managing river catchments for Daubenton's bats – catering for 'Two-pools Eddy'. – *Bat News*, 48, 2-3.
- Anthony, E.L.P. (1988): Age determination in bats. – In: *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, Ed. by Kunz, T.H., Smithsonian Institution Press, Washington D.C., London, 1-28.
- Anthony, E.L.P. & Kunz, T.H. (1977): Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. – *Ecology* 58, 775-786.
- Arnold, A., M. Braun, N. Becker & V. Storch (1998): Beitrag zur Ökologie der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) in Nordbaden. – *Carolinea* 56, 103-110.
- Arnold, A., M. Braun, N. Becker & V. Storch (2000): Zur Nahrungsökologie von Wasser- und Flughäutflodermäus in den nordbadischen Rheinauen. – *Carolinea* 58, 257-263.
- Austad, S.N. & K.E. Fischer (1991): Mammalian ageing, metabolism, and ecology: evidence from the bats and marsupials. – *J. Gerontol.* 46, B47-B53.
- Balcombe, J.P. & M.B. Fenton (1988): Eavesdropping by bats: The influence of echolocation call design and foraging strategy. – *Ethology* 79, 158-166.
- Barclay, R.M.R. (1984): Observations on the migration, ecology and behaviour of bats at Delta Marsh, Manitoba. – *Can. Field. Nat.* 98, 331-336.
- Barclay, R.M.R. (1991): Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. – *J. Anim Ecol.* 60, 165-178.
- Barclay, R.M.R. & L.D. Harder (2003): *Life Histories of Bats: Life in a Slow Lane*. – In: *Bat Ecology*, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 209-256.
- Barlow, K.E. & G. Jones (1997): Differences in songflight calls and social calls between two phonic types of the vespertilionid bat *Pipistrellus pipistrellus*. – *J. Zool. (London)* 241, 315-324.
- Battersby, J.E. & J.D. Greenwood (2004): Monitoring terrestrial mammals in the UK: past, present and future, using lessons from the bird world. – *Mammal Rev.* 34, 3-29.
- Beasley, L.J. & I. Zucker (1984): Photoperiod influences the annual reproductive cycle of the male pallid bat (*Antrozous pallidus*). – *J. Reprod. Fert.* 70, 567-573.
- Beasley, L.J. & I. Zucker (1986): Circannual cycles of body mass, food intake and reproductive condition in male Pallid bats. – *Phys. Behav.* 38, 697-702.
- Beck, A. (1991): Fecal analyses of european bat species. – *Myotis* 32/33, 109-119.
- Begon, M. (1979): *Investigating Animal Abundance: capture-recapture for biologists*. – E. Arnold (Publishers) Limited, London, 97.
- Begon, M.E., J.C. Harper & C.R. Townsend (1998): *Ökologie*. – Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Belwood, J.J. & M.B. Fenton (1976): Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). – *Can. J. Zool.* 54, 1674-1678.

- Belwood, J.J. & J.H. Fullard (1984): Echolocation and foraging behaviour in the Hawaiian hoary bat, *Lasiurus cinereus semotus*. – Can. J. Zool. 62, 2113-2120.
- Bogdanowicz, W. (1994): *Myotis daubentonii*. – Mammalian Species 475: 1-9.
- Boonman, M. (2000): Roost selection by noctules (*Nyctalus noctula*) and Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). – J. Zool. (London) 251, 385-389.
- Borowski, S. (1973): Variations in coat and colour in representatives of the genera *Sorex* L. and *Neomys* Kaup. – Acta Theriol. 18, 247-279.
- Boyce, M.S. (1984): Restitution of r- and K-selection as a model of density-dependent natural selection. – Annual Review of Ecology and Systematics 15, 427-447.
- Boye, P., M. Dietz & M. Weber (1999): Bats and bat conservation in Germany. – German Federal Agency for Nature Conservation, Bonn-Bad Godesberg.
- Boye, P., R. Hutterer & H. Benke (1998): Rote Liste der Säugetiere (Mammalia). – In: Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands, Ed. by Binot, M., Bless, R., Boye, P., Gruttke, H. & Pretschner, P., Schriftenr. Landschaftspfl. Natursch. 55.
- Bradbury, J.W. (1977): Social organization and communication. – In: Biology of bats (Vol. III), Ed. by Wimsatt, W.A., Academic Press, New York.
- Buchler, E.R. (1976a): A chemiluminescent tag for tracking bats and other small nocturnal animals. – J. Mamm. 57, 173-176.
- Buchler, E.R. (1976b): Prey selection in *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). – Am. Nat. 110, 619-628.
- Burland, T.M. (1998): Social organization and population structure in the Brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. – PhD thesis, University of Aberdeen.
- Bustelli, I. (1993): Habitatanalyse der Jagdgebiete von der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) über den Gewässern der Magadinoebene (Tessin). – Diploma thesis, ETH Zürich.
- Caswell, H. (1989): Life-history strategies. – In: Ecological Concepts, Ed. by Cherrett, J.M., Blackwell Scientific Publications, Oxford, 285-307.
- Caughley, G. (1994): Directions in conservation biology. – J. Anim. Ecol. 63, 215-244.
- Cervený, J. & P. Bürger (1989): Density and structure of the bat community occupying an old park at Žihobce (Czechoslovakia). – In: European Bat Research 1987, Ed. by Hanák, V., Horáček, I. & Gaisler, J., Charles University Press, Praha, 475-486.
- Churchfield, S. (1990): The Natural History of Shrews. – British Museum (Natural History), London.
- Courier, J.J. (1927): Etude sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez quelques mammifères à l'activité testiculaire périodique. – Arch. Biol. 37, 173-334.
- Crichton, E.G. (2000): Sperm Storage and Fertilization. – In: Reproductive Biology of Bats, Ed. by Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H., Academic Press, London, 295-321.
- Crichton, E.G. & P.H. Krutzsch (2000): Reproductive Biology of Bats. – Academic Press, London.
- Cryan, P.M., M.A. Bogan & J.S. Altenbach (2000): Effect of elevation on distribution of female bats in the Black Hills, South Dakota. – J. Mamm. 81, 719-725.
- Degn, H.J. (1989): Summer activity of bats at a large hibernaculum. – In: European Bat Research Symposium 1987, Ed. by Hanák, V., Horáček, I. & Gaisler J., Charles University Press, Praha, 523-526.

- Dieterlen, F. (2005): Ordnung Insektenfresser (Insectivora). – In: Die Säugetiere Baden-Württembergs, Band 2, Ed. by Braun, M. & Dieterlen, F., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 17-21.
- Dietz, M. (1998): Habitatansprüche ausgewählter Fledermausarten und mögliche Schutzaspekte. – Beitr. Akad. Natur- und Umweltschutz Bad.-Württ. 26, 27-57
- Dietz, M. (2000): Die Jagdstrategie von Wasserfledermausweibchen (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) während der Graviditäts- und Säugephase. – Mammal. Biol. 65 (Suppl.), 13-14.
- Dietz, M. & B. Fitzenräter (1996): Zur Flugroutennutzung einer Wasserfledermauspopulation (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Stadtbereich von Gießen. – Säugetierk. Inf. 4 (20), 107-116.
- Dietz, M. & J.A. Encarnação (in Vorb.): Distribution and population structure of Daubenton's bats - consequences for bat monitoring and conservation strategies.
- Dietz, M. & E.K.V. Kalko (in Vorb.): Seasonal changes in daily torpor patterns of free-ranging female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*).
- Duvergé, P.L., G. Jones, J. Rydell & R.D. Ransome (2000): Functional significance of emergence timing in bats. – Ecology 23, 32-40.
- Eisentraut, M. (1949): Beobachtungen über Begattungen bei Fledermäusen im Winterquartier. – Zool. Jb. Syst. 78, 297-300.
- Emlen, S.T. & L.W. Oring (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. – Science 197, 215-223.
- Encarnação, J.A. (2001): Untersuchungen zur Ökologie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) in Teilbereichen des Gießener Lahntals. – Diploma thesis, Justus-Liebig-University of Gießen.
- Encarnação, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002b): Einflussfaktoren auf die Jagdaktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*). – Mammal. Biol. 67 (Suppl.), 10-11.
- Encarnação, J.A., M. Dietz, U. Jasnoch, D. Holweg, U. Kierdorf & V. Wolters (2005b): Geschlechtsspezifische Quartiergebietswahl bei Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) im Sommer: Erste Ergebnisse einer GIS-basierten Analyse. – Nyctalus (N.F.) 9, in press.
- Entwistle, A.C., P.A. Racey & J.R. Speakman (1998): The reproductive cycle and determination of sexual maturity in male brown long-eared bats, *Plecotus auritus* (Chiroptera: Vespertilionidae). – J. Zool. (London) 244, 63-70.
- Erkert, H.G. (1982): Ecological Aspects of Bat Activity Rhythms. – In: Ecology of Bats, Ed. by Kunz, T.H., Plenum Press, New York, London, 201-242.
- Ewing, W.G., E.H. Studier & M.J.O'Farrell (1970): Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. – Comp. Biochem. Physiol. 36, 119-129.
- Fenton, M.B. (1982): Echolocation, Insect Hearing, and Feeding Ecology of Insectivorous Bats. – In: Ecology of Bats, Ed. by Kunz, T.H., Plenum Press, New York, London, 261-286.
- Fenton, M.B. (1984): Sperm competition? The case of vespertilionid and rhinolophid bats. – In: Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. Ed. by R.L. Smith, Academic Press, New York.
- Fenton, M.B. (1995): Constraint and flexibility – bats as predators, bats as prey. – In: Ecology, Evolution and Behaviour of Bats, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford: 277-290.
- Fenton, M.B. & R.M.R. Barclay (1980): *Myotis lucifugus*. – Mammalian Species 142, 1-8.
- Fiedler, W. (1993): Paarungsquartiere der Rauhhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) am westlichen Bodensee. – Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspf. Bad.-Württ. 75, 143-150.

- Fiedler, W. (1998): Paaren – Pennen – Pendelzug: Die Flughautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) am Bodensee. – *Nyctalus* (N.F.) 6, 517-522.
- Findley, J.S. (1972): Phenetic relationship among bats of the genus *Myotis*. – *Sys. Zool.* 21, 31-52.
- Findley, J.S. & D.E. Wilson (1982): Ecological Significance of Chiropteran Morphology. – In: *Ecology of Bats*, Ed. by Kunz, T.H., Plenum Press, New York, London, 243-260.
- Fleming, T.H. & P. Eby (2003): Ecology of Bat Migration. – In: *Bat Ecology*, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 156-208.
- Frank, R. (1997): Zur Dynamik der Nutzung von Baumhöhlen durch ihre Erbauer und Folgenutzer am Beispiel des Philosophenwaldes in Gießen an der Lahn. – *Vogel und Umwelt* 9, 59-84.
- Frenckell, B. & M.B. Fenton (1987): Bat activity over calm and turbulent water. – *Can. J. Zool.* 65, 219-222
- Gaisler, J. (1989): The r – K selection model and life-history strategies in bats. – In: *European Bat Research Symposium 1987*, Ed. by Hanák, V., Horáček, I. & Gaisler, J., Charles University Press, Praha, 117-124.
- Gaisler, J. & Titlbach, M. (1964): The male sexual cycle in the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros hipposideros* (Bechstein, 1800)). – *Acta Soc. Zool. Bohemosl.* 3, 268-277.
- Gaisler, J. & J. Zukal (2002): Ecomorphometry of *Myotis daubentonii* and *Myotis lucifugus*: a comparison. – In: *Abstracts of the 9th European Bat Research Symposium 2002, Le Havre (France)*: 6.
- Gebhard, J. (1997): *Fledermäuse*. – Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin.
- Geiger, H. (1992): Untersuchungen zur Populationsdichte der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Mittelfränkischen Teichgebiet. – Diploma thesis, University of Erlangen-Nürnberg.
- Geiger, H. & B.-U. Rudolph (2004): Wasserfledermaus *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817). – In: *Fledermäuse in Bayern*, Ed. by Meschede, A. & Rudolph, B.-U., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 127-138.
- Geiger, H., M. Lehnert & C. Kallasch (1996): Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) mit Hilfe des Unterlippenflecks („chin-spot“). – *Nyctalus* (N. F.) 6, 23-28.
- Gerell, R. & K. Lundberg (1985): Social organization in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16, 177-184.
- Gerell-Lundberg, K. & R. Gerell (1994): The mating behaviour of the Pipistrelle and Nathusius' pipistrelle (Chiroptera) - a comparison. – *Fol. zool.* 43, 315-324.
- Gould, E. (1955): The feeding efficiency of insectivorous bats. – *J. Mamm.* 36, 399-407.
- Gould, E. (1959): Further studies on the feeding efficiency of bats. – *J. Mamm.* 40, 149-150.
- Griffin, D.R., F.A. Webster & C.R. Michael (1960): The echolocation of flying insects by bats. – *Anim. Behav.* 8, 141-154.
- Grimmberger, E., H. Hackethal & Z. Urbanczyk (1987): Beitrag zum Paarungsverhalten der Wasserfledermaus, *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819) im Winterquartier. – *Z. Säugetierk.* 52, 133-140.
- Grindal, S.D., J.L. Morissette & R.N. Brigham (1999): Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. – *Can. J. Zool.* 77, 972-977.

- Grinevitch, L., S.L. Holroyd & R.M.R. Barclay (1995): Sex differences in the use of daily torpor and foraging time by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive season. – J. Zool. (London) 235, 301-309.
- Gustafson, A.W. (1979): Male reproductive patterns in hibernating bats. – J. Reprod. Fert. 56, 317-331.
- Güttinger, R. (1994): Ist in Mitteleuropa das Klima der primär begrenzende Faktor für das Vorkommen von Fortpflanzungskolonien des Grossen Mausohrs (*Myotis myotis*)? – Ber. St. Gall. Naturwissenschaftl. Ges. 87, 87-92.
- Harrje, C. (1994a): Etho-ökologische Untersuchung der ganzjährigen Aktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii* Kuhl 1819) am Winterquartier. – Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen 39, 15–52.
- Harrje, C. (1994b): Zur ökologischen Bedeutung von Stollenquartieren für Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*, Kuhl 1819), eine Studie zur ganzjährigen Aktivität am Winterquartier. – Diploma thesis, University of Kiel.
- Heimann, H. (2001): Untersuchungen zur Territorialität bei Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1819) im Jagdgebiet. – Diploma thesis, Justus-Liebig-University of Gießen.
- Heise, G. (1982): Zum Vorkommen, Biologie und Ökologie der Rauhhauffledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in der Umgebung von Prenzlau (Uckermark), Bezirk Neubrandenburg. – Nyctalus (N.F.) 1, 281-300.
- Helmer, W. (1983): Boombewonende Watervleermuizen *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) in het rijk van Nijmegen. – Lutra 26, 1-11.
- Henry, M., D.W. Thomas, R. Vaundry & M. Carrier (2002): Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). – J. Mamm. 83, 767-774.
- Hessisches Ministerium für Umwelt, Energie, Jugend, Familie und Gesundheit (1994): Gewässergüte im Lande Hessen, Entwicklung der Jahre 1984-1994. – Hessische Landesanstalt für Umwelt, Wiesbaden.
- Hessisches Ministerium für Umwelt, Landwirtschaft und Forsten (2000): Gewässerstrukturgüte des Landes Hessen. – www.mulf.hessen.de/umwelt/wasser/index.html.
- Hickey, M.B.C. & M.B. Fenton (1990): Foraging by red bats (*Lasiurus borealis*): do intraspecific chases mean territoriality? – Can. J. Zool. 68, 2477-2482.
- Hill, J.E. & J.D. Smith (1984): The Natural history of hibernating bats. - British Museum (Natural History), London.
- Holmes, D.J. & S.N. Austad (1994): Fly now, die later: life-history correlates of gliding and flying in mammals. – J. Mamm. 75, 224-226.
- Holthausen, E. & S. Pleines (2001): Planmäßiges Erfassen von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) im Kreis Viersen (Nordrhein-Westfalen). – Nyctalus (N.F.) 7, 463-470.
- Hosken, D.J., M.A. Blackberry, T.B. Stewart & A.F. Stucki (1998): The male reproductive cycle of three species of Australian vespertilionid bat. – J. Zool. (London) 245, 261-270.
- Ittermann, L. (1991): Beobachtungen in einem Männchen-, Paarungs- und Winterquartier vom Mausohr, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). – Nyctalus (N.F.) 4, 145-149.
- Jolly, M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. – Biometrika 52, 225-247.
- Jones, G. & J.M.V. Rayner (1988): Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats, *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae). – J. Zool. (London) 215, 113-132.

- Jones, G. & J. Rydell (1994): Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 346, 445-455.
- Jones, G. & J. Rydell (2003): Attack and Defense: Interactions between Echolocation Bats and Their Insect Prey. – In: *Bat Ecology*, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 301-345.
- Jones, G., P.L. Duvergé & R.D. Ransome (1995): Conservation biology of an endangered species: field studies of greater horseshoe bats. – In: *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats*, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 309-324.
- Kalb, M. & V. Vent-Schmidt (1981): Das Klima von Hessen. Ed. by Hessisches Landesamt für Ernährung, Landwirtschaft und Landesentwicklung, Wiesbaden.
- Kalko, E. & M. Braun (1991): Foraging areas as an important factor in bat conservation: Estimated capture attempts and success rate of *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819). – *Myotis* 29, 55-60.
- Kalko, E.K.V. & H.-U. Schnitzler (1989): The echolocating and hunting behavior of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24, 225-238.
- Kallasch, C. & M. Lehnert (1994): Zur Populationsökologie von Wasser- und Fransenfledermäusen (*Myotis daubentonii* und *M. nattereri*) in der Spandauer Zitadelle (Berlin). – *Sber. Ges. Naturf. Freunde* 34, 69-91.
- Kerth, G., A. Kiefer, C. Trappmann & M. Weishaar (2003): High gene diversity at swarming sites suggests hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. – *Conserv. Genetics* 4, 491-499.
- Klausing, O. (1988): Die Naturräume Hessens (1:200.000). Ed. by Hessisches Landesamt für Umwelt, Wiesbaden.
- Klawitter, J. (1980): Spätsommerliche Einflüge und Überwinterungsbeginn der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) in der Spandauer Zitadelle. – *Nyctalus (N.F.)* 1, 227-234.
- Kokurewicz, T. & J. Bartmanska (1992): Early sexual maturity in male Daubenton's bats (*Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) Chiroptera: Vespertilionidae); field observations and histological studies on the genitalia. – *Myotis* 30, 95-108.
- Krapp, F. (2001): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 4, Fledertiere I+II, Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- Kronwittter, F. (1988): Population structure, habitat use and activity patterns of the noctule bat, *Nyctalus noctula* Schreb., 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radio-tracking. – *Myotis* 26, 23-85.
- Krutzsch, P.H. (1961): The reproductive cycle in the male vespertilionid bat *Myotis velifer*. – *Anat. Rec.* 139, 309.
- Krutzsch, P.H. (2000): Anatomy, Physiology and Cyclicity of the Male Reproductive Tract. – In: *Reproductive Biology of Bats*, Ed. by Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H., Academic Press, London, 91-156.
- Kunz, T.H. (1974): Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). – *Ecology* 55, 693-711.
- Kunz, T.H. (1982): Roosting Ecology. – In: *Ecology of Bats*, Ed. by Kunz, T.H., Plenum Press, New York, London, 1-56.
- Kunz, T.H. (1988): *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. – Smithsonian Institution Press, Washington D.C., London.

- Kunz, T.H. (2004): Roost selection, social organization, and mating systems in the Chiroptera. – In: Abstracts of the 13th International Bat Research Conference 2004, Mikolajki (Poland). Ed. by Bogdanowicz, W., Lina, P.H.C., Pilot, M. & Rutkowski, R., Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Science, Warszawa, Poland, 42-43.
- Kunz, T.H. & W.R. Hood (2000): Parental Care and Postnatal Growth in the Chiroptera. – In: Reproductive Biology of Bats, Ed. by Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H., Academic Press, London, 415-468.
- Kunz, T.H. & L.F. Lumsden (2003): Ecology of Cavity and Foliage Roosting Bats. – In: Bat Ecology, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 3-89.
- Kunz, T.H. & A.A. Stern (1995): Maternal investment and post-natal growth in bats. – In: Ecology, Evolution and Behaviour of Bats, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 123-138.
- Kunz, T.H., J.A. Wrazen & C.D. Burnett (1998): Changes in body mass and fat reserves in prehibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). – *Ecoscience* 5, 8-17.
- Kurta, A. & Kunz, T.H. (1988): Roosting metabolic rate and body temperature of male little brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. – *J. Mamm.* 69, 645-651.
- Kurta, A., G.P. Bell, K.A. Nagy & T.H. Kunz (1989): Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). – *Physiol. Zool.* 62 (3), 804-818.
- Kurtze, W. (1974): Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten. – *Zool. Jb. Syst.* 101, 297-344.
- Lampert, W. & U. Sommer (1993): Limnoökologie. – Georg-Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Lehnert, M. (1993): Populationsökologische Aspekte der spätsommerlichen Einflüge der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) in die Spandauer Zitadelle. – Diploma thesis, Freie University of Berlin.
- Leonard, M.L. & M.B. Fenton (1998) Habitat use by spotted bats (*Euderma maculatum*, Chiroptera: Vespertilionidae): Roosting and foraging behaviour. – *Can. J. Zool.* 61, 1487-1491.
- Lessells, C.M. (1991): The evolution of life histories. – In: Behavioural Ecology, Ed. by Krebs, J.R. & Davies, N.B., Blackwell Scientific Publications, Oxford, 32-68.
- Leutzinger, Y. & C. Brossard (1994): Répartition de *M. daubentonii* en fonction du sexe et de la période de l'année dans le Jura bernois. Résultats préliminaires. – *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* 39, 135-143.
- Lewis, T. & L.R. Taylor (1964): Diurnal periodicity of flight insects. – *Trans. Royal Ent. Soc. Lond.* 116, 393-476.
- Lincoln, G.A. (1998): Reproductive seasonality and maturation throughout the complete life-cycle in the mouflon ram (*Ovis musimon*). – *Anim. Reprod. Science* 53, 87-105.
- Lundberg, K. & R. Gerell (1986): Territorial advertisement and mate attraction in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. – *Ethology* 71, 115-124.
- Lundberg, K., B. Almgren & C. Odelberg (1983): Nagot om vattenfladdermusens (*Myotis daubentonii*) ekologi. – *Fauna Flora* 78, 237-242.
- Mayer, F. (1995): Multiple paternity and sperm competition in the noctule bat (*Nyctalus noctula*) revealed by DNA fingerprinting. – *Bat research News* 36, 88.
- MacArthur, R.H. (1962): Some generalized theorems of natural selection. – *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 48, 1893-1897.

- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson (1967): The Theory of Island Biogeography. – Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McCracken, G.F. & G.S. Wilkinson (2000): Bat Mating Systems. – In: Reproductive Biology of Bats, Ed. by Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H., Academic Press, London, 321-362.
- McLean J.A. & J.R. Speakman (1999): Energy budgets of lactating and non-reproductive brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) suggest females use compensation in lactation. – *Funct. Ecol.* 13, 360-372.
- McNab, B.K. (1982): Evolutionary Alternatives in the Physiological Ecology of Bats. – In: Ecology of Bats, Ed. by Kunz, T.H., Plenum Press, New York, London, 151-200.
- McOwat, T.P. & P.T. Andrews (1995): The influence of climate on the growth rate of *Rhinolophus ferrumequinum* in West Wales. – *Myotis* 32/33, 69-79.
- Merz, H. (1991): Kleiner Abendsegler (*Nyctalus leisleri*) in einer Gesellschaft der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*) in Süddeutschland. – *Jh. Ges. Naturk. Württ.* 146, 207-209.
- Meschede, A. & K.G. Heller (2000): Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern. – *Schriftenr. Landschaftspf. Natursch.* 66.
- Millar, J.S. & G.J. Hickling (1991): Body size and the evolution of mammalian life histories. – *Func. Ecol.* 5, 588-593.
- Millar, J.S. (1977): Adaptive features of mammalian reproduction. – *Evolution* 31, 370-386.
- Miller, R.E. (1939): The reproductive cycle in male bats of the species *Myotis lucifugus lucifugus* and *Myotis grisescens*. – *J. Morph.* 64, 267-295.
- Mitchell-Jones, A.J. (1989): The effect of legal protection on bat conservation in Britain. – In: European Bat Research Symposium 1987, Ed. by Hanák, V., Horáček, I. & J. Gaisler, Charles University Press, Praha, 671-676.
- Moeschler, P. & M. Ruedi (1995): *Myotis daubentoni* (Leisler in Kuhl, 1819). In: Säugetiere der Schweiz – Verbreitung, Biologie, Ökologie, Ed. by Hausser, J., Birkhäuser Verlag, 92-96.
- Morris, D.L. & M.P. Brooker (1981): An assessment of the importance of the Chironomidae (Diptera) in biological surveillance. – In: Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology, Ed. by Murray, D.A., Proc. 7th Intern. Symp. Chironomidae, Dublin, 195-202.
- Mühlenberg, M. (1993): Freilandökologie. – Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg, Wiesbaden, 3. Auflage, 380-389.
- Müller, A. & W. Widmer (1992): Beobachtungen an einem Männchen-Einzelquartier des Großen Mausohrs (*Myotis myotis*). – *Myotis* 30, 139-144.
- Nagel, A. (1980): Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europäischen Spitzmäuse (Soricidae, Mammalia). – Phd thesis, University of Tübingen.
- Nagel, A. (2005): Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (Pennant, 1771). – In: Die Säugetiere Baden-Württembergs, Band 2, Ed. by Braun, M. & Dieterlen, F., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 69-77.
- Nagel, A. & U. Häussler (2003): Wasserfledermaus *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817). – In: Die Säugetiere Baden-Württembergs, Band 1, Ed. by Braun, M. & Dieterlen, F., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 440-462.
- Natuschke, G. (1960): Ergebnisse der Fledermausberingung und biologische Beobachtungen an Fledermäusen in der Oberlausitz. – *Bonn. Zool. Beitr.* 11, 77-79.
- Neuweiler, G. (1993): Biologie der Fledermäuse. – Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

- Nyholm, E.S. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* und *Myotis daubentonii*. – Ann. Zool. Fenn. 2, 77-123.
- Ohlendorf, B. & L. Ohlendorf (1998): Zur Wahl der Paarungsquartiere und zur Struktur der Haremsgesellschaften des Kleinabendseglers (*Nyctalus leisleri*) in Sachsen Anhalt. – Nyctalus (N.F.) 6, 476-491.
- Onyango, D.W., G.E. Gachoka, G.E. Otianga'a-Owiti & A.G. Hendrickx (1995): Seasonally dependent testicular apoptosis in the tropical Long-fingered bat (*Miniopterus inflatus*). – Z. Säugetierk. 60, 206-214.
- Otto, C.J. (1991): Benthonuntersuchungen am Belauer See (Schleswig Holstein): Eine ökologische, phänologische und produktionsbiologische Studie unter besonderer Berücksichtigung der merolimnischen Insekten. – PhD thesis, University of Kiel.
- Park, K.J., E. Masters & J.D. Altringham (1998): Social structure of three sympatric bat species (Vespertilionidae). – J. Zool. (London) 244, 379-389.
- Partridge, L. & N.H. Barton (1993): Optimality, mutation and the evolution of ageing. – Nature 362, 305-311.
- Petersons, G. (1990): Die Raufhautfledermaus, *Pipistrellus nathusii* (Keyserling u. Blasius, 1839), in Lettland: Vorkommen, Phänologie und Migration. – Nyctalus (N. F.) 3, 81-98.
- Pianka, E.R. (1970): On r- and k-selection. – American Naturalist 104, 592-597.
- Promislow, D.E.L. & P.H. Harvey (1990): Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. – J. Zool. (London) 220, 417-437.
- Racey, P.A. (1974): Ageing and assessment of reproductive status of Pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*. – J. Zool. (London) 173, 264-271.
- Racey, P.A. (1974): The reproductive cycle in male noctule bats, *Nyctalus noctula*. – J. Reprod. Fert. 41, 169-182.
- Racey, P.A. (1982): Ecology of Bat Reproduction. – In: Ecology of Bats, Ed. by Kunz, T.H., Plenum Press, New York, London, 57-104.
- Racey, P.A. (1988): Reproductive assessment in bats. – In: Ecological and behavioral methods for the study of bats, Ed. By Kunz, T.H., Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, 31-45.
- Racey, P.A. & A. C. Entwistle (2000): Life-history and reproductive strategies of bats. – In: Reproductive biology of bats, Ed. by Crichton, E. G. and Krutzsch, P. H., Academic Press, London, San Diego.
- Racey, P.A. & A.C. Entwistle (2003): Conservation Ecology of Bats. – In: Bat Ecology, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 680-744.
- Racey, P.A. & J.R. Speakman (1987): The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. – Symp. Zool. Soc. Lond. 57, 107-125.
- Racey, P.A. & S.M. Swift (1985): Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behavior. – J. Anim. Ecol. 54, 205-215.
- Racey, P.A. & W.H. Tam (1974): Reproduction in male *Pipistrellus pipistrellus* (Mammalia: Chiroptera). – J. Zool. (London) 172, 101-122.
- Racey, P.A., S.M. Swift, J. Rydell & L. Brodie (1998): Bats and insects over two Scottish rivers with contrasting nitrate status. – Anim. Conserv. 1, 195-202.

- Ransome, R. (1990): The natural history of hibernating bats. – Christopher Helm, London.
- Ransome, R.D. (1994): Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperature. – Zool. J. Linnean Soc. 112, 337-351.
- Reccius (1996): Betriebsbuch und Planungsliste, Forstamt: Biebertal, Forstbetrieb: Stadtwald Staufenberg, Revier: Treis. – Forsteinrichtungswerk, FEA Gießen.
- Richardson, P.W. (1994): A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. – J. Zool. (London) 233, 307-309
- Rieger, I. (1996): Wie nutzen Wasserfledermäuse, *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1817), ihre Tagesquartiere? – Z. Säugetierk. 61, 202-214.
- Rieger, I. (1997): Flugstraßen von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentonii*) finden und dokumentieren. – Nyctalus (N.F.), 6 (4), 331-353.
- Rieger, I., H. Alder & D. Walzthöny (1992): Wasserfledermäuse, *Myotis daubentoni*, im Jagdhabitat über dem Rhein. – Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen, 37, 1-34.
- Roer, H. (2001): *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), Teichfledermaus. – In: Handbuch der Säugetiere Europas, Ed. by Krapp, F., Band 4, Fledertiere I, Aula-Verlag, 303-320.
- Roer, H. & W. Egsbaek (1966): Zur Biologie einer skandinavischen Population der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera). – Z. Säugetierk. 31, 440-453.
- Roer, H. & W. Egsbaek (1969): Über die Balz der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera) im Winterquartier. – Lynx 10, 85-91.
- Roer, H. & W. Schober (2001): *Myotis daubentonii* (Leisler, 1819), Wasserfledermaus. – In: Handbuch der Säugetiere Europas, Ed. by Krapp, F., Band 4, Fledertiere I, Aula-Verlag, 257-280.
- Rudolph, B.-U. & A. Liegl (1990): Sommerverbreitung und Siedlungsdichte des Mausohrs *Myotis myotis* in Nordbayern. – Myotis 28, 19-38.
- Russo, D. (2002): Elevation affects the distribution of the sexes in Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Italy. – Mammalia 66, 543-551.
- Ryberg, O. (1947): Studies on bats and bat parasites. – Stockholm, 330pp.
- Rydell, J. (1986): Feeding territoriality in female northern bats, *Eptesicus nilssoni*. – Ethology 72, 329-337.
- Rydell, J. (1989): Feeding activity of the northern bat *Eptesicus nilssoni* during pregnancy and lactation. – Oecologia 80, 562-565.
- Rydell, J., A. Entwistle & P.A. Racey (1996): Timing of foraging flights in three species of bats in relation to insect activity and predation risk. – Oikos 76, 243-252.
- Rydell, J., D.P. McNeill & J. Eklöf (2002): Capture success of little brown bats (*Myotis lucifugus*) feeding on mosquitoes. – J. Zool. (London) 256, 379-381.
- Rydell, J. & P.A. Racey (1995): Street lamps and the feeding ecology of insectivorous bats. – In: Ecology, Evolution and Behaviour of Bats, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 291-308.
- Rydell, J., A. Bushby, C.C. Cosgrove & P.A. Racey (1994): Habitat use by bats along rivers in north east Scotland. – Folia Zool. 43, 417-424.
- Schmidt, A. (1994): Phänologisches Verhalten und Populationseigenschaften der Raauhautfledermaus, *Pipistrellus nathusii* (Keyserling und Blasius, 1839), in Ostbrandenburg. – Nyctalus (N.F.) 5, 77-100.

- Senior, P., J. Altringham & R. Butlin (2004): Sexual segregation and mating strategies in *Myotis daubentonii*. – In: Abstracts of the 13th International Bat Research Conference 2004, Mikolajki (Poland). Ed. by W. Bogdanowicz, P.H.C. Lina, M. Pilot & R. Rutkowski, Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Science, Warszawa, Poland, 45.
- Shiel, C.B. & Fairley J.S. (1999): Evening emergence of two nursery colonies of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in Ireland. – J. Zool. (London) 247, 439-447.
- Shiel, C.B., R.E. Shiel & J.S. Fairley (1999): Seasonal changes in the foraging behaviour of Leisler's bats (*Nyctalus leisleri*) in Ireland as revealed by radio-telemetry. – J. Zool. (London) 249, 347-358.
- Siemers, B., P. Stitz & H.-U. Schnitzler (2001): The acoustic advantage of hunting at low heights above water: behavioural experiments on the European 'trawling' bats *Myotis capaccini*, *M. dasycneme* and *M. daubentonii*. – J. Exp. Biol. 204, 3843-3854.
- Simmons, N.B. (1995): Bat relationship and the origin of flight. – In: Ecology, Evolution and Behaviour of Bats, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 27-46.
- Simmons, N.B. & T.M. Conway (2003): Evolution of Ecological Diversity in Bats. – In: Bat Ecology, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 493-535.
- Sluiter, J.W. (1961): Sexual maturity in males of the bat *Myotis myotis*. – Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet. C 64, 243-249.
- Sluiter, J.W. & P.F. van Heerdt (1966): Seasonal habits of the noctule bat (*Nyctalus noctula*). – Arch. Neerl. Zool. 16, 423-439.
- Smith, R.H. (1991): Genetic and phenotypic aspects of life history evolution in animals. – Advances in Ecological Research 21, 63-120.
- Speakman, J.R. (1995): Chiropteran nocturnality. – In: Ecology, Evolution and Behaviour of Bats, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 187-202.
- Speakman, J.R. & P.A. Racey (1986) The influence of body condition on sexual development of male Brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild. – J. Zool (London) 210, 515-525.
- Speakman, J.R. & P.A. Racey (1987): The energetics of pregnancy and lactation in the Brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. – In: Recent Advances in the Study of bats. Ed. by Fenton, M.B., Racey, P.A. & Rayner, J.M.V., Cambridge University Press, Cambridge.
- Speakman, J.R. & A. Rowland (1999): Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. – Proc. Nut. Soc. 58, 123-131.
- Speakman, J.R. & D.W. Thomas (2003): Physiological Ecology and Energetics of Bats. – In: Bat Ecology, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 430-492.
- Speakman, J.R., P.A. Racey, C.M.C. Catto, P.I. Webb, S.M. Swift & A.M. Burnett (1991): Minimum summer populations and densities of bats in N.E. Scotland, near the northern borders of their distributions. – J. Zool. (London) 225, 327-345.
- Spitzenberger, F. & Helversen, O. von (2001): *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837) – Langfussfledermaus. - In: Handbuch der Säugetiere Europas, Ed. by Krapp, F., Band 4, Fledertiere I, Aula-Verlag, 281-302.
- Stebbing, R.E. (1988): Conservation of European bats. – Christopher Helm, London.
- Stearns, S.C. (1992): The Evolution of Life Histories. – Oxford University Press, Oxford.
- Strelkov, P.P. (1962): The peculiarities of reproduction in bats (Vespertilionidae) near the northern border of their distribution. – Proc. Int. Symp. Meth. Mamm. Invest., Prague, 306-311.

- Stutz, H.P. & M. Haffner (1986): Activity patterns of non-breeding populations of *Nyctalus noctula* (Mammalia, Chiroptera) in Switzerland. – *Myotis* 23/24, 149-156.
- Sullivan, C.M., C.B. Shiel, C.M. McAney & J.S. Fairley (1993) Analysis of the diets of Leisler's *Nyctalus leisleri*, Daubenton's *Myotis daubentoni* and pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* bats in Ireland. – *J. Zool. (London)* 231, 656-663
- Swift, S.M. & P. Racey (1983): Ressource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) occupying the same roost. – *J. Zool. (Lond.)* 200, 249-259.
- Taake, K.-H. (1992): Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern jagender Fledermäuse (Chiroptera: Vespertilionidae). – *Myotis* 30, 7-94.
- Thomas, D.W. (1995): The physiological ecology of hibernation in vespertilionid bats. – In: *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats*, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 233-244.
- Thomas, D.W., M.B. Fenton & R.M.R. Barclay (1979): Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus* I. Mating behavior. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6, 129-136.
- Titmus, G. & R.M. Badcock (1981): Production of Chironomids in a wet gravel pit. – In: *Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology*, Ed. by Murray, D.A., Proc. 7th Intern. Symp. Chironomidae, Dublin, 299-305.
- Tuttle, M.D. & D. Stevenson (1982): Growth and Survival of Bats. – In: *Ecology of Bats*, Ed. by Kunz, T.H., Plenum Press, New York, London, 105-150.
- Urbanczyk, Z. (1989): Changes in the population of bats in the "Nietoperek" Bat Reserve in 1975-1987. – In: *European Bat Research Symposium 1987*, Ed. by Hanák, V., Horáček, I. & Gaisler, J., Charles University Press, Praha, 507-510.
- Vaughan, N. (1997): The diets of British bats (Chiroptera). – *Mammal Rev.* 27, 77-94.
- Vaughan, N., G. Jones & S. Harris (1997): Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters. – *Bioacoustics* 7, 189-207.
- Vogel, P. (1972): Vergleichende Untersuchungen zum Ontogenesemodus einheimischer Soriciden (*Crocidura rusula*, *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*). – *Rev. Suisse Zool.* 79, 1201-1332.
- Wai-Ping, V. & M.B. Fenton (1988): Non-selective mating in little brown bats (*Myotis lucifugus*). – *J. Mamm.* 69, 641-645.
- Walk, B. & B.-U. Rudolph (2004): Kleinabendsegler *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817). – In: *Fledermäuse in Bayern*. Ed. by A. Meschede & B.-U. Rudolph, Ulmer Verlag, Stuttgart, 253-261.
- Wallin, L. (1961): Territorialism on the hunting ground of *Myotis daubentoni*. – *Säugetierkd. Mitt.* 9, 156-159.
- Walsh, A.L., S. Harris & A.M. Hutson (1995): Abundance and habitat selection of foraging vespertilionid bats in Britain: a landscape-scale approach. – In: *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats*, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 325-344.
- Warren, R.D., D.A. Waters, J.D. Altringham & D.J. Bullock (2000): The distribution of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) and pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) (Vespertilionidae) in relation to small-scale variation in riverine habitat. – *Biol. Conserv.* 92, 85-91.
- Weishaar, M. (1992): Zur Frage nach der Geschlechtsreife bei mitteleuropäischen Fledermäusen. – *Nyctalus (N.F.)* 4, 312-314.
- Whitaker, J.O. (1972): Food habits of bats from Indiana. – *Can. J. Zool.* 50, 877-883.
- White, G.C. & R.A. Garrott (1990): *Analysis of wildlife radio-tracking data*, Academic Press, San Diego.

- Wilde, C.J., C.H. Knight & P.A. Racey (1999): Influence of torpor on milk protein composition and secretion in lactating bats. – J. Exp. Zool. 284, 35-41.
- Wilde, C.J., M.A. Kerr, C.H. Knight & P.A. Racey (1995): Lactation in vespertilionid bats. – In: Ecology, Evolution and Behaviour of Bats, Ed. by Racey, P.A. & Swift, S.M., Clarendon Press, Oxford, 139-150.
- Wilkinson G.S. & G.F. McCracken (2003): Bats and Balls: Sexual Selection and Sperm Competition. – In: Bat Ecology, Ed. by Kunz, T.H. & Fenton, M.B., University of Chicago Press, London, 128-155.
- Wilkinson, G.S. & J.M. South (2002): Life history, ecology and longevity in bats. – Aging Cell 1, 124-131.
- Wilson, D.E. (1979): Reproductive patterns. – In: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae, Part III, Ed. by Baker, R., Jones, K. and Carters, D. C. , Special Publications of the Museum of Texas Tech University, Lubbock 16, 317-378.
- Wimsatt, W.A. (1960): Some problems of reproduction in relation to hibernation in bats. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 124, 249-267.
- Wimsatt, W.A. (1969): Some interrelations of reproduction and hibernation in mammals. – Symp. Soc. Exp. Biol. 23, 511-549.
- Yudin, B.S. (1971): Insectivorous Mammals of Siberia. – Novosibirsk (Nauka), 171pp.
- Zahn, A. & B. Dippel (1997): Male roosting habits, mating systems and mating behaviour of *Myotis myotis*. – J. Zool. (London) 243, 659-674.
- Ziswiler, V. (1976): Die Wirbeltiere, Band 1+2. – Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

10. Publikationsliste

Artikel in Zeitschriften

- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): Zur Mobilit t m nnlicher Wasserflederm use (*Myotis daubentonii* KUHL, 1819) im Sommer. – *Myotis* 40, 19-31.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz, U. Kierdorf & V. Wolters (2003): Zur Entwicklung der K rpermasse m nnlicher Wasserflederm use (*Myotis daubentonii*) im Sommerlebensraum - Erste Ergebnisse einer Langzeitstudie. – *S ugetierk. Inform.* 27, 299-304.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz, U. Kierdorf & V. Wolters (2004): Body mass changes in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the seasonal activity period. – *Mammalia* 68 (4), 291-297.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2004): Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. – *Mamm. Biol.* 69 (3), 163-172.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz, U. Jasnoch, D. Holweg, U. Kierdorf & V. Wolters (2005): Geschlechtsspezifische Quartiergebietswahl bei Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii*) im Sommer: Erste Ergebnisse einer GIS-basierten Analyse. – *Nyctalus (N.F.)* 9, in press.
- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf, D. Holweg, U. Jasnoch & V. Wolters (2005): Sex-related differences in roost-site selection of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the nursery period. – *Mammal Rev.* 35, in press.
- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf & V. Wolters (2005): Do mating roosts of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) exist at summer sites? – *Myotis* 43, in press.

Eingereicht

- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf & V. Wolters (subm.): Seasonal variation in nocturnal activity of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). – *Behav. Ecol. Sociobiol.*, submitted.
- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf, K. Ekschmitt & V. Wolters (subm.): Age-related variation in Physical and reproductive condition of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). – *J. Mamm.*, revised version submitted.

In Vorbereitung

- Dietz, M. & J.A. Encarnaç o (in prep.): Distribution and population structure of Daubenton's bats - consequences for bat monitoring and conservation strategies.

Kurzfassungen von Tagungsbeitr gen

- Encarnaç o, J.A. (2005) : Geschlechtsspezifische Quartiergebietswahl bei Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii*) zur Wochenstubenzeit. – Kurzfassungen der 7. Fachtagung der BAG Fledermausschutz im Nabu in T bingen, 22.
- Encarnaç o, J.A. & M. Dietz (2000): Zur Populationsdynamik m nnlicher Wasserflederm use (*Myotis daubentonii* KUHL 1819) im Sommerhabitat. – *Mamm. Biol.* 65 (Suppl.), 16.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): Body weight changes in male Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) during summer. – Abstracts of the IXth European Bat Research Symposium 2002 in LeHavre (France), 32.

- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): Die Reproduktionsaktivit t m nnlicher Wasserflederm use (*Myotis daubentonii*) im Sommer. – Mamm. Biol. 67 (Suppl.), 9.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): Einflussfaktoren auf die Jagdaktivit t von Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii*). – Mamm. Biol. 67 (Suppl.), 10-11.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): The mobility of male Daubenton’s bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat. – Verhandlungen der Gesellschaft f r  kologie 32, 450.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz & U. Kierdorf (2002): The reproductive condition of adult male Daubenton’s bats (*Myotis daubentonii*) during summer. – Verhandlungen der Gesellschaft f r  kologie 32, 162.
- Encarnaç o, J.A., U. Kierdorf & V. Wolters (2003): Age-related variation in body mass gain and reproductive condition of male Daubenton’s bats (*Myotis daubentonii*). – Mamm. Biol. 68 (Suppl.), 20-21.
- Encarnaç o, J.A., U. Jasnoch, U. Kretschmer & V. Wolters (2003): GIS-based analysis and visualisation of bat populations and their behaviour. – Mamm. Biol. 68 (Suppl.), 20.
- Encarnaç o, J.A., U. Jasnoch, U. Kretschmer & V. Wolters (2004): Geographische Informationssysteme zur Analyse und Visualisierung von Fledermausvorkommen und deren Verhalten. – Kurzfassungen der 12. Fachtagung der Alfred Toepfer Akademie: „Geographische Informationssysteme (GIS) im Natur- und Umweltschutz“ in Schneverdingen, 5.
- Encarnaç o, J.A., D. Holweg, U. Jasnoch & V. Wolters (2004): GIS-basierte Habitatanalyse bei Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii*) - Konsequenzen f r Monitoring Aufgaben. – Kurzfassungen der 12. Fachtagung der Alfred Toepfer Akademie: „Geographische Informationssysteme (GIS) im Natur- und Umweltschutz“ in Schneverdingen, 1-2.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz, U. Jasnoch, D. Holweg, U. Kierdorf & V. Wolters (2004): Sex-specific roost site selection in Daubenton’s bats (*Myotis daubentonii*). – Mamm. Biol. 69 (Suppl.), 12-13.
- Encarnaç o, J.A., M. Dietz, U. Jasnoch, D. Holweg, U. Kierdorf & V. Wolters (2004): Geschlechtsspezifische Quartiergebietswahl bei Wasserflederm usen (*Myotis daubentonii*) im Sommer. – Kurzfassungen der 12. Fachtagung der Alfred Toepfer Akademie: „Geographische Informationssysteme (GIS) im Natur- und Umweltschutz“ in Schneverdingen, 3-4.
- Dietz, M. & J.A. Encarnaç o (2004): Distribution and population structure of Daubenton’s bats - consequences for bat monitoring and conservation strategies. – Mamm. Biol. 69 (Suppl.), 9-10.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Prof. Dr. Volkmar Wolters, der es mir ermöglichte, am Institut für Allgemeine & Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität Gießen zu promovieren. Er unterstützte mich während der gesamten Zeit und gab mir stets die Möglichkeit, meine Ergebnisse an vielen nationalen und internationalen Tagungen vorzustellen.

Ganz herzlich möchte ich mich bei PD Dr. Uwe Kierdorf für die hervorragende Betreuung meiner Promotion und die umfangreiche Hilfe bedanken. Er stand meinen Ideen und Vorschlägen stets aufgeschlossen gegenüber und half mir, durch zahllose Diskussionen und fachkundige Kommentare, den Blick für das Wesentliche nicht zu verlieren. Seine wissenschaftliche Erfahrung und unsere gute Teamarbeit haben mich sehr motiviert und sich sehr positiv auf die Qualität dieser Arbeit ausgewirkt.

Bei der Arbeitsgruppe Tierökologie bedanke ich mich für das wissenschaftliche Umfeld, die gute Arbeitsatmosphäre und die spannenden Diskussionen. Mein besonderer Dank gilt hierbei Dr. Klemens Ekschmitt für die Beratung und Unterstützung bei der statistischen Auswertung.

Dipl.-Biol. Markus Dietz hat mich während meines Studiums mit seiner Begeisterung für diese faszinierende Tiergruppe angesteckt und mir die methodischen Grundkenntnisse zur wissenschaftlichen Untersuchung von Fledermäusen vermittelt. Seine Hypothesen und Studien bildeten eine wichtige Grundlage für meine Arbeit und bekräftigten meinen Entschluss zur Promotion. Ich bin ihm für seine Unterstützung und seine Freundschaft aufrichtig dankbar.

Während der gesamten Freilandarbeit konnte ich mich immer auf die Hilfe meines Freundes und Kollegen Dr. Patrick Schubert verlassen. Durch sein großes Engagement konnten zahlreiche zeitliche und personelle Engpässe während der Forschungsarbeiten überbrückt werden. Man findet nicht viele Mitstreiter, die ohne zu zögern nach „Nordeck“ fahren um verlorene „Sendertiere“ zu suchen.

Dem Arbeitskreis Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Gießen e.V. danke ich für die Etablierung der wissenschaftlichen Erforschung von Fledermäusen an der Universität und die umfangreiche Öffentlichkeitsarbeit. Dadurch wurden viele Studenten auf dieses Arbeitsfeld aufmerksam und viele Fledermauskundler erlernten ihr „Handwerk“.

Bei Marko König möchte ich mich sowohl für seine wunderschönen Photographien von Wasserfledermäusen, die ich für diese Dissertation, meine Vorträge und Poster verwenden durfte, als auch für seine Unterstützung bei der Nacharbeit bedanken.

Die Forschungsarbeiten waren nur Dank der engagierten Zusammenarbeit einer großen Fledermaus-Arbeitsgruppe möglich. Mein besonderer Dank hierbei gilt Dipl.-Biol. Ulrike Balzer, Juliane Bechtel, Marion Bock, Luise Boldt, Nina Bornmann, Thies Geertz, Dipl.-Biol. Tamara Träbert, Dipl.-Biol. Henriette Dahms, Dipl.-Biol. Heike Demant, Eva Diehl, Lena-Vanessa Dollezal, Gitte Jositsch, Caroline Jung, Sonja Leidenberger, Sabine Mayr, Andreas Menzel, Robin Niechoj, Susanne Pfeffer, Marianne Pletzsch, Grit Rasch, Jutta Rösler, Silke Scherer, Matthias Schrader, Dipl.-Biol. Simone Schubert, Franziska Schwarzbach, Dipl.-Biol. Sandra Schweizer, Sergej Sereda, Marc Spiegel, Martin Stegner, Christoph von Bredow, Dipl.-Biol. Marion Weber und Anne Werzner. Vielen ungenannten Personen, die mir ebenfalls bei der Datenaufnahme geholfen haben, sei an dieser Stelle auch gedankt.

Meinen Eltern Karla und José L. Encarnação bin ich außerordentlich dankbar, dass ich meine Leidenschaft zum Beruf machen konnte. Durch ihren starken Rückhalt und ihre große Unterstützung ermöglichten sie es mir meine persönlichen Interessen zu verfolgen und einen „neuen Weg“ einzuschlagen.

Bei Djamila, León und Milena möchte ich mich dafür bedanken, dass ich durch sie immer wieder die spannende Natur durch aufgeregte Kinderaugen betrachten kann.

Von ganzem Herzen möchte ich mich bei meiner Frau Nikola für ihre Fröhlichkeit, ihre Liebe und ihre Stärke bedanken. Für meine Dissertation musste sie eigene Interessen zurückstellen, oft durchhalten, viele romantische Sommerabende alleine verbringen und gleichzeitig, bei allem Kinder-Stress, meine Launen nach durchgearbeiteten Nächten ertragen. Ich bin sehr glücklich, dass es sie gibt!

Curriculum vitae

- Name Encarnação
- Vornamen Jorge André
- Geburtsdatum und Ort 22. Juli 1974 in Saarbrücken
- Staatsangehörigkeit deutsch
- Familienstand verheiratet, 3 Kinder
- 1993 **Abitur** an der Albert-Einstein-Gesamtschule Groß-Bieberau, Gymnasium
- 1993-1994 **Studium** der Biologie an der Technischen Universität Darmstadt
- 1994-2001 **Studium** der Biologie an der Justus-Liebig-Universität Gießen
Diplom im Fach Biologie (Gesamtnote: sehr gut)
Diplomarbeit am Institut für Allgemeine & Spezielle Zoologie, Bereich Tierökologie, Justus-Liebig-Universität Gießen: „Untersuchungen zur Ökologie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii* Kuhl 1819) in Teilbereichen des Gießener Lahntals“
 Leitung: Prof. Dr. Volkmar Wolters
 Betreuung: PD Dr. habil. Uwe Kierdorf und Dipl.-Biol. Markus Dietz
- 1996-1999 **Studentischer Mitarbeiter** im Rahmen des Entwicklungs- und Erprobungsvorhabens „Schaffung eines Quartierverbundes für gebäudebewohnende Fledermausarten durch Sicherung und Ergänzung des bestehenden Quartierangebotes an und in Gebäuden“ am Arbeitskreis Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Gießen e.V., finanziert durch das Bundesamt für Naturschutz (BfN)
- 2000-2001 **Studentischer Mitarbeiter** im Rahmen des Projektes „Möglichkeiten Geographischer Informationssysteme bei der Analyse von Fledermausvorkommen“ am Arbeitskreis Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Gießen e.V., finanziert durch das Fraunhofer Institut für Graphische Datenverarbeitung (IGD)
- seit 2001 **Freier Mitarbeiter** am Institut für Tierökologie und Naturbildung, Laubach
- seit 2002 **Wissenschaftlicher Mitarbeiter** im Rahmen des Projektes „GIS-gestützte Analyse und Visualisierung von Fledermauspopulationen und ihrem Verhalten“ am Institut für Allgemeine & Spezielle Zoologie, Bereich Tierökologie, Justus-Liebig-Universität Gießen, finanziert durch die Firma GIStec GmbH
- seit 2003 **Freier Mitarbeiter** am Büro für Landschaftsökologie GbR, Marburg
- 2001-2005 **Dissertation** am Institut für Allgemeine & Spezielle Zoologie, Bereich Tierökologie, Justus-Liebig-Universität Gießen: „Phänologie und Lebenszyklusstrategie männlicher Wasserfledermäuse (*Myotis daubentonii*, Chiroptera: Vespertilionidae)“
 Leitung: Prof. Dr. Volkmar Wolters
 Betreuung: PD Dr. habil. Uwe Kierdorf