



**Psychoakustische Experimente zur Wahrnehmung von
Rhythmus, Amplitude und Frequenz in Sozialrufen beim
Indischen Falschen Vampir, *Megaderma lyra***

Von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover
zur Erlangung des Grades

Doktorin der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.

genehmigte Dissertation
von

Dipl.-Biol. Simone Janßen
geboren am 08. Juni 1975 in Bonn

2008

Referentin: PD Dr. Sabine Schmidt, Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover

Korreferent: Prof. Dr. Eckart Altenmüller, Hochschule für Musik und Theater Hannover

Tag der Promotion: 13. November 2008

**Psychoakustische Experimente zur Wahrnehmung von
Rhythmus, Amplitude und Frequenz in Sozialrufen beim
Indischen Falschen Vampir, *Megaderma Iyra***

Von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover
zur Erlangung des Grades

Doktorin der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.

genehmigte Dissertation
von

Dipl.-Biol. Simone Janßen
geboren am 08. Juni 1975 in Bonn

2008

"Im Vorwort zu seinem Buch Theoretische Biologie schreibt er [Jakob von Uexküll], er folge den Geleisen, die Helmholtz und Kant gelegt hätten. Diese haben darauf insistiert, dass man die Wirklichkeit um uns – oder uns selbst – auf keine andere Weise als durch die Sinne erfassen kann. Und die Sinne sind keine passiven Empfänger der Wirklichkeit, sie verarbeiten sie; was wir erfassen, ist stark verarbeitet. Also macht es keinen Sinn, über die wirkliche Wirklichkeit außerhalb von uns zu sprechen, die kennen wir nicht. Wir kennen einen redigierten Abdruck. Die Biologie kann sich darauf konzentrieren, zu untersuchen, wie unser Wahrnehmungsapparat strukturiert ist, wie er redigiert. Und wie das Bewusstsein anderer Lebewesen arbeitet, im Verhältnis zu unserem eigenen."

*Peter Høeg –
Der Plan von der Abschaffung des Dunkels
(De Måske Egnede, 1993)*

Zusammenfassung

Sprache befähigt den Menschen eine theoretisch unendliche Zahl an Informationen zu übermitteln. Über die semantischen Inhalte hinaus werden mittels paralinguistischer prosodischer Strukturen des Sprachsignals Informationen über Identität und emotionalen Zustand des Sprechers vermittelt. Bei einer Reihe von Wirbeltierarten beinhalten die akustischen Kommunikationssignale ebenfalls neben referentiellen Inhalten individuelle Signaturen und lassen teilweise sogar Rückschlüsse auf den affektiven Zustand des Senders zu. Bei der Codierung dieser senderspezifischen Inhalte durch akustische Parameter scheint es taxonübergreifend universale Prinzipien zu geben. Während beim Menschen die Nutzung der prosodischen Strukturen und die relative Bedeutung einzelner Parameter in der Wahrnehmung gut untersucht sind, wurde im Tierreich bisher überwiegend die Senderseite untersucht. Bislang ist weitgehend unklar, welche der identifizierten Variationen in der Frequenz-, Zeit- und Amplitudenstruktur in Sozialrufen von Artgenossen tatsächlich decodiert werden und eine verhaltensrelevante Bedeutung für den Empfänger haben. *Megaderma lyra*, eine in Gruppen mit komplexer sozialer Struktur lebende Fledermausart, nutzt ein reiches Repertoire kontextspezifischer Sozialrufe. Der in sozialer Isolation in Rufserien geäußerte, mehrsilbige Kontaktruf trägt individuelle Signaturen und weist darüber hinaus eine hohe strukturelle Variabilität auf, die für eine Affektcodierung spricht. Die Relevanz dieser natürlich auftretenden inter- und intra-individuellen Variabilität für den Empfänger wurde in einem Zweifach-Wahl-Experiment untersucht. Die Tiere wurden auf die Unterscheidung synthetischer Kontaktrufserien dressiert, die sich in Amplitude, Frequenz und/oder zeitlicher Abfolge der Silben innerhalb eines Rufs bzw. der Rufe in den Rufserien voneinander unterschieden. Durch systematische Variation der Unterschiede in diesen Stimuli wurden die Amplitude sowie eine Kombination von Frequenz und Rhythmus der Rufserie als verhaltensrelevante Parameter identifiziert. Dabei waren die Daten mit Modellen vereinbar, die eine stärkere Gewichtung auf die Frequenz legen. Damit orientierten sich die Fledermäuse an den gleichen Parametern, die auch in der menschlichen Sprache paralinguistische prosodische Informationen übermitteln. Gemeinsam mit der inter- und intra-individuellen Variabilität, die innerhalb der Sozialrufklassen nachgewiesen werden konnte, belegen die Ergebnisse der vorliegenden Studie, dass schon im Kommunikationssystem der phylogenetisch alten Fledermausart *M. lyra* alle Voraussetzungen für die Übermittlung senderspezifischer Informationen existieren.

Schlagerwörter: akustische Kommunikation, Fledermaus, paralinguistische Prosodie

Abstract

In human language, there are no limits to the amount of information that could potentially be transmitted. Beyond the semantic content, information concerning the identity and emotional state of the speaker is conveyed via paralinguistic prosodic structures of the speech signal. Acoustic communication signals in a number of vertebrate species do also include, besides referential contents, individual signatures and might even indicate the affective state of the sender. Across species, the encoding of these sender-specific contents by acoustical parameters seems to follow universal principles. Whereas in humans the utilization of prosodic structures and the relative significance of single parameters in perception are equally well studied, research in animal communication used to focus on call production. Up to now, it remains unclear to what extent conspecific listeners make use of identified variations in frequency, time structure and amplitude within social call types, and which of these parameters are of behavioral relevance for the receiver. *Megaderma lyra*, a bat species living in complex, socially structured groups, has a broad repertoire of context-specific social calls. The polysyllabic contact call is emitted in call series in the context of social isolation and carries individual signatures. Beyond that, contact calls present a high structural variability which may transmit a variable affective content. The relevance of this naturally occurring inter- and intra-individual variability *for the receiver* has been examined in a two-alternative, forced-choice experiment. Bats were trained to differentiate synthetic contact call series, differing from each other in amplitude, frequency and/or rhythm of syllables within a call, respectively rhythm of calls in call series. Through systematic variation of the differences in these stimuli, one experiment identified the amplitude another experiment a combination of frequency and rhythm of calls in call series as behaviorally relevant. In the latter experiment behavioral data were best explained by a model with a stronger weighting on frequency.

Thus, bats use the same parameters that also transmit paralinguistic prosodic information in the human language. Together with the inter- and intra-individual variability, which has been found in social calls, the results of the present study substantiate that in the communication system of the phylogenetic old bat species *M.lyra*, all prerequisites for the transmission of sender-specific information already are given.

Keywords: acoustic communication, bat, paralinguistic prosody

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	6
Abstract	7
1 Einleitung	11
1.1 Kommunikation	12
1.1.1 Kommunikationsmodelle	12
1.1.2 Akustische Kommunikation	13
1.1.3 Kommunikation von Identität und Gruppenzugehörigkeit	15
1.1.4 Kommunikation von Affekten	18
1.2 Fledermäuse als Modellsystem	25
1.2.1 Echoortung im Kommunikationskontext	25
1.2.2 Sozialrufe	26
1.2.3 Modelltier <i>Megaderma lyra</i>	30
1.3 Zielsetzung	34
2 Material und Methoden	37
2.1 Versuchstiere und Haltungsbedingungen	37
2.2 Versuchsaufbau	39
2.2.1 Schallkammer und darin befindliche Aufbauten	39
2.2.2 Versuchssteuerung	41
2.3 Stimuli	42
2.3.1 Die Einzelsilben des Referenzrufs	42
2.3.2 Referenzruf	45
2.3.3 Trainingsstimuli A in Versuch 1: zeitliche Feinstruktur	45
2.3.4 Trainingsstimuli B in Versuch 2: Amplitude, zeitliche Fein- und Grobstruktur	47
2.3.5 Trainingsstimuli C in Versuch 3: Frequenz, zeitliche Fein- und Grobstruktur	49
2.4 Eichung der Anlage	52
2.5 Training	52
2.5.1 Gewöhnung an die Kammer und die Futterklappen-Mechanik	53
2.5.2 Dressur auf die akustischen Stimuli und Versuchsablauf	54
2.6 Datenanalyse	55
2.6.1 Erfasste Parameter und Analyse	55

2.6.2	Modell zur Beschreibung der Kategorisierung in Versuch 3	57
3	Ergebnisse	61
3.1	Versuch 1: Variation der zeitlichen Feinstruktur	61
3.2	Versuch 2: Variation der Amplitude und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur	64
3.2.1	Lernkurven	64
3.2.2	Orientierungsverhalten vor Stimuluspräsentation in Versuch 2	68
3.3	Versuch 3: Variation der Frequenz und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur	71
3.3.1	Lernkurven	71
3.3.2	Orientierungsverhalten vor Stimuluspräsentation in Versuch 3	72
3.3.3	Entscheidungsänderung zwischen Stimuluspräsentation und Abflug	75
3.3.4	Kategorisierungsverhalten	77
3.3.5	Modell-Güte	79
4	Diskussion	83
4.1	Methodisches Vorgehen	83
4.2	Orientierungsreaktion als Indikator des Lernfortschritts	85
4.3	Bedeutung des Kontaktrufs für die innerartliche Kommunikation von <i>M. lyra</i>	86
4.4	Kommunikative Nutzung der untersuchten Parameter	89
4.4.1	Rhythmus	89
4.4.2	Amplitude	92
4.4.3	Frequenz	93
4.4.4	Kombination von Parametern	95
5	Literaturverzeichnis	105
6	Anhang	123
6.1	Anhang zum Kapitel Material und Methoden	123
6.1.1	Tiermarkierung	123
6.1.2	Zusammensetzung Futterzusatz: Luposan® Biomineral	123
6.2	Anhang zum Kapitel Ergebnisse	124
6.2.1	Versuchsübersicht	124
6.2.2	Versuchsblöcke, Daten mX	125
6.2.3	Versuchsblöcke, Daten wL	126
6.2.4	Versuchsblöcke, Daten wH	127
6.2.5	Versuchsblöcke, Daten mU	128
6.2.6	Vektorielle Distanzen (Versuch 3)	129
	Danksagung	130
	Lebenslauf	133
	Erklärung	134

1 Einleitung

Im Zentrum der vorliegenden Arbeit steht die Frage nach universalen Prinzipien bei der Codierung von Individualität und Affekt mittels akustischer Signale. Wie diese Einleitung zeigen wird, zeichnet sich in den Veröffentlichungen der letzten Jahrzehnte ein immer deutlicher werdendes Bild von taxonübergreifenden Prinzipien bei der Codierung von Informationen mittels Kommunikationsrufen von Tieren bis hin zur Sprache beim Menschen ab. Da bislang unklar ist, ob es sich dabei um funktionelle Anpassungen oder evolutive, d.h. auf gemeinsamer Abstammung beruhende Phänomene handelt, ist es sinnvoll, zur Klärung dieser universalen Prinzipien nach einem evolutiven Ursprung zu suchen und sich dazu die Kommunikationsrufe phylogenetisch alter Säugetierordnungen zunutze zu machen. Deshalb bieten sich Fledermäuse - neben den enormen Anpassungen ihres akustischen Systems an die echoakustische Orientierung sowie ihrem Sozialleben, das sich überwiegend in Dunkelheit abspielt - als Modellorganismus zur Untersuchung codierender Parameter in Kommunikationsrufen an. Die im Rahmen dieser Arbeit als Modell herangezogene, im Sozialverband lebende Fledermausart *Megaderma lyra* verfügt über ein reiches, kontextspezifisches Sozialrufrepertoire mit individuen- und gruppenspezifischen Signaturen. Umfangreiche Vorarbeiten zum Sozialrufrepertoire und den psychoakustischen Verarbeitungsmechanismen erlauben die Entwicklung eines gezielten Versuchskonzepts zur Klärung der Frage, inwiefern die natürlich auftretende strukturelle Variabilität innerhalb der Sozialrufe für den Empfänger relevante Information trägt.

Im Verlauf der Einleitung werden zunächst verschiedene Modelle zur Erfassung von Kommunikation dargestellt und die durch Sozialrufe und Sprache übermittelten Informationen sowie ihre strukturellen Träger in verschiedenen Taxa genauer betrachtet. Als ein wesentlicher Aspekt der durch prosodische Elemente übertragenen Inhalte werden anschließend die Affektcodierung im Rahmen von Sozialrufen und darauf basierende Affektmodelle erörtert. Im letzten Teil der Einleitung werden das Modellsystem Fledermaus sowie die Modellart *M. lyra* detailliert vorgestellt.

1.1 Kommunikation

1.1.1 Kommunikationsmodelle

In der Literatur existiert eine Fülle verschiedener Kommunikationsmodelle aus diversen Fachdisziplinen (Biologie, Linguistik, Medienwissenschaften, Informatik, Psychologie, etc.). Dabei stehen unterschiedliche Schwerpunkte im Zentrum der Modelle, die von der jeweiligen Herangehensweise an das Thema Kommunikation geprägt werden. Neben fachspezifischen Kernbereichen und Modifikationen findet sich eine Reihe von Übereinstimmungen.

So wird das unidirektionale Kanalmodell der Informationstheorie (Shannon, 1948), das einer mathematischen Fassung von Informationsübertragung im technischen Bereich dient, häufig auch Kommunikationsformen biologischer Systeme zugrunde gelegt und hier als eine Art evolutionäres Basismodell der Kommunikation (Sender-Empfänger-Modell) behandelt.

Steht in dem Modell von Shannon die störungsfreie Informationsübertragung ohne Berücksichtigung der semantischen Bedeutung im Vordergrund, werden in folgenden Modellen die Prozesse der Codierung durch den Sender und der Decodierung durch Empfänger in den Vordergrund gestellt und auf diesem Weg auf biologische Systeme übertragen. Sender und Empfänger werden aktive Rollen zugewiesen: bei der *Codierung* werden Wahrnehmung, Denken, Fühlen und Wollen eines Individuums in eine Verhaltensmodalität übertragen, die kommunikative Eigenschaften besitzt (z.B. akustische Signale). Beim Vorgang der *Decodierung* werden die Informationen vom Empfänger entschlüsselt, verarbeitet und in ein sinnvolles Verhalten übersetzt, was neben der reinen Signalwahrnehmung auch kognitive Bewertungsprozesse einschließt (Klix, 1971). Darüber hinaus werden die signalübermittelte Manipulation des Empfängers durch den Sender und die Wechselseitigkeit jeder Kommunikation in den Vordergrund der Betrachtungen gestellt (Klix, 1971; Krebs & Davies, 1996; Owings & Morton, 1998; Tembrock, 1977).

Im Bereich der menschlichen Sprache werden die Modelle zunehmend komplexer und heben kognitive und emotionale Bewertungen durch den Empfänger sowie die Intention des Senders zunehmend in den Vordergrund. Darunter fallen unter anderem das Organonmodell von K. Bühler von 1933, das Kommunikationsmodell nach R. O. Jakobson von 1960 und das Kommunikationsquadrat (Vier-Seiten-Modell) von F. Schulz von Thun aus dem Jahr 1981 um nur einige zu nennen (vgl. Bußmann, 1990). Letztendlich orientieren sich alle Modelle an der Lasswell-Formel: "*Who says what in which channel to*

whom with what effect?" (Wer sagt was mit welchen Mitteln zu wem mit welcher Wirkung?; Lasswell, 1948).

1.1.2 Akustische Kommunikation

Kommunikation spielt nicht nur in der menschlichen Gesellschaft, sondern auch schon im Tierreich eine entscheidende Rolle. Selbst solitär lebende Tiere sind zur Revierverteidigung oder zum Finden eines geeigneten Paarungspartners auf Kommunikation angewiesen. Bei Arten, die im Sozialverband leben, steigt die Notwendigkeit von Organisation und Kommunikation. Mit zunehmender Komplexität der sozialen Organisation wird daher auch das Kommunikationsrepertoire reichhaltiger. Akustische Signale haben sich im Laufe der Evolution neben visuellen, chemischen, taktilen und elektrischen Kommunikationssignalen entwickelt (Alcock, 1984; Krebs & Davies, 1996). Akustische Kommunikation funktioniert im Gegensatz zu taktilen oder elektrischen Reizen auch auf große Distanz und in unübersichtlichem Gelände, wo visuell gebundene Kommunikationssignale, wie Farb- oder Bewegungssignale, ihre Wirkung verlieren. Darüber hinaus ist sie olfaktorischen Signalen durch die hohe Rate überlegen, mit der verschiedene Signale aufeinander folgen oder moduliert werden können, um differenzierte Sachverhalte zu übermitteln (Endler, 1993). Akustische Signale können durch wenige physikalische Grundgrößen definiert und perzipiert werden und sind dennoch durch eine hohe Variabilität gekennzeichnet, sodass durch Kombination von wenigen akustischen Elementen eine große Anzahl unterschiedlicher Informationen übermittelt werden kann. Diese Variabilität ermöglicht die klare Spezifikation einer Lautsequenz, die sie eindeutig von Sequenzen mit einer anderen Bedeutung unterscheidet.

Die Leistungsfähigkeit der akustischen Kommunikation in biologischen Systemen zeigt sich in der Fülle der übertragenen Informationen. Sozialrufe werden im Allgemeinen kontextspezifisch eingesetzt. In verschiedenen Wirbeltiertaxa sind erstaunlich differenzierte Kommunikationsformen bekannt, die sich von Paarungs- und Balzritualen bis hin zu prädatorspezifischen Alarmsignalen erstrecken, was ihnen einen referentiellen Charakter verleiht (Bugnyar et al., 2001; Cheney & Seyfarth, 2005; Evans, 1997; Manser et al., 2002; Slocombe & Zuberbühler, 2005; Zuberbühler, 1999). Der referentielle Inhalt eines Rufs kann bei manchen Arten durch unterschiedliche Kombinationen weniger struktureller Elemente bestimmt werden (Charrier et al., 2004; Freeberg & Lucas 2002), weshalb auch Vorläufer syntaktischer Regeln diskutiert werden (Zuberbühler, 2002). Bei

Alarmrufen konnte gezeigt werden, dass sogar innerhalb eines Kontextes Rufe mit unterscheidbarem referentiellen Gehalt auftreten können (Zusammenfassung in Macedonia & Evans, 1993). Auf der anderen Seite kann ein Ruftyp in mehreren Kontexten Verwendung finden und aufgrund gradueller Unterschiede einen kontextspezifischen Charakter erhalten (Fischer et al., 2001 a, b; Rendall et al., 1999). Im Bereich der menschlichen Sprache wird die Komplexität um ein vielfaches gesteigert: durch frei kombinierbare Zeichen werden semantische Inhalte übermittelt (Kandel et al., 2000).

Über die Vermittlung referentieller und semantischer Inhalte hinaus übermittelt akustische Kommunikation weitere Informationen mittels prosodischer Strukturen. Prosodie wird sowohl über die Intonation (charakterisiert durch Grundfrequenz (F_0), Klangfarbe, Intensität/Lautheit und Quantität/Dauer) als auch über die Stimmqualität (Sprechtempo, -rhythmus und Pausen) definiert (Bußmann, 1993; Kandel et al., 2000; Neuber, 2002).

Prosodie übernimmt neben den linguistischen Funktionen (Satzmodus, Betonung des Satzfokus, Phrasenstrukturierung, etc.) durch die Übermittlung von individueller Stimmlage, Timbre und Sprechrhythmus auch paralinguistische Funktionen bei der Vermittlung von Individualität, Geschlecht, Alter, Zugehörigkeit zu sozialen oder regionalen Gruppen und verrät den emotionalen (Bußmann, 1993) sowie physischen Zustand des Sprechers (Mozziconacci, 2002). Dabei werden die individuellen Merkmale einer Stimme weitgehend durch morphologische Strukturen determiniert: so ist beispielsweise die Grundfrequenz stark von der Länge und dem Spannungszustand der Stimmlippen, der individuelle Klangcharakter unter anderem von den beteiligten Resonanzvolumina abhängig (Tembrock, 1977). Die Länge des Vokalapparates spiegelt sich in der Formantenstruktur wider (Fitch, 1997; Rendall, 2003).

Emotionalität im Stimmausdruck wird stark von physiologischen Vorgängen mitbestimmt (s.u.) bis hin zur unbewussten Äußerung oft nicht-sprachlicher Laute (Tembrock, 1977). Wie wohl jeder schon einmal am eigenen Leib erfahren hat, ist der Versuch, Hinweise auf den eigenen emotionalen Zustand beim Sprechen bewusst zu unterdrücken, z.B. bei Nervosität in Prüfungen oder Wut in einer Diskussion, meist zum Scheitern verurteilt.

Untersuchungen in verschiedenen Wirbeltiertaxa sprechen für taxonübergreifende Universalien prosodischer Strukturmerkmale. Demnach basiert die Übermittlung der durch prosodische Merkmale vermittelten Inhalte auf phylogenetisch weit älteren Systemen als Sprache selbst (Scherer, 1989). Auch eine Reihe weiterer beim Menschen bekannter Prinzipien der Sprachproduktion, -wahrnehmung und -verarbeitung sind bereits im Tierreich zu finden. So ist die in der menschlichen Sprache auftretende kategorielle

Wahrnehmung bereits bei Mäusen (Ehret & Haack, 1981), Vögeln (Bloomfield et al., 2003) und verschiedenen Primatenarten (Fischer, 1998; Masataka, 1983; Snowdon & Pola, 1978) nachgewiesen. Die Verarbeitung multiharmonischer Stimuli zeigt bei Hausmäusen und Fledermäusen eine Analogie zur Wahrnehmung von Vokalen beim Menschen (Ehret & Riecke, 2002; Krumbholz & Schmidt, 1999) und sogar eine Gestaltwahrnehmung, also eine Gruppierung von Einzelementen zu einem akustischen Objekt, konnte bei Mäusen nachgewiesen werden (Gaub & Ehret, 2005; Geissler & Ehret, 2002). Neurophysiologische Untersuchungen an Totenkopffäffchen legen nahe, dass die cerebrale Kontrolle emotionaler Lautäußerungen hierarchisch organisiert ist (Jürgens, 1986). Auch Vorläufer non-verbaler menschlicher Kommunikationsformen wie das Lachen wurden bereits bei Ratten nachgewiesen (Panksepp & Burgdorf, 2003).

Im Folgenden wird darauf eingegangen, inwieweit Sozialrufe aufgrund ihrer physikalischen Charakteristika als Indikatoren für Geschlecht, Alter, Gruppenzugehörigkeit, Individualität und emotionalen Zustand dienen.

1.1.3 Kommunikation von Identität und Gruppenzugehörigkeit

Je nach Sozialrufklasse und Tierart können verschiedene Informationen, die den Sender spezifizieren, für den Empfänger von Bedeutung sein. So ermöglichen geschlechtsspezifische Signaturen z.B. im Balzkontext die Erkennung eines potentiellen Paarungspartners oder bei territorialen Tieren die Identifikation eines potentiellen Konkurrenten auf große Distanz. Geschlechtsspezifische Signaturen konnten sowohl bei Vögeln (Radford, 2005) als auch bei Säugetieren (Blumstein & Munos, 2005; Tomaszycki et al., 2001) nachgewiesen werden.

Informationen über das Alter des Senders (juvenil/adult) erlauben in manchen Kontexten die Verlässlichkeit eines Signals abzuschätzen: bei Grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) wurden die ontogenetischen Veränderungen von *wrr*-Rufen von der Geburt bis zum Adultalter untersucht, wobei jede Altersklasse charakteristische Rufformen zeigte (Hauser, 1989). Bei der gleichen Primatenart konnte eine alters- und erfahrungsbedingte Zunahme in der Genauigkeit von Alarmrufen gezeigt werden (Seyfarth et al., 1980), was eine dem Alter des Rufers angepasste Reaktion adulter Tiere sinnvoll erscheinen lässt. Eine solche angepasste Reaktion wurde bei Indischen Hutaffen (*Macaca radiata*) nachgewiesen: während bei Alarmrufen adulter Tiere kürzere Reaktionszeiten und eine erhöhte Fluchtbereitschaft registriert wurden, reagierten die Tiere auf Rufe juveniler Tiere eher mit einem Absuchen der Umgebung als mit einer Fluchtreaktion (Ramakrishnan &

Coss, 2000). Vergleichbare Ergebnisse erzielten auch Untersuchungen bei Zieseln (Hanson & Coss, 2001). Es zeigt sich also eine Bewertung der akustischen Signaturen. Dies impliziert, dass die Tiere in der Lage sind die statistisch nachweisbaren Unterschiede in den Rufen auch zu perzipieren und ihr Verhalten basierend auf diesen Informationen flexibel anzupassen.

Die Bereiche, in denen das Erkennen individueller Signaturen von Bedeutung ist, sind vielfältig. In nahezu allen bisher untersuchten Wirbeltiertaxa, angefangen bei bestimmten Fischarten (Myrberg & Riggio, 1985), werden neben art- (Charrier & Sturdy, 2005) und gruppenspezifischen (Esser & Schubert, 1998; Price, 1999; Sick, 1939) auch individuelle Signaturen übermittelt (Allenbacher et al., 1995; Aubin et al., 2004; Bee & Gerhardt, 2002; Blumstein & Armitage, 1997; Bohn et al., 2007; Darden et al., 2003; Fischer et al., 2002; Mathevon et al., 2004; McCowan & Hooper, 2002; Naguib et al., 2001; Rendall et al., 1996; Yin & McCowan, 2004). Der wohl wichtigste Bereich, in dem eine individuelle Erkennung erforderlich ist, liegt in der Identifikation von Verwandten, insbesondere zwischen Mutter- und Jungtier (Bohn et al., 2007; Esser & Lud, 1997; Fischer, 2004; Lengagne et al., 2001; Phillips & Stirling, 2000; Searby & Jouventin, 2003), und zwischen Sozial- und Paarungspartnern (Lengagne et al., 2001). Gerade bei Tieren, die in großen Kolonien leben, ist diese Erkennung weder trivial noch verzichtbar. Die Komplexität von Kommunikationssystemen, die eine individuelle Erkennung jedes einzelnen Tieres ermöglichen, steigt mit zunehmender Größe des Sozialverbandes. Bei kolonielebenden Arten finden sich ausgeklügelte Systeme, die oft multimodal funktionieren. Bei einigen Fledermausarten konnte beispielsweise neben der Erkennung durch akustische Signaturen auch eine Nutzung olfaktorischer Signale im Nahfeldbereich nachgewiesen werden (Loughry & McCracken, 1991). Durch diese multimodale Erkennung kann eine exaktere Zuordnung erzielt werden. Die akustische Erkennung scheint jedoch gerade in großen Sozialverbänden dominant zu sein.

Auch bei territorialen Tieren ist das Erkennen eines bestimmten Individuums von Bedeutung. Dieses Phänomen, bei dem auf Vokalisationen eines Reviernachbarn deutlich weniger reagiert wird als auf Vokalisationen eines unbekanntem Artgenossen und das auch als *dear enemy*-Phänomen beschrieben ist, ist am besten bei Vögeln (Aubin et al., 2004; Lovell & Lein, 2005; Mackin, 2005; Stoddard et al., 1991, Radford, 2005; Wunderle, 1978) und Amphibien (Bsp.: Lesbarrères & Lodé, 2002) untersucht. Lesbarrères & Lodé (2002) vermuteten Habituation auf die Rufe des Nachbarn als Mechanismus. Aber auch bei Säugetieren, z.B. dem Eisfuchs, konnte eine individuelle Signatur, sowie in

Playbackexperimenten ein stärkeres Revierverteidigungsverhalten auf Rufe unbekannter Tiere nachgewiesen werden (Frommolt et al., 2003).

Die individuellen Signaturen werden bei einigen Arten von der Gruppenzugehörigkeit mitbestimmt, sodass es bei einem Wechsel der Gruppe zu Anpassungen der individuellen Signatur an die Signaturen der neuen Gruppe kommen kann (Dialektbildung). Dies konnte sowohl bei Primaten (Rukstalis et al., 2003) als auch bei Fledermäusen (Boughman, 1998) gezeigt werden. Die Ähnlichkeit im Rufrepertoire unterschiedlicher Populationen kann dabei von der geographischen Distanz abhängen (Morton, 1987). Dabei sind nicht zwangsläufig alle Sozialrufe einer Art Träger individueller Signaturen. Charrier et al. (2001 a) zeigten mittels statistischer Analysen der Sozialrufe von Raubmöwen, dass sowohl Kontakt- als auch Balzrufe potentiell individuelle Signaturen tragen, Alarmrufe hingegen nicht. Der Nutzen von individuellen Signaturen innerhalb eines Signals ist kontextabhängig; evolutiv stabile Signaturen entstehen nur, wenn das Kosten-Nutzen-Verhältnis eine Manifestation begünstigt (Johnstone, 1997). Alarmrufe sind jedoch nicht immer frei von individuellen Signaturen: bei amerikanischen Krähen (Yorzinski et al., 2006), Erdmännchen (Schibler & Manser, 2007) und Lisztaffen (Sproul et al., 2006) konnten individuelle Merkmale statistisch unterschieden werden, wobei die Studie von Schibler und Manser zeigte, dass die Empfänger nicht zwischen den Individuen unterscheiden, die individuelle Information in diesem Kontext von Erdmännchen also vernachlässigt wird, während Sproul et al. mit einem vergleichbaren experimentellen Ansatz zeigen konnten, dass Lisztaffen die Individuen unterscheiden und damit von der Information Gebrauch machen.

In allen bisher beschriebenen Kontexten scheint die individuelle Erkennung überwiegend an Frequenzparameter gebunden zu sein, die häufig als allein codierende (Balcombe & McCracken, 1992; Naguib et al., 2001; Vignal et al., 2008), oder als die wichtigeren Parameter bei der Codierung identifiziert wurden (Gelfand & McCracken, 1986; Yin & McCowan, 2004). Weitere an der Codierung der Individualität beteiligte Parameter liegen in der Zeitstruktur. Der in diesem Zusammenhang am häufigsten genannte Zeitparameter ist die Ruf- bzw. Silbendauer (Allenbacher et al., 2004; Blumstein & Armitage, 1997; Bohn et al., 2007; Gelfand & McCracken, 1986; Rendall, 2003; Yin & McCowan, 2004). Parameter wie der Silbenabstand (Gelfand & McCracken, 1986) sowie die Anzahl der Elemente (Aubin et al., 2004) werden selten erwähnt. Wenn Amplitudenparameter eine Rolle spielen, so handelt es sich stets um Relativwerte, wie das Amplitudenverhältnis

zwischen zwei Silben (Christie et al., 2004), zwischen Harmonischen (Rendall, 2003) oder dem Amplitudenbereich sowie der relativen Lage der Minimal- bzw. Maximalamplitude im Ruf (Yin & McCowan, 2004).

1.1.4 Kommunikation von Affekten

Neben den individuellen Merkmalen einer Stimme, die, wie bereits besprochen, durch anatomische Strukturen weitgehend vorgegeben sind, werden Phonation und Prosodie stark von physiologischen Faktoren beeinflusst. Die Grundfrequenz beispielsweise hängt von der Länge (morphologischer Faktor) und dem Spannungszustand (physiologischer Faktor) der Stimmlippen ab. Durch eine Erhöhung des allgemeinen Muskeltonus, der auch die Kehlkopfmuskulatur einschließt, steigt der Spannungszustand der Stimmlippen, infolgedessen steigt die Grundfrequenz (Scherer, 1979). Fehlerhafte Körperhaltung und Atemtechnik nehmen Einfluss auf Stimmvolumen und Klang. Beim Menschen sind neben organisch bedingten auch eine Reihe rein psychisch-emotional bedingter Ursachen für Dysphonien (Stimmstörungen) bekannt (Berendes & Götzmann, 1938; Böhme, 2003). Emotionen beeinflussen den gesamten Organismus und damit auch die Lautproduktion, wodurch distinkte Veränderungen im Sprachsignal entstehen (Johnstone & Scherer, 2000). Diese Änderungen können vom Zuhörer als emotionale Prosodie wahrgenommen werden und erlauben Rückschlüsse auf den emotionalen Zustand des Sprechers (Scherer, 1986). Die Übermittlung von emotionalen Inhalten weist beim Menschen Universalien auf, die es erlauben, den affektiven Zustand des Sprechers zu erfassen, selbst wenn der Zuhörer den referentiellen Inhalt der Botschaft nicht versteht (Thompson & Balkwill, 2006). Basierend auf diesen Universalien wurden im Bereich der kontextspezifischen sowie der Affekt-Kommunikation Modelle formuliert, mit deren Hilfe die physikalischen Charakteristika und ihre Variationen innerhalb von Sprache und nichtsprachlichen Lautäußerungen spezifischen Kontexten, Affekten und Motivationszuständen zugeordnet werden können. Dabei lassen sich primär zwei Modellsysteme unterscheiden.

Vertreter kategorieller Modelle (Bsp.: Ekman, 1992), definieren eine vom jeweiligen Modell abhängige Anzahl Primär- oder Basisemotionen, die psychologisch und/oder biologisch fundamental, also nicht weiter reduzierbar sind und auf durch natürliche Selektion entstandenen psychischen Mechanismen beruhen (Reisenzein, 2000). Da für die Erstellung kategorieller Modelle eine introspektive Zugänglichkeit zu emotionalen Zuständen unabdingbar ist, sind sie streng genommen nur beim Menschen anwendbar. Jedoch verwendete Darwin kategorielle Emotionsdefinitionen, als er in seinem diskreten

Emotionsmodell auch Emotionen als ein Ergebnis der Selektion definierte: durch einen Reiz (beispielsweise Gefahr durch einen Fressfeind) wird eine emotionale Reaktion (in diesem Fall Angst) ausgelöst, die wiederum eine adäquate Reaktion (Flucht) bedingt und so Überleben und Fortbestehen der Art sichert (Darwin, 1872).

In dimensionalen Modellen werden Emotionen als Positionen in einem kontinuierlichen multidimensionalen Raum definiert. Einen kurzen Überblick gibt Schimmack (1999). Dabei repräsentiert jede Dimension eine fundamentale Eigenschaft, die allen Emotionen gemeinsam zugrunde gelegt werden kann. Zwei der am häufigsten verwendeten Dimensionen sind dabei Valenz, d.h. positiver bis negativer Affekt, und Arousal, d.h. der Grad der Aktivierung/Erregung (Russel, 1980). Im Beispiel dieses zweidimensionalen Modells ist jede Affekterfahrung demnach die Konsequenz einer linearen Kombination zweier unabhängiger Systeme, wovon das eine der Valenz-, das andere der Arousal-Dimension zugeordnet werden kann. Diese Repräsentation kann dann als eine spezifische Emotion interpretiert werden (Posner et al., 2005). Nach diesen Modellvorstellungen sind Emotionen also als eine Kombination basaler Prozesse beschreibbar, die letztlich neurophysiologischen Korrelaten zugeordnet werden können (Panksepp, 2003).

Auch Überschneidungen der Modellarten werden diskutiert (Feldman Barrett, 1998). Letztendlich ist keine der Theorien in der Lage, die Komplexität der Emotionen umfassend und befriedigend zu erklären, was zu hitzigen Debatten um die Theorien führt und geführt hat (Bsp.: Ortony & Turner, 1990).

Primär- und Sekundäremotionen kategorieller Modelle lassen sich in die dimensional Modelle übertragen. Teilweise lassen sich auch dimensionale Modelle in andere dimensionale Modelle integrieren (Schimmack, 1999). Abbildung 1-1 zeigt das - auch als Circumplex Affekt-Modell bezeichnete - zweidimensionale Modell nach Russel (1980), in das eine Reihe von Primäremotionen übertragen wurden.

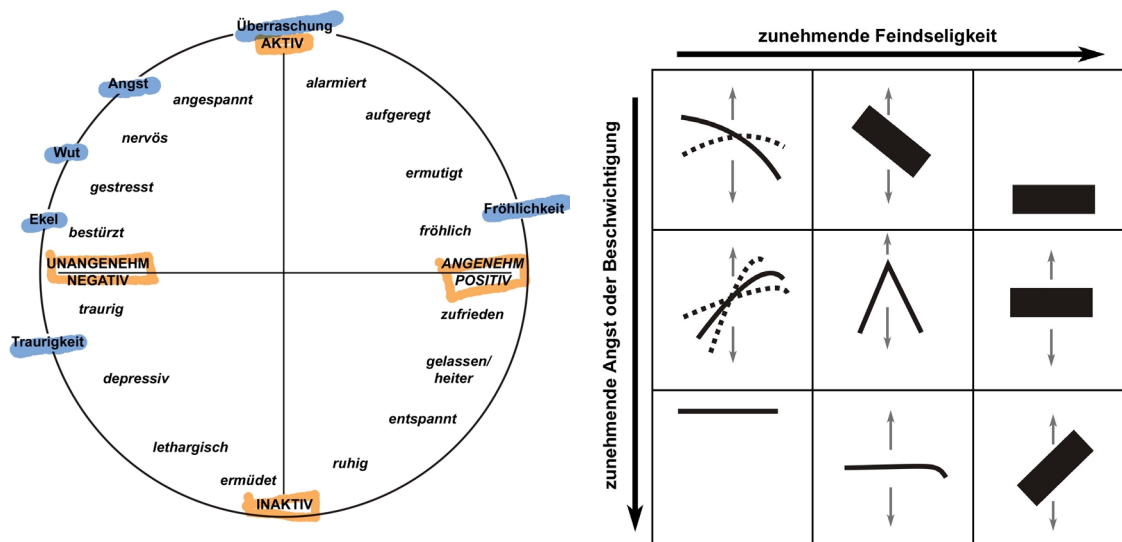


Abbildung 1-1 Circumplex Valenz-Arousal-Modell nach Russel (links) und das Konzept der *motivation-structural rules* nach Morton (rechts). Die schwarzen Linien und Balken stellen schematisch die Rufcharakteristik dar (Sonagrammdarstellung: Zeitverlauf auf der x-Achse, Frequenz auf der y-Achse). Weitere Erläuterungen im Text.

Eines der ersten zweidimensionalen Modelle, das bestrebt ist, die Strukturen innerhalb von Sozialrufen von Vögeln und Säugern in Bezug zu spezifischen Verhaltensintentionen zu setzen, ist das Konzept der *motivation-structural rules*, das eine reglementierte Bindung von physikalischer Struktur der Rufe und Motivation postuliert (Morton, 1977; Abbildung 1-1, rechts). Demnach sind tieffrequente und breitbandige Rufe mit eher aggressiven Kontexten assoziiert, während hochfrequente, tonale Rufe in Situationen erhöhter Angst oder im soziopositiven Kontext geäußert werden. Anschließende Studien bestätigten die Gültigkeit des Modells im Aggressionsbereich, jedoch scheint es in ängstlichen und freundlichen Kontexten nur begrenzt anwendbar zu sein (Compton et al., 2001; Peters, 2002). Da die Sozialrufe, die in freundlichen und ängstlichen Kontexten geäußert werden, in dem von Morton propagierten Modell, obwohl ihnen sehr unterschiedliche Motivationen zugrunde liegen, allein aufgrund der Frequenzparameter nicht separierbar sind, schlugen August & Anderson (1987) nach der Untersuchung der Kommunikationslaute von 50 verschiedenen Säugetierarten zu ihrer Trennung zeitliche Parameter vor.

Die Affekt- bzw. Emotionscodierung erfolgt also sowohl in der menschlichen Sprache als auch in Sozialrufen im Tierreich über die Stimm- bzw. Rufqualität, über charakteristische Veränderungen von Frequenz- und Zeitparametern sowie Amplitudenänderungen, also über prosodische Strukturmerkmale.

Im Bereich der menschlichen Sprache zeigt sich, dass *Freude* durch eine Erhöhung von Sprechtempo, Bandbreite und mittlerer Tonhöhe sowie eine hellere Klangfarbe, *Trauer* durch eine Erniedrigung von Tempo, Bandbreite und Tonhöhe, sowie eine geringe Lautintensität, *Wut* durch Erhöhung des Sprechtempos, der mittleren Frequenz sowie deren Bandbreite und Kontur und hoher Intensität und *Angst* durch Erhöhung von Tempo und mittlerer Tonhöhe bei variierender Tonlage und Intensität codiert wird (Scherer, 1986). Die Primäremotionen Wut und Trauer werden meist besser erkannt als Freude und Angst (Banse & Scherer, 1996; Thompson & Balkwill, 2006).

Emotionen mit einem hohen Erregungsgrad sind meist durch eine steigende Grundfrequenz und ein höheres Sprechtempo gekennzeichnet (Goldbeck et al., 1988) während sich Emotionen, die durch einen geringeren Erregungszustand gekennzeichnet sind - wie zum Beispiel Traurigkeit - eher in einem verlangsamten Sprechtempo und leiserem und monotonerem Sprechen äußern (Barrett & Paus, 2002). Dies zeigt sich auch bei Untersuchungen an Patienten mit Depressionen, die je nach Schwere der Depression charakteristische Veränderungen der Sprache zeigten (Alpert et al., 2001; Mundt et al., 2007; Shama et al., 2006). Verschiedene Parameter können sogar eine akute Suizidgefährdung von Patienten aufdecken (France et al., 2000; Ozdas et al., 2004). Die Stimmqualität von Patienten mit emotionalen Störungen kann daher in der Diagnostik und zur Kontrolle des Behandlungserfolges eingesetzt werden (Ellgring & Scherer, 1996).

Während sowohl die Kontextspezifität von Rufen als auch die Signaturen, die individuen- oder gruppenspezifische Informationen tragen, bei vielen Tiergruppen beschrieben und untersucht sind, ist der Bereich der Codierung von Affekten erst in den letzten Jahren vermehrt in den Fokus des Interesses geraten. Zuordnungen struktureller Parameter zu einem definierten emotionalen Zustand erfolgten z.B. im Bereich der Nutztierhaltung, in der man nach nicht-invasiven Methoden sucht, das Wohlergehen der Tiere zu beurteilen (Zusammenfassung in Manteuffel et al., 2004), zumal gezeigt wurde, dass die Tiere unter Stress häufiger vokalisieren (Grandin, 1998). Zu diesem Zweck wurden alle Vokalisationen der Tiere einem emotionalen Zustand zugeordnet, wobei sich zeigte, dass zum Beispiel bei Schweinen tieffrequente Laute mit geringer Tonalität genutzt werden, um Kontakt mit Gruppenmitgliedern aufzunehmen, wohingegen lautere und längere hochfrequente Rufe mit höherer Tonalität eher mit Aufregung assoziiert waren. Isolationsversuche mit Hühnerküken zeigten eine Zunahme von *distress calls* und Abnahme von soziopositiven Rufen bei kleiner werdender Gruppengröße (Marx et al.,

2001). Auch eine Reihe anderer Studien beschäftigt sich mit kontextübergreifenden Prinzipien im Einsatz spezifischer Strukturparameter in Sozialrufen, die von Motivation oder Affekt abhängen: eine Klassifizierung des Sozialrufrepertoires von Totenkopffaffen anhand der Intensität, Tonhöhe und Rauschhaftigkeit zeigt Übereinstimmungen mit emotionalen Intonationsmustern menschlicher Sprache (Jürgens, 1986).

Da in den oben genannten Studien keine Untersuchungen *innerhalb* eines Sozialruftyps erfolgten, sind auch nur Aussagen zwischen Rufklassen möglich, wobei die Befunde die Motivations-Struktur-Hypothese nach Morton (1977) partiell widerlegen.

Die Codierung der relativen Dringlichkeit *innerhalb* einer Rufklasse in der innerartlichen Kommunikation bei Tieren ist am besten bei Alarmrufen verschiedener Taxa untersucht. Dabei zeigen sich bei einigen Arten zunächst spezifische Rufe auf unterschiedliche Prädatoren (Manser, 2001; Manser et al., 2001, 2002; Seyfarth et al., 1980; Templeton et al., 2005). Innerhalb einer solchen Kategorie werden unterschiedliche Distanzen zwischen potentiell Beutetier und Jäger bzw. Größe des Jägers, und damit die Dringlichkeit/Gefährlichkeit der Situation codiert. Dies geschieht unter anderem über den Rhythmus (Blumstein & Armitage, 1997), die Frequenz (Fichtel & Hammerschmidt, 2002) und die Anzahl der geäußerten Elemente (Leavesley & Magrath, 2005), sowie über die Rufamplitude (Fichtel & Hammerschmidt, 2002). Auch eine Codierung über Tonalität vs. Rauschhaftigkeit ist beschrieben worden (Manser, 2001). Oft werden Kombinationen einzelner Parameter genutzt (Bsp.: Russ et al., 2005). Bei Erdmännchen konnte gezeigt werden, dass gerade in Situationen hoher Dringlichkeit die akustisch übermittelten Informationen ausreichen, um eine adäquate Reaktion hervorzurufen, während bei Rufen mit niedrigerer Dringlichkeit und geringerer Spezifität oftmals visuelle Signale als zusätzliche Informationsquelle hinzugezogen werden (Manser & Fletcher, 2004). Für Alarmrufe ist damit gezeigt, dass der Sender die Dringlichkeit einer Situation reproduzierbar codiert *und* dass Rufempfänger adäquat, also auf unterschiedliche Weise und/oder Stärke, auf diese Codierung reagieren. Demzufolge wird die Varianz in den Rufparametern wahrgenommen und es wird ihnen eine Bedeutung beigemessen. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass bei der ontogenetischen Entwicklung der Alarmrufe von Erdmännchen zunächst akustische Strukturen, die für die Dringlichkeit codieren und erst dann die prädatorspezifischen Signaturen generiert werden, was als Indiz dafür diskutiert wird, dass referentielle Signale sich aus affektiven entwickelt haben könnten (Hollén & Manser, 2007).

Bei Mutter-Kind-Interaktionen wurden ebenfalls Variationen in den Rufen festgestellt, die mit der Dringlichkeit einer Situation zu korrelieren scheinen. Weary & Fraser (1995) zeigten, dass Ferkel in schlechterem Futterzustand mehr Isolationsrufe abgeben, wenn sie von der Mutter getrennt werden, als ihre satten Geschwister. Die Rufe waren außerdem länger und wiesen eine höhere Frequenz auf. Eine Verschlechterung des körperlichen Zustands der Ferkel durch Unterkühlung hatte ebenfalls einen signifikanten Einfluss auf die Isolationsrufe: die Anzahl der Rufe erhöhte sich, Frequenz und Rufdauer stiegen an (Weary et al., 1997). Auch bei Mäusen wurden mit ansteigendem Grad der Erregung Veränderungen der Ultraschall-Rufe von Jungtieren nachgewiesen (Ehret, 2005). Bei Meerschweinchen verkürzten sich die Rufe der Jungtiere und die mittlere Frequenz stieg, je länger sie von ihrer Mutter getrennt waren (Monticelli et al., 2004).

Ein weiterer Bereich der Kommunikation, in dem Variationen der Lautstruktur beschrieben wurden, sind Rufe, die mit der Nahrungssuche assoziiert sind. Rhesusaffen gaben abhängig von der Futterqualität unterschiedliche Rufe von sich. Die Ruhhäufigkeit, nicht aber der Rufotyp, variierte mit dem Sättigungsgrad des Senders (Hauser & Marler, 1993). Bei Erdmännchen erhielten Jungtiere, die lauter und länger vokalisieren, bei der Nahrungssuche mehr Futter von älteren Artgenossen (Manser & Avey, 2000).

Auch bei agonistischen Interaktionen gibt es Hinweise auf Variationen in den akustischen Signalen bei unterschiedlichen Erregungszuständen des Senders. Beim Indischen Falschen Vampir, *Megaderma lyra*, konnte bei agonistischen Interaktionen im Annäherungskontext nachgewiesen werden, dass mit steigender Intensität der Situation die Anzahl geäußerter Rufelemente stieg, die Rufe sich verlängerten, ihre Abstände sich verkürzten sowie frequenzmodulierte Anteile komplexer wurden (Bastian, 2006). Bei Spitzhörnchen wurden ein Anstieg von Frequenzparametern sowie eine Verkürzung des Intersilbenabstands bei höherer Erregung nachgewiesen (Schehka et al., 2007). Weitere Hinweise geben die bereits oben erwähnten Studien zur Erkennung von Nachbarn bei territorialen Tieren: in allen darauf untersuchten Arten konnten als Antwort auf Rufe unbekannter Artgenossen, im Vergleich mit den bekannten Nachbarn, signifikante Änderungen in den Rufparametern nachgewiesen werden, die auch bei einem Erregungsanstieg Variation erfahren, wie zum Beispiel die Ruflänge (Lesbarères & Lodé, 2002), die Wiederholhäufigkeit der Rufe (Frommolt et al., 2003), die Anzahl der Elemente innerhalb eines Rufs (Lovell & Lein, 2004) und die Frequenz (Mackin, 2005). Es kann davon ausgegangen werden, dass die Rufe unbekannter Tiere ein höheres Aggressionspotential und damit einen höheren Erregungszustand auslösen. Diese Vermutung wird durch eine schnellere Reaktionszeit

(Radford, 2005) und durch eine Zunahme agonistischer Verhaltensdisplays (Bsp.: Angriff auf den Lautsprecher) bei Playbacks der Rufe unbekannter Artgenossen gestützt (Wunderle, 1978).

Rendall veröffentlichte 2003 die Ergebnisse einer Studie an Pavianen, in der er *grunt*-Vokalisationen aus zwei unterschiedlichen Kontexten (Bewegungen der Gruppe und Mutter-Jungtier-Interaktionen), die in je zwei unterschiedlichen Erregungszuständen aufgenommen worden waren, analysierte. Für beide Kontexte konnte er nachweisen, dass im jeweils höheren Erregungszustand die Anzahl der Rufe und die Rufdauer anstieg, das Intervall zwischen den Rufen sich verkürzte, und die Grundfrequenz sowie die Frequenzkontur anstiegen.

Alle Hinweise und Untersuchungen deuten also darauf hin, dass ein veränderter Erregungszustand im Tierreich vorwiegend über zeitliche Strukturen, wie z.B. Rufdauer, Anzahl der Elemente oder die Wiederholrate der Rufe (Bsp.: Blumstein & Armitage, 1997; Mackin, 2005; Russ et al., 2005), sowie über die Frequenzstruktur (Bsp.: Monticelli et al., 2004; Schehka et al., 2007) und die Rufamplitude (Bsp.: Fichtel & Hammerschmidt, 2002) codiert wird. Die gleichen Parameter wurden als Korrelate der Affektintensität in der menschlichen Sprache identifiziert. Amplitude, Tempo, Grundfrequenz, sowie Bandbreite und Kontur sind die Parameter, die am häufigsten mit Unterschieden im Erregungszustand assoziiert werden (Bsp.: Bachorowski, 1999; Scherer, 1995), wobei hierbei unberücksichtigt bleibt, welcher Emotion (z.B. Freude, Traurigkeit, Ärger, Überraschung) der höhere Erregungszustand zuzuordnen ist.

Bisherige Studien sprechen demnach dafür, dass sowohl bei der Codierung von Individualität als auch bei der Codierung von Dringlichkeit bzw. Affekt im Tierreich häufig Kombinationen von Frequenz- und Zeitparametern zum Einsatz kommen. Dabei scheinen jedoch Frequenzparameter primär mit Identität korreliert zu sein (Bsp.: Aubin et al., 2004; Gelfand & McCracken, 1986), während Änderungen innerhalb der Zeitstruktur vermehrt im Kontext der Codierung von Dringlichkeit erwähnt werden (Bsp.: Blumstein & Armitage, 1997; Rendall, 2003)

1.2 Fledermäuse als Modellsystem

Aufgrund der Hypertrophie ihres Hörsystems, des reichen Rufrepertoires und der phylogenetischen frühen Entstehung im Eozän (Novacek, 1987; Simmons & Geisler, 1998; Simmons, 2000), bieten sich Fledermäuse zur Untersuchung rufcodierender Parameter und der evolutiven Ursprünge von Kommunikation an.

Neben der Echoortung, die eine Orientierung in absoluter Dunkelheit und dadurch die Eroberung der ökologischen Nische "Nacht" ermöglichte, musste auch die innerartliche Kommunikation modifiziert werden, um von visuellen Reizen weitgehend unabhängig zu werden (Porter, 1979). So ist es nicht verwunderlich, dass viele Fledermausarten über ein umfangreiches Sozialrufrepertoire verfügen, was sie zu einem hervorragenden Modell zur Erforschung von Kommunikationssystemen macht. Ein weiterer Vorteil des Modellsystems Fledermaus liegt darin begründet, dass diese phylogenetisch alte Säugetierordnung einen Blick auf die evolutiven Wurzeln der Kommunikation gestattet.

Das audio-vokale System der Fledermäuse ist hoch entwickelt und an die Bedürfnisse von akustischer Orientierung und Kommunikation adaptiert. Alle bisher untersuchten Audiogramme zeigen Anpassungen der Hörkurve in den Frequenzbereichen von Echoortungsrufen *und* Sozialrufen (Bohn et al., 2004; 2006; Coles et al., 1989; Esser & Daucher, 1996; Guppy & Coles, 1988; Neuweiler et al., 1984; Neuweiler, 1990).

1.2.1 Echoortung im Kommunikationskontext

Fledermäuse kommunizieren grundsätzlich über die selben Sinne wie der Mensch: Olfaktorik, Gehör, Tastsinn und das visuelle System (Dechmann & Safi, 2005). In der akustischen Kommunikation können sogar Echoortungsrufe aufgrund ihrer spezifischen Charakteristika eine kommunikative Funktion haben. Sie tragen art- (Jones et al., 2000; Parsons & Jones, 2000), gruppen- (Russ & Racey, 2007), teils sogar individualspezifische Signaturen (Kazial et al., 2001; Obrist, 1995). Allerdings ist auf Individuenebene nicht bei allen Arten eine Unterscheidbarkeit der Echoortungsrufe nachweisbar (Siemers & Kerth, 2006). Morphologisch kryptische Arten lassen sich über ihre Echoortungsrufe klassifizieren (Jacobs et al., 2006; Jones & Barlow, 2003; Kingston et al., 2001; Thabah et al., 2006).

Gruppenspezifische Merkmale innerhalb der Echoortungsrufe werden bei einigen Fledermausarten angeglichen: Experimente mit *Hipposideros terasensis* zeigten, dass der konstantfrequente Anteil der zweiten Harmonischen der Echoortungsrufe von

Koloniemitgliedern beeinflusst wird, sodass von einem Erlernen gruppenspezifischer Merkmale ausgegangen werden kann (Hiryu et al., 2006). Neben diesen Signaturen lassen die Echoortungsrufe einiger Arten auch Rückschlüsse auf das Alter (Kazial et al., 2001; Masters et al., 1995; Siemers et al., 2005) sowie das Geschlecht (Kazial & Masters, 2004; Siemers et al., 2005) des rufenden Tieres zu. Dabei sind die Überlappungsbereiche jedoch teilweise so groß, dass eine verlässliche Codierung fraglich ist (Siemers et al., 2005). Über die relative Anzahl und Wiederholrate der Echoortungspulse wird zudem die Dichte der vorhandenen Beutetiere übermittelt (Gillam, 2007), sodass Fledermäuse sowohl in arteigenen als auch in den Echoortungsrufen sympatrisch lebender Arten enthaltene Informationen nutzen können (Balcombe & Fenton, 1988; Barclay, 1982, Fenton, 2003; Jones, 2008). Dieses Verhalten wird als "Belauschen" (*eavesdropping*) bezeichnet und kann nicht nur Echoortungsrufe sondern auch Sozialrufe betreffen (Fenton, 2003; Russ et al., 2004).

Auch wenn Echoortungsrufe zu Kommunikationszwecken dienen können, liegt ihre Optimierung darauf, ein möglichst präzises akustisches Abbild der Umwelt zu generieren (Neuweiler, 1990).

1.2.2 Sozialrufe

Die für einige Arten beschriebenen Sozialrufe sind oft deutlich länger als die zur Orientierung verwendeten und oftmals durch die Nase ausgestoßenen Echoortungsrufe (Porter, 1979). Sozialrufe sind häufig aus einzelnen Silben zusammengesetzt (Behr & von Helversen, 2004; Leippert et al., 2000 a; Ma et al., 2006) und werden überwiegend durch das Maul emittiert (Gould, 1979). Die Sozialrufe der meisten Fledermausarten zeichnen sich durch eine hohe Kontextspezifität aus (Barclay & Thomas, 1979; Clement et al., 2006; Ma et al., 2006; Miller & Degn, 1981; Pfalzer & Kusch, 2003; Porter, 1979). Für einige Fledermausarten existieren bereits Algorithmen, die eine computergesteuerte Klassifikation von Sozialruftypen erlauben (Melendez et al., 2006). Die Ruftypen sind häufig an ein klar abgrenzbares Verhaltensmuster gekoppelt (Behr & von Helversen, 2004; Porter, 1979).

Es wurden spezifische Sozialrufe bei der Jagd (Russo & Jones, 1999) und sogar zur Jagdorganisation (Wilkinson & Boughman, 1998) nachgewiesen. Jagen verschiedene Fledermausarten in einem Habitat, steigt die Anzahl der emittierten Sozialrufe, wenn die Tiere in gemischten Gruppen fliegen (Bartonička et al., 2007).

Im Paarungs- und Balzkontext gibt es bei vielen Arten komplexe Sozialrufe (Andrews et al., 2006; Barclay & Thomas, 1979; Davidson & Wilkinson, 2004), die auch an spezifische Flugmanöver gekoppelt sein können (Behr & von Helversen, 2004; Leippert, 1994).

Agonistisch einzuordnende Aggressions-, Droh- oder Irritationsrufe, wurden für nahezu alle untersuchten Arten beschrieben (Bsp.: Pfalzer & Kusch, 2003; Russ et al., 2004). Sie werden sowohl bei innerartlichen Konflikten eingesetzt als auch zur Feindabwehr geäußert und können z.B. bei *Antrozous pallidus* sogar noch emittiert werden, wenn der kältebedingte Torporzustand eine Echoortung nicht mehr zulassen würde (Brown, 1976).

Spezifische Rufe zur Kontaktaufnahme sind sowohl bei Mutter-Kind-Interaktionen (Balcombe, 1990; Bohn et al., 2007; Brown, 1976; Brown et al., 1983; Esser & Schmidt, 1989; Gould, 1979; Matsumura, 2001; Schmidt-French et al., 2006) als auch in der Kommunikation adulter Tiere (Boughman, 1998) nachgewiesen und beschrieben worden.

Bei *Saccopteryx bilineata* konnten bei Männchen mehrere Ruftypen nachgewiesen werden, wobei breitbandige, rauschhafte Rufe eher an andere Männchen gerichtet wurden und tonale Rufe primär bei Interaktionen mit Weibchen vorkamen. Nachfolgende Analysen zeigten, dass die Charakteristika einiger Rufe des Repertoires Informationen über die Männchenqualität übermitteln können (Davidson & Wilkinson, 2004).

Eine Reihe der beschriebenen Sozialrufe fügen sich aufgrund ihrer Parameterspezifikationen in die Motivations-Struktur-Hypothese von Morton (1977) ein (Clement et al., 2006; Davidson & Wilkinson, 2004). Auch Pfalzer & Kusch deckten in ihrer 2003 veröffentlichten Studie strukturelle Ähnlichkeiten bei Sozialrufen unterschiedlicher Arten auf, die in vergleichbaren Kontexten geäußert wurden.

Innerhalb der einzelnen Rufklassen zeigen viele Sozialrufe eine hohe Variabilität (Bsp.: Porter, 1979), die inter-individuell meist größer ist als intra-individuell (Bsp.: Balcombe & McCracken, 1992). Dadurch können über art- (Russ & Racey, 2007), gruppen- (Boughman, 1997; Boughman & Wilkinson, 1998; Davidson & Wilkinson, 2002; Dörrie et al., 2001; Esser & Schubert, 1998) und individualspezifischen Signaturen (Fenton et al., 2004; Gelfand & McCracken, 1986; Leippert et al., 2000 a; Schmidt & Seidl, 2000) hinaus noch weitere Informationen übermittelt werden.

So wurden beispielsweise im Territorial-Gesangs männlicher *Saccopteryx bilineata* indexalisierte Parameter nachgewiesen, also Komponenten, die Rückschlüsse auf die Fitness eines Paarungspartners zulassen: spezifische akustische Charakteristika, wie eine tiefere Endfrequenz bestimmter Silben, korrelierten mit dem Reproduktionserfolg (Behr et

al., 2006). Über die Qualität der Sozialrufe ist also eine Demonstration der Fitness möglich. Die Variabilität innerhalb einiger Sozialrufklassen ermöglicht demnach eine Codierung von Individualität (inter-individuelle Variabilität) und lässt darüber hinaus noch Spielraum für eine weitergehende Codierung (intra-individuelle Variabilität), die zum Beispiel Informationen über den Affekt des Senders und damit die Dringlichkeit der Situation tragen kann.

Bezüglich der inter-individuellen Variabilität zeigt sich bei Gruppenmitgliedern einiger Arten eine deutliche Übereinstimmung in den Signaturen der Rufe, selbst wenn die Tiere keine verwandtschaftliche Beziehung zueinander haben (Boughman, 1997; 1998; Hiryu et al., 2006), während bei der Artspezifität der Sozialrufe eine genetische Kopplung nicht ausgeschlossen werden kann. Die bei statistischen Analysen aufgedeckten individuellen Signaturen beruhen überwiegend auf Frequenzparametern (Bsp.: Balcombe & McCracken, 1992; Fenton et al., 2004), jedoch sind auch Kombinationen von Frequenz- und Zeitparametern möglich (Bsp.: Bohn et al., 2007). Dabei zeigen Frequenzparameter meist eine deutlichere Individuentrennung (Bsp.: Gelfand & McCracken, 1986).

Die intra-individuelle Varianz in den Rufen ist bislang noch nicht eingehend untersucht. Erste Untersuchungen sprechen jedoch dafür, dass die intra-individuelle Varianz auch bei Fledermäusen den Affekt des Senders bzw. die Dringlichkeit der Situation codieren kann. Mehrere Studien zeigen Veränderungen der Sozialrufe in Abhängigkeit vom Erregungszustand des rufenden Tiers. Jungtiere sind bis zur vollständigen Ausbildung ihres Fells noch nicht in der Lage, ihre Körpertemperatur selbstständig aufrecht zu erhalten. Sie sind daher darauf angewiesen, durch den Körperkontakt zur Mutter ihre Temperatur zu halten. Da ein Absinken der Körpertemperatur einen lebensbedrohlichen Zustand für die Tiere darstellt, übernehmen bei vielen Arten Jungtiercluster bzw. Wochenstuben die Thermoregulation, wenn das Muttertier die Kolonie zum Jagen verlässt. Brown (1976) zeigte bei Jungtieren von *Antrozous pallidus* unter anderem eine erhöhte Wiederholrate von Isolationsrufen bei sinkender Körpertemperatur, zumindest bis zu einer Temperatur von 29°C. Ein tieferes Absinken der Körpertemperatur kann jedoch dazu führen, dass sich die strukturellen Charakteristika der Isolationsrufe soweit verändern, dass die Rufe statistisch nicht mehr dem entsprechenden Individuum zugeordnet werden können, wie an *Eptesicus fuscus* gezeigt wurde (Camaclang et al., 2006). Rübsamen (1987) erwähnt, dass Jungtiere der Fledermausart *Rhinolophus rouxi* häufiger Isolationsrufe von sich gaben, wenn sie von der Höhlenwand abgerutscht waren und am Boden lagen. All

diese Studien bleiben jedoch die Antwort schuldig, ob und wie die Muttertiere auf die veränderten Rufe reagierten.

Studien, die die Empfängerseite untersuchen, konnten tatsächlich divergente Reaktionen auf Rufe nachweisen, die eine Veränderung in den Parametern aufwiesen, die nach allen bisherigen Untersuchungen mit einer Affektänderung korrelieren. Zur Identifizierung der für den Empfänger relevanten Parameter wurden synthetische *distress calls* generiert und in Frequenz- und Zeitstruktur variiert. Playbacks dieser synthetischen Rufe riefen bei *Pipistrellus pygmaeus* in der Tat stärkere Reaktionen auf ein breiteres Frequenzband (Standard: 30-19 kHz; Verändert: 40-9 kHz bzw. 92-22 kHz) hervor. Auch auf zeitliche Veränderungen, nämlich eine Verkürzung des Interpulsintervalls (IPI) bei gleichzeitiger Erhöhung der Rufanzahl pro Zeiteinheit (Standard: 2 Rufe, IPI: 75 ms; Verändert: 12 Rufe, IPI: 8 ms), reagierten die Tiere verstärkt. Die stärksten Reaktionen erfolgten auf eine Kombination der erwähnten zeitlichen Parameter und einen sukzessiven Frequenzanstieg innerhalb der Rufserie von 1 kHz pro Ruf (Russ et al., 2005).

Weitere Erkenntnisse über die Empfängerseite brachten u. a. neurophysiologische Untersuchungen, die nachweisen konnten, dass Fledermäuse in der Lage sind, syntaktische Strukturelemente innerhalb komplexer Rufe zu perzipieren (Esser et al., 1996; 1997) und dass Neurone im Colliculus inferior spezifisch auf arteigene Sozialrufe reagieren (Klug et al., 2002). In Verhaltensexperimenten wurde unter anderem gezeigt, dass Fledermäuse kurze multiharmonische Signale sowohl anhand der virtuellen Tonhöhe, als auch anhand spektraler Eigenschaften klassifizieren (Preisler & Schmidt, 1995; 1998) und einen Verarbeitungsmechanismus nutzen, der mit dem Formantenmodell der menschlichen Vokalwahrnehmung vergleichbar ist (Krumbholz & Schmidt, 1999). Außerdem wurde gezeigt, dass das Unterscheidungsvermögen für Frequenzmodulationen bei Fledermäusen gut ausgebildet ist (Esser & Kiefer, 1996), sodass ihnen die Unterscheidung von individuellen Modulationssignaturen (Bartsch & Schmidt, 1993; Esser & Lud, 1997) bis hin zu Interferenzmodulationen möglich ist, mit denen sie bei der spektralen Analyse von Echos konfrontiert werden, die von strukturierten Oberflächen reflektiert werden (Bsp.: Schmidt, 1992).

Weder das Vorhandensein der strukturellen Varianz auf der Senderebene noch das prinzipielle Wahrnehmungsvermögen für Unterschiede in einzelnen Parametern auf der Empfängerebene ist jedoch mit einer Nutzung dieser Varianz im Rahmen des Kommunikationskontextes gleichzusetzen. Einen ersten Hinweis auf die tatsächliche

Nutzung von strukturellen Varianzen in der Kommunikation von Affekten bei Fledermäusen liefert die Studie von Russ et al. (2005), die eine variable Reaktion von *P. pygmaeus* auf frequenz- und rhythmusveränderte *distress calls* nachweisen konnte.

1.2.3 Modelltier *Megaderma lyra*

Die in Südindien und auf Sri Lanka vorkommende Fledermausart *Megaderma lyra* diente in der vorliegenden Arbeit als Modelltier zur Untersuchung der Wahrnehmung rufcodierender Parameter. Ihre soziale Organisation und die bereits gewonnenen Erkenntnisse zum Sozialrufrepertoire (Bastian, 2006; Dörrie, 2001; Grube, 2003; Leippert, 1994; Leippert et al., 2000 a) sowie zur Charakterisierung einer Reihe psychophysischer Größen und Grenzen ihres akustischen Systems (Heinze et al., 1996; Krumbholz & Schmidt, 1999; 2001; Preisler & Schmidt, 1995; 1998; Schmidt, 2000; Wiegrebe & Schmidt, 1996) machen diese Art zum idealen Untersuchungsobjekt.

M. lyra lebt in Gruppen mit partieller Geschlechtertrennung (Balasingh et al., 1994), wobei die Kolonien eine Größe von einem Dutzend (Schmidt, pers. Mitteilung) bis mehreren Hundert (Bates, 1997) Tieren erreichen können und neben natürlichen Höhlen vor allem vom Menschen verlassene oder wenig genutzte Gebäude wie Tempelhallen oder Gewölbe als Tagesquartiere nutzen (Möhres & Neuweiler, 1966; Subbaraj & Balasingh, 1996). Die Fortpflanzung von *M. lyra* ist saisonal gebunden (Balasingh et al., 1994), wobei das Zeitfenster genetisch determiniert und von externen Faktoren weitgehend unabhängig ist (Gopalakrishna & Badwaik, 1988). Die Weibchen bringen pro Saison nur ein Jungtier zur Welt.

Das Beutespektrum umfasst neben größeren Insekten überwiegend kleinere Wirbeltiere, bis zu einer Größe, die mit der von *M. lyra* vergleichbar ist. Die Beute wird dabei überwiegend durch passive Ortung, also aufgrund der durch das Beutetier verursachten Geräusche, detektiert (Fiedler, 1979). Die Tiere sind aber durchaus in der Lage, ihre Jagdstrategie flexibel an das Beutespektrum anzupassen: sie jagen entweder in der Luft oder hängen über längere Zeit an einem Hangplatz und lauschen auf Raschelgeräusche (Audet et al., 1991).

Ihre strikt harmonisch aufgebauten, durch die Nase emittierten Echoortungsrufe sind kurze abwärts frequenzmodulierte (0,7 - 1,8 ms) Pulse, deren Grundfrequenz, die bei 19,6 kHz liegt, unabhängig von der Anzahl der Harmonischen (drei oder vier) meist unterdrückt wird. Die höchsten Pegel liegen bei 80 - 85 dB SPL (Schmidt et al., 2000 a). Reichweite

und Präzision werden durch eine ausgeprägte Richtcharakteristik der Schallkeule erzielt (Möhres & Neuweiler, 1966).

Dass neben der Spezialisierung auf die Echoortung auch eine Spezialisierung des akustischen Systems im tieferen Frequenzbereich vorliegt, zeigt sich sowohl in den Audiogrammen, die zwei Bereiche besten Hörens aufweisen (Neuweiler et al., 1984; Neuweiler, 1990; Schmidt et al., 1983), als auch in der Überrepräsentation von Neuronen im Colliculus inferior, die ausschließlich auf Signale unter 20 kHz reagieren (Rübsamen et al., 1988). Diese Spezialisierung im tieffrequenten Bereich deckt sowohl Raschelgeräusche von potentiellen Beutetieren als auch die unteren Frequenzen der meisten Sozialrufe ab. Welcher dieser beiden Nutzungsbereiche der treibende Selektionsfaktor war, ist vermutlich nicht zu klären; Fakt ist jedoch, dass das gute Hörvermögen der Tiere im Bereich von 10-30 kHz sie dazu befähigt, Sozialrufe auch über weite Distanzen wahrzunehmen und zu analysieren.

Tatsächlich verfügt *M. lyra* über ein gut untersuchtes, reiches Sozialruf-Repertoire mit starkem Kontextbezug. Bislang wurden neun unterschiedliche Rufklassen und die Kontexte, in denen die Rufe geäußert werden, sowie für einen Teil der Rufklassen gekoppelte spezifische Verhaltensdisplays beschrieben (Bastian, 2006; Goymann et al., 2000; Grube, 2003; Leippert, 1994, Leippert et al., 2000 a). Aggressionsrufe und Pfiffe sowie die oftmals an sie anschließenden Folgerufe sind agonistischen, Bauch-an-Bauch-Laute und der im Werbeverhalten von Männchen präsentierte Songflight affiliativen Interaktionen zuzuordnen. Kontaktrufe stehen im Isolationskontext und dienen sowohl der Kontaktaufnahme zwischen adulten Tieren, als auch zwischen Mutter und Jungtier (Goymann et al., 1999). Landelaute werden geäußert, wenn ein Tier an oder in der Nähe von einem weiteren Tier landet. *Grumbling*-Rufe und Clatter-Strophen treten bei erhöhtem Erregungsgrad der Tiere und nur im Flug auf, wobei *Grumbling*-Rufe an ein charakteristisches Flugmanöver gekoppelt sind; die genaue Funktion beider Rufklassen ist noch unbekannt, wobei für letztgenannte Stressbewältigung angenommen wird (Leippert, 1994).

Die Sozialrufe bestehen meist aus verschiedenen multiharmonischen Silben, wobei einzelne Silbentypen in unterschiedlichen Rufklassen Verwendung finden können. Ausnahmen sind Aggressionsrufe, die in der Regel Serien breitbandiger Clicks enthalten, sowie Pfiffe, bei denen es sich um quasi-Reintonkomponenten handelt. Neben mehr oder weniger steil abwärts oder flach aufwärts frequenzmodulierten Silbentypen, teilweise mit

konstantfrequenten Anteilen und/oder steil abwärts frequenzmoduliertem Ende, kommen auch komplexe Silbentypen vor, die u- bis sinusförmige Modulationen aufweisen können.

Der von *M. lyra* in Situationen sozialer Isolation emittierte Kontaktruf ist typischerweise aus drei verschiedenen multiharmonischen Silbentypen aufgebaut und wird meist in Rufserien geäußert. Für die 1. Silbe konnten sechs unterschiedliche Formen nachgewiesen werden: konkav abwärts, u-förmig, sinusförmig, konvex abwärts, aufwärts, w-förmig und geschlängelt frequenzmoduliert, wobei srilankische Tiere fast ausschließlich eine u-förmige Modulation zeigten (Dörrie, 2001; Tabelle 1-1). Die 2. Silbe zeigt eine ähnlich hohe Formenvielfalt, jedoch wurden bislang weder w-förmige noch geschlängelte Frequenzmodulationen beschrieben. Die überwiegende Anzahl der 2. Silben ist konkav abwärts frequenzmoduliert. Für die 3. Silbe wurden die vier Formen konkav abwärts, u-förmig, konvex abwärts und aufwärts frequenzmoduliert beschrieben. Auch bei dieser Silbe dominiert die konkav abwärts frequenzmodulierte Form. Während die Silben 1 und 2 im Normfall nur je einmal zu Beginn eines Kontaktrufs geäußert werden, wird die 3. Silbe des Rufs in variabler Anzahl wiederholt. Dabei wird die Grundfrequenz dieser Silben wie bei den Echoortungspulsen meist unterdrückt.

Frequenz und zeitliche Abfolge der Silben innerhalb eines Rufes sowie der Rhythmus der Rufe innerhalb einer Rufserie variieren sowohl innerhalb eines Individuums, als auch zwischen Individuen deutlich. Statistische Analysen ergaben individuen- und gruppenspezifische Signaturen innerhalb der Kontaktrufe (Dörrie, 2001).

Tabelle 1-1 Auftreten der unterschiedlichen Silbenformen in den ersten drei Silben von Kontaktrufen srilankischer *M. lyra* in Prozent (Dörrie, 2001). Die Spalten ergänzen sich nicht immer zu 100%, da einige Silbenformen aufgrund von überlagerten Echos nicht erkannt werden konnten. Rufanzahl $n=446$.

Silbenformen	1. Silbe	2. Silbe	3. Silbe
<i>konkav abwärts</i>	1,8%	80,8%	88,5%
<i>u-förmig</i>	86,6%	14,3%	0,4%
<i>sinusförmig</i>	0,6%	0,9%	
<i>konvex abwärts</i>			
<i>aufwärts</i>			1,5%
<i>w-förmig</i>	0,3%		
<i>geschlängelt</i>	0,6%		
<i>nicht vorhanden</i>		3,6%	8,9%

Die Lautdauer der ersten Silbe srilankischer Tiere lag im Median bei 25,2 ms, mit einer Peakfrequenz von 13,9 kHz. Die zweite Silbe hatte eine Dauer von 4,4 ms bei einer Peakfrequenz von 18,3 kHz, die dritte Silbe lag bei 2,0 ms und 18,4 kHz (Tabelle 1-2).

Tabelle 1-2 Mediane einzelner Parameter der Silben in natürlichen Kontaktrufen für srilankische *M. lyra* (Dörrie, 2001). Rufanzahl $n=446$.

Parameter	Median
Anzahl Silben	7 (5 - 9)
Lautdauer 1. Silbe	25,2 (22,8 - 27,1) ms
Lautdauer 2. Silbe	4,4 (3,2 - 6,4) ms
Lautdauer 3. Silbe	2,0 (1,4 - 2,9) ms
Peakfrequenz 1. Silbe	13,9 (13,4 - 15,0) kHz
Peakfrequenz 2. Silbe	18,3 (16,9 - 19,1) kHz
Peakfrequenz 3. Silbe	18,4 (17,3 - 19,2) kHz
Abstand 1. u. 2. Silbe	11,8 (8,9 - 14,9) ms
Abstand 2. u. 3. Silbe	16,3 (14,3 - 18,3) ms

Abbildung 1-2 zeigt einen natürlichen Kontaktruf von *M. lyra*, der die Mediane srilankischer Tiere gut repräsentiert. Die erste Silbe zeigt die typische u-förmige, die Silben zwei und drei bis sechs die typische abwärts gerichtete Frequenzmodulation. Sowohl die Anzahl der Wiederholungen als auch die Intersilbenintervalle zeigen ab der dritten Silbe eine hohe Variabilität. In diesem Beispiel werden in diesem Bereich vier Silben emittiert, wobei die Intersilbenintervalle zwischen 20 ms und 35 ms liegen.

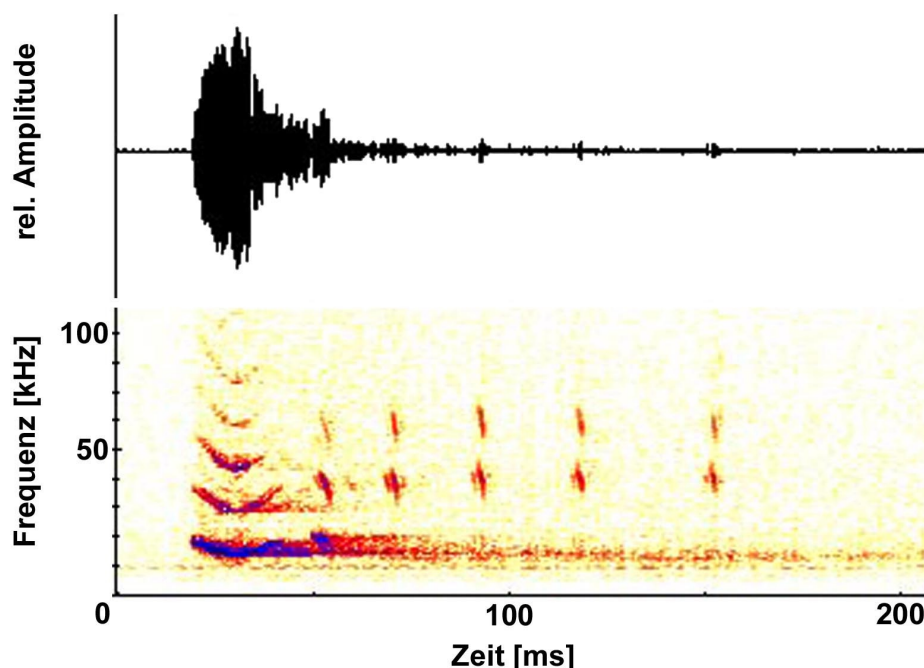


Abbildung 1-2 Natürlicher Kontaktruf von *M. lyra*, der den Median natürlicher Rufe srilankischer Tiere gut repräsentiert. Die erste Silbe zeigt die typische u-förmige, die Silben zwei und drei bis sechs die typische abwärts gerichtete Frequenzmodulation.

1.3 Zielsetzung

Viele der genannten Studien zur Kommunikation von Fledermäusen beschäftigen sich mit der *statistischen* Unterscheidbarkeit von Sozialrufen, andere mit den psychoakustischen Grenzen der Unterscheidung einzelner Parameter durch die Tiere, sehr wenige mit der Reaktion der Empfängertiere auf Unterschiede innerhalb der Rufklassen. Die psychoakustischen Schwellen wurden zumeist an Echoortungsrufen oder an echoortungsähnlichen Signalen bestimmt. In welcher Art und Weise die Tiere diese Größen im Zusammenhang komplexer Signale wahrnehmen und nutzen, ist bislang jedoch noch weitgehend unklar. Weder der statistische Nachweis für die Existenz einer senderspezifischen Varianz in Sozialrufen, noch die psychoakustischen Schwellen in der Wahrnehmung abstrakter oder kurzer Signale, bedeuten notwendigerweise, dass Artgenossen diese Informationen in komplexen Sozialrufen decodieren und nutzen, zumal die beschriebene Variabilität innerhalb der Rufe, die mit Identität und Affekt korrelieren, überwiegend oder sogar vollständig morphologisch festgelegt bzw. durch physiologische Veränderungen hervorgerufen werden.

Die vorliegende Arbeit untersucht daher die Frage, ob und in welchem Umfang die natürlich auftretende Variabilität in der Amplitude, der Frequenzstruktur und der zeitlichen Abfolge (Rhythmus und Metrum) innerhalb und zwischen den Kontaktrufen von Artgenossen perzipiert wird und eine verhaltensrelevante Bedeutung für den Empfänger der Sozialrufe hat. Dabei ist der Rhythmus als Verschiebung oder Entfernung einer oder mehrerer unabhängiger Einzelkomponenten bei gleich bleibender Position der anderen Komponenten definiert, während unter Metrum eine gleichgerichtete Verschiebung aller Komponenten (beispielsweise Verdopplung oder Halbierung aller Silbenabstände) verstanden wird. Der Problematik, dass die meisten natürlichen akustischen Signale in mehreren Parametern simultan variieren und die biologische Relevanz dieser Kombinationen noch weitgehend unbekannt ist (Fitch & Kelley, 2000), wurde durch die Verwendung synthetischer Stimuli Rechnung getragen. Dadurch waren klar definierte Verschiebungen einzelner Parameter möglich. Die charakteristischen Eigenschaften der synthetischen Rufe basierten auf dem Median natürlicher Rufe.

Die Tiere wurden in einem Zweifach-Wahl-Paradigma auf die Unterscheidung von Rufsequenzen dressiert, die in unterschiedlichen Parametern voneinander abwichen. In den einzelnen Versuchen sollte geklärt werden, inwieweit die rhythmische Struktur (Versuch 1, 2 und 3), die Amplitude (Versuch 2) und die Frequenz (Versuch 3) von den Tieren zur Unterscheidung der Rufe herangezogen werden. Nach erfolgter Dressur auf

Trainingsstimuli wurden hierzu die differierenden Parameterkonstellationen der Trainingsstimuli aneinander angeglichen (Versuch 2) bzw. ihre Kombinationen verändert (Versuch 3). Dadurch konnten die Strukturunterschiede identifiziert werden, die von den Tieren zur Unterscheidung herangezogen wurden. Darüber hinaus wurde durch Modellberechnungen ermittelt, mit welcher Gewichtung diese Parameter in die Entscheidung der Tiere einfließen. Es handelt sich um die erste Studie, die mittels Dressur die für den Empfänger der Sozialrufe relevanten Parameter untersucht.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere und Haltungsbedingungen

Die in den Versuchen eingesetzten Tiere der Art *Megaderma lyra* wurden im Oktober 2003 an drei unterschiedlichen Standorten auf Sri Lanka gefangen und an die Tierärztliche Hochschule Hannover verbracht. Die genauen Fangorte sowie die Bezeichnung der dort gefangenen Tiere sind dem Anhang (Tabelle 6-1, Seite 123) zu entnehmen.

Nach einer dreimonatigen Quarantäne wurden die Tiere auf drei Haltungsräume (R1, R2, R3) verteilt. Die Tiere, die am Dressurexperiment teilnahmen (*wL*, *wH*, *mU* und *mX*), wurden im Oktober 2004 in R2 verbracht (Abbildung 2-1). Das Versuchstier *mX* starb Anfang Februar 2005 vor Beendigung der Versuchsreihen.

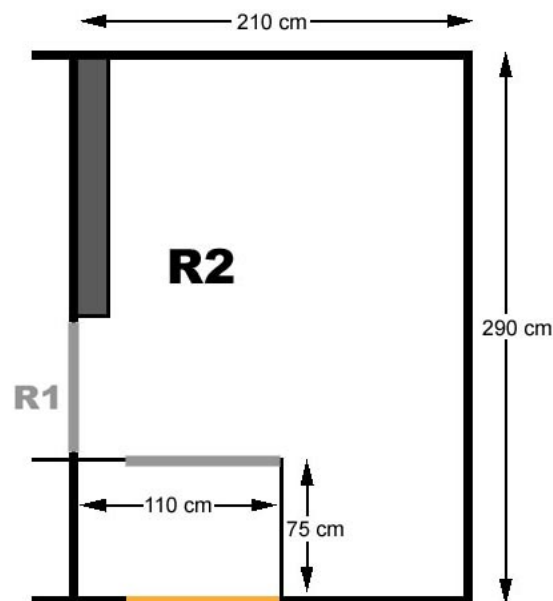


Abbildung 2-1 Schematische Aufsicht auf den Haltungsraum der Versuchstiere *wL*, *wH*, *mU* und *mX*. In orange ist die Außentür auf den Gang des Tierhauses eingezeichnet, in hellgrau die Schleusentür, bzw. die Schiebetür zwischen R1 und R2, dunkelgrau der Heizkörper.

Die Räume hatten eine Deckenhöhe von ca. 300 cm, in einer Höhe von 210 cm befand sich in allen Räumen eine Zwischendecke aus drahtbespannten Holzrahmen, die den Tieren als Hangplatz diente. Durch Rauhverputzung der Wände, bzw. eine Zwischenwand mit

Drahtbespannung vor den in den Räumen befindlichen Heizkörpern, boten auch die Seitenwände Halt für die Tiere und konnten als Hangplatz genutzt werden. Im Eingangsbereich befand sich eine Schleuse aus Holzbalken mit Drahtbespannung mit einer Höhe von 200 cm und einer Grundfläche von 75 cm x 110 cm. An der rechten Wandseite war als Rückzugsmöglichkeit ein 50 x 50 x 100 cm großer Seitenkäfig in einer Höhe von 80 cm angebracht, in dem die Tiere auch abgesperrt werden konnten. Die Räume wurden durch je zwei Lampen unmittelbar neben der Schleuse beleuchtet, die in einer Höhe von 40 cm und 170 cm übereinander an der Wand befestigt waren. Die 15 Watt Birnen der Lampen lieferten eine konstante, schwache Weißlichtbeleuchtung. Die Räume wurden auf eine Temperatur von 26 - 29°C geheizt, Luftbefeuchter sorgten für eine Luftfeuchtigkeit von 60% - 80%. Zur individuellen Unterscheidung trugen die Tiere Halsbänder aus silikonüberzogenem Kunststoff mit einer Buchstabenmarkierung.

Die Tiere wurden überwiegend mit Mehlwürmern, *Tenebrio molitor*, und Königsmehlwürmern, *Zophobas morio*, gefüttert. Zusätzlich wurden etwa ein Mal pro Woche Heuschrecken (*Locusta migratoria* oder *Schistocerca gregaria*) und mindestens alle zwei Wochen juvenile Mäuse (*Mus musculus*) oder juvenile Hamster (*Phodopus sungorus*) gefüttert. Um den Mineralstoff- und Vitaminbedarf der Fledermäuse zu decken, wurden die Mehlwürmer unmittelbar vor dem Verfüttern mit Luposan® Biomineral (Zusammensetzung siehe Anhang, Tabelle 6-2, Seite 123) bestreut. Des Weiteren befanden sich zusätzlich zu den Schalen mit unbehandeltem Leitungswasser in den Räumen auch Schalen, in denen das Wasser mit Vitamin- und Mineralpräparaten (Polybion N (Merck), e-Mulsin (Mucos), Basica (Protina GmbH)) angereichert wurde.

Während der Versuchsperioden wurden die Tiere ausschließlich in der Schallkammer im Rahmen der Versuche gefüttert. Um eine möglichst hohe Anzahl an Versuchsdurchläufen zu erzielen, wurden die Tiere in den Dressurexperimenten mit *T. molitor* gefüttert. Im Schnitt fraßen die Tiere während der Versuche 20-50 Mehlwürmer. Die Versuchsperioden wurden auf maximal 12 Tage festgesetzt. Nach Ende der letzten Versuchssitzung vor dressurfreien Tagen bekamen die Fledermäuse mindestens einen juvenilen Hamster bzw. eine juvenile Maus und bis ca. 24 Stunden vor der nächsten Versuchssitzung Mehlwürmer *ad libitum*. Die Schalen mit den Mehlwürmern wurden in und auf den Seitenkäfig gestellt, sodass zwei voneinander getrennte Futterplätze vorhanden waren und auch rangniedere Tiere ausreichend Futter aufnehmen konnten.

2.2 Versuchsaufbau

2.2.1 Schallkammer und darin befindliche Aufbauten

Die Dressurversuche wurden in einer schallarmen Kammer (350 x 220 x 230 cm) durchgeführt (Abbildung 2-2). Die Schallisolierung wurde durch eine Schaumstoffverkleidung der Wände und der Decke gewährleistet. Die Verkleidung bestand aus pyramidenförmigem Dämmschaumstoff mit jeweils 9 cm Kantenlänge. Kabelverbindungen vom Inneren der Schallkammer mit den Geräten außerhalb der Kammer konnten durch einen Kabelkanal (\varnothing 6 cm) in der linken Ecke der vorderen kurzen Seite gelegt werden. Der nicht durch Kabel ausgefüllte Teil des Kabelkanals wurde mit Schaumstoff verschlossen.

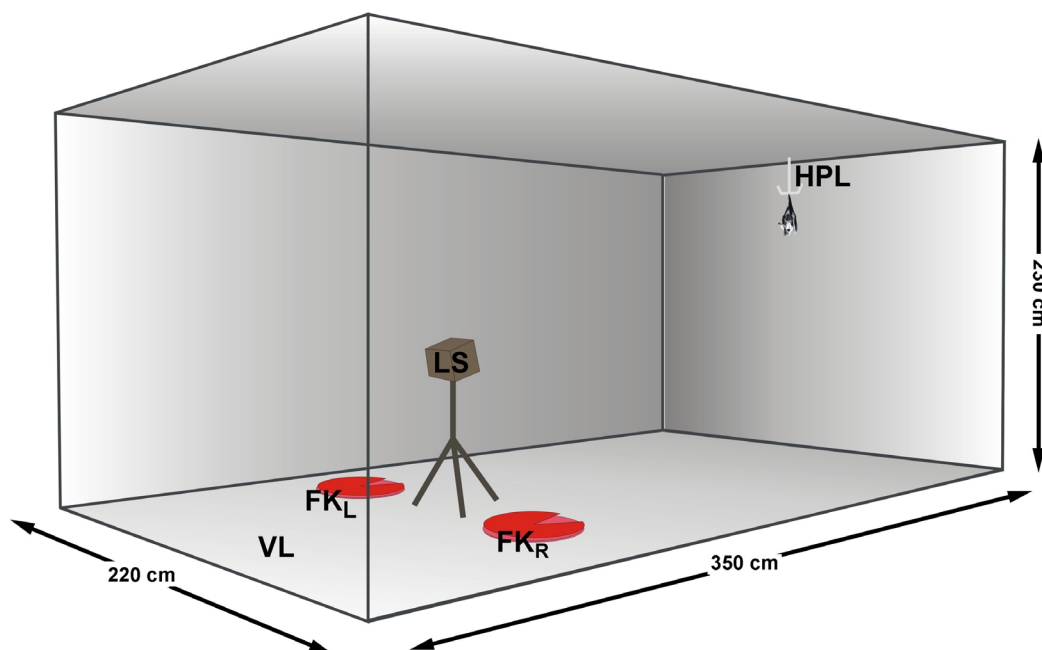


Abbildung 2-2 Schematische Sicht in die Schallkammer. LS: Lautsprecher, FK_L, FK_R: Futterklappen, HPL: Hangplatz. Der Versuchsleiter (VL) saß während des gesamten Versuches an der vorderen kurzen Seite der Schallkammer.

Der Eingang zur Kammer befand sich rechts an der vorderen kurzen Seite. An der ihm gegenüberliegenden kurzen Seite war mittig, 40 cm unter der Decke und 25 cm von der hinteren Wand entfernt ein Hangplatz (HPL) für die Fledermäuse angebracht. Der Metallbügel des Hangplatzes, der den Tieren als Landeplatz diente, befand sich an einem Zugschalter, der mit einer Federspannung versehen war. Durch das Gewicht der Fledermaus am Hangplatz wurde der Schalter betätigt. Flog die Fledermaus ab, wurde der Schaltkreis durch die Federspannung wieder geöffnet. So meldete der Hangplatz an die

steuernden Elemente der Anlage den Status "Fledermaus hängt" bzw. "Fledermaus hängt nicht".

Die Futterbelohnung für die Fledermäuse wurde aus computergesteuerten Futterklappen (FK) gegeben. Die Futterklappen bestanden aus einer Landeplattform für die Fledermäuse und der eigentlichen Drehmechanik, in der sich in vier einzelnen Kammern je eine Glasschale mit Mehlwürmern befand. Die vier Kammern waren kreisrunde Aussparungen (\varnothing 6 cm), die in eine runde PVC-Scheibe (\varnothing 20 cm, Stärke: 6 mm) gesägt waren. Zwischen diesen Aussparungen war die Scheibe massiv belassen. Unter dieser Scheibe waren ein Motor, der die Scheibe drehen und über den PC angesteuert werden konnte, und zwei Schalter angebracht, die den Motor anhielten, sobald die Scheibe um 45° (also eine Achtel Umdrehung) gedreht worden war. Über der Scheibe befand sich eine halbkreisförmige Abdeckung aus dem gleichen Material mit einer V-förmigen Aussparung an der zur Landeplattform liegenden Seite. Durch diese Abdeckung wurden $\frac{7}{8}$ der Drehscheibe verdeckt. Lediglich das vordere Achtel war freigelassen. Je nach Stand der Drehscheibe befand sich unter der Öffnung eine Glasschale mit Mehlwürmern ("Futterklappe offen") oder ein massiver Bereich der Drehscheibe ("Futterklappe geschlossen"). Die Landeplattform bestand aus der vorderen Hälfte einer 28 cm x 28 cm großen Holzplatte mit abgerundeten Ecken, in deren hinteren Bereich die Drehmechanik eingelassen war. Durch die beiden Schalter unter der Drehscheibe wurde der Öffnungszustand der Klappe an den PC übermittelt. Die Futterklappen befanden sich in einem Abstand von 110 cm von der vorderen kurzen Seite der Schallkammer und je 27 cm von der jeweiligen Seitenwand entfernt. Die Landeplattformen befanden sich 15 cm über dem Boden. Die Klappen werden im weiteren Textverlauf als FK_R (Futterklappe rechts) und FK_L (Futterklappe links) bezeichnet. Der Seitenindex rechts bzw. links wird durchgehend aus Sicht des Experimentators angegeben.

Der Hochfrequenzlautsprecher (Technics EAS 10TH 800C) zur Ausgabe der akustischen Stimuli im Dressurexperiment war in einem Abstand von 240 cm von der hinteren kurzen Seite der Schallkammer mittig zwischen den Futterklappen positioniert. Er war in einer Höhe von 70 cm auf einem Stativ festgeschraubt und wurde in Richtung des Hangplatzes geneigt ($28,5^\circ$ nach oben). Die Distanz zwischen der Lautsprechermembran und dem Kopf der Fledermaus betrug 280 cm, d.h. der Lautsprecher befand sich im Fernfeld.

Der Versuchsleiter befand sich mittig an der vorderen kurzen Wand neben der Eingangstür und steuerte den Versuch über eine Ziffertastatur, die mit dem außerhalb der Schallkammer stehenden PC verbunden war (Abbildung 2-3). Die Stimulusausgabe

erfolgte über ein PUSP (s.u.), das ebenfalls in der Kammer positioniert war und vom Experimentator direkt bedient wurde.

2.2.2 Versuchssteuerung

Die Versuche wurden über einen Computer (Pentium II-ECC 350 MHz) außerhalb der Kammer gesteuert (Abbildung 2-3), der sowohl Statussignale aus der Peripherie empfing als auch Statussignale und - über Relais - Steuerbefehle an die Futterklappen ausgab. Die Steuerung erfolgte über ein von Frau PD Dr. S. Schmidt und Herrn Dr. J. Pillat in C⁺⁺ entwickeltes Programm.

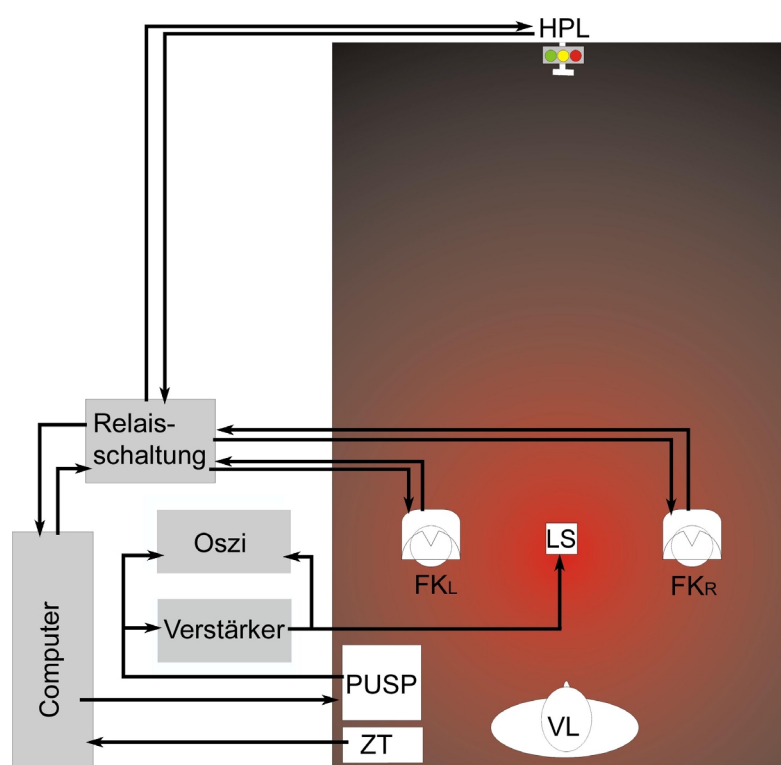


Abbildung 2-3 Schematische Aufsicht auf die Schallkammer und die Steuerungselemente. (FK_L, FK_R: Futterklappe links, rechts; HPL: Hangplatz; ZT: Ziffertastatur; LS: Lautsprecher; VL: Versuchsleiter)

Nach Tasteneingabe über die Ziffertastatur wurde eine Stimulussequenz entsprechend eines zuvor festgelegten Protokolls von der Festplatte ausgewählt und über die Soundkarte des Rechners (Creative Sound Blaster AudioPCI 64V) in ein PUSP (Portable Ultrasound Processor, Ultra Sound Advice) eingelesen, das die Sequenz in den Ultraschallbereich transformierte. Die Ausgabe der Stimulussequenz vom PUSP wurde manuell über seine Tastatur gesteuert. Das Signal wurde verstärkt (harman/kardon, HK 620) und an den Hochfrequenzlautsprecher in der Schallkammer geleitet. Sowohl das unverstärkte Signal

aus dem PUSP, als auch das verstärkte Signal wurden regelmäßig vor den Versuchen mittels eines Oszillographen (Hitachi, VC-6525) kontrolliert. Das Einlesen der Sequenz in das PUSP war nur möglich, wenn der Schaltkreis am Hangplatz geschlossen war, d.h. wenn eine Fledermaus am Hangplatz hing. Die Futterklappen wurden ebenfalls über die Ziffertastatur im Inneren der Kammer angesteuert. Die Zeitspanne zwischen den Stimulusausgaben variierte zwischen ca. 45 s und 60 s.

2.3 Stimuli

Die in der Arbeit verwendeten Stimulussequenzen waren synthetische Repliken von natürlichen Kontaktrufen (Abbildung 1-2, Seite 20).

Die spektrale und strukturelle Zusammensetzung der synthetischen Kontaktrufe basierte auf den Medianen von Parametern, die in einer vorangehenden Analyse von über 440 natürlichen Kontaktrufen von acht unterschiedlichen Individuen (Dörrie, 2001) ermittelt worden waren. Auf Grundlage dieser Daten wurden die einzelnen Silben mit der Software AviSoft SASLab Pro generiert.

Der **Referenzruf** (vgl. Abschnitt 2.3.2 auf Seite 45) entsprach sowohl im Frequenz- als auch im Zeitverlauf dem Median natürlicher Kontaktrufe. Er setzte sich, dem Median natürlicher Rufe entsprechend, aus drei unterschiedlichen Silbentypen zusammen. Die ersten beiden Silben unterschieden sich voneinander und von den folgenden Silben des dritten Typs.

Alle strukturellen Veränderungen in den **Testrufen** und in den Gesamtsequenzen (Rufserien) lagen im Rahmen der natürlich auftretenden Variabilität. In den analysierten natürlichen Rufen dominierte die Amplitude der ersten Silbe den Gesamtruf meist deutlich. Da dieser Amplitudenunterschied durch die höheren Frequenzen der Silbentypen 2 und 3 (s.u.) auf einen schallphysikalischen Aspekt der Aufnahmesituationen zurückgehen kann (Lawrence & Simmons, 1982), wurde die Amplitude der zweiten Silbe um etwa 2,3 dB, die der Typ 3 Silben um 6 dB mit der Software BatSound Pro angehoben, um diesen Effekt auszugleichen.

2.3.1 Die Einzelsilben des Referenzrufs

Die Silben wurden in AviSoft zehnfach zeitgedehnt generiert, sodass die Frequenz um den Faktor 10 herabgesetzt wurde und die Sequenz über die Soundkarte des Rechners ausgegeben werden konnte. Die Transformation in den Ultraschallbereich erfolgte erst

durch das PUSP. Um eine direkte Vergleichbarkeit mit späteren Angaben in dieser Arbeit zu gewährleisten, werden die Silbenspezifikationen auch für die Generierung in AviSoft bereits um den Faktor 10 beschleunigt angegeben.

Die erste Silbe (Silbentyp 1), bestehend aus drei Harmonischen, wies eine u-förmige Frequenzmodulation auf und hatte eine Dauer von 25,2 ms. Die Peakfrequenz der ersten Silbe lag in der ersten Harmonischen, also der Grundfrequenz, und betrug 13,8 kHz. Das Amplitudenmaximum lag 5,1 ms nach dem Beginn und damit im ersten Viertel der Silbe. Die Startfrequenz lag bei 19,4 kHz, die Endfrequenz bei 16,0 kHz. Die tiefste Frequenz lag bei 11,0 kHz und wurde 15,3 ms nach Beginn der Silbe erreicht.

In AviSoft wurde der Frequenzverlauf der ersten Harmonischen durch neun, ihr Amplitudenverlauf durch sieben Stützstellen definiert. Die Amplitudenverläufe der zweiten und dritten Harmonischen wurden durch je vier Stützstellen festgelegt. Die genauen Werte sind Tabelle 2-1 zu entnehmen.

Tabelle 2-1 Spezifikationen der für den Referenzruf verwendeten Silbentypen. Angegeben sind die Frequenz der 1. Harmonischen (Grundfrequenz, F_0) sowie die relativen Amplituden der einzelnen Harmonischen (H1 bis H4) in dB. Stützstellen (in der Tabelle mit 'Punkt' bezeichnet), die mit n.d. (nicht definiert) angegeben sind, wurden vom Programm interpoliert.

Silbentyp 1						Silbentyp 2						
Punkt	Zeit [ms]	F_0 (H1) [kHz]	rel. Amplitude [dB]			Punkt	Zeit [ms]	F_0 (H1) [kHz]	rel. Amplitude [dB]			
			H1	H2	H3				H1	H2	H3	H4
1	0,0	19,4	-25	-52	-60	1	0,00	19,7	-32	-40	-55	
2	2,7	15,5	-15	-30	-30	2	0,03	n.d.	-25	-25	-25	
3	5,1	13,8	-10	-20	-20	3	0,06	n.d.	-20	-20	-20	
4	6,3	13,0	n.d.	n.d.	n.d.	4	3,20	15,5	-40	-50	-60	
5	8,5	n.d.	n.d.	-38	-30	Silbentyp 3						
6	9,8	12,0	-15	n.d.	n.d.							
7	11,2	n.d.	n.d.	n.d.	-38		[ms]	[kHz]	H1	H2	H3	H4
8	13,2	11,2	n.d.	n.d.	n.d.	1	0,00	19,7	-80	-40	-45	-50
9	15,3	11,0	-17	-40	-42	2	0,03	n.d.	-60	-30	-30	-30
10	21,0	13,0	-20	-45	-50	3	0,06	n.d.	-50	-25	-25	-25
11	25,2	16,0	-22	-50	-60	4	2,00	16,0	-80	-40	-50	-55

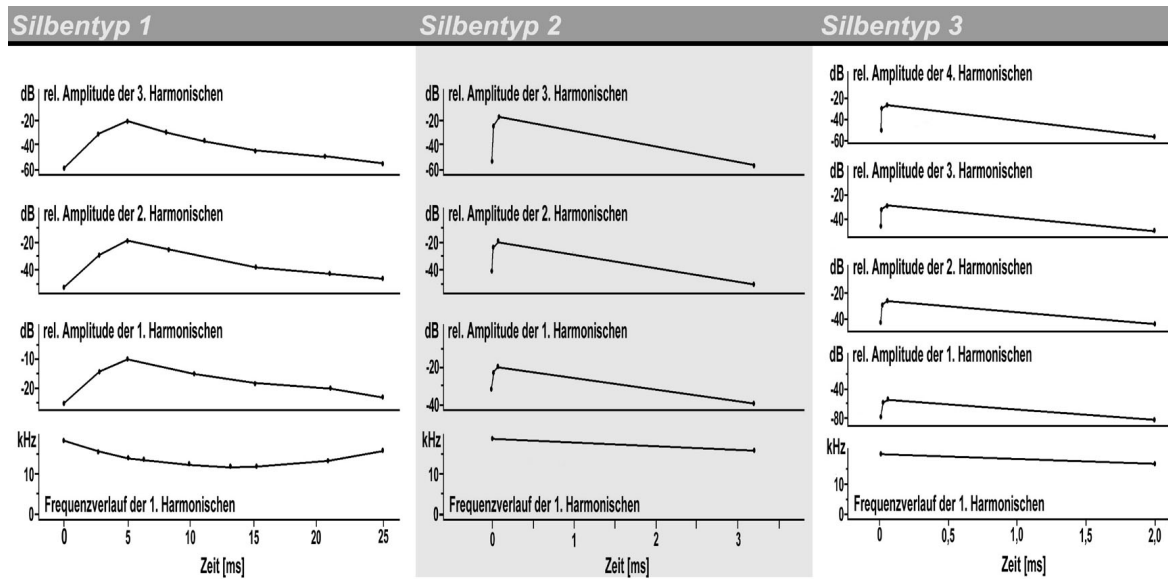


Abbildung 2-4 Grafische Darstellung der in Tabelle 2-1 aufgeführten Spezifikationen der für den synthetischen Referenzruf verwendeten Silbentypen.

Die Silbentypen 2 und 3 waren kurze, abwärts frequenzmodulierte Silben. Dabei zeigte die zweite Silbe (Silbentyp 2) die Hauptenergie ebenfalls in der ersten von insgesamt drei Harmonischen. Sie lag hier bei 17,3 kHz, die Silbendauer betrug 3,2 ms. Die Startfrequenz lag mit 19,8 kHz etwas höher, die Endfrequenz mit 15,5 kHz etwas tiefer als die entsprechenden Werte des Silbentyps 1. Die Hauptenergie der Silbe wurde bereits 0,06 ms nach Beginn der Silbe erreicht (Tabelle 2-1, Abbildung 2-4) und verteilte sich gleichmäßig auf die drei Harmonischen, was auch dem Spektrum in Abbildung 2-5 zu entnehmen ist. Die Frequenz der ersten Harmonischen wurde durch zwei, die Amplituden aller drei Harmonischen durch je vier Stützstellen festgelegt.

Die Silben drei bis sechs des synthetischen Referenzrufes (Abbildung 2-5) waren alle vom Silbentyp 3. Verglichen mit dem Typ 2 wies dieser Silbentyp eine steilere Frequenzmodulation auf, war mit 2,0 ms kürzer und zeigte die Hauptenergie in der zweiten von insgesamt vier Harmonischen, nämlich bei 36,2 kHz. Die erste Harmonische war fast vollständig unterdrückt (vgl. Amplitudenverlauf der ersten Harmonischen in Abbildung 2-4). Die Startfrequenz lag wie bei Silbentyp 2 bei 19,7 kHz, die Endfrequenz bei 16,0 kHz. Der Frequenzverlauf von Silbentyp 3 wurde ebenfalls anhand von zwei, die Amplituden der vier Harmonischen durch je vier Stützstellen in AviSoft definiert (Tabelle 2-1).

2.3.2 Referenzruf

Nach der Fertigstellung der einzelnen Silben in AviSoft SASLab Pro wurden sie in BatSound Pro zu Rufen und Rufserien zusammengesetzt.

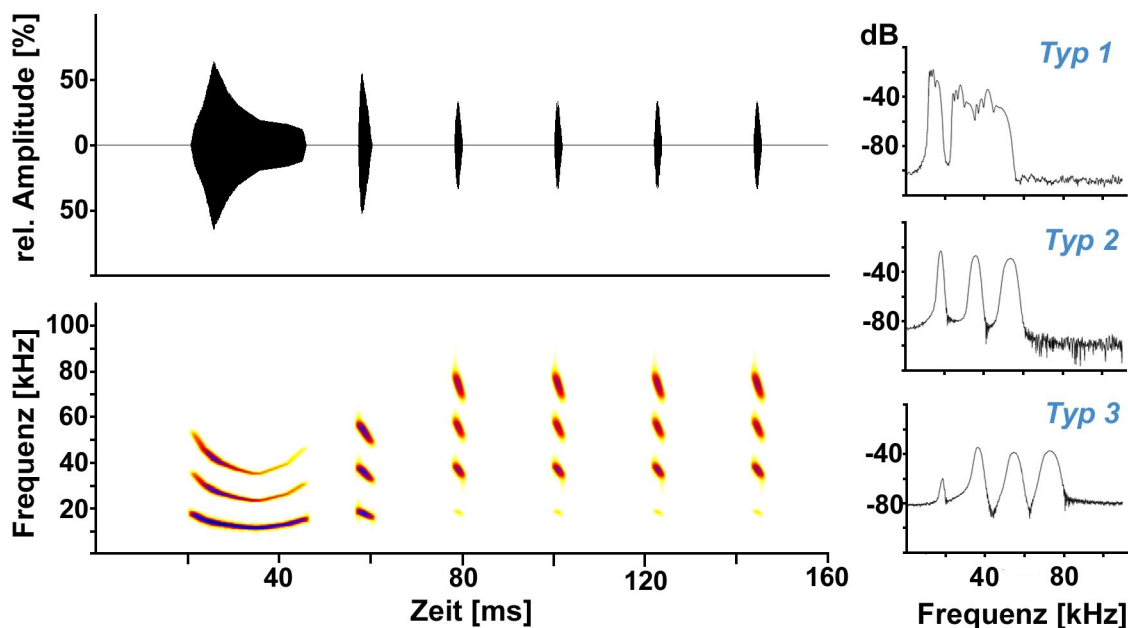


Abbildung 2-5 Synthetischer Referenzruf im Oszillogramm und Sonagramm (links) und die Spektren der einzelnen Silbentypen (rechts).

Für den Referenzruf (Abbildung 2-5) betrug das Inter-Silben-Intervall zwischen der ersten und zweiten Silbe 11,2 ms, zwischen zweiter und dritter Silbe 18,0 ms und zwischen den Typ 3 Silben jeweils 20,0 ms. Die Gesamtdauer des Referenzrufes betrug damit 125,6 ms.

2.3.3 Trainingsstimuli A in Versuch 1: zeitliche Feinstruktur

Die Stimulussequenzen im Versuch 1 bestanden aus jeweils drei identischen Rufen. Um das Unterscheidungsvermögen für zeitliche Variationen im Bereich der gleichförmigen Silben (Silbentyp 3) der Tiere zu testen, erfolgte das Training auf insgesamt drei Sequenzen: der Standardserie aus drei Referenzrufen (Abbildung 2-6, *sta*) und zwei in Rhythmus (*rhy*) bzw. Metrum (*met*) veränderten Serien (Abbildung 2-6, *rhy*, *met*). Da in Vorversuchen mit indischen *M. lyra* eine Verschiebung einer einzelnen Silbe vom Typ 3 von bis zu 15 ms nicht gelernt worden war, wurden die zweite und dritte Silbe vom Typ 3 aus den Rufen der im Rhythmus veränderten Sequenz (Abbildung 2-6, *rhy*) vollständig entfernt. Der Beginn der ersten und vierten Typ 3 Silbe im Ruf wurde im Vergleich zur Standardsequenz nicht verändert. Das Intervall zwischen den Typ 3 Silben der im Metrum veränderten Sequenz (Abbildung 2-6, *met*) wurde im Vergleich zur Standardsequenz von

20 ms auf 40 ms verdoppelt. Auch das Intervall zwischen Typ 2 und erster Typ 3 Silbe wurde auf 40 ms gesetzt. Um die Dauer der Sequenz nicht übermäßig zu verlängern, wurden in den Rufen nur drei Typ 3 Silben verwendet und nicht wie im Referenzruf vier. Die Dauer des im Metrum veränderten Rufs betrug damit 165,6 ms.

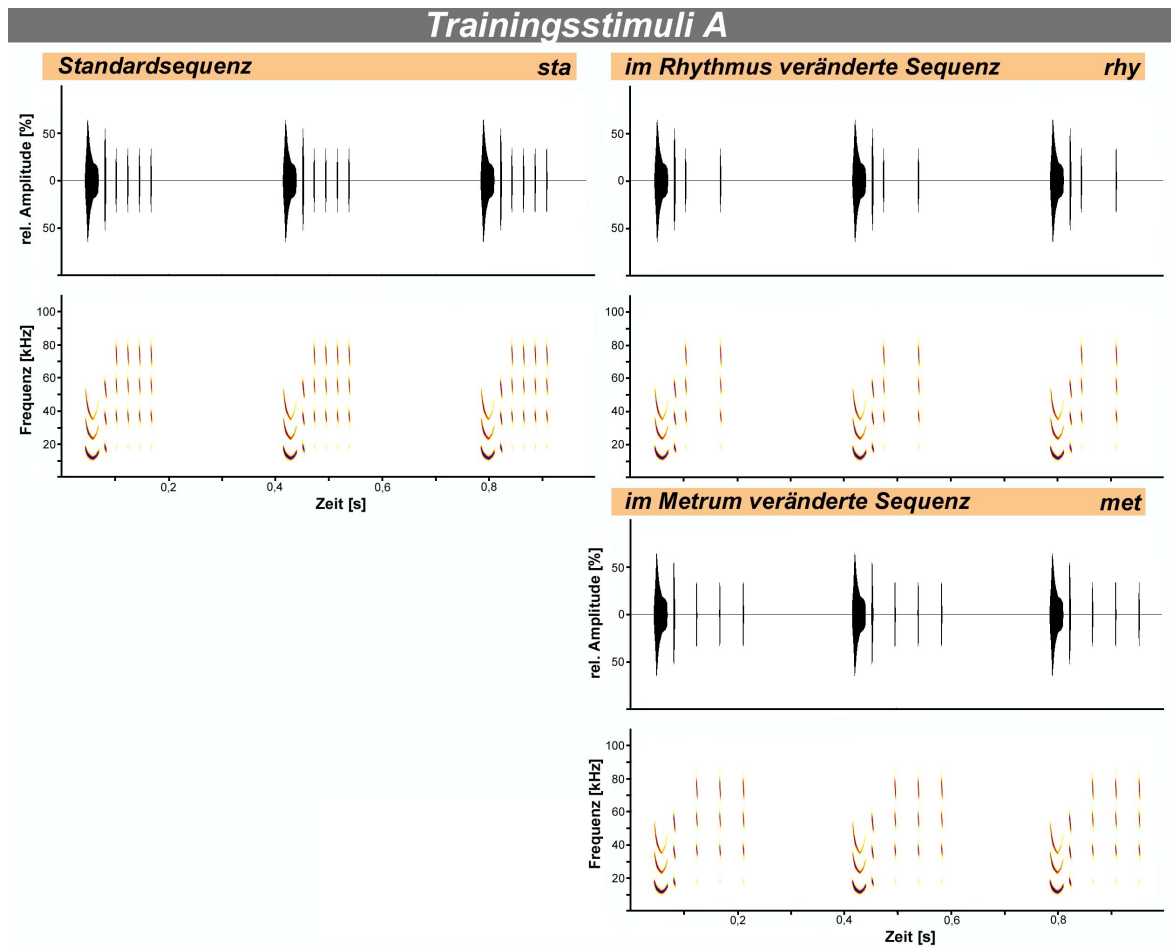


Abbildung 2-6 Trainingsstimuli A im Oszillogramm und im Sonagramm. Auf der linken Seite die Standardsequenz (*sta*), auf der rechten Seite Sequenzen mit Veränderungen in Rhythmus (*rhy*) und Metrum (*met*).

Die Stimulussequenzen begannen jeweils mit 45 ms Stille, um Verzerrungen des Signals zu vermeiden. Der Abstand zwischen den Rufen betrug 246 ms in der Standard- und der im Rhythmus veränderten Sequenz und 206 ms in der im Metrum veränderten Sequenz, um den Beginn der Rufe ($T_{\text{Ruf}1}$: 45 ms, $T_{\text{Ruf}2}$: 371,6 ms, $T_{\text{Ruf}3}$: 743,2 ms) innerhalb der Sequenzen konstant zu halten (Abbildung 2-7). Am Ende der Sequenzen folgte noch einmal Stille, sodass die Gesamtdauer der Sequenz bei 1000 ms lag. Vom Beginn von Ruf 1 bis Ende von Ruf 3 dauerten die Standardsequenz und die im Rhythmus veränderte Sequenz 868,8 ms, die im Metrum veränderte 908,8 ms.

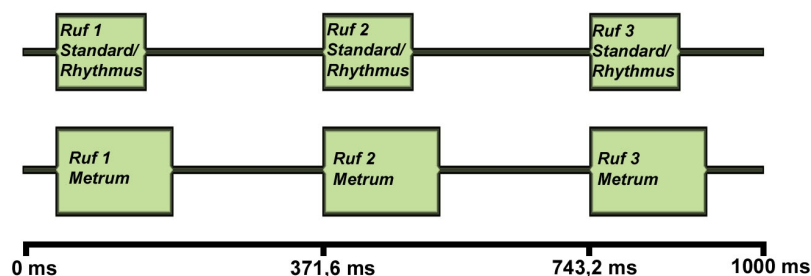


Abbildung 2-7 Schematische Darstellung der Rufabfolgen innerhalb der Trainingssequenzen. Die obere Reihe veranschaulicht die Standardsequenz, sowie die im Rhythmus veränderte Sequenz, die untere Abfolge repräsentiert die im Metrum veränderte Sequenz.

Versuch 1 untersucht damit die Wahrnehmung von Unterschieden in der Zeitstruktur auf Ebene der Einzelrufe, also der rhythmischen bzw. metrischen Feinstruktur *innerhalb* der Kontaktrufe. Durch das um 40 ms verkürzte Intervall zwischen den Rufen der im Metrum veränderten Sequenz ist darüber hinaus eine Unterscheidung dieses Stimulus von den beiden anderen Sequenzen auf Ebene der Rufserie möglich.

2.3.4 Trainingsstimuli B in Versuch 2: Amplitude, zeitliche Fein- und Grobstruktur

Im Versuch 2 wurden die Veränderungen der Zeitstruktur auf Ebene der Rufserie, also der rhythmischen Grobstruktur, weiter in den Vordergrund gerückt. Dazu wurde in den veränderten Sequenzen zusätzlich zu den unter 2.3.3 beschriebenen Variationen der Feinstruktur der mittlere Ruf der Dreierserie entfernt, sodass nun beide modifizierten Sequenzen im Vergleich zur Standardsequenz deutliche rhythmische Variationen auf zwei Ebenen aufwiesen: auf der Ebene des Einzelrufes durch das Entfernen der Silben und auf der Ebene der Rufserie durch das Entfernen des zweiten Rufes. Außerdem wurde 405 ms vor den eigentlichen Sequenzen jeweils ein Referenzruf eingefügt, um den Tieren einen Direktvergleich auf Einzelrufniveau zu ermöglichen. Damit betrug die Dauer der Gesamtsequenzen von Beginn des ersten Rufs bis Ende des letzten Rufs 1399,4 ms für die Standardsequenz und für die im Rhythmus veränderte Sequenz sowie 1439,4 ms für die im Metrum veränderte Sequenz. Mit der vor dem ersten und hinter dem letzten Ruf eingefügten Stille ergaben sich Dauern von 1500 ms (Abbildung 2-8, *cs*, *csm*).

Zusätzlich zu den zeitlichen Veränderungen wurde die Relevanz der Amplitude für die Bewertung der Rufe durch die Tiere getestet, indem in der Standardsequenz der mittlere Ruf um 5 dB in der Lautstärke angehoben sowie der erste und dritte Ruf um 5 dB abgesenkt wurden (Abbildung 2-8, *A10*). Die Sequenzen, aus denen der mittlere Ruf entfernt worden war (Abbildung 2-8, *cs*, *csm*), wurden weiterhin mit dem Standardpegel

präsentiert. Nach 150 Versuchssitzungen wurde die Sequenz mit der metrischen Veränderung (Abbildung 2-8, *csm*) aus dem Training heraus genommen, sodass die Tiere nur noch zwei Sequenzen zu lernen hatten.

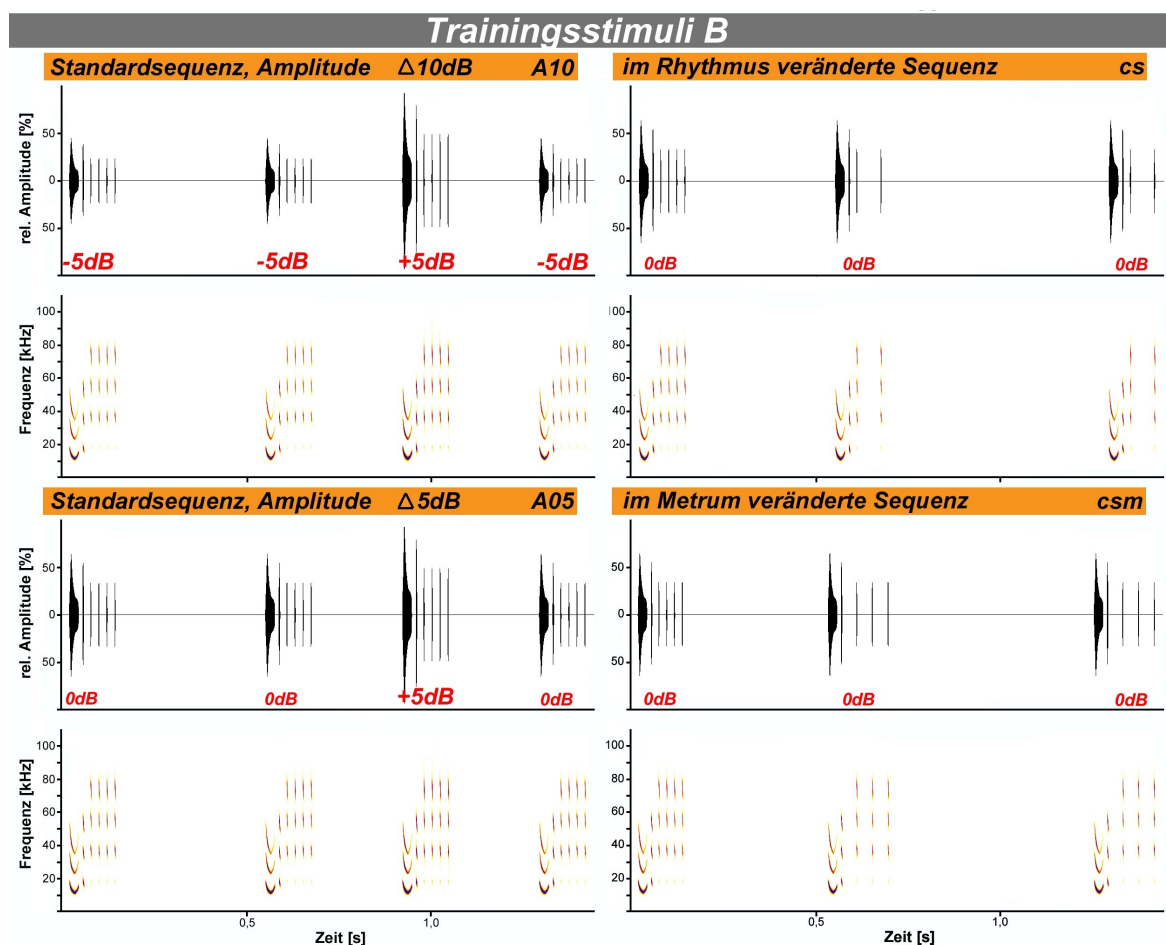


Abbildung 2-8 Trainingsstimuli B im Oszillogramm und im Sonagramm. Auf der linken Seite jeweils die Standardsequenzen (*A10* und *A05*), auf der rechten Seite Sequenzen mit Veränderungen in Rhythmus (*cs*) und Metrum (*csm*). *c* bezeichnet stets eine Veränderung auf Ebene der Rufserie (entfernter Ruf), *s* eine Veränderung auf Ebene der Rufe (entfernte Silben), dabei kennzeichnet der Index *m* die metrische Veränderung.

Die Angleichung der Amplituden der Standardsequenz an die Amplitude der im Rhythmus veränderten Sequenz erfolgte in drei Schritten: im ersten Schritt wurden der Referenzruf und der erste sowie der dritte Ruf der Dreierserie wieder auf den Standardpegel angehoben, sodass der Amplitudenhub innerhalb dieser Rufserie nicht mehr bei 10 dB, sondern nur noch bei 5 dB lag (Abbildung 2-8, *A05*).

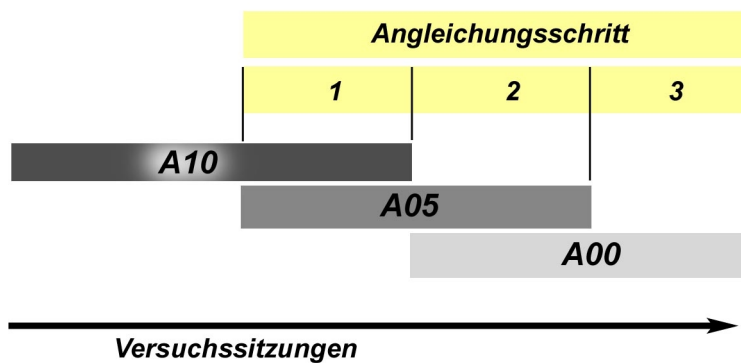


Abbildung 2-9 Skizze zum zeitlichen Ablauf der Amplitudenangleichung, die in drei Schritten erfolgte. *A10*, *A05*, *A00* bezeichnen die Stimuli mit einem Amplitudenhub von 10 dB (*A10*), 5 dB (*A05*) und ohne Amplitudenhub (*A00*).

Dieser Stimulus wurde zunächst parallel zu dem Stimulus mit 10 dB-Amplitudenhub gegeben (Abbildung 2-9). Im zweiten Angleichungsschritt wurde der Stimulus mit dem 10 dB-Amplitudenhub (*A10*) durch einen Stimulus ersetzt, in dem alle Rufe mit dem Standardpegel angeboten wurde (*A00*) und parallel mit dem Stimulus dargeboten, der einen Amplitudenunterschied von 5 dB (*A05*) beinhaltetete. Erst im dritten Angleichungsschritt wurde ausschließlich die Sequenz mit dem Standardpegel (*A00*) geboten.

2.3.5 Trainingsstimuli C in Versuch 3: Frequenz, zeitliche Fein- und Grobstruktur

Die Stimulussequenzen des dritten Versuchs beinhalteten neben Unterschieden in der Zeitstruktur auch eine Veränderung der Frequenz, um die unterschiedliche Relevanz der beiden am stärksten variierenden Parameter in natürlichen Rufen (Frequenz, Rhythmus) für die Bewertung durch die Tiere zu testen.

Wie in Versuch 2 begannen die Stimulussequenzen jeweils mit einem Referenzruf. Daran anschließend folgte die Testsequenz, die aus bis zu drei weiteren Rufen bestand. Die Standardsequenz bestand aus drei weiteren Referenzrufen (Abbildung 2-10, *0*). Die Dauer der Gesamtsequenzen war damit äquivalent zu der der Standardsequenz in Versuch 2 und betrug von Beginn des ersten Rufs bis Ende des letzten Rufs 1399,4 ms.

Rhythmische Strukturänderungen konnten auf zwei Ebenen eingefügt werden: auf der Ebene des Einzlrufes durch das Entfernen der Silben vier und fünf in den Rufen der Testsequenz und auf der Ebene der Rufserie durch das Entfernen des mittleren Rufes der Testsequenz. Neben diesen zeitlichen Strukturänderungen konnten die Sequenzen sich in der Grundfrequenz unterscheiden, die um 3 kHz angehoben sein konnte. Krumbholz & Schmidt (2001) konnten mittels synthetischer Stimuli, die Echoortungsrufen nachempfunden waren, das gute Frequenzunterscheidungsvermögen von *M. lyra* zeigen.

Daher war davon auszugehen, dass den Tieren eine Diskrimination anhand des Frequenzhubs auch in Stimuli möglich sein würde, die Sozialrufen nachempfunden sind. Durch Kombination der drei strukturellen Veränderungen wurden insgesamt acht unterschiedliche Stimuli generiert (Abbildung 2-10). Die Andressur erfolgte auf die beiden Stimuli, die sich in allen drei Strukturmerkmalen unterschieden: Trainingsstimulus θ bestand aus dem Vergleichs-Referenzruf und einer Sequenz von drei Referenzrufen, Trainingsstimulus fcs bestand aus dem Vergleichs-Referenzruf und einer Sequenz von zwei Rufen, denen im Vergleich zum Referenzruf zwei Typ 3 Silben fehlten und deren Grundfrequenz um 3 kHz angehoben war (Abbildung 2-10, fcs). Die Benennung der Stimuli erfolgte aufgrund der strukturellen Änderungen im Vergleich zum Trainingsstimulus θ . Dabei bezeichnet f eine Änderung der Frequenz, c eine Änderung des Rhythmus auf Ebene der Rufserie (fehlender Ruf) und s eine Änderung der Rhythmuskomponente auf Einzelrufniveau (fehlende Silben). Die verbleibenden sechs Stimuli (Abbildung 2-10, s, c, f, cs, fc, fs), die sich in jeweils ein bis zwei Parametern von den Trainingsstimuli unterschieden, wurden nach erfolgter Andressur als Teststimuli in die Versuche eingestreut (siehe 2.5.2, Seite 54).

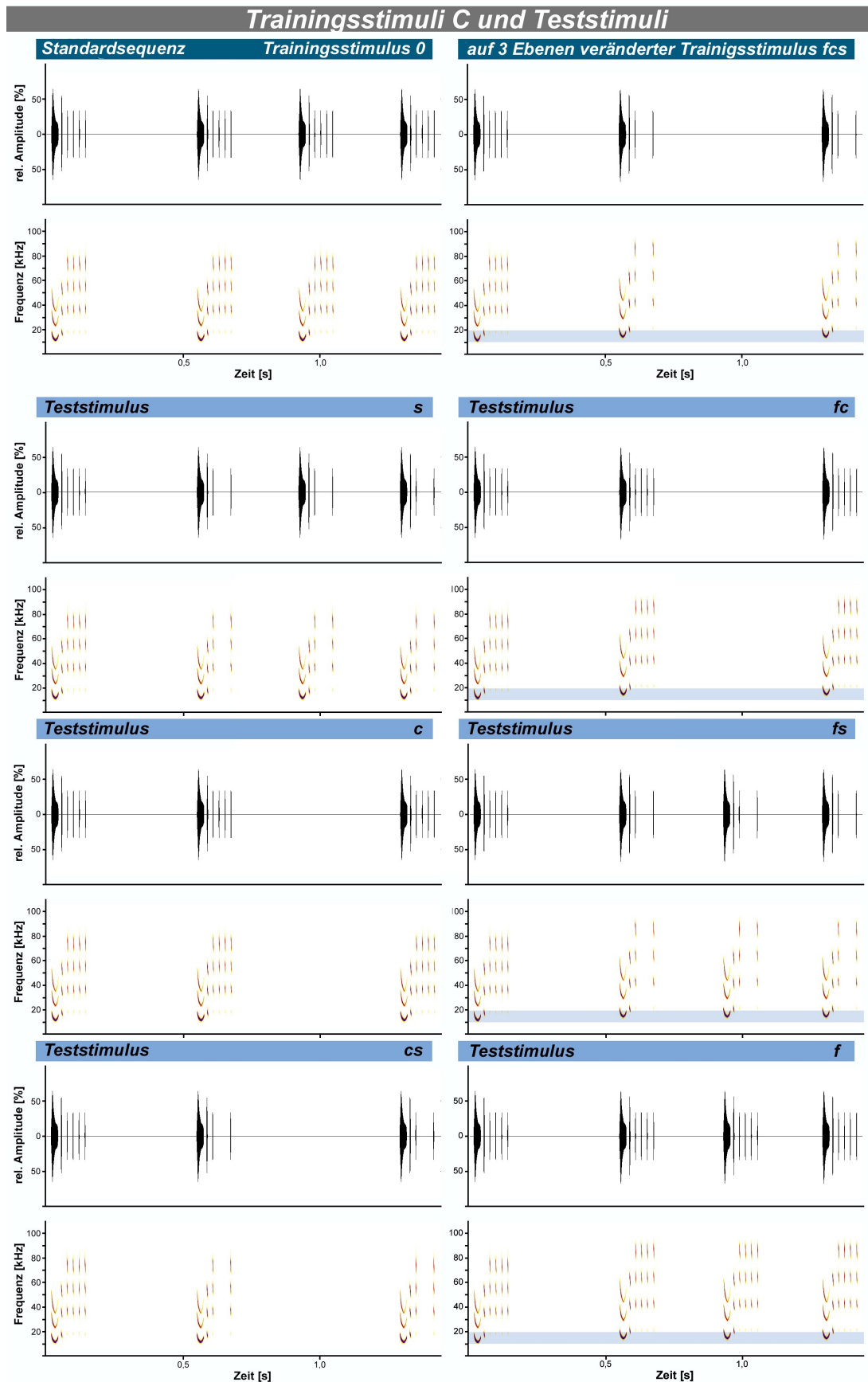


Abbildung 2-10 Trainingsstimuli 0 und fcs (oben) und die sechs Teststimuli s, c, f, cs, fc, fs im Oszillogramm und im Sonogramm. Die blaue Unterlegung im Sonogramm veranschaulicht einen Frequenzhub um 3 kHz verglichen mit dem Referenzruf.

2.4 Eichung der Anlage

Um eine optimale Wahrnehmung der Stimulussequenzen am Hangplatz zu gewährleisten, wurden sowohl der Frequenzgang des in den Versuchen eingesetzten Hochfrequenzlautsprechers, als auch die Schalldruckpegel der Stimuli am Hangplatz in regelmäßigen Abständen überprüft. Zu diesem Zweck wurde ein Brüel & Kjør 1/4-Zoll Kondensatormikrofon (4135) mit Vorverstärker (2670), das in einer speziellen Halterung am Hangplatz befestigt werden konnte, mit einem Messverstärker (Brüel & Kjør, 2610) und einem FFT Analyzer (SR770, Stanford Research Systems) verbunden. Die Mikrofonhalterung war so konstruiert, dass sich das Mikrofon an der Position des Fledermauskopfes befand.

Zur Kontrolle des Frequenzganges wurde über den FFT Analyzer ein weißes Rauschen generiert und mit Hilfe des gleichen Gerätes analysiert. Der Frequenzgang des Lautsprechers fiel im Bereich zwischen 5 kHz und 100 kHz linear um ca. 7 dB ab. Lokale Abweichungen von der Ausgleichsgeraden lagen im Bereich von weniger als $\pm 1,5$ dB.

Da sowohl Ruhe- als auch Mithörschwelle von Testschallimpulsen von der Impulsdauer der Testschalle abhängen, wurden alle Schalldruckpegel als L_T^* -Pegel angegeben (Zwicker, 1982). Zur Eichung diente ein Reinton, der über einen Sinusgenerator (Hewlett Packard, 33120A) generiert wurde, mit einer Frequenz von 13,8 kHz. Die Frequenz entsprach der Peakfrequenz der ersten Silbe des Referenzrufes. Dieser Vergleichssinus wurde auf 75 dB SPL eingeregelt. Bei der anschließenden peak-to-peak Messung der in den Versuchen verwendeten Stimuli wurden mit dieser Verstärkereinstellung Spitzenamplituden von 75 ± 2 dB SPL gemessen. Die in Versuch 2 verwendete Sequenz A10 (Abbildung 2-8) erreichte eine Spitzenamplitude von 80 ± 2 dB SPL.

Der Pegel der Trainingsstimuli wurde bei geschlossener Schallkammer alle 14 Tage kontrolliert und die Apparatur gegebenenfalls nachjustiert.

2.5 Training

Die Tiere wurden darauf dressiert, die jeweilige Standardsequenz mit einem Flug auf die linke Futterklappe und davon abweichende Sequenzen (s.u.) mit einem Flug auf die rechte Futterklappe zu beantworten. Die Anzahl der Versuchssitzungen, die für die einzelnen Phasen der Andressur und Versuche von den Tieren absolviert wurden, können der Tabelle 6-3 im Anhang auf Seite 124 entnommen werden.

2.5.1 Gewöhnung an die Kammer und die Futterklappen-Mechanik

In der ersten Phase der Dressur wurden die Tiere daran gewöhnt, lediglich an dem dafür vorgesehenen Hangplatz zu landen. Zu diesem Zweck wurde für die ersten Wochen die Schaumstoffverkleidung der Schallkammer mit einer Folie abgehängt, an deren Oberfläche eine Landung unmöglich war. So war gewährleistet, dass der Hangplatz die einzig geeignete Landemöglichkeit bot. Durch einen mit Fliegengitter bespannten Pappkarton wurde der Hangplatz in den ersten Tagen auf 50 cm x 40 cm, später auf 40 cm x 20 cm vergrößert, ehe den Tieren nach 12 bis 20 Tagen nur noch der eigentliche Hangplatz als Landemöglichkeit präsentiert wurde. An dem Metallbügel des Hangplatzes wurde ein 3 cm x 4,5 cm Fliegengitterstück aus Fiberglas angebracht, da einige Fledermäuse zunächst Probleme hatten, an dem Metallbügel zu landen. Fast alle Fledermäuse fanden bereits am ersten Gewöhnungstag die Hangplatz-Vergrößerung und flogen sie auch nach Erkundungsflügen durch die Kammer zielsicher wieder an.

In der zweiten Phase lernten die Fledermäuse, dass an den Futterklappen eine Futterbelohnung präsentiert wurde. Dazu wurde in den ersten 6 bis 10 Trainingstagen je eine juvenile Maus auf die Landeplattformen der Futterklappen gesetzt. Ab dem zweiten bzw. dritten Tag wurde zusätzlich die erste Schale in den Futterklappen mit Mehlwürmern gefüllt. In dieser Phase der Andressur wurden die Futterklappen noch nicht gedreht. Sie waren auf beiden Seiten für die gesamte Sitzung offen. Anschließend wurden den Fledermäusen nur noch Mehlwürmer angeboten. Zunächst blieben noch beide Futterklappen offen. Nur ein Tier flog beide Seiten abwechselnd an, die übrigen Tiere entwickelten eine individuelle Seitenpräferenz. Bei diesen Tieren wurde für zwei Versuchstage die jeweils präferierte Futterklappe geschlossen.

Sobald die Tiere beide Futterklappen anflogen, wurde in der dritten Phase der Andressur die Steuerungsanlage der Futterklappen aktiviert, sodass diese per Tastendruck über den Motor geöffnet und geschlossen werden konnten. Die Tiere lernten auf das Motorengeräusch der Futterklappe zu achten und daraufhin auf die sich drehende Klappe zu fliegen. Darüber hinaus wurden die Tiere daran gewöhnt, dass sich die Klappe erst im Moment des Anflugs öffnet und die Bewegung der Drehscheibe keine Bedrohung darstellte. Sobald die Tiere das Motorengeräusch mit etwa 70% korrekten Flügen beantworteten, wurden die akustischen Stimuli präsentiert.

2.5.2 Dressur auf die akustischen Stimuli und Versuchsablauf

Da die Tiere auf die Motorengeräusche bereits sehr gut reagierten, wurden die akustischen Stimuli in Form von Doppelreizen eingeführt (Phase 4). Rufsequenz und Motorengeräusch wurden zu diesem Zweck gekoppelt präsentiert. Die Zeitspanne zwischen dem Ende der Rufsequenz und dem Einsetzen der Klappendrehung (Motorengeräusch) betrug zunächst unter einer Sekunde und wurde je nach Leistung der Tiere langsam verlängert, bis die Klappe schließlich erst nach Abflug der Tiere geöffnet wurde. Auch nach Abschluss der Andressur wurden zu Beginn jeder Sitzung einige Durchläufe, in späteren Versuchen nur noch der erste, mit zusätzlicher Klappendrehung absolviert, um den Tieren den Einstieg zu erleichtern und ihre Motivation an den einzelnen Versuchstagen zu überprüfen. Erfolgte nach fünfmaliger Doppelreizgabe keine Reaktion, wurde die Versuchssitzung abgebrochen.

Darüber hinaus zeigte sich im Verlauf der Arbeit, dass die Fledermäuse nach mehrmaliger falscher Antwort innerhalb einer Sitzung nicht mehr abflogen, aber durch Doppelreizgabe noch einmal zu motivieren waren. In diesen Situationen wurden daher innerhalb der Versuchssitzung zwei bis vier Durchgänge mit Doppelreiz präsentiert. Antworten auf Doppelreizgaben wurden in der späteren Analyse nicht berücksichtigt.

Nach erfolgreicher Andressur flogen die Tiere nach der Präsentation der Rufsequenz vom Hangplatz ab. Der Schalter im Hangplatz meldete diesen Zustand an den Rechner, der daraufhin die Eingabe über die Ziffertastatur zum Öffnen der Futterklappen akzeptierte. Bereits im Abflug musste die Entscheidung klar erkennbar sein, um eine Umentscheidung der Fledermaus erkennen und adäquat darauf reagieren zu können. Über die Ziffertastatur wurde die zum Stimulus gehörende Futterklappe geöffnet. War die Entscheidung der Fledermaus korrekt, blieb die Klappe offen, bis das Tier sich eine Belohnung geholt hatte und zum Hangplatz zurückgekehrt war; bei einer falschen Entscheidung wurde die Klappe sofort wieder geschlossen ohne dass das Tier die Mehlwürmer erreichen konnte. Das Öffnen einer Klappe auch bei einer falschen Entscheidung erwies sich für das Erlernen der Aufgabe für die Tiere als hilfreich, da sie dadurch zwischen „falsche Entscheidung“ und „zu früh abgeflogen“ unterscheiden konnten. Die Fledermäuse landeten mit ihrer Belohnung wieder am Hangplatz und fraßen dort. In dieser Zeit wurde die Futterklappe geschlossen und ein neuer Stimulus in das PUSP eingelesen. Die Zeitspanne zwischen den Stimulusausgaben variierte zwischen ca. 45 s und 60 s. Erfolgte auf einen Stimulus keine Reaktion, so wurde er im Abstand von 5 s bis 10 s wiederholt, bis das Tier abflog. Erfolgte auch auf die 10. Wiederholung keine Reaktion, wurde die Versuchssitzung abgebrochen.

Die sechs Teststimuli des Versuchs 3 (siehe 2.3.5, Seite 49) wurden mit einer Wahrscheinlichkeit von 10 - 20% in die Versuchssitzungen eingestreut, sobald die Tiere die beiden Trainingsstimuli 0 und fcs sicher voneinander unterscheiden konnten (mindestens 75% richtige Antworten auf die Trainingsstimuli in zehn aufeinander folgenden Sitzungen). Um eine spontane Klassifizierung zu erhalten und Trainingseffekte zu vermeiden, wurden Teststimuli an beiden Futterklappen belohnt.

2.6 Datenanalyse

2.6.1 Erfasste Parameter und Analyse

Tabelle 2-2 zeigt eine Auflistung der in der Schallkammer durch den Versuchsleiter notierten Parameter vor und während des Abflugs der Fledermaus vom Hangplatz sowie der daraus im Anschluss berechneten Parameter.

Tabelle 2-2 Erfasste Parameter vor bzw. bei Abflug der Fledermaus vom Hangplatz sowie aus diesen Daten berechnete Parameter. Genauere Erläuterungen im Text.

<i>Erfasste Parameter vor Abflug</i>	
Anzahl Stimulus-Wiederholungen bis Abflug	
Frühstart (<i>false alarm</i>)	
Orientierung (Futterklappe links, rechts; Lautsprecher); Aufnahme dieses Parameters erst ab Versuchssitzung 160	
<i>Erfasste Parameter bei Abflug</i>	
getroffene Entscheidung	
erste Reaktion (nur Testsitzungen von Versuch 3)	
<i>Berechnete Parameter und zugrunde liegende erfasste Parameter</i>	
Datenzusammenfassung: Prozent richtiger Entscheidungen auf die Trainingsstimuli, Versuchsblock von 10 Sitzungen in Lernphasen (Versuch 1, 2 und 3)	getroffene Entscheidung
Datenzusammenfassung der einzelnen Trainingsstimuli: Prozent richtiger Entscheidungen für jeden Trainingsstimulus separat, Versuchsblock von 10 Sitzungen in Lernphasen (Versuch 1, 2 und 3)	getroffene Entscheidung
Orientierungsrichtung vor Abflug am Hangplatz in Prozent (Versuch 2 und 3)	Orientierung
Prozent richtiger Entscheidungen auf die Trainingsstimuli, Einzelsitzungen (Testphase Versuch 3)	getroffene Entscheidung
Prozent Entscheidungen nach rechts für jede Stimulussequenz (Versuch 3)	getroffene Entscheidung
Änderung der Entscheidung für jede Stimulussequenz (Versuch 3)	getroffene Entscheidung & erste Reaktion
Mittlere Stimulus-Wiederholung bis Abflug für jede Stimulussequenz (Versuch 3)	Anzahl Stimuluswiederholung

Datenzusammenfassung (Versuchsblöcke) – Lernphase

Da die Anzahl der Flüge pro Versuchssitzung starken Schwankungen unterlag und von unter zehn bis vierzig reichte, wurden für die Darstellung der Lernphase jeweils zehn Versuchstage zu einem Versuchsblock zusammengefasst. Berechnungen, die die Lernphase betreffen, beziehen sich daher auf die Summe der pro Versuchsblock getroffenen Entscheidungen insgesamt sowie für jeden Trainingsstimulus separat, um Unterschiede in der Beantwortung der einzelnen Sequenzen bzw. Seiten beurteilen zu können.

Frühstart

Ein Abfliegen der Fledermaus vor der Präsentation einer Stimulus-Sequenz wurde als Frühstart (*false alarm*) registriert. Frühstarts dienten dem Versuchsleiter zur Bewertung der Konzentration des Versuchstieres. Wurden fünf Frühstarts in Folge registriert, wurde die Versuchssitzung abgebrochen.

Orientierung (Versuch 2 und 3)

Vor der Präsentation eines Stimulus orientierten sich die Tiere am Hangplatz entweder in Richtung des Lautsprechers oder in Richtung einer der beiden Futterklappen. Die Änderung des Orientierungsverhaltens fiel erst im Verlauf der Versuche auf, weshalb die Orientierung zur genaueren Untersuchung ab der 160. Versuchssitzung als zusätzlicher Parameter in den Versuchen 2 und 3 notiert wurde.

Erste Entscheidung und Änderung der Entscheidung (Versuch 3)

Die Tiere zeigten während bzw. unmittelbar nach Stimuluspräsentation bereits eine Drehung zu einer der Futterklappen. Diese erste Entscheidung, die nicht mit der Orientierung der Fledermaus vor Stimuluspräsentation gleich zu setzen ist, da sie einen direkten Bezug zu dem gegebenen Stimulus besitzt, wurde entweder beibehalten oder kurz vor Abflug geändert. Eine Änderung der Entscheidung war sowohl spontan als auch nach Wiederholung der Sequenz zu beobachten.

Prozent Entscheidungen nach rechts (Versuch 3)

Für alle gültigen Testsitzungen wurden die Antworten pro Stimulus aufsummiert und der prozentuale Anteil der Antworten nach rechts ermittelt. Testsitzungen, in denen weniger als 75% der Trainingsstimuli richtig beantwortet wurden, wurden verworfen. Die

Berechnung der Prozentangaben nach rechts beruhte auf mindestens 30 zulässigen Durchläufen pro Stimulus von jedem Tier.

Statistische Tests

Ob die Entscheidungen der Fledermäuse zufällig waren oder signifikant von den präsentierten Stimuli abhingen und ob es Unterschiede zwischen den Entscheidungen der einzelnen Individuen gab, wurde mittels χ^2 -Tests berechnet. Sowohl der χ^2 -Test als auch die Spearman Rangkorrelation wurden in Statistica 6 gerechnet.

2.6.2 Modell zur Beschreibung der Kategorisierung in Versuch 3

Die Stimulussequenzen unterschieden sich in bis zu drei Parametern voneinander: der **Frequenz (f)**, der rhythmischen Grobstruktur durch den fehlenden **Ruf (c)**, und /oder der rhythmischen Feinstruktur durch die fehlenden **Silben (s)** (vgl.: 2.3.5, Seite 49). Aufgrund dieser Strukturunterschiede lassen sich verschiedene Strategien postulieren, die der Entscheidung der Fledermäuse zugrunde liegen könnten. Neben den einzelnen Parametern sind auch Kombinationen von zwei oder allen drei Parametern als Grundlage für eine Entscheidung der Fledermäuse denkbar.

Ausgangspunkt für das Modell ist die Annahme, dass die Tiere jeden Stimulus, der in einem relevanten Parameter nicht dem Trainingsstimulus 0 entspricht, der rechten Seite zuordnen. Eine Entscheidung basierend auf jeweils einem Parameter führt bei jeder Stimulussequenz zu einer eindeutigen Zuordnung auf eine Seite. Bei einer Entscheidung aufgrund einer Kombination von mehreren Parametern kommt es bei einigen Teststimuli zu widersprüchlichen Informationen, wodurch die Stimuli keiner Seite eindeutig zugeordnet werden können. Mit Hilfe der Formel 2-1 wurde für jede dieser Strategien ein Modell berechnet, das die erwarteten Entscheidungen zur rechten Seite vorhersagte.

$$\exp_{Stimulus} = \frac{x_r}{x_u} \cdot n_{ges}$$

Formel 2-1 $\exp_{Stimulus}$ (erwartete Entscheidungen nach rechts); x_r (Anzahl der nach rechts weisenden Parameter); x_u (Gesamtanzahl der genutzten Parameter); n_{ges} (Anzahl der Durchläufe in denen der entsprechende Stimulus einer Fledermaus geboten wurde).

Insgesamt wurden neun unterschiedliche Entscheidungsmodelle berechnet. Die Benennung der Modelle erfolgte anhand der von ihnen zur Klassifikation berücksichtigten Parameter, deren Anzahl (x_u) auch in die Berechnung einfluss (Formel 2-1). Drei der berechneten Modelle postulierten eine Entscheidung basierend auf jeweils einem Parameter (Modelle F,

C und S), fünf eine Entscheidung aufgrund einer Kombination von zwei Parametern, wobei zwei davon eine doppelte Gewichtung von je einem Parameter annahmen (Modelle FC, FS, CS; 2FC und F2C) und ein Modell eine Entscheidung basierend auf einer Kombination aller drei Parameter (Modell FCS).

Der Entscheidungs-Index (x_r/x_u) für die unterschiedlichen Modelle ist in Tabelle 2-3 aufgeführt. Unter Berücksichtigung der Anzahl der Durchläufe pro Stimulus und Fledermaus (n_{ges}) wurde dann die Anzahl zu erwartender Entscheidungen (exp) nach rechts berechnet.

Tabelle 2-3 In den Stimuli enthaltene Veränderungen (+) in Frequenz (F), Rufrythmus (C) und Silbenrythmus (S) verglichen mit dem links belohnten Trainingsstimulus 0 und der resultierende Entscheidungsindex (x_r/x_u) für die Stimuli in den entsprechenden Modellen. x_r : Anzahl rechts weisender Parameter; x_u : Gesamtanzahl der genutzten Parameter.

	Veränderung in			Entscheidungsindex (x_r/x_u) für Modell								
	F	C	S	FCS	FC	FS	CS	F	C	S	2FC	F2C
	Stimulus											
0				0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
s			+	0,33	0,00	0,50	0,50	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
c		+		0,33	0,50	0,00	0,50	0,00	1,00	0,00	0,33	0,67
cs		+	+	0,67	0,50	0,50	1,00	0,00	1,00	1,00	0,33	0,67
f	+			0,33	0,50	0,50	0,00	1,00	0,00	0,00	0,67	0,33
fs	+		+	0,67	0,50	1,00	0,50	1,00	0,00	1,00	0,67	0,33
fc	+	+		0,67	1,00	0,50	0,50	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
fcs	+	+	+	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

Die durch ein gegebenes Modell für jeden Stimulus erwarteten Entscheidungen (exp) nach rechts wurden dann mit den beobachteten Entscheidungen der Fledermäuse (obs) als vektorielle Distanz (d) zwischen den entsprechenden Datenpunkten verglichen und als Betrag angegeben:

$$d_{Stimulus} = \left| \frac{obs_{Stimulus} - exp_{Stimulus}}{n_{ges}} \right|$$

Formel 2-2 Vektorielle Distanz $d_{Stimulus}$ zwischen beobachteten (obs) und erwarteten (exp) Entscheidungen. (obs = beobachtete Anzahl Flüge nach rechts; exp = vom Modell vorhergesagte Anzahl Flüge nach rechts; n_{ges} = Anzahl der Versuchsdurchläufe für den entsprechenden Datenpunkt).

Die Qualität der einzelnen Modelle wurde dann in zwei unterschiedlichen Maßen angegeben. Zum einen über die maximale vektorielle Distanz ($d_{stimulus\ max}$). Je kleiner $d_{stimulus\ max}$, umso besser repräsentiert das Modell die Daten der Tiere. Als zweites Maß diente die euklidische Distanz (Formel 2-3). Eine perfekte Übereinstimmung zwischen

einem Modell und den Daten der Tiere, würde sich in einer euklidischen Distanz von null ausdrücken.

$$\sqrt{\sum_{i_{Stim}=1}^{n_{Stim}} \left(\frac{obs_{Stimulus} - exp_{Stimulus}}{n_{ges}} \right)^2}$$

Formel 2-3 Euklidische Distanz als ein Maß für die Güte des Modells. (*obs* = beobachtete Anzahl Flüge nach rechts; *exp* = vom Modell erwartete Anzahl Flüge nach rechts; *n_{ges}* = Anzahl der Durchläufe für den entsprechenden Datenpunkt; *n_{stim}* = Anzahl der Stimuli).

Während die euklidische Distanz die Antworten auf alle Stimulussequenzen für das jeweilige Modell berücksichtigt, betrachtet die vektorielle Distanz (*d_{Stimulus}*) die Differenzen zwischen Tier und Modell für jede einzelne Stimulussequenz. Daher wurde das Distanzmaß *d_{Stimulus max}* berechnet, um starke Abweichungen innerhalb eines Modells identifizieren zu können, die durch die Gesamtdarstellung der euklidischen Distanz eventuell verschleiert werden könnten.

3 Ergebnisse

Die Daten der im Folgenden dargestellten Lernkurven in den Versuchen 1 bis 3 sowie der Orientierungsreaktionen (Abschnitte 3.3.2 und 3.3.2) können dem Anhang entnommen werden (Abschnitte 6.2.2 bis 6.2.5 ab Seite 125).

3.1 Versuch 1: Variation der zeitlichen Feinstruktur

In den Sitzungen von Versuch 1 wurde die Relevanz rhythmischer und metrischer Variationen der Silbenstruktur innerhalb der einzelnen Rufe und damit in der zeitlichen Feinstruktur für die Unterscheidbarkeit von Kontaktrufen untersucht.

Die Lernkurven (Abbildung 3-1) zeigen die richtigen Antworten auf die Doppelreize (vgl. 2.5.2, Seite 54) und die Trainingsstimuli A in Prozent der Gesamtanflüge auf die Klappen. Die Tiere *wL* und *mX* erreichten mit Hilfe des Motorengeräusches der Futterklappen als zusätzlicher gerichteter Geräuschquelle (Abbildung 3-1, ■) bereits in den ersten beiden Versuchsblöcken, also den ersten 20 Sitzungen, eine stabile Leistung von über 75% richtigen Entscheidungen. Fledermaus *wH* ließ sich durch die zusätzliche Präsentation der akustischen Stimuli irritieren und brach zunächst in ihrer Leistung noch einmal ein. In Versuchsblock 3 stabilisierte sich ihr Antwortverhalten wieder. Das Tier *mU* erreichte mit Doppelreizen lediglich etwa 75% korrekte Antworten.

Abbildung 3-1 (□) zeigt, dass keines der vier Tiere in der Beantwortung der Trainingsstimuli A ohne die zusätzliche Klappendrehung reproduzierbar über 60% richtige Entscheidungen erreichte. Die Lernkurven lassen auch keinen allmählichen Anstieg der Leistung erkennen. Dabei sei noch einmal betont, dass jeder Datenpunkt auf den Entscheidungen von je zehn Versuchssitzungen basiert. Die Tiere waren also auch nach bis zu 70 Versuchssitzungen nicht in der Lage, die drei Trainingsstimuli A, die sich lediglich in ihrer zeitlichen Struktur unterschieden, zu differenzieren.

Ergebnisse

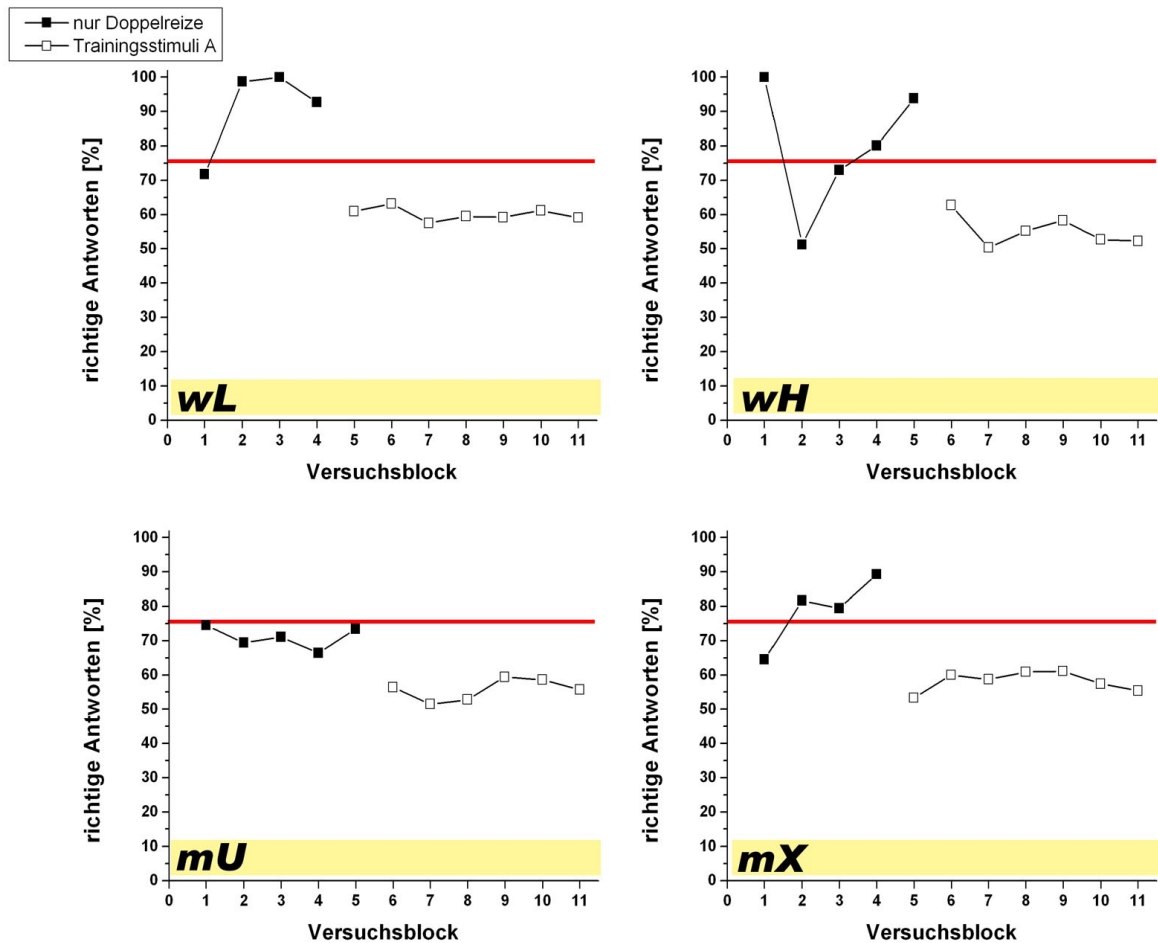


Abbildung 3-1 Lernkurven der vier Fledermäuse *wL*, *wH*, *mU* und *mX* im Versuch 1. Legende oben links. Auf der y-Achse sind die richtigen Antworten in Prozent, auf der x-Achse sind die Versuchsblöcke dargestellt. Jeder Versuchsblock umfasst zehn Versuchssitzungen. Die roten Linien markieren das 75% Schwellenkriterium bei einer Zweifachwahldressur. Die Lernkurven zeigen die Phase der Doppelreizgabe (■), in der neben der Stimulussequenz auch das Motorengeräusch der Futterklappen den Fledermäusen als zusätzlicher gerichteter Hinweis auf den Ort der Belohnung gegeben wurde (vgl. Abschnitt 2.5.2, Seite 54), sowie die Antworten auf die Trainingsstimuli A (□) ohne das zusätzliche Hilfsmittel der Klappendrehung.

Bei einem Vergleich der Antworten auf die einzelnen Stimulussequenzen (Abbildung 3-2) erkennt man bei Tier *wL*, dass der im Metrum veränderte Trainingsstimulus besser und vor allem konstanter beantwortet wurde als die beiden anderen Sequenzen.

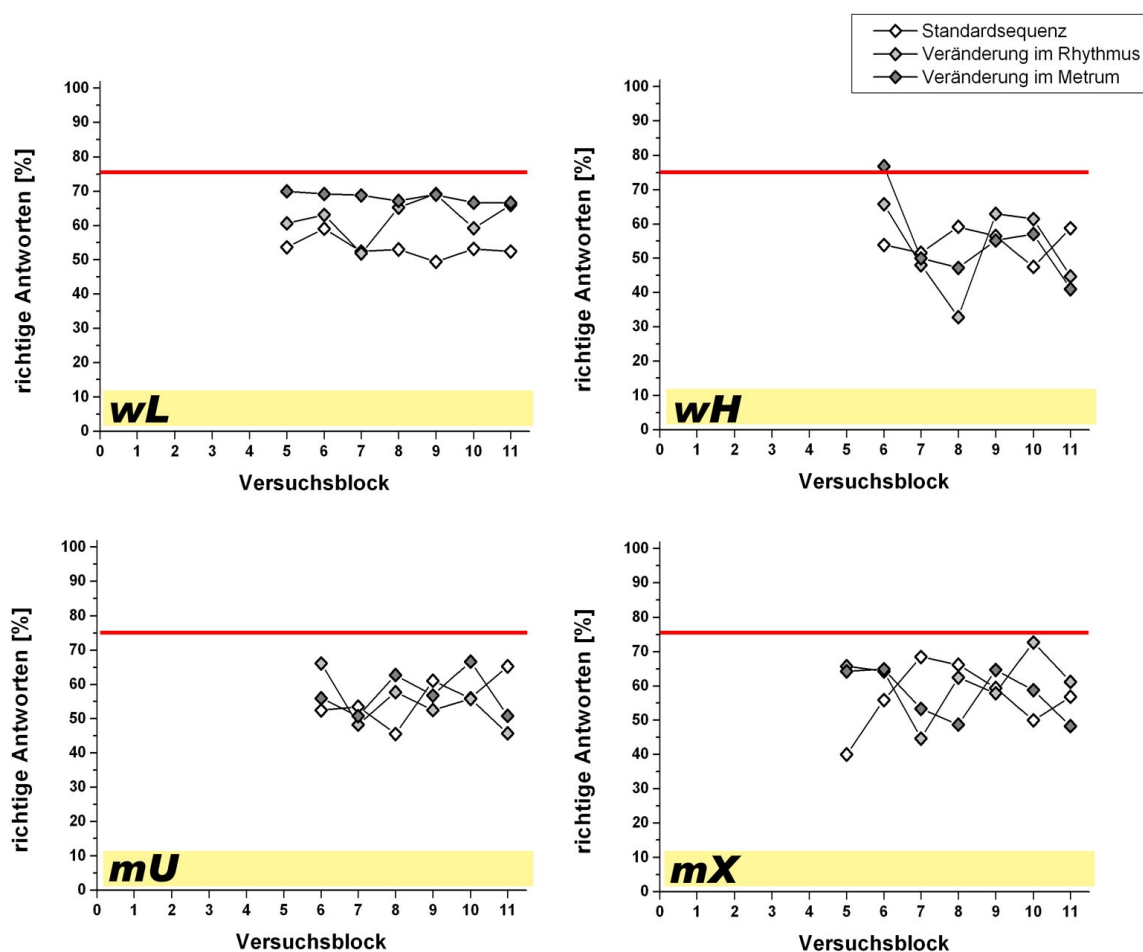


Abbildung 3-2 Lernkurven der vier Fledermäuse *wL*, *wH*, *mU* und *mX* im Versuch 1 aufgeschlüsselt nach den einzelnen Stimulussequenzen (Legende oben rechts). Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 3-1.

Dies deutet darauf hin, dass Tier *wL* die im Metrum veränderte Sequenz, bei der neben der Feinstruktur innerhalb eines Rufs auch die Intervalle zwischen den Rufen um 40 ms kürzer waren als in der Standardsequenz, besser der belohnten Seite zuordnen konnte als die beiden anderen Sequenzen. Die drei anderen Tiere zeigten dieses Verhalten nicht. Eine stabile Leistung von über 75% korrekten Antworten wurde auch bezüglich der einzelnen Stimulussequenzen von keinem der Tiere erreicht.

Als Ergebnis des Versuchs 1 bleibt damit festzuhalten, dass eine Veränderung innerhalb der rhythmischen und metrischen Feinstruktur auf Ebene der Einzelrufe und geringfügige Veränderungen der Rufintervalle nicht ausreichen, den Tieren eine sichere Diskriminierung der Sequenzen zu ermöglichen.

3.2 Versuch 2: Variation der Amplitude und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur

Im Rahmen dieses Versuchs wurde die rhythmische Grobstruktur der Stimuli auffälliger verändert, um ihre Relevanz für die Unterscheidung der Sequenzen durch die Tiere genauer zu untersuchen. Darüber hinaus wurde der Einfluss der Rufamplituden auf die Entscheidungsfindung untersucht.

3.2.1 Lernkurven

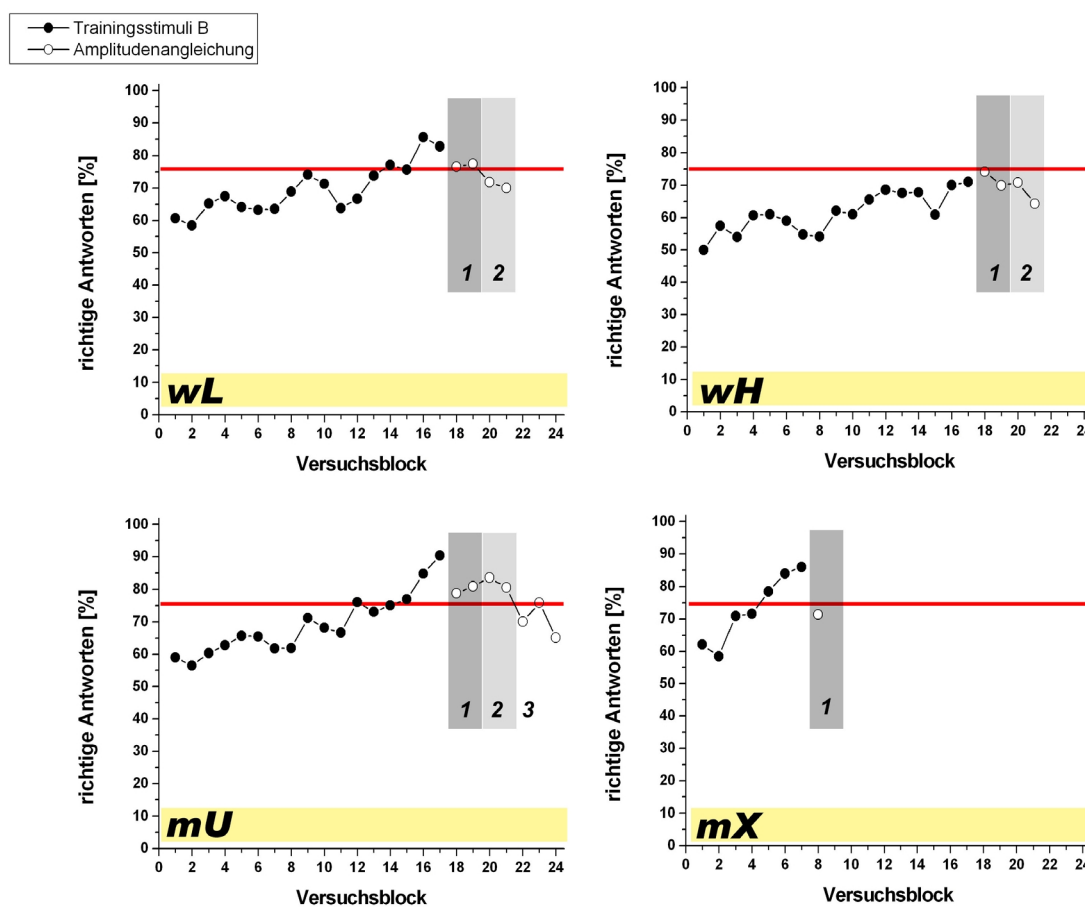


Abbildung 3-3 Lernkurven der vier Fledermäuse *wL*, *wH*, *mU* und *mX* in Versuch 2. Antworten auf die Trainingsstimuli B (●) sowie die Leistung der Tiere, sobald die Amplituden in drei Schritten aneinander angeglichen wurden (○). Die Angleichungsschritte 1 und 2 sind durch graue Unterlegung gekennzeichnet. Der 3. Angleichungsschritt wurde nur von Tier *mU* absolviert. Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 3-1.

Die Lernkurven (Abbildung 3-3) zeigen, dass Tier *mX* die Trainingsstimuli B, die sich in ihrer Amplitude und durch rhythmische Verschiebungen sowohl auf Ebene der Einzerrufe als auch auf Ebene der Rufserie unterschieden, bereits im 5. Versuchsblock (50 Versuchssitzungen) zu über 75% korrekt der entsprechenden Seite zuordnen konnte.

Die Tiere *wL* und *mU* erreichten dieses Schwellenkriterium erst nach 12 bis 14 Versuchsblöcken. Fledermaus *wH* zeigte zwar eine Verbesserung ihrer Leistung, konnte jedoch auch nach 17 Versuchsblöcken in diesem Versuch die Schwelle von 75% nicht überschreiten.

Die Angleichung der Amplitude (○) erfolgte in drei Schritten (vgl. Abschnitt 2.3.4, Seite 47). Das Tier *mX* verstarb kurz nach Beginn der Versuchsreihe zur Amplitudenangleichung. Der letzte Datenpunkt basiert bei diesem Tier daher nicht auf 10, sondern lediglich auf drei Versuchssitzungen. Bereits im ersten Angleichungsschritt, in dem eine Sequenz geboten wurde, die immer noch einen Amplitudenunterschied von 5 dB zwischen dem mittleren Ruf der Dreierserie und den übrigen Rufen beinhaltete, zeigte sich bei den drei Tieren *wL*, *mU* und *mX* ein drastischer Leistungseinbruch (Abbildung 3-3, ○), obwohl die ursprüngliche Sequenz mit einem Amplitudenunterschied von 10 dB noch parallel angeboten wurde. Mit dem zweiten Angleichungsschritt sank der Prozentsatz richtiger Entscheidungen weiter. Es kann also davon ausgegangen werden, dass die Amplitude von den Tieren in diesem Experiment als hauptsächliches Unterscheidungskriterium genutzt wurde.

Betrachtet man die Antworten der Tiere für jeden Stimulus separat (Abbildung 3-4), werden unterschiedliche Strategien deutlich, mit denen die Tiere auf die schwerer werdende Aufgabe reagierten. Fledermaus *wL* zeigte bereits im Lernverlauf Seitenpräferenzen, die bis Versuchsblock 11 dreimal in ihrer Orientierung wechselten, was in der Grafik (Abbildung 3-4) an den Kreuzungsstellen der blau dargestellten, rechts belohnten Sequenzen mit der schwarz dargestellten, links belohnten Sequenz, die einen Amplitudenhub von 10 dB beinhaltete, erkennbar ist. Richtige Antworten auf die linke Seite alternierten mit richtigen Antworten auf die rechte Seite. Ab Versuchsblock 11 ist zwar immer noch eine Seitenpräferenz (hier für die linke Seite) erkennbar, jedoch stieg die Leistung in der Beantwortung aller drei Stimulussequenzen graduell an. In den Versuchsblöcken 15, 16 und 17 kam es noch einmal zu Schwankungen in der Beantwortung der einzelnen Sequenzen, die Gesamtleistung blieb jedoch deutlich über 75% richtiger Antworten (vgl. auch Abbildung 3-3). Ab Beginn der Amplitudenangleichung in Versuchsblock 18 brach die Leistung des Tieres ein. Die links belohnten Sequenzen wurden noch zu über 75% richtig beantwortet, was jedoch zu Lasten der rechts belohnten Sequenz ging: der Prozentsatz richtiger Antworten auf die im Rhythmus veränderte Sequenz nahm bei geringer werdendem Amplitudenhub, d.h. bei

steigenden Anforderungen, allmählich ab. *wL* versuchte demnach wie zu Beginn der Versuchsreihe die Aufgabe mit einer Seitenpräferenz zu lösen.

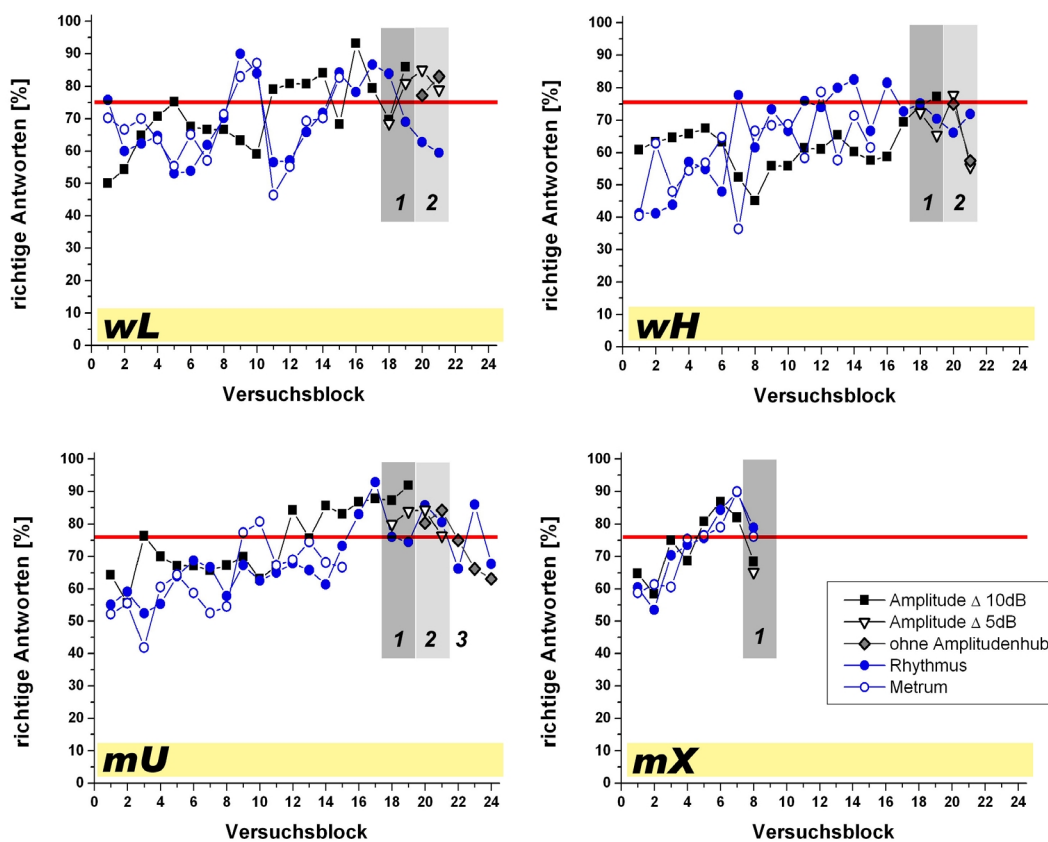


Abbildung 3-4 Lernkurven der vier Fledermäuse *wL*, *wH*, *mU* und *mX* im Versuch 2 aufgeschlüsselt nach den einzelnen Stimulussequenzen. In blau die Sequenzen, die auf der rechten Seite belohnt wurden (Veränderungen in Rhythmus (solider Kreis) bzw. Metrum (offener Kreis)), in schwarz Sequenzen, die auf der linken Seite belohnt wurden (Amplitudenhub Δ 10dB: solide Quadrate, Amplitudenhub Δ 5dB: Dreiecke, ohne Amplitudenhub: graue Raute). Die Angleichungsschritte 1 und 2 sind durch graue Unterlegung gekennzeichnet. Der 3. Angleichungsschritt wurde nur von Tier *mU* absolviert. Weitere Erläuterungen vgl. Abbildung 3-1.

Tier *wH* zeigte ein vergleichbares Verhalten. Bis Versuchsblock 5 besaß das Tier eine Präferenz für die linke Seite. In Versuchsblock 7 wechselte die Präferenz auf die rechte Seite. Antworten auf die im Metrum veränderte Sequenz zeigten die deutlichsten Schwankungen, die jedoch mit keiner der beiden anderen Kurven korreliert waren und demzufolge nicht mit einer Seitenpräferenz oder mit der Gruppierung zu einer der anderen Stimulussequenzen erklärt werden können. Das Herausnehmen der im Metrum veränderten Sequenz zum Ende des Versuchsblocks 15 hatte einen erkennbaren Einfluss auf die Beantwortung der anderen Sequenzen: ab Versuchsblock 16 stieg der Prozentsatz richtiger Antworten sowohl für die Standardsequenz Δ 10 dB als auch für die im Rhythmus

veränderte Sequenz. Mit Beginn der Amplitudenangleichung verlor die Leistung wieder an Konstanz und auch dieses Tier ließ wieder wechselnde Seitenpräferenzen erkennen.

Fledermaus *mU* wies bis Versuchsblock 11 keine erkennbare, für alle drei Stimulussequenzen übereinstimmende Strategie auf. Bis Versuchsblock 5 konnte eine Präferenz für die linke Seite beobachtet werden. In den Versuchsblöcken 6 bis 10 wurden sowohl die Standardsequenz Δ 10 dB als auch die im Rhythmus veränderte Sequenz mit 60-70% richtigen Zuordnungen beantwortet, während die im Metrum veränderte Sequenz unabhängig davon besser oder schlechter beantwortet wurde. Ab Versuchsblock 14 stieg der Prozentsatz richtiger Zuordnungen für die Standardsequenz Δ 10 dB und die im Rhythmus veränderte Sequenz deutlich an, die richtigen Antworten auf die im Metrum veränderte Sequenz fielen hingegen ab. Nach Abschluss von Versuchsblock 15 wurde diese Sequenz aus dem Versuch heraus genommen. In Versuchsblock 17 beantwortete *mU* die Standardsequenz Δ 10 dB zu 87,8%, die im Rhythmus veränderte Sequenz zu 92,9% korrekt. Mit Beginn der Amplitudenangleichung in Versuchsblock 18 fiel der Prozentsatz richtiger Antworten auf die im Rhythmus veränderte Sequenz auf 76% ab, die Beantwortung der Standardsequenz Δ 10 dB blieb mit 87,3% nahezu konstant. Die neu hinzugekommene Standardsequenz Δ 5 dB wurde zu 80% richtig beantwortet. Der in der Lernkurve (Abbildung 3-3) deutlich erkennbare Leistungseinbruch lag damit in erster Linie darin begründet, dass *mU* nach dem ersten Amplitudenangleichungsschritt die im Rhythmus veränderte Sequenz nur noch zu 76% korrekt zuordnete. Das Tier erreichte bis zum Beginn des zweiten Angleichungsschritts in Versuchsblock 20 noch einmal eine Leistungssteigerung auf über 80% richtige Zuordnungen für alle Sequenzen, fiel aber ab Beginn der Präsentation der Standardsequenz ohne Amplitudenhub (Angleichungsschritt 2) in seiner Leistung ab. Mit dem vollständigen Wegfall der Amplitudeninformation (Angleichungsschritt 3) ab Versuchsblock 22 verlor die Leistung ihre Konstanz, ließ in Versuchsblock 23 zunächst eine Präferenz des Tiers für die rechte Seite erkennen und fiel dann für beide Sequenzen unter 70% richtige Antworten.

Fledermaus *mX* zeigt bei der separaten Darstellung der einzelnen Sequenzen das einheitlichste Bild. Das Tier ließ auch zu Beginn des Versuchs 2 keine Seitenpräferenz erkennen. Bereits in Versuchsblock 5 wurden alle Sequenzen mit über 75% richtigen Zuordnungen beantwortet, was sich bis Versuchsblock 7 auf 80-90% steigerte. Mit Beginn der Amplitudenangleichung fiel die Leistung abrupt ab. Die rechts belohnten Sequenzen, die in Rhythmus bzw. Metrum verändert worden waren, konnte das Tier noch zu knapp über 75% richtig zuordnen. Sowohl die Standardsequenz Δ 10 dB als auch die im ersten

Angleichungsschritt neu hinzugekommene Standardsequenz $\Delta 5$ dB wurden von mX jedoch nur zu 68,4% bzw. 65,2% richtig zugeordnet.

Das Lernverhalten der Fledermäuse im Rahmen von Versuch 2 zeigte somit, dass drei der Tiere zunächst versuchten, die Aufgabe mittels einer Seitenpräferenz zu lösen. Dabei konnte es vorkommen, dass ein Tier seine Präferenz - unter Umständen mehrmals - wechselte, bis es schließlich die Strategie änderte und die Unterschiede in den akustischen Stimuli mit der entsprechenden Seite assoziierte. Für die Lösung der Aufgabe zogen die Fledermäuse die Amplitudenvariationen in diesen Stimuli als vorrangiges Kriterium zur Unterscheidung heran. Sobald dieses Kriterium stufenweise aus den Stimuli herausgenommen wurde, brach die Leistung der Tiere ein. Das Antwortverhalten verlor an Konstanz und die Tiere versuchten, die Aufgabe wieder mittels individueller Seitenpräferenzen zu lösen. Es bleibt jedoch zunächst offen, ob die Amplitude als einziges Unterscheidungskriterium genutzt wurde, oder ob sie mit einem der rhythmischen Parameter kombiniert wurde.

3.2.2 Orientierungsverhalten vor Stimuluspräsentation in Versuch 2

Um beurteilen zu können, ob die Tiere tatsächlich den akustischen Stimulus nutzten, um sich für eine Seite zu entscheiden, wurde registriert, ob sie sich vor der Stimuluspräsentation in Richtung des Lautsprechers orientierten, und sich damit zu dem Ort hin ausrichteten, von dem die einzig verlässliche Information zur Lösung der Aufgabe zu erwarten war. Zu diesem Zweck wurde die Körperausrichtung der Fledermaus am Hangplatz *vor* der Stimuluspräsentation in die Kategorien "Orientierung auf den Lautsprecher " (LS), "Orientierung auf die linke Futterklappe" (FK_L) bzw. "Orientierung auf die rechte Futterklappe" (FK_R) eingeteilt.

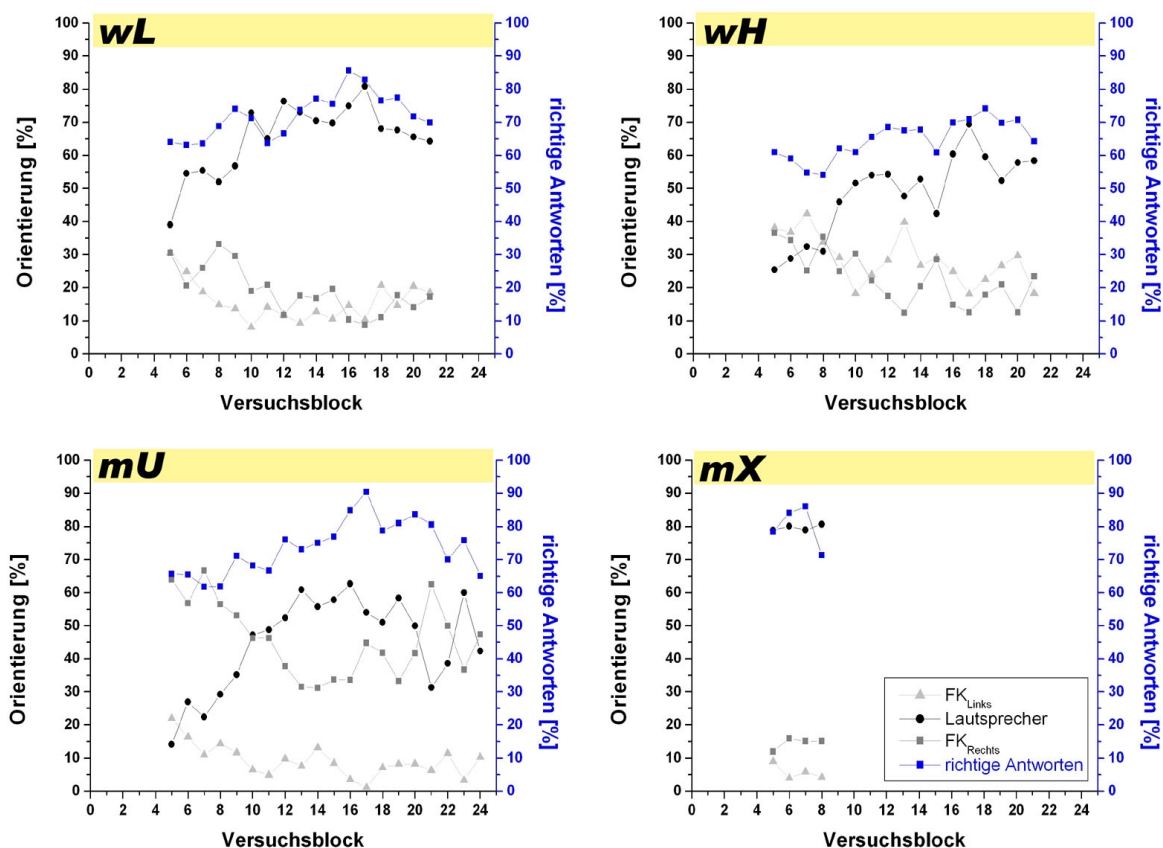


Abbildung 3-5 Körperausrichtung (Orientierung) der vier Tiere am Hangplatz vor Stimuluspräsentation (Futterklappe links FK_{Links} , graue Dreiecke, bzw. rechts FK_{Rechts} , graue Kreise, oder auf den Lautsprecher, schwarze Kreise) in Prozent. Dieser Parameter wurde ab dem 5. Versuchsblock von Versuch 2 im Versuchsprotokoll registriert. Zum Vergleich ist der Prozentsatz richtiger Antworten auf die Trainingsstimuli (blau) angegeben.

Die Tiere *wL* und *wH* orientierten sich im Verlauf der Versuche zunehmend in Richtung des Lautsprechers (Abbildung 3-5). Dieses Phänomen scheint mit dem fortschreitenden Lernprozess assoziiert zu sein. Fledermaus *mX* zeigte diese Ausrichtung schon zu Beginn der Datenerhebung zum Orientierungsverhalten. Ein Vergleich mit der Lernkurve (in blau) verdeutlicht, dass *mX* als einziges Tier bereits zu diesem frühen Zeitpunkt die Präsentation der Trainingsstimuli mit der entsprechenden Futterklappe assoziierte. *mU* richtete sich über die gesamte Versuchsdauer nicht eindeutig zum Lautsprecher aus, sondern zeigte in seiner Körperausrichtung eine Präferenz für die rechte Futterklappe.

Die Beziehung zwischen Orientierungsverhalten und dem Prozentsatz richtiger Entscheidungen wird beim Vergleich mit den Entscheidungen auf die Trainingsstimuli B deutlich: je häufiger die Tiere *wL*, *wH* und *mU* sich vor der Stimuluspräsentation auf den Lautsprecher hin orientierten, desto häufiger trafen sie auch die richtige Entscheidung auf die Trainingsstimuli B (Abbildung 3-6).

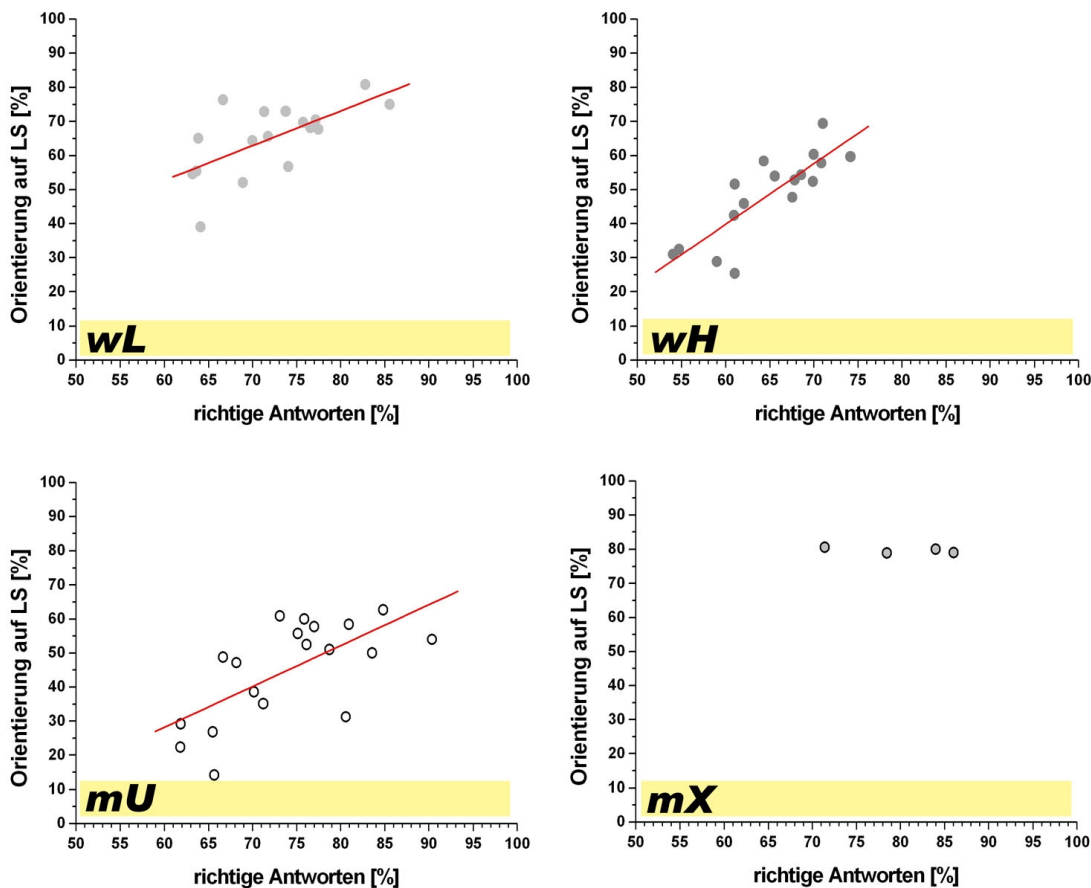


Abbildung 3-6 Korrelation zwischen dem Anteil richtiger Antworten [%] auf der x-Achse und dem Prozentsatz der Orientierung auf den Lautsprecher (LS) auf der y-Achse für die vier Fledermäuse in Versuch 2.

Die Korrelationsanalyse zeigt eine positive Korrelation zwischen der zunehmenden Orientierung auf den Lautsprecher und dem Prozentsatz richtiger Entscheidungen für die Tiere *wL*, *wH* und *mU* (Abbildung 3-6). Dabei ergibt sich die deutlichste Korrelation mit $R = 0,90$ bei Tier *wH*, gefolgt von Tier *wL* mit $R = 0,73$ und *mU* mit $R = 0,68$. Alle Korrelationen sind signifikant (Spearman Rangkorrelation; $p < 0,01$). Bei Fledermaus *mX* ist keine Korrelation nachweisbar, was zum einen darin begründet liegt, dass nur vier Datenpunkte vorhanden sind, zum anderen aber auch dadurch erklärt werden kann, dass dieses Tier schon vor der Datenerhebung zum Orientierungsverhalten gelernt hatte, dass eine Futterbelohnung mit der richtigen Bewertung des akustischen Stimulus assoziiert ist und daher die Aufmerksamkeit in allen untersuchten Versuchsblöcken überwiegend auf den Lautsprecher richtete.

Damit kann festgehalten werden, dass während des Lernprozesses bei den Tieren eine deutliche Beziehung zwischen der Konzentration der Aufmerksamkeit auf den Lautsprecher und dem Erfolg beim Lösen der gestellten Aufgabe bestand.

3.3 Versuch 3: Variation der Frequenz und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur

In Versuch 3 wurde neben den zeitlichen Veränderungen eine Frequenzverschiebung als zusätzliches Unterscheidungskriterium eingeführt, um die Relevanz dieses Parameters für die Unterscheidung von Kontaktrufen durch *M. lyra* zu untersuchen.

Da in Versuch 2 bei der Amplitudenangleichung auffiel, dass die Tiere stark auf eine Veränderung innerhalb einmal gelernter Stimuli reagierten, wurde in Versuch 3 das Konzept geändert: anstatt den Tieren die Unterscheidungskriterien in den Stimuli durch eine Angleichung stufenweise zu nehmen, wurde das spontane Kategorisierungsverhalten der Tiere untersucht. Dazu wurden bezüglich der sich in drei Parametern unterscheidenden Trainingsstimuli 0 und fcs intermediäre Teststimuli generiert. Diese sechs Teststimuli wurden nach Abschluss des Trainings mit einer Wahrscheinlichkeit von 10-20% in die Versuchssitzungen eingestreut und unabhängig von der Seitenwahl der Tiere belohnt, sodass keine Trainingseffekte die spontane Kategorisierung beeinträchtigten.

3.3.1 Lernkurven

Die Lernkurven (▲) zeigten eine deutlich zunehmende Diskriminationsleistung aller drei Tiere bereits innerhalb der ersten 2 Versuchsblöcke (Abbildung 3-7). Fledermaus *mU* brach nach 32 Versuchssitzungen in seiner Gesamtleistung stark ein, flog entweder bis zur Entkräftung in der Kammer herum oder hing am Hangplatz, ohne auf Reize zu reagieren, weshalb er mehrere Wochen nicht trainiert werden konnte. Auch spätere Bemühungen, ihn wieder in den Versuch zu nehmen, scheiterten an seinem Verhalten in der Kammer.

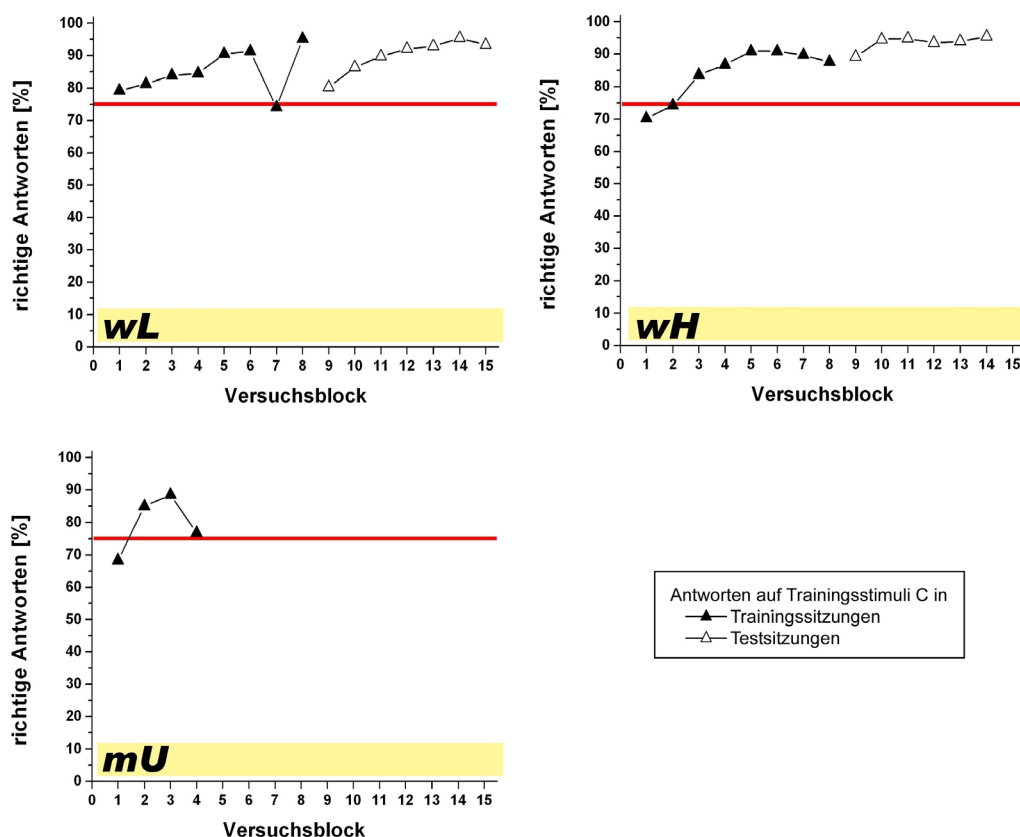


Abbildung 3-7 Lernkurven der drei Fledermäuse *wL*, *wH* und *mU* in Versuch 3. Richtige Antworten in Prozent auf der y-Achse, auf der x-Achse die Versuchsblöcke. Jeder Versuchsblock umfasst zehn Versuchssitzungen. Die roten Linien markieren das 75% Schwellenkriterium bei einer Zweifachwahldressur. Die schwarzen Dreiecke zeigen die Antworten auf die Trainingsstimuli C in der Trainingsphase, die weißen Dreiecke die Antworten auf die Trainingsstimuli C in den Testsitzungen.

Die beiden Tiere *wL* und *wH* lernten innerhalb von 5 Versuchsblöcken, die Trainingsstimuli C, *0* und *fcs*, zu über 90% richtig zu klassifizieren. *wL* zeigte mit Beginn der Testsitzungen (Δ) zunächst einen Leistungseinbruch von 90% auf 80% richtige Klassifizierungen der Trainingsstimuli. Durch regelmäßige Trainings Sitzungen, in denen keine Teststimuli eingestreut wurden, konnte die Leistung wieder auf über 90% richtige Zuordnungen stabilisiert werden. *wH* zeigte keinen vergleichbaren Einbruch im Übergang von den Trainings- zu den Testsitzungen.

3.3.2 Orientierungsverhalten vor Stimuluspräsentation in Versuch 3

Bei der Analyse des Orientierungsverhaltens im Versuch 3 wird erkennbar, dass Fledermaus *wL* sich bereits ab Beginn der Versuchsreihe durchgehend mit $\pm 80\%$ meistens auf den Lautsprecher und nicht mehr in Richtung der Futterklappen orientierte, wenn sie

am Hangplatz hängend auf die nächste Stimuluspräsentation wartete (Abbildung 3-8). Tier *wH* zeigte im Vergleich zu *wL* zu Beginn der Versuche noch keine deutliche Orientierung zum Lautsprecher, sondern richtete sich häufig zu den Futterklappen aus. Sowohl der Prozentsatz richtiger Entscheidungen als auch die Orientierung auf den Lautsprecher stiegen im Verlauf des Versuches. Tier *mU*, das nach 4 Versuchsblöcken aus dem Versuch herausgenommen werden musste, zeigte parallel zu der schnellen Verbesserung seiner Diskriminationsleistung auch eine zunehmende Orientierung auf den Lautsprecher.

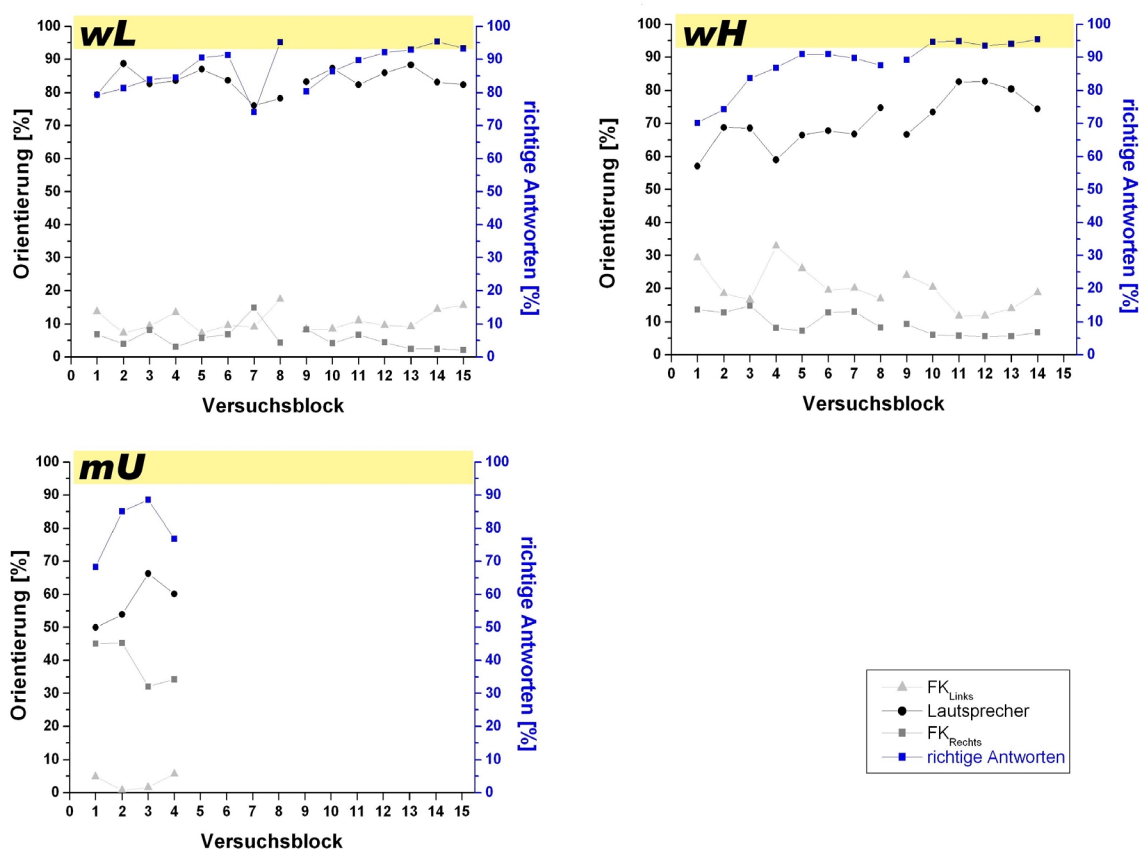


Abbildung 3-8 Körperausrichtung (Orientierung) der drei Tiere am Hangplatz vor Stimuluspräsentation (Futterklappe links FK_{Links} , graue Dreiecke, bzw. rechts FK_{Rechts} , graue Kreise, oder auf den Lautsprecher, schwarze Kreise) in Prozent in Versuch 3. Zum Vergleich ist der Prozentsatz richtiger Antworten auf die Trainingsstimuli (blau) angegeben.

Die Korrelationsanalyse zeigt für Versuch 3 eine positive Korrelation zwischen der zunehmenden Orientierung auf den Lautsprecher und dem prozentualen Anteil richtiger Entscheidungen für die Tiere *wH* und *mU* (Abbildung 3-9). Dabei zeigt die Korrelation für Tier *wH* mit $R = 0,61$ nur noch ein Signifikanzniveau von $p < 0,05$ (Spearman Rangkorrelation). Die Korrelation für Tier *mU* ist mit $R = 0,97$ hingegen hoch signifikant ($p < 0,01$). Für *wL* ist keine signifikante Korrelation mehr nachweisbar. Ein Vergleich mit der Lernkurve (Abbildung 3-7) sowie der Abbildung 3-8 zum Orientierungsverhalten zeigt,

dass das Tier *wL* bereits von Beginn der Versuchsreihe 3 seine Konzentration überwiegend auf den Lautsprecher richtete und auch schnell eine hohe Diskriminationsleistung erreichte.

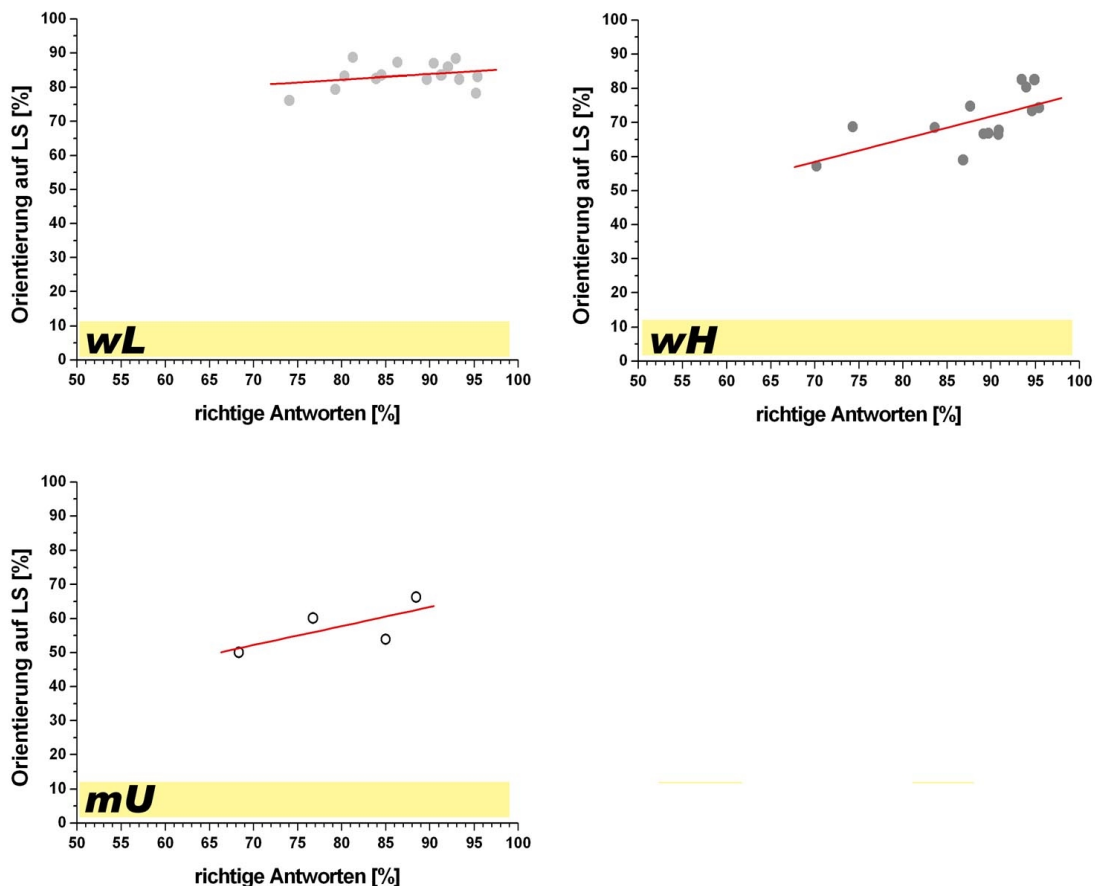


Abbildung 3-9 Korrelation zwischen dem Anteil richtiger Antworten [%] auf der x-Achse und dem prozentualen Anteil Orientierung auf den Lautsprecher (LS) auf der y-Achse für die drei Fledermäuse *wL*, *wH* und *mU*.

Damit zeigt sich auch hier, wie in Versuch 2 (Abschnitt 3.2.2, Seite 68), dass bei den Tieren eine starke Beziehung zwischen dem Lernprozess und der zunehmenden Konzentration der Aufmerksamkeit auf den Lautsprecher bestand. Tier *wL* hatte bereits gelernt, dass die relevante Information zur Entscheidungsfindung in dem akustischen Stimulus liegt und damit aus Richtung des Lautsprechers kam. Fledermaus *wH* wies noch eine Korrelation auf, die jedoch nicht so deutlich war wie bei dem Lernprozess in Versuch 2. Tier *mU*, das im Begriff war, die Aufgabe zu erlernen, jedoch kurz nach Beginn des Trainings zu Versuch 3 aus den Versuchen heraus genommen werden musste (s.o.), zeigte in der Lernphase noch eine starke Korrelation zwischen der Orientierung auf den Lautsprecher und dem Erfolg bei der Lösung der gestellten Aufgabe.

3.3.3 Entscheidungsänderung zwischen Stimuluspräsentation und Abflug

Bei Körperausrichtung auf den Lautsprecher erfolgte zwischen Stimulusgabe und Abflug meist eine deutlich sichtbare Orientierungsreaktion der Tiere zu einer der beiden Futterklappen, die entweder beibehalten wurde oder kurz vor Abflug verworfen wurde. Dabei drehten sich die Tiere am Hangplatz um ca. 20° zu einer Seite, sodass sie genau zu einer der Klappen ausgerichtet waren. Aus dieser Position flogen die Tiere ab (Entscheidung beibehalten) oder drehten sich im Moment des Abflugs auf die jeweils andere Seite (Entscheidungsänderung). Dabei wurde nicht berücksichtigt, ob die Tiere sich zunächst richtig oder falsch entschieden. Die Daten stammen nur aus den Testsitzungen. Reine Trainingssitzungen wurden nicht berücksichtigt.

Bei den Teststimuli *c*, *sc*, *f* und *fs* kam es häufiger zu einer Entscheidungsänderung als bei den Trainingsstimuli *o* und *fcs* und den Teststimuli *s* und *fc*, die sich nur durch ihre Silbenstruktur vom jeweiligen Trainingsstimulus unterschieden (Abbildung 3-10).

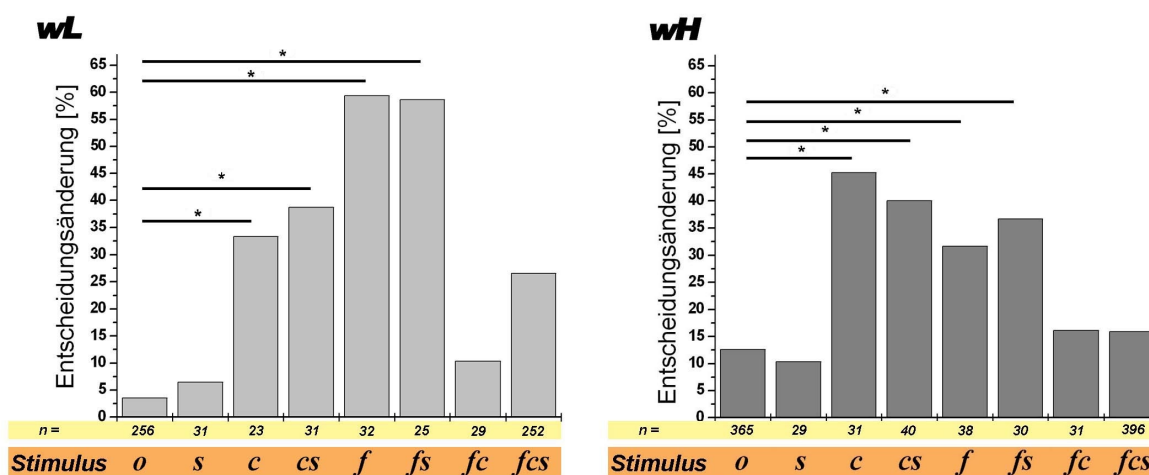


Abbildung 3-10 Prozentualer Anteil an Entscheidungsänderungen (y-Achse) vor Abflug vom Hangplatz für die einzelnen Stimuli auf der x-Achse für die beiden Tiere *wL* und *wH*. Signifikante Unterschiede sind gekennzeichnet (*: $p < 0,01$).

wL orientierte sich während der Trainingssitzungen oft bereits nach dem Referenzruf zu Beginn der Stimulussequenzen auf die linke Seite. Erst nach dem ersten Ruf der Testsequenz kam es dann zur eigentlichen Entscheidung, wodurch sich der hohe Prozentsatz von Entscheidungsänderungen auch im Rahmen der Testsitzungen beim Trainingsstimulus *fcs* erklärt. Bei den Teststimuli *c*, *cs*, *f* und *fs* kam es signifikant häufiger zu einer Entscheidungsänderung als auf den Trainingsstimulus *o* (χ^2 : $p < 0,01$). Tier *wL* änderte bei den Stimuli *f* und *fs* zu über 50% ihre Entscheidung. Fasst man die Anzahl der Entscheidungsänderungen der Stimuli zusammen, die sich nur in ihrer Silbenstruktur voneinander unterscheiden ($c + cs$ und $f + fs$), und testet diese gegeneinander, zeigt sich,

dass $f + fs$ signifikant häufiger mit einer Änderung in der Entscheidung assoziiert waren, als $c + cs$ (χ^2 : $p = 0,0172$). Interpretiert man die Änderung der ersten Entscheidung bis zum Abflug des Tiers als Indikator für einen Konflikt bei der Entscheidung zwischen den verschiedenen gelernten Parametern, zeigte das Tier wL also die größten Schwierigkeiten bei der Zuordnung der Teststimuli f und fs . Auch die Kategorisierung der Sequenzen c und cs fiel wL im Vergleich zu den Trainingsstimuli und den nur in der Silbenstruktur von ihnen abweichenden Sequenzen schwerer.

Auch wH zeigte signifikant häufiger eine Entscheidungsänderung bei den Teststimuli c , cs , f und fs als bei den beiden Trainingsstimuli l und lcs und den Teststimuli s und lc , die sich nur in der Silbenstruktur von den Trainingsstimuli unterscheiden (χ^2 : $p < 0,01$). Bei diesem Tier zeigte sich der deutlichste Konflikt bei der Beantwortung der Teststimuli c und cs , bei denen zu über 40% die erste Entscheidung noch einmal geändert wurde. Jedoch ergab sich bei diesem Tier im Gegensatz zu wL auch bei einer Zusammenfassung der Sequenzen, die sich nur in der Silbenstruktur unterscheiden ($c + cs$ und $f + fs$) kein signifikanter Unterschied in der Häufigkeit der Entscheidungsänderung bei diesen beiden Stimulusklassen.

Als Ergebnis bleibt hier also folgendes festzuhalten: Stimuluspaare, die sich nur in ihrer Silbenstruktur voneinander unterscheiden, waren etwa gleich häufig mit einer Entscheidungsänderung assoziiert. Präsentationen der Trainingsstimuli, sowie der sich nur in ihrer Silbenstruktur von ihnen unterscheidenden Teststimuli (s und lc), waren nur in 3,5% bis 16,1% der Fälle mit einer Entscheidungsänderung verbunden. Die einzige Ausnahme zeigte sich bei Tier wL , deren erste Entscheidung auf den Trainingsstimulus lcs meist bereits nach dem Referenzruf fiel, was zu einer Entscheidungsänderung von 26,6% führte. Die Teststimuli c , cs , f und fs zogen signifikant häufiger eine Entscheidungsänderung der Tiere nach sich, was als ein Indikator für einen Konflikt bei der Beantwortung dieser vier Teststimuli interpretiert werden kann, der dadurch entstanden sein könnte, dass die gelernten Parameter in den Teststimuli nicht mehr konsistent auf eine Seite verweisen. Dabei handelte es sich um genau die Teststimuli, die bezüglich der Trainingsstimuli widersprüchliche Informationen in Frequenz (F) und Rhythmus auf Ebene der Rufserie (C) beinhalten.

3.3.4 Kategorisierungsverhalten

Für jeden Stimulus wurde auf Basis der Anzahl der Durchläufe die prozentuale Verteilung der Entscheidungen für jede Seite berechnet. Dabei schwankte die Anzahl der Durchläufe zwischen mindestens $n = 30$ für die eingestreuten Teststimuli, bis zu $n = 444$ für den Trainingsstimulus *fcs* bei *wH*. Abbildung 3-11 zeigt die Ergebnisse der Kategorisierung. Die Trainingsstimuli *0* und *fcs* wurden von beiden Tieren klar der entsprechenden Seite zugeordnet.

Die unbekannten Teststimuli wurden von den Fledermäusen spontan klassifiziert, die Tiere haben die Aufgabe also für neue Stimuli generalisiert.

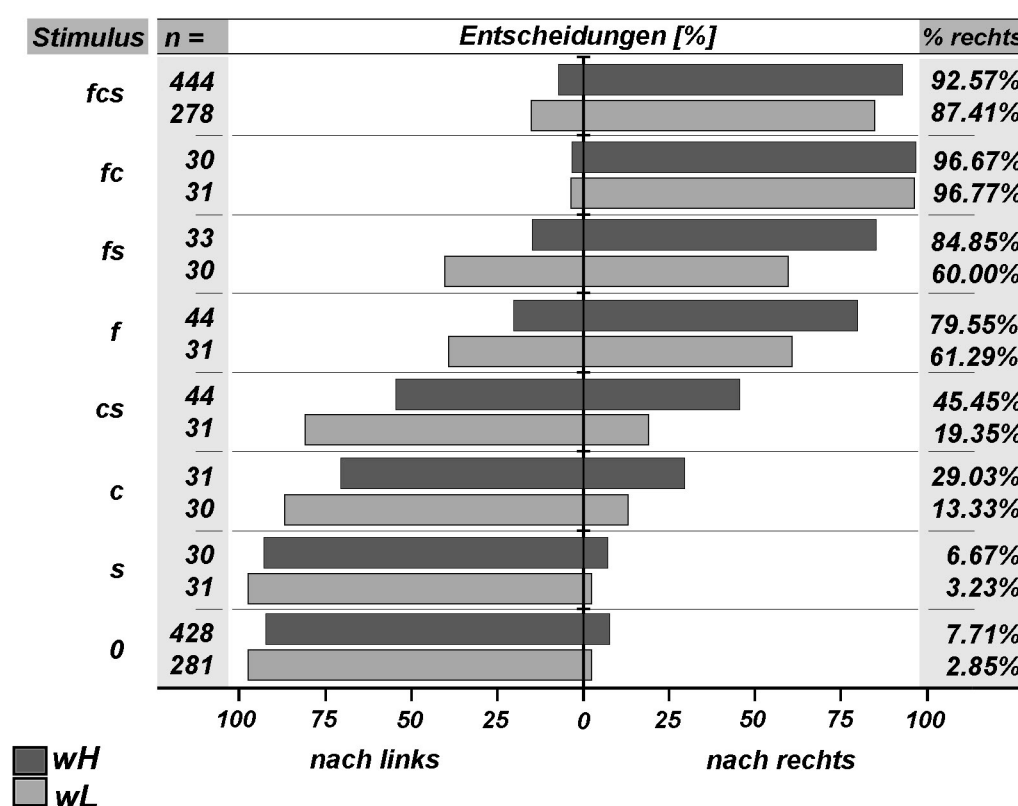


Abbildung 3-11 Ergebnisse der Kategorisierungsaufgabe für die Tiere *wL* (hellgrau) und *wH* (dunkelgrau). Dargestellt sind die Entscheidungen nach links bzw. nach rechts in Prozent. Jeder Balken entspricht insgesamt 100%, der Anteil links der Mittellinie entspricht dem Prozentsatz der Entscheidungen nach links, der auf der rechten Seite dem der Entscheidungen nach rechts, deren Zahlenwert auf der rechten Seite der Grafik angegeben ist. Auf der linken Seite der Grafik ist die Anzahl der Durchläufe (n_{ges}) für den entsprechenden Stimulus aufgeführt.

Statistisch waren keine Unterschiede in der Beantwortung der Stimuluspaare nachweisbar, die sich lediglich in der Silbenstruktur voneinander unterscheiden (Paare: *fcs-fc*, *fs-f*, *cs-c*, *s-0*). Dementsprechend wurden die Teststimuli *fc* und *s*, die sich nur in ihrer Silbenstruktur

von den jeweiligen Trainingsstimuli fcs und 0 unterscheiden, ebenfalls klar der entsprechenden Seite zugeordnet.

Die verbleibenden vier Stimuli wurden von den Tieren unterschiedlich bewertet und klassifiziert. Tier wL kategorisierte die Stimuli c und cs signifikant nach links ($p < 0,001$, χ^2), f und fs wurden zufällig beantwortet (fs : $p = 0,27$; f : $p = 0,21$, χ^2). Tier wH hingegen kategorisierte diese beiden Stimuli signifikant nach rechts ($p < 0,001$, χ^2). Stimulus cs wurde dagegen von wH zufällig, Stimulus c tendenziell zufällig, jedoch mit einem Trend zur linken Seite sortiert (cs : $p = 0,55$; f : $p = 0,02$, χ^2). Das Tier wH zeigte also keine oder eine eingeschränkte Kategorisierung der Sequenzen cs und c .

Zusammenfassend kann man sagen, dass Stimuli ohne Frequenzhub tendenziell eher der linken, die mit Frequenzhub eher der rechten Futterklappe zugeordnet wurden. Die Stimuli, in denen Frequenz (F) und Rhythmus auf Ebene der Rufserie (C; fehlender Ruf) bezüglich der Trainingsstimuli widersprüchlich kombiniert wurden (Stimuli c , cs , f und fs), wurden von den Tieren nicht einheitlich kategorisiert. Interessanterweise können hier individuelle Strategien unterschieden werden. Während wH die Stimuli c und cs nicht eindeutig kategorisiert, waren es bei wL die Stimuli f und fs . Vergleicht man die Kategorisierungsleistung der Tiere mit den Entscheidungsänderungen zwischen Stimuluspräsentation und Abflug (Abbildung 3-10 auf Seite 75), erkennt man, dass diese vier Teststimuli am häufigsten mit einer Entscheidungsänderung assoziiert waren.

Damit bleiben hier folgende Ergebnisse festzuhalten:

Der Rhythmus auf Ebene der Einzelrufe wurde für die Kategorisierung der Kontaktrufe von den Fledermäusen *nicht* genutzt, was sich in der Gruppierung der Stimuluspaare zeigt, die sich lediglich in ihrer Silbenstruktur voneinander unterscheiden.

Das Unvermögen der Tiere, die Sequenzen, die in den Parametern Frequenz und Rhythmus auf Ebene der Rufserie bezüglich der Trainingsstimuli widersprüchliche Informationen aufweisen, eindeutig einer Seite zuzuordnen, zeigt, dass die Kategorisierung der Rufe aufgrund einer Kombination der Frequenzinformation (F) und der rhythmischen Information innerhalb der Rufserie (C) erfolgte. Um diese Kombination genauer fassen zu können, wurden die im folgenden Abschnitt 3.3.5 beschriebenen Modelle berechnet und mit den Daten der Fledermäuse getestet.

Ein Vergleich mit Abschnitt 3.3.3 zeigt, dass Stimuli, die klar einer Seite zugeordnet und damit eindeutig kategorisiert wurden (Trainingsstimuli 0 und fcs sowie Teststimuli s und fc), seltener mit einer Entscheidungsänderung assoziiert waren als die Teststimuli, die nicht

eindeutig kategorisiert wurden. Der Vergleich zwischen der Kategorisierung und den Entscheidungsänderungen unterstützt demzufolge die Vermutung, dass eine Entscheidungsänderung als ein Konflikt der Tiere in der Entscheidung zwischen den gelernten Parametern zu interpretieren ist.

3.3.5 Modell-Güte

Um eine einheitliche Beschreibung für die Entscheidungsstrategien der Fledermäuse liefern zu können, wurden Modelle aufgrund der strukturellen Unterschiede innerhalb der Stimuli berechnet und mit den Entscheidungen der Fledermäuse getestet (vgl. Abschnitt 2.6.2 auf Seite 57).

Die Tabellen 3-1 für Fledermaus *wH* und 3-2 für Fledermaus *wL* zeigen, dass sich die berechneten Erwartungswerte für die Modelle ($\text{exp}_{\text{Stimulus}}$) zum Teil drastisch voneinander und von den Ergebnissen der Tiere (observed) unterscheiden.

Tabelle 3-1 Auf Basis des Entscheidungsindex (x_r/x_u) des Modells und der Anzahl der absolvierten Anflüge der Fledermaus *wH* (n_{ges}) berechnete Anzahl der Entscheidungen nach rechts ($\text{exp}_{\text{Stimulus}}$) im Vergleich zu den Originaldaten der Fledermaus *wH* (observed). n_{ges} gibt die Anzahl der absolvierten Anflüge des Tieres für den jeweiligen Stimulus (*0* bis *fcs*) an, n_{rechts} die Flüge zur rechten Seite. Die Modellbezeichnung (FCS bis F2C) setzt sich aus den von dem Modell zur Unterscheidung genutzten Strukturunterschieden zusammen (F = Frequenz; C = fehlender Ruf, d.h. Rhythmus auf Ebene der Rufserie; S = fehlende Silben, d.h. Rhythmus auf Ebene des Einzelrufs).

<i>wH</i>		<i>observed</i>		$\text{exp}_{\text{Stimulus}}$								
		Originaldaten <i>wH</i>		$\text{exp}_{\text{Stimulus}} = \frac{x_r}{x_u} \cdot n_{\text{ges}}$ erwartete Entscheidungen nach rechts für Modell								
		<i>n_{ges}</i>	<i>n_{rechts}</i>	FCS	FC	FS	CS	F	C	S	2FC	F2C
<i>Stimulus</i>	<i>0</i>	428	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>s</i>	30	2	10	0	15	15	0	0	30	0	0
	<i>c</i>	31	9	10,3	15,5	0	15,5	0	31	0	10,3	20,7
	<i>cs</i>	44	20	29,3	22	22	44	0	44	44	14,7	29,3
	<i>f</i>	44	35	14,7	22	22	0	44	0	0	29,3	14,7
	<i>fs</i>	33	28	22	16,5	33	16,5	33	0	33	22	11
	<i>fc</i>	30	29	20	30	15	15	30	30	0	30	30
	<i>fcs</i>	444	411	444	444	444	444	444	444	444	444	444

Tabelle 3-2 Auf Basis des Entscheidungsindex (x_r/x_u) des Modells und der Anzahl der absolvierten Anflüge der Fledermaus wL (n_{ges}) berechnete Anzahl der Entscheidungen nach rechts ($exp_{Stimulus}$) im Vergleich zu den Originaldaten der Fledermaus wL (observed). Weitere Erläuterungen vgl. Tabelle 3-1.

wL		observed		$exp_{Stimulus}$								
		Originaldaten wL		$exp_{Stimulus} = \frac{x_r}{x_u} \cdot n_{ges}$ erwartete Entscheidungen nach rechts für Modell								
		n_{ges}	n_{rechts}	FCS	FC	FS	CS	F	C	S	2FC	F2C
Stimulus	\emptyset	281	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	s	31	1	10,3	0	15,5	15,5	0	0	31	0	0
	c	30	4	10	15	0	15	0	30	0	10	20
	cs	31	6	20,7	15,5	15,5	31	0	31	31	10,3	20,7
	f	31	19	10,3	15,5	15,5	0	31	0	0	20,7	10,3
	fs	30	18	20	15	30	15	30	0	30	20	10
	fc	31	30	20,7	31	15,5	15,5	31	31	0	31	31
	fes	278	243	278	278	278	278	278	278	278	278	278

Zur Beurteilung der Abweichungen zwischen den Modellen und den Daten der Tiere gibt Tabelle 3-3 die Ergebnisse der Distanzanalyse für die Modelle als euklidische Distanz und als maximale vektorielle Distanz ($d_{Stimulus\ max}$) an. Beide Distanzmaße liefern ein übereinstimmendes Ergebnis mit einer augenfälligen Reihung der Modellgüte, die der Tabelle zu entnehmen ist. Abbildung 3-12 stellt die Distanzmaße grafisch dar und zeigt die deutliche Übereinstimmung zwischen den zur Beurteilung der Modellgüte verwendeten Distanzmaßen, sowie die Kongruenz der Entscheidungsstrategien der beiden Tiere wH und wL , die lediglich bei den Modellen FS und F2C eine geringfügige Abweichung zeigen. In der Reihung der Modelle ist im Gegensatz zu Tier wH bei Tier wL die euklidische Distanz für das Modell F2C geringer als für das Modell FS (Tabelle 3-3, kursiv gestellte Werte), wodurch sich hier eine Vertauschung in der Rangordnung der Modellgüte ergibt. Da jedoch beide Distanzmaße von Tier wH und die maximale vektorielle Distanz von Tier wL die dargestellte Reihung stützen und der Unterschied zwischen den beiden Modelldistanzen mit einer Differenz FS – F2C von 0,037 gering ausfällt, erscheint die in Tabelle 3-3 und Abbildung 3-12 dargestellte Reihung plausibel. Demnach ist das Modell 2FC, das eine Kombination von Frequenz und Rhythmus auf Ebene der Rufserie mit einer doppelten Gewichtung der Frequenzinformation als Entscheidungsgrundlage postuliert, am besten geeignet, die Entscheidungen der Fledermäuse vorherzusagen. Danach folgt das Modell FC, das ebenfalls diese beiden Parameter miteinander kombiniert, allerdings von einer gleichen Gewichtung der Faktoren ausgeht. Allgemein weisen die Modelle, die die Frequenzinformation als relevanten Parameter berücksichtigen, deutlich geringere Distanzen auf, als die drei Modelle CS, C und S.

Tabelle 3-3 Die verschiedenen Modelle und die von ihnen zur Berechnung der hypothetischen Kategorisierungsleistung genutzten Parameter. Für jedes Modell wurde die Distanz zwischen den vom Modell vorhergesagten Entscheidungen und den Daten der Tiere *wH* und *wL* nach zwei Formeln berechnet. Die euklidische Distanz berücksichtigt die Antworten auf alle Stimuli, $d_{Stimulus\ max}$ ist die maximal auftretende vektorielle Distanz zwischen dem Ergebnis eines Einzelstimulus des Modells und dem dazugehörigen Wert der Tiere. Die übrigen vektoriellen Distanzen können der Tabelle 6-8 im Anhang entnommen werden. Die Modelle wurden nach minimalen Abweichungen sortiert.

Modelle und die von ihnen berücksichtigten Parameter		Distanz			
		euklidisch		$d_{Stimulus\ max}$	
		wH	wL	wH	wL
2FC	Frequenz <i>doppelt gewichtet</i> ; Rhythmus Rufserie	0,2885	0,2926	0,18	0,20
FC	Frequenz; Rhythmus Rufserie	0,5213	0,5195	0,35	0,37
F	Frequenz	0,6105	0,6195	0,45	0,40
FCS	Frequenz; Rhythmus Rufserie; Rhythmus Einzelruf	0,6827	0,7378	0,46	0,47
FS	Frequenz; Rhythmus Einzelruf	0,7833	0,8595	0,47	0,47
F2C	Frequenz; Rhythmus Rufserie <i>doppelt gewichtet</i>	0,8262	0,8224	0,52	0,53
CS	Rhythmus Rufserie; Rhythmus Einzelruf	1,2299	1,2746	0,80	0,81
C	Rhythmus Rufserie	1,4734	1,4683	0,85	0,87
S	Rhythmus Einzelruf	1,6895	1,7588	0,97	0,97

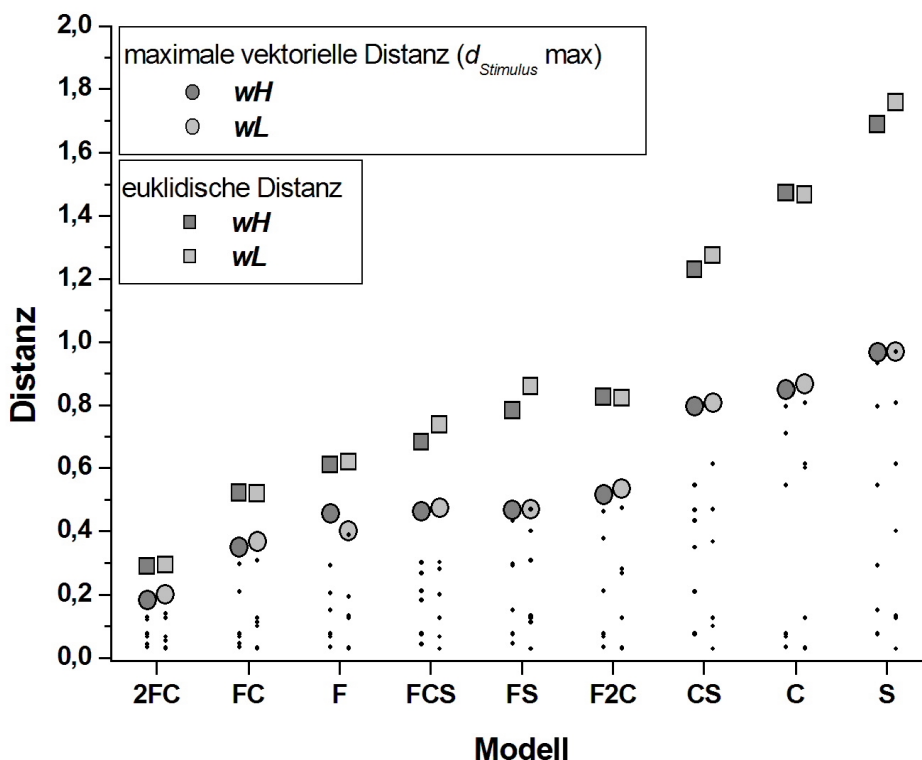


Abbildung 3-12 Grafische Darstellung der Distanzen zwischen den Modellen und den Daten der Fledermäuse *wH* (dunkelgrau) und *wL* (hellgrau). Quadrate geben die euklidische, Kreise die maximale vektorielle Distanz, $d_{Stimulus\ max}$, an. Die schwarzen Punkte markieren die Lage der übrigen vektoriellen Distanzwerte.

Ergebnisse

Die schlechtesten Übereinstimmungen erzielen die beiden Modelle, die von der Nutzung jeweils eines Rhythmusparameters ausgehen (C und S), wohingegen das Modell, das von der alleinigen Nutzung der Frequenz (F) ausgeht auf Rang drei der besten Modelle rangiert.

Damit bestätigen die Modelle die Schlussfolgerungen der Resultate: durch die Kombination von Frequenz (F) und Rhythmus auf Ebene der Rufserie (C), die von den Modellen 2FC und FC als Entscheidungsgrundlage postuliert werden, wird eine weitgehende Übereinstimmung mit den Entscheidungen der Fledermäuse erzielt. Die Antworten der Tiere sind dabei durch das Modell mit der doppelten Gewichtung der Frequenz (2FC) am besten vorhersagbar.

Es bleibt festzuhalten, dass die Frequenz das primäre, der Rhythmus auf Ebene der Rufserie ein zusätzliches Unterscheidungskriterium bei der spontanen Bewertung von Kontaktrufen durch *M. lyra* ist.

4 Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass *M. lyra* in der Lage ist, prosodische Informationen innerhalb von Kontaktrufen zu nutzen. Als Informationsträger konnten die Amplitude (Versuch 2), sowie eine Kombination von Rhythmus der Rufserie und Frequenz mit einer stärkeren Gewichtung der Frequenzinformation (Versuch 3) identifiziert werden. In keinem der Versuche wurde der Rhythmus innerhalb der Einzelrufe in den verwendeten Stimuli von den Tieren zur Unterscheidung genutzt.

Im Verlauf der Diskussion soll zunächst auf das methodische Vorgehen in der vorliegenden Arbeit sowie auf die Orientierungsreaktion im Lernkontext eingegangen werden. Daran anschließend wird die Bedeutung des Kontaktrufes in der innerartlichen Kommunikation von *M. lyra* diskutiert. Im weiteren Verlauf werden die Ergebnisse der hier vorliegenden Experimente und die identifizierten rufcodierenden Parameter vor dem Hintergrund der in der Literatur zu findenden Daten betrachtet. Um die Funktionen prosodischer Strukturen bei verschiedenen Wirbeltierarten bis zum Menschen herauszuarbeiten, werden die Strukturparameter, die in Frequenz-, Zeit- und Amplitudenverlauf kommunikative Funktionen einnehmen können, sowohl unter physiologischen als auch physikalischen Aspekten auf ihre potentielle Relevanz bei der Codierung von Individualität und Affekt diskutiert.

4.1 Methodisches Vorgehen

Zur Entschlüsselung der Relevanz von Signalparametern für den Empfänger sind verschiedene experimentelle Ansätze etabliert. Neben invasiven Techniken der Elektrophysiologie, die Messungen neuronaler Aktivität in spezifischen Hirnarealen bei simultaner Stimuluspräsentation erlauben, werden nicht-invasive Techniken der Verhaltensforschung angewandt. Dabei gibt es sowohl Paradigmen, die außer der Eingewöhnung in die experimentelle Situation kein Training erfordern (Bsp.: Habituation-Dishabituation-Paradigmen; spontane Zwei- oder Mehrfachwahlen), als auch Dressurparadigmen, in denen die Tiere zunächst auf eine Aufgabe dressiert werden, in die

später die Testsituationen eingebaut werden. Zur letztgenannten Kategorie gehört das Zweifach-Wahl-Experiment (two-alternative, forced-choice procedure, 2-AFC). Das 2-AFC Experiment ermöglicht durch Futter- oder Wasserdeprivation außerhalb der Experimente, die Tiere im Rahmen der Versuchssitzungen durch Belohnung auf einem hohen Motivations- und Aufmerksamkeitsniveau zu halten. Der Nachteil liegt in der je nach Tierart und gestellter Aufgabe mehr oder weniger aufwendigen Dressur.

Zur Erforschung der Bedeutung von Sozialrufen für Rufempfänger können sowohl natürliche als auch synthetische Rufe herangezogen werden. Da die meisten natürlichen Sozialrufe in mehreren Parametern simultan variieren und die Bedeutung dieser Kombinationen im Verhaltens- und Kommunikationskontext oft ungeklärt ist (Fitch & Kelley, 2000), sind synthetische Rufe, die dem natürlichen Vorbild folgen, eine sichere Methode, um unbeabsichtigte Effekte durch Parameterwechselwirkungen zu vermeiden. Ein weiterer Vorteil liegt darin, dass ein differenzierteres Stimulusdesign möglich ist. Gezielte Veränderungen einzelner Parameter sind anders als bei natürlichen Rufen problemlos umsetzbar. Zur genaueren Erforschung der Parameterkombinationen sind darüber hinaus auch Kombinationsmöglichkeiten realisierbar, die im natürlichen Kontext gar nicht auftreten. Damit können sowohl Strukturelemente, die nur bei gleichgerichteter Veränderung (Bsp.: hohe Frequenz mit hoher Elementanzahl vs. niedrige Frequenz mit niedriger Elementanzahl) verhaltensrelevante Informationen tragen, als auch neuro- bzw. verhaltensphysiologische Schablonen, die eine Sozialrufklasse für die Tiere bilden, identifiziert werden. Die Möglichkeit eines vom natürlichen Vorbild abweichenden Stimulusdesigns wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit aufgegriffen: um zu klären, ob nur gleichgerichtete Veränderungen in Rhythmus und Frequenz verhaltensrelevante Informationen tragen, wurde in Versuch 3 ein Anstieg der Frequenz entgegen dem natürlichen Vorbild mit einer geringeren Elementzahl kombiniert. Durch diese disparate Kombination konnten wechselseitige Verstärkermechanismen in der Wahrnehmung der beiden Parameter weitgehend ausgeschlossen werden.

Grundvoraussetzung für die Arbeit mit synthetischen Rufen ist der Nachweis darüber, dass die Tiere die Rufe als arteigen akzeptieren und sie dementsprechend bewerten und beantworten. Dies konnte für den in dieser Arbeit verwendeten Referenzruf im Freiland durch eine Reihe von Playbackexperimenten gezeigt werden, in denen der synthetische Ruf von den Tieren genauso gut beantwortet wurde wie natürliche Rufe (Schierbaum, 2002).

4.2 Orientierungsreaktion als Indikator des Lernfortschritts

In der Lernphase korrelierte die Orientierung der Tiere in Richtung des Lautsprechers, d.h. des Orts der Stimuluspräsentation, mit der Rate richtiger Entscheidungen auf die Trainingsstimuli (vgl.: Abschnitte 3.2.2 und 3.3.2). Ein Organismus, der in einer komplexen Umwelt interagieren und überleben will, muss in der Lage sein, relevante Informationen aus einer Flut von Reizen herauszufiltern und mit adäquaten Verhaltensweisen zu beantworten. Selektive Aufmerksamkeit wird üblicherweise als Vorgang verstanden, der dazu dient, alle relevanten, aber vor allem den wichtigsten Stimulus für die Bewältigung einer Aufgabe aus der Umwelt heraus zu filtern (Dayan et al., 2000). In Experimenten mit operanter Konditionierung zeigen die Versuchstiere bei Diskriminationsversuchen zunächst eine selektive Aufmerksamkeit, die sich auf den hinweisgebenden Stimulus richtet, gefolgt von dem Lernen der spezifischen Stimulus-Belohnungs-Assoziation (Muir, 1996). Darüber hinaus ist eine vorherige Orientierungsreaktion für einen Lernprozess unabdingbar (Klix, 1971). Die Orientierung in Richtung Lautsprecher in den hier vorgelegten Experimenten stellt eine selektive Aufmerksamkeitsreaktion dar.

Zu Versuch 1 liegen keine Daten zum Orientierungsverhalten vor der Stimuluspräsentation vor. Da das sich ändernde Verhalten jedoch erst im Verlauf der ersten Versuchsblöcke in Versuch 2 vom Versuchsleiter subjektiv wahrgenommen wurde, worauf mit der Erhebung dieser Daten begonnen wurde, kann davon ausgegangen werden, dass die Orientierung in Versuch 1 noch keiner systematischen Änderung unterlag, sondern zufällig oder von individuellen Präferenzen des jeweiligen Tieres abhängig war. Da sich bei statistischen Analysen von Fledermaus-Sozialrufen die Frequenz als eines der wichtigsten Kriterien zur Individual- und Gruppenunterscheidung erwiesen hat (Balcombe & McCracken, 1992; Leippert et al., 2000a), während Dringlichkeit bzw. Affekt primär mit Änderungen innerhalb der Zeitstruktur der Rufe korrelieren (Bastian, 2006; Bastian & Schmidt, 2008; Grube, 2003), ist trotz des häufigen Vorkommens von Kombinationen der Frequenz- und Zeitparameter in Sozialrufen (Camaclang et al., 2006; Russ et al., 2005) davon auszugehen, dass die Parameter unabhängig von den Tieren bewertet werden können, zumal Bastian & Schmidt (2008) bei *M. lyra* in Aggressionsrufen während unterschiedlicher Erregungszustände ausschließlich systematische Veränderungen für Zeitparameter nachweisen konnten. Basierend auf dieser Annahme wurden die Trainingsstimuli A des ersten Versuchsteils konzipiert, die ausschließlich in der zeitlichen Abfolge der Elemente unterscheidbar waren. Das Fehlen einer klar erkennbaren

Orientierungsreaktion in Versuch 1 könnte darauf hinweisen, dass die in Versuch 1 gestellte Aufgabe von den Tieren nicht bewältigt wurde, da sie während des gesamten Versuchs nicht in der Lage waren, die Stimulussequenzen als relevante Information zur Lösung der Aufgabe zu erkennen. Ob sie die Unterschiede in den Trainingsstimuli A (Versuch 1) wahrnehmen können, muss daher offen bleiben.

4.3 Bedeutung des Kontaktrufs für die innerartliche Kommunikation von *M. lyra*

Die Zweckmäßigkeit der Erkennung von individuellen und affektiven Signaturen ist am Beispiel des Kontaktrufs leicht nachzuvollziehen. Er wird zur Kontaktaufnahme sowohl zwischen Mutter und Jungtier als auch in der Adultkommunikation eingesetzt, also in Situationen, in denen sowohl eine Individualerkennung als auch die Codierung der relativen Dringlichkeit von hohem Nutzen sind.

Die Reproduktion von *M. lyra* ist saisonal gebunden und es wird nur ein Jungtier zur Welt gebracht (Balasingh et al., 1994). Aufgrund dieser geringen Fortpflanzungsrate hat das Überleben des Jungtiers eine hohe Bedeutung. Die ersten Tage nach der Geburt wird das Jungtier meist durchgehend am Körper der Mutter getragen (Emmanuvel & Marimuthu, 1999; Goymann et al., 1999). Später lässt das Muttertier ihr Junges an Nachthangplätzen zurück, um in mindestens zwei Intervallen pro Nacht zu jagen. Zwischen diesen Intervallen kehrt die Mutter zum Säugen zurück. Den Beobachtungen zu Folge lag das Alter der Jungtiere, die zum ersten Mal im Nachtquartier zurück gelassen wurden, zwischen 2 und 23 Tagen, wobei das Jungtier ortsgebunden innerhalb eines bestimmten Bereichs zurückgelassen wird (Goymann et al., 1999). Die Mütter versorgen selektiv ihr eigenes Jungtier (Balasingh et al., 1998). Bei der Rückkehr der Mütter zu ihren Jungtieren nach Jagdintervallen findet zunächst eine akustische Kontaktaufnahme über Kontaktrufe statt. Dabei geht die Kontaktaufnahme stets von der Mutter aus, während das Jungtier still verharrt und erst mit Kontaktrufen antwortet, wenn es von der Mutter gerufen wird (Schmidt, pers. Mitteilung). Dieses kryptische Verhalten der Jungtiere scheint eine Anpassung an den sowohl in Gefangenschaft (Leippert et al., 2000b) als auch im Freiland (Nandasena et al., 2001; 2002; Schmidt et al. 2005) auftretenden Infantizid darzustellen. Die Erkennung der individuellen Signaturen der Mutter ist also für das Jungtier essentiell, um seine Position nicht Preis zu geben, bevor die Mutter in der Nähe ist, da neben Raubfeinden auch Mitglieder der eigenen Kolonie potentiell eine Gefahr darstellen. Das Erkennen des Jungtiers durch die Mutter gewährleistet andererseits, dass die gesamte

Energie des Weibchens nur in die Aufzucht des eigenen Jungtiers investiert wird. Beide Faktoren werden zur Vermeidung von Infantizid auch für südamerikanische Seebären als treibende Kraft zur Mutter-Kind-Erkennung angenommen (Phillips & Stirling, 2000).

Die Bedeutung der Kontaktrufe in der Adulttierkommunikation liegt im Auffinden von Sozialpartnern. Die Tiere jagen, verzehren ihre Beute an einem Nachthangplatz und emittieren dann Kontaktrufe (Schmidt, pers. Mitteilung). Dabei ist der Kontaktruf auch der spezifische Antwortruf der Empfänger (Seidl et al., 1999). Durch Playbacks von Echoortungsrufen und Kontaktrufen konnten bei an Nachthangplätzen hängenden Tieren Kontaktrufe ausgelöst werden (Schmidt & Seidl, 2000; Schmidt et al., 2000b). So nehmen die Tiere im Nachtquartier auch Kontakt zu Artgenossen aus anderen Tagesquartieren auf (Seidl et al., 1999).

Das in dieser Studie dressierte Tier *mU* äußerte sporadisch Kontaktrufe während der Versuche in der Schallkammer. Zunächst handelte es sich dabei um vereinzelte Rufe, die das Tier am Hangplatz hängend emittierte. Verblieb die Fledermaus weiter in der Schallkammer, begann sie, Kreise in der Kammer zu fliegen. In den dabei geäußerten Rufserien erhöhte sich die Anzahl der Rufe, der Rufabstand wurde geringer, die Serien länger. Da lediglich die erste Silbe der Rufe im menschlichen Hörbereich liegt, kann ich über die Veränderungen der Einzelrufe keine Aussage treffen. Jedoch hatte ich das subjektive Hörempfinden eines längeren "Nachhallens", was für längere Rufe und damit vermutlich für eine höhere Anzahl von Silben spricht. In seltenen Fällen schloss sich an dieses Verhalten ein Rütteln vor der Tür der Schallkammer oder dem Experimentator an, wobei die Rufserien sich mit weiterer Erhöhung der Rufanzahl noch einmal verlängerten. Spätestens an diesem Punkt wurden die Versuchssitzungen abgebrochen, da es unwahrscheinlich war, dass sich das Tier an dem entsprechenden Tag noch einmal auf die zu lösende Aufgabe konzentrierte. Sobald *mU* an solchen Tagen aus dem Transportkäfig in den Haltungsraum herausflog, äußerte er ebenfalls Kontaktrufe, flog zu den anderen Gruppenmitgliedern und wurde dann zunehmend ruhiger. Bei diesen im Sozialverband lebenden Tieren scheint also bereits eine länger andauernde Isolation von der Gruppe zu eindeutigen Veränderungen der Kontaktrufhäufigkeit und eventuell sogar der Silbenstruktur zu führen.

Diese Befunde zeigen demnach, dass sowohl individuelle als auch emotionale/affektive Signaturen innerhalb von Kontaktrufen relevante Informationen innerhalb natürlicher Kontexte darstellen. Es ist daher davon auszugehen, dass auf der Codierung beider Informationskomplexe in Kontaktrufen ein hoher Selektionsdruck liegt und dass

dementsprechend eine Codierung von Identität *und* Dringlichkeit parallel stattfinden sollte. Damit stellt sich die Frage, ob die Tiere in der Lage sind individuelle Signaturen bei veränderter Affektlage noch zu diskriminieren oder ob zum Beispiel Individuum X bei einem höheren Erregungsstand von Artgenossen akustisch nicht von Individuum Y bei niedrigem Erregungszustand unterscheidbar ist. Jedoch zeigt sich die Breite der für ein Individuum codierenden Schablone zum Beispiel in der Erkennung zwischen Mutter und Jungtier: die Signaturen der Jungtierrufe einiger Fledermausarten verändern sich in der Ontogenese unter anderem in der Lage der Grundfrequenz und in zeitlichen Parametern (Bohn et al., 2007; Brown et al., 1983; Zhang et al., 2005). Playbackexperimente belegen, dass die Muttertiere dennoch in der Lage sind ihr eigenes Jungtier von anderen zu unterscheiden - selbst wenn ihnen bis zu einer Woche alte Aufnahmen von ihrem Jungen vorgespielt werden (Brown, 1976). Dies zeigt, dass die abgespeicherte Matrize zur Individualerkennung variabel genug ist, um graduelle Änderungen des Rufes dennoch einem bestimmten Individuum zuordnen zu können. Auch eine Studie zur Veränderungen der Rufstruktur bei Auskühlung von *Eptesicus fuscus* Jungtieren, konnte zeigen, dass die resultierenden Rufänderungen bis zu einer Temperatur von 29°C statistisch dem richtigen Jungtier zugeordnet werden konnten (Camaclang et al., 2006). Die Möglichkeit zur parallelen Übermittlung von Identität und affektivem Zustand sollte bei Fledermäusen also gegeben sein. Die Codierung von Individualität und Gruppenzugehörigkeit innerhalb der Kontaktrufe von *M. lyra* ist auf Seiten des Senders bereits gezeigt (Dörrie et al., 2001; Seidl et al., 1999). Welche der in den komplexen Kontaktrufen enthaltenen prosodischen Merkmale tatsächlich vom Empfänger zur Unterscheidung genutzt werden und in welchem Zusammenhang (Identität oder Affekt) diese Parameter zweckmäßig erscheinen, soll im Folgenden diskutiert werden.

4.4 Kommunikative Nutzung der untersuchten Parameter

4.4.1 Rhythmus

Obwohl Rufaufnahmen von *M. lyra* zeigen, dass der Rhythmus und die Anzahl der Typ 3 Silben in den Kontaktrufen starken Schwankungen unterliegen, die mit der Dringlichkeit der Situation zu korrelieren scheinen, konnte im Rahmen der hier vorgestellten Versuche keine Unterscheidung basierend auf diesen Parametern erzielt werden. Auch in den Versuchen 2 und 3, in denen die Tiere die an sie gestellte Aufgabe belegbar verstanden hatten, wurde die rhythmische Verschiebung in der Silbenstruktur von den Tieren nicht zur Unterscheidung der Stimulussequenzen genutzt. Im Gegensatz zur rhythmischen Feinstruktur wurde die rhythmische Grobstruktur der Rufserie in Versuch 3 von den Tieren zur Unterscheidung herangezogen. Da die Kategorisierung anhand dieses Parameters jedoch in Kombination mit der Frequenz erfolgte, wird dies in Abschnitt 4.4.4, Kombination von Parametern, diskutiert.

Experimente zur Wahrnehmung und Verarbeitung zeitlicher Phänomene in akustischen Signalen bei Fledermäusen zeigen das hervorragende zeitliche Auflösungsvermögen des Ortungsapparates der Tiere, das sich in den ermittelten Zeitkonstanten und Größen widerspiegelt. Im Bereich der Entfernungsmessung können echoortende Fledermäuse Zeitdifferenzen von nur 60 μs erkennen (Neuweiler, 1993). Experimente zur Lückenerkennung (*gap detection*) in Rauschpulsen bei *Tadarida brasiliensis* weisen Werte von 1 bis 3 ms auf (Nitsche, 1993). Das auditive System echoortender Säugetiere zeigt als Adaptation an die akustische Orientierung extrem kurze Integrationszeiten (Bsp.: Au et al., 1988; Surlykke & Bojesen, 1996). Bei *M. lyra* wurden für Pulse mit einer Trägerfrequenz von 16,6 kHz, also vergleichbar mit der Grundfrequenz der Typ 3 Silben des hier verwendeten synthetischen Referenzrufs, Integrationszeiten um die 250 μs gemessen (Wiegrebe & Schmidt, 1996a). Die Resultate all dieser Studien beziehen sich jedoch auf die Schwellen bei der Wahrnehmung von zumeist sehr kurzen, an die Echoortung angelehnten Schallereignissen oder Clicks. Die Ergebnisse beziehen sich nicht auf die Wahrnehmung von Unterschieden zwischen Signalen, in denen eine Größe unterschiedlich ausgeprägt ist, wie beispielsweise eine vergleichende Beurteilung unterschiedlich großer Silbenabstände. Demzufolge fehlen Schwellenbestimmungen zur Charakterisierung der wahrnehmbaren Unterschiede für komplexe Sozialrufe und eine Aussage über ihre Verhaltensrelevanz. Die im Zusammenhang mit Sozialrufen erreichte Komplexität des akustischen Signals erlaubt keinen direkten Vergleich mit den Befunden, die mittels

einzelner Pulspaare oder Pulsfolgen gewonnen wurden, da die Tiere den Sozialruf als ein akustisches Objekt und damit als akustische Einheit mit "semantischer" Bedeutung wahrnehmen. Schuchmann (2006) konnte mittels eines Experiments, das die spontane Echounterdrückung ausnutzt, zeigen, dass der Kontaktruf von *M. lyra* ein solches Objekt darstellt. Im Gegensatz zum natürlichen Kontaktruf löste weder die Präsentation eines auf der Zeitachse invertierten Kontaktrufes noch das Vorspielen der isolierten ersten Silbe eines Kontaktrufes eine Echounterdrückung aus (Schuchmann, 2006). Schuchmann erklärt diese Ergebnisse damit, dass die Tiere die so veränderten Rufe nicht mehr mit einer semantischen Bedeutung assoziieren konnten und daher bei diesen nun abstrakten Signalen keine Echounterdrückung erfolgte.

Demzufolge ist aufgrund der bisherigen Erkenntnisse eine prinzipielle Wahrnehmung der unterschiedlichen Silbenabstände innerhalb der verwendeten Stimuli physiologisch durch das akustische System gegeben, es ist jedoch unklar, ob und wie die Tiere Unterschiede in Sozialrufen tatsächlich bewerten.

Dubrovskiy (1990) wies auf die mögliche Existenz von zwei unabhängigen Subsystemen zur Verarbeitung akustischer Signale bei echootenden Säugetieren hin: ein System zur auditorischen Verarbeitung von Echos mit kurzen Integrationszeiten, ein weiteres für die Verarbeitung rein passiv gewonnener Informationen mit langen Integrationszeiten. In die Verantwortung dieses zweiten Systems würde die Verarbeitung der Sozialrufe fallen. Diese These gäbe eine Erklärung für den scheinbaren Widerspruch zwischen dem guten zeitlichen Auflösungsvermögen bei Echoortungssignalen und dem vermeintlich schlechteren bei Sozialrufen, das die vorliegende Studie nahe legt. Dabei sei noch einmal daran erinnert, dass in Versuch 1 offen bleiben muss, ob die Tiere nicht in der Lage waren, die Aufgabe zu verstehen oder ob sie die Unterschiede innerhalb der Silbenfolge nicht wahrnehmen konnten. Die Versuche 2 und 3 zeigen jedoch eindeutig, dass die Tiere dieses Kriterium im Rahmen der Versuche nicht genutzt haben.

Falls es tatsächlich zwei Subsysteme für die Verarbeitung von Echoortungs- und Sozialrufen gibt, so scheint die selektive Verarbeitung durch die unterschiedlichen Systeme nicht durch die Emission von Echoortungsrufen getriggert zu werden: Untersuchungen zur zeitlichen Integration von Impulsen bei *M. lyra* belegen, dass sowohl passiv freilaufend dargebotene als auch an die Echoortung der Tiere angekoppelte Signale Integrationszeiten im Bereich von 100 μ s bis 200 μ s besitzen (Weißbacher et al., 2002). Neurophysiologische Untersuchungen bei *Antrozous pallidus* widerlegen ebenfalls die Existenz der von Dubrovskiy vorgeschlagenen Subsysteme, da hier kortikale Neurone

nachgewiesen werden konnten, deren Antworteigenschaften sich abhängig von der Schallfrequenz änderten. Hochfrequente, der aktiven Ortung entsprechende, sowie tieffrequente, einem passiven Hörereignis entsprechende Schalle wurden von identischen Neuronen verarbeitet, d.h. auf kortikaler Ebene konnten keine Subsysteme nachgewiesen werden (Razak et al., 1999). Stattdessen sprechen diese Ergebnisse für eine dynamische Anpassung des auditorischen Systems an die Eigenschaften unterschiedlicher Hörereignisse.

Was nicht auszuschließen ist, sind Systeme, die je nach spektraler und/oder temporaler Beschaffenheit bzw. Komplexität der zu verarbeitenden Signale selektiv aktiviert werden. Hinweise darauf liefern die bei *M. lyra* gemessenen, um Größenordnungen differierenden Zeitkonstanten bei der Detektion von Pulspaaren im Mikrosekundenbereich (s.o.), von Pulsfolgen (*pulse trains*), bei denen das Zeitfenster, in dem die Pulse interferieren, 152 ms betrug (Wiegrebe & Schmidt, 1996b) und für die zeitliche Summation von Rauschpulsen, die bei 55 ms liegt (Heinze et al., 1996). Sozialrufe weisen häufig eine deutlich komplexere spektrographische Struktur auf als Echoortungsrufe (Kanwal et al., 1994, Wilkinson & Boughman, 1998) und benötigen damit vermutlich auch eine komplexe neuronale Verarbeitung (Melendez et al., 2006).

Bisherige psychoakustische Studien sprechen dafür, dass eine *akustische* Unterscheidbarkeit der rhythmischen Feinstruktur innerhalb eines Kontaktrufes für *M. lyra* prinzipiell gegeben ist. Dass die Tiere die Silbenstruktur dennoch nicht zur Diskriminierung der verwendeten Stimuli genutzt haben, könnte in der kognitiven bzw. der verhaltensrelevanten Unterscheidbarkeit begründet sein, also auf höheren neurophysiologischen Verarbeitungsmechanismen beruhen. Die Veränderungen innerhalb der Silbenstruktur der synthetischen Kontaktrufe wären demnach nicht ausreichend gewesen, um mittels dieses Parameters eine verhaltensrelevante Schwelle zu überschreiten. Dies würde erklären, warum die Tiere in Versuch 1 die Aufgabe nicht verstehen konnten, und warum der Parameter in Versuch 2 und 3 von den Tieren nicht beachtet wurde. Es wäre durchaus denkbar, dass den Tieren eine auf dem Parameter Rhythmus innerhalb der Feinstruktur basierende Unterscheidung möglich wäre, wenn die Anzahl der Silben deutlicher zwischen den Stimuli differieren würde. Das wirft die Frage auf, welche Inhalte mit Hilfe der Silbenstruktur überhaupt übermittelt werden können. Eine Beteiligung der rhythmischen Abfolge der Silben innerhalb eines Rufes an der Individualcodierung erscheint unwahrscheinlich. Da die Tiere - wenn überhaupt - nur deutliche Strukturunterschiede in diesem Parameter zur Unterscheidung heranziehen, wäre die

Variabilität in diesem Parameter nicht ausreichend, um innerhalb größerer Gruppen eine individuelle Unterscheidung zu gewährleisten, ohne durch die Produktion vieler Elemente unnötig Energie zu verschwenden. Darüber hinaus wurden für die Individualunterscheidung von Kontaktrufen spektrale Parameter als die wichtigeren identifiziert (Seidl et al., 1999). Daher erscheint mir die Relevanz dieses Parameters im Affektbereich zu finden zu sein, was durch die Analyse von Aggressions- und Folgerufen (Bastian, 2006) und Landelauten (Grube, 2003) von *M. lyra* gestützt wird, für die eine Erhöhung der Elementanzahl pro Ruf bei höherer Erregung typisch ist.

Nachfolgende Untersuchungen zu diesem Thema könnten Aufschluss darüber geben, wo die verhaltensrelevanten Schwellen in Bezug auf die rhythmische Abfolge von Silben innerhalb eines Rufs liegen. Für die Charakterisierung der neurophysiologischen Schablonen der Sozialrufe eignet sich dabei eventuell eine modifizierte Version des von Schuchmann (2006) verwendeten Echounterdrückungsparadigmas. Die Verhaltensrelevanz gradueller Änderungen und die dazugehörigen Schwellen sind hingegen mit diesem experimentellen Ansatz nicht erfassbar und sollten eher in einem Zweifach-Wahl-Experiment ermittelt werden.

4.4.2 Amplitude

Die kommunikative Nutzung von Amplitudenänderungen erscheint auf den ersten Blick problematisch, da Umgebungseigenschaften (Luftfeuchtigkeit, Beschaffenheit des Geländes, etc.) und Situation (Distanz und Winkel zwischen Sender/Schallkeule und Empfänger, etc.) eine Veränderung der Amplitude zwischen Ausgangssignal und empfangenem Signal bedingen. Darüber hinaus werden die meisten natürlichen Umgebungsgeräusche durch elastische Eigenschwingungen struktur- und geometriebestimmter Oszillatoren erzeugt, die nach der Anregung amplitudenmoduliert abklingen (Mende & Wermke, 1998), wodurch sich rein amplitudenmodulierte Signale schlecht vom natürlichen Hintergrundrauschen abheben.

Nichtsdestotrotz konnte eine Informationscodierung mittels der Amplitude auf Affektebene bei verschiedenen Alarmrufen bereits nachgewiesen werden (Fichtel & Hammerschmidt, 2002). Blumstein & Armitage (1997) beobachteten bei Alarmrufen von Murmeltieren Amplitudenschwankungen innerhalb einer Rufserie und konnten in Playbackversuchen bei lauterem Rufen der gleichen Kategorie eine stärkere Fluchtreaktion auslösen (statistische Tendenz). Auch bei Drohlauten von Totenkopffaffen konnte eine kommunikative Nutzung der Amplitude auf Seiten des Senders nachgewiesen werden (Oertel et al., 1979).

Bei *M. lyra* wird die Bewertung von Informationen, die in der Amplitude enthalten sind, für den Empfänger von Kontaktrufen dadurch erschwert, dass der Pegel der akustischen Signale sich, zum Beispiel durch Schallschatten beim Vorbeiflug an verschiedenen dichter Vegetation, passiv verändern kann. Dennoch zeigt Versuch 2, dass die Information in der Amplitude entscheidend für die Bewertung durch die Tiere ist. Geht man davon aus, dass im natürlichen Kontext das sendende Tier häufig an einem Nachhangplatz hängt, könnte die in diesen Versuchen eingesetzte Variation innerhalb einer Sequenz (leiser Beginn, Amplitudenanstieg im dritten Ruf, erneuter Abfall der Amplitude im letzten Ruf), vom Empfänger entweder als eine Amplitudenänderung beim Sendevorgang oder als eine Kopfdrehung während des Sendens interpretiert werden. In beiden Fällen könnte die Amplitudenänderung mit einer erhöhten Erregung des Sendertiers assoziiert sein: sowohl wechselnder subglottaler Druck als auch deutliche Drehbewegungen von Kopf oder Körper bei der Suche nach Artgenossen reflektieren vermutlich eine erhöhte Dringlichkeit. Betrachtet man die zeitliche Abfolge der Amplitudenänderung, wären im natürlichen Kontext beide Interpretationen möglich: neben schnellen Amplitudenänderungen beim Sendevorgang zeigen die Tiere auch bei Drehbewegungen hohe Geschwindigkeiten, sodass eine Drehung bis zu 180° und wieder zurück innerhalb von 500 ms, wie es der Trainingsstimulus durch die Amplitudenänderung von Ruf zu Ruf mit einem Interrufabstand von 246 ms simuliert, bei Orientierungs- und Suchbewegungen an einem Hangplatz durchaus vorkommen kann.

Während also eine Codierung von Informationen über die Amplitude auf der Affektebene durchaus wahrscheinlich ist, obwohl sie für den Empfänger schwierig zu interpretieren sein kann, erscheint sie zur Codierung von Individualität nicht praktikabel. So zeigten auch Untersuchungen zur individuellen Erkennung der Elterntiere durch Lachmöwenküken, dass Amplitudenmodulationen aus den Signalen entfernt werden konnten, ohne die Wiedererkennung zu beeinträchtigen (Charrier et al., 2001b).

4.4.3 Frequenz

Die Ergebnisse von Versuch 3 zeigen die übergeordnete Relevanz der Frequenzinformation zur Unterscheidung der Sequenzen. Der Vergleich mit den mathematischen Modellen zeigt, dass die in der Frequenzstruktur enthaltene Information mit einer höheren Gewichtung von den Tieren bewertet wurde als der Rhythmus der Rufserie.

Frequenzinformationen spielen für alle akustisch mit ihrer Umwelt interagierenden biologischen Systeme eine entscheidende Rolle. Dabei zeigt sich, dass gerade Frequenzmodulationen ein emotional hoch wirksames Element darstellen, was unter anderem darauf beruht, dass sie im Gegensatz zu amplitudenmodulierten Signalen meist als gezielte Lauterzeugung im Dienste der sozialen Kommunikation erscheinen (Mende & Wermke, 1998) und sich vom Hintergrundrauschen hervorragend abheben. Darüber hinaus sind Frequenzinformationen resistenter gegen umweltbedingte Veränderungen. Abgesehen von Effekten der frequenzabhängigen atmosphärischen Abschwächung, die erst bei größeren Entfernungen zum Tragen kommen (Lawrence & Simmons, 1982), bleibt der spektrale Gehalt eines Signals bis zum Unterschreiten der Wahrnehmungsschwelle für einzelne Frequenzen vom Ausgangssignal bis zum empfangenen Signal weitgehend unverändert. Individuelle Signaturen in Alarmrufen von Murmeltieren, die überwiegend auf Frequenzparametern beruhen, konnten auch in einer Distanz von 40 m zum Sender noch zweifelsfrei zugeordnet werden (Blumstein & Munos, 2005). Einzig der Dopplereffekt, der bei beweglichen Sendern noch zu berücksichtigen ist und aufgrund der von Fledermäusen erreichten Geschwindigkeiten eine Rolle spielt (Neuweiler, 1993), bedingt eine Verschiebung zwischen ausgesendeter und empfangener Frequenz. Da der Dopplereffekt ein Phänomen darstellt, mit dem Fledermäuse im Rahmen der Orientierung konfrontiert sind und sie Kompensationsmechanismen für dieses Problem in Form dopplertoleranter Signale (Altes & Titlebaum, 1970) bzw. geeigneter Rückkopplungsmechanismen zur Anpassung der Sendefrequenz entwickelt haben (Boonman et al., 2003; Keating et al., 1994; Metzner, 1989; Metzner et al., 2002; Schuller et al., 1974; Smotherman et al., 2003), liegt die Vermutung nahe, dass sie auch in Kommunikationskontexten auftretende Dopplerverschiebungen interpolieren können.

Im Bereich der Echoortung sind Fledermäuse auf die Detektion feiner Frequenzunterschiede angewiesen. Dementsprechend niedrig sind die Schwellen zur Wahrnehmung von Frequenzunterschieden (von Stebut & Schmidt, 2001) und Frequenzmodulationen (Bartsch & Schmidt, 1993; Esser & Lud, 1997; Schnitzler & Flieger, 1983; Suga & Jen, 1977). Auch das Frequenzauflösungsvermögen ist gut ausgeprägt (Krumbholz & Schmidt, 1999, 2001), was sich unter anderem in den kritischen Bandbreiten, also den Frequenzbereichen, innerhalb derer gemeinsam dargebotene Töne aufgrund der neurophysiologischen Verschaltung nicht mehr einzeln wahrgenommen werden können, widerspiegelt (Suthers & Summers, 1980; von Stebut & Schmidt, 2001). Die Detektion strukturierter Oberflächen oder eines auf dem Untergrund sitzenden

Beutetiers erfolgt über die "Echofarbigkeit", also die Wahrnehmung von Interferenzmustern (Habersetzer & Vogler, 1983; Mogdans, 1993; Schmidt, 1988; 1992). Neben der Distanzberechnung, die das Modell mit einer doppelten Gewichtung der Frequenz als minimal abweichendes Modell identifiziert, zeigt auch das schnelle Erreichen des Lernziels von 75% richtigen Entscheidungen im Versuch 3 die übergeordnete Relevanz der Frequenzinformation für die Unterscheidbarkeit der Sequenzen durch *M. lyra*. Während in Versuch 2 fünf bis vierzehn Versuchsblöcke bis zum Überschreiten des Schwellenkriteriums erforderlich waren, waren es in Versuch 3 nur ein bis zwei Versuchsblöcke. Die Tiere waren demzufolge deutlich schneller in der Lage, Frequenzparameter zur Differenzierung der Sequenzen zu identifizieren und mit der entsprechenden Futterklappe zu assoziieren, wobei ein Reihenfolgeeffekt durch die Abfolge der Experimente in diesem Zusammenhang nicht gänzlich auszuschließen ist. Wie bereits im Rahmen der Einleitung beschrieben, zeigen zahlreiche Studien eine Beteiligung von Frequenzparametern bei der Codierung von Individualität und Affekt sowohl im Tierreich als auch in der menschlichen Sprache. Aufgrund des individuellen Aufbaus des Vokalisationsapparates und der mit Affekten assoziierten hormonellen und neurophysiologischen Veränderungen erscheint eine Frequenzbeteiligung in beiden Komplexen unabdingbar.

4.4.4 Kombination von Parametern

Eine Kombination unterschiedlicher Parameter zur Informationscodierung beinhaltet eine Reihe von Vorteilen: so können korreliert auftretende Strukturänderungen (z.B. gemeinsamer Anstieg *oder* Abfall von Impulsrate und Frequenz) zu einer Kontrastverschärfung und damit zu einer deutlicheren Trennung führen. Sende- und Empfangssystem sind dadurch weniger anfällig für äußere Störeinflüsse (Allenbacher et al., 1995). So ist es nicht verwunderlich, dass die meisten natürlichen Signale in mehreren Parametern simultan variieren (Fitch & Kelley, 2000). Kombinationen von mehreren strukturellen Parametern sind bei diversen Wirbeltiergruppen sowohl zur Codierung von Individualität und Gruppenzugehörigkeit (Tabelle 4-1) als auch für die Affektcodierung (Tabelle 4-2) nachgewiesen.

Tabelle 4-1 Literaturübersicht über Parameter, die an der Individualerkennung beteiligt sind. Alle hier aufgeführten Parameter beziehen sich auf die Senderseite (S).

Parameter der Individualcodierung						
Art	Frequenz	Zeit	Amplitude	Kontext / Rufotyp	SIE	Autor
<i>Poecile atricapillus</i>	Fee Glissando (F_0 Fee _{start} / F_0 Fee _{end}); Interval ratio (F_0 Fee _{end} / F_0 Bee _{start})	Gesamtdauer, relative Dauer Fee	relative Lautstärke Fee	Zwei-Noten Fee-Bee Gesang Männchen	S	Christie et al., 2004
<i>Phylloscopus collybita canariensis</i>	wichtigste Parameter: Start F_0 , Steigung Start F zu max F , mittlere F_0 , Konturbreite zu Beginn				S	Naguib et al., 2001
<i>Corvus corone cornix</i>	wichtigste Parameter: Median Zentralfrequenz, Anzahl dominanter Frequenzbänder, Minimum Zentralfrequenz, Start Zentralfrequenz	Rufdauer		<i>krah</i>	S	Allenbacher et al., 1995
<i>Basilaeuterus leucoblepharus</i>	wichtigste Parameter: Frequenz letzter Silbe vor Hauptkluff, Frequenz erster Silbe nach Hauptkluff, tiefste Frequenz	Anzahl Silben vor Hauptkluff, Dauer bis Hauptkluff		Territorialgesang	S	Aubin et al., 2004
<i>Tadarida brasiliensis mexicana</i>	Start F , Maximum F , End F , Anzahl Inversionen			Richtruf Mutter	S	Balcombe & McCracken, 1992
<i>Phyllostomus hastatus</i>	wichtigste Parameter: Minimum F , Maximum F , Mittlere F , Peak F	Silbendauer, relative Lage des Frequenzminimums der ersten Silbe		Isolationsruf Jungtier	S	Bohn et al., 2007
<i>Canis familiaris</i>	wichtigste Parameter: Mittlere F , Minimum F , Koeffizient der Frequenzmodulationen, Bandbreite	Lage des Frequenzminimums und des -maximums, Dauer	Lage der minimalen sowie der maximalen Amplitude, Amplitudenbereich	Bellen	S	Yin & McCowan, 2004
<i>Papio hamadrayas ursinus</i>	wichtigste Parameter: Formant 1, Grundfrequenz, Formant 2, Spektrogramm Anstieg, Formant 3	Rufdauer	relative Intensität F_0	<i>grunt</i>	S	Rendall, 2003
<i>Tadarida brasiliensis mexicana</i>	wichtigste Parameter: Minimum F , Harmonische, Minimum F_0 , Maximum F_0 , Modulation	Silbendauer, Silbenabstand		Isolationsruf Jungtier	S	Gelfand & McCracken, 1986
<i>Marmota flaviventris</i>	Minimum F , Maximum F , Start F , End F , peak F	Rufdauer		Alarmpfeiff	S	Blumstein & Armitage, 1997
<i>Taeniopygia guttata castanotis</i>	wichtigste Parameter: konstanter Bereich F_0 ; Energie zwischen 3 u. 6 kHz, Abfall am Ende der Modulation			<i>distance call</i> der Männchen	S	Vignal et al., 2008
<i>Arctiocephalus australis</i>	wichtigste Parameter: Maximum F , F peak 1-3, End F	Rufdauer	relative Intensität F_0	Kontaktaufnahme zw. Mutter u. Jungtier	S	Phillips & Stirling, 2000
<i>Ovis aries</i>	wichtigste Parameter: spektrale Dichte, Mittlere F , relative Start F	Rufdauer		Kontaktaufnahme zw. Mutter u. Jungtier	S	Searby & Jouventin, 2003

Tabelle 4-2 Literaturübersicht über Parameter, die an der Affektcodierung beteiligt sind. Die hier aufgeführten Parameter beziehen sich entweder auf die Senderseite (S) oder auf die Empfängerseite (E).

Parameter der Affektcodierung					
Art	Frequenz	Zeit	Amplitude	Kontext / Ruftyp	Seite Autor
<i>Puffinus l. lherminieri</i>		Rufdauer nimmt zu		Territorial	S Mackin, 2005
<i>Cavia porcellus</i>	mittlere Frequenz steigt	Rufdauer nimmt ab		Isolation Jungtier	S Monticelli et al., 2004
<i>Eulemur fulvus rufus</i>	Frequenzparameter steigen, Energie wird auf höhere Frequenzbänder verschoben, Rufstetigkeit sinkt		Dauer Orientierung auf Lautsprecher länger bei höherer Amplitude	Alarmruf	S Fichtel & Hammerschmidt, 2002
	Dauer Orientierung auf Lautsprecher länger bei höherer Frequenz				E
<i>Sericornis frontalis</i>	F ₀ steigt	Anzahl Elemente nimmt zu schnellere/stärkere Fluchtreaktion bei mehr Elementen		Alarmruf	S Leavesley & Magrath, 2005 E
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	stärkere Reaktion auf: größere Bandbreite; Frequenzanstieg von Silbe zu Silbe in einer Reihe	kürzere Silbenabstände, höhere Silbenanzahl		distress call	E Russ et al., 2005
<i>Eptesicus fuscus</i>	alle gemessenen Frequenzparameter steigen	größere Rufabstände, Rufdauer nimmt zu		Isolationsrufe Jungtier beim Auskühlen	S Camaciang et al., 2006
<i>Papio cynocephalus ursinus</i>	F ₀ steigt, Frequenzkonturen steigen, Formant 2 steigt	Anzahl Rufe nimmt zu, Rufabstand kürzer, Rufdauer nimmt zu	relative Intensität F ₀ steigt	grunt	S Rendall, 2003
<i>Tupaia belangeri</i>	peak F ₀ steigt, Maximum F ₀ steigt, peak onset F ₀ steigt	Silbenabstand kürzer		Konfliktsituation	S Schehka et al., 2007
<i>Marmota flaviventris</i>		Rufrate nimmt zu		Alarm whistle	S Blumstein & Armitage, 1997 E
	stärkere Reaktion auf höhere Elementzahl, kürzere Elementabstände		stärkere Reaktion auf höhere Amplitude		
<i>Callithrix j. jacchus</i>	Reaktion Adulttier wahrscheinlicher bei: höherer Start F ₀ , höherer peak F ₀ , höherer Bandbreite,	Reaktion Adulttier wahrscheinlicher bei: längerer Rufdauer	nicht getestet	Jungtier tsik	E Geiss & Schrader, 1996
<i>Megaderma lyra</i>		Anzahl Rufe nimmt zu, Rufdauer nimmt zu, Dauer der Klickserie nimmt trotz steigender Anzahl Klicks ab, Interklickintervall nimmt ab		Aggressionsruf	S Bastian & Schmidt, 2008
	peak F ₀ der ersten drei u-förmigen Silben steigt; Anzahl u-förmiger und komplex frequenz-modulierter Silben steigt	Rufbeginn früher; Rufdauer; Anzahl Silben und Anzahl komplex frequenz-modulierter Silben nehmen zu; Anzahl u-förmiger Silben nimmt zu, ihr Abstand zueinander sinkt		Folgeruf	

Wie Tabelle 4-2 zu entnehmen ist, zeigen bisherige Studien, die eine Kombination von verschiedenen Parametern zur Affektcodierung identifizieren konnten, einen simultanen Anstieg für die Werte von Frequenz- (Grundfrequenz, Bandbreite, Modulationsrate, etc.) und Zeitparametern (Rhythmus, Rufdauer, Wiederholrate, etc.) bei erhöhter Erregung. Diese Kopplung von Parametern ist mit Sicherheit auch durch die bereits in der Einleitung besprochene Determinierung aufgrund physiologischer Faktoren geprägt. Beispielsweise gehören zur Physiologie der Angst unter anderem die erhöhte Fluchtbereitschaft, die sich auch in einer Erhöhung des allgemeinen Muskeltonus äußert, sowie eine Zunahme der Atemfrequenz (Dudel et al., 1996; Kandel et al., 2000). Der erhöhte Tonus der Kehlkopfmuskulatur führt zu einem Anstieg der Grundfrequenz, die Veränderungen der Atemfrequenz führen zu einem Rhythmusanstieg. Die Richtung der Änderungen und damit auch die Art der Kopplung sind also physiologisch vorgegeben. Daher wäre denkbar, dass beide Parameter durch kombinationssensitive Neurone verarbeitet werden, sodass die Wahrnehmung der beiden Parameter nicht voneinander entkoppelt werden kann. Ein Anstieg der Frequenz bei gleichzeitiger Verlangsamung des Rhythmus würde sich demnach in ihrer Wirkung aufheben. Umgekehrt könnten die Parameter auch getrennt voneinander wahrgenommen und bewertet werden, wodurch zwar ein Mechanismus zur Kontrastverschärfung wegfallen würde, auf der anderen Seite aber, begründet durch die erhöhte Anzahl von Freiheitsgraden, eine Übertragung von differenzierteren Signalen möglich wäre.

Durch die in dieser Studie verwendete Kombination der Parameter (Anstieg der Frequenz gekoppelt mit einer verringerten Anzahl von Elementen und längerem Intersilbenabstand), die nach allen bisherigen Untersuchungsergebnissen gegenläufig ist, konnte gezeigt werden, dass *M. lyra* diese beiden Variablen in den Sozialrufen zwar zur Entscheidungsfindung kombiniert, sie jedoch unabhängig voneinander perzipiert und bewertet werden können und sie nicht aufgrund einer gemeinsamen Verarbeitung ausschließlich als Einheit wahrgenommen werden.

Geht man bezüglich der Parameterkombination davon aus, dass die Tiere in der Lage sind, die einzelnen Parameter getrennt wahrzunehmen und zu bewerten, eine gleichgerichtete Veränderung in mehreren strukturellen Parametern jedoch mit einer affektiv gefärbten Bedeutung belegen, sollte folgendes berücksichtigt werden:

Die im Vergleich zu den bisherigen Erkenntnissen und den Überlegungen der Affektmodelle disparate Kombination von Frequenz und Rhythmus in den Trainingsstimuli C (Anstieg der Frequenz plus Verringerung der Rufanzahl) könnte

bedeuten, dass der durch die Rufe potentiell übertragene Affekt beider Trainingsstimuli vergleichbar ist, da keine gleichgerichtete Veränderung (Anstieg der Frequenz plus Erhöhung der Rufanzahl) vorliegt. Zu berücksichtigen wäre dabei jedoch, dass aufgrund der relativ kurzen Stimulussequenz und den daher relativ gering ausfallenden Veränderungen im Rhythmus die Veränderung auf der Frequenzebene für die Tiere deutlicher ins Gewicht fällt, was durch die kurze Lernzeit in Versuch 3 gestützt wird. Dadurch wird aufgrund dieser gegensinnigen Kombination der Parameter in den Trainingsstimuli C nicht eindeutig geklärt, in wie weit die Frequenz im Zusammenhang der Parameterkombination tatsächlich eine übergeordnete Rolle bei der Perzeption und Bewertung der Sozialrufe durch die Tiere innehat. Es wäre durchaus denkbar, dass eine Kombination, die dem natürlichen Vorbild der Affektkommunikation entspricht (steigende Frequenz bei steigender Wiederholrate), zu einer annähernden Gleichgewichtung der strukturellen Varianzen führt, da die Tiere in diesem Fall den übertragenen Affekt bewerten können. Das Versuchsdesign in Versuch 3 forderte von den Tieren jedoch eine unabhängige Bewertung von Frequenz- und Rhythmusinformation in den Trainingsstimuli C. Erst die Teststimuli *c*, *cs*, *fs* und *s* erlaubten potentiell eine unterschiedliche Affektbewertung, da die Teststimuli *c* und *cs* die niedrigere Frequenz mit dem niedrigeren Rhythmus, die Teststimuli *fs* und *f* die höhere Frequenz mit dem höheren Rhythmus kombinierten. In diesem Konstrukt liegt eventuell auch die unterschiedliche Reaktion der beiden Tiere *wL* und *wH* begründet. *wL* und *wH* nutzten zwar beide eine Kombination von Rhythmus der Rufserie und der Frequenzinformation zur Klassifikation, jedoch zeigten die Tiere individuelle Strategien bei der Beantwortung der vier entscheidenden Stimulussequenzen: während *wH* sich an der höheren Frequenz orientierte und die Teststimuli *fs* und *f* eindeutig zuordnete, war es bei *wL* die tiefere Frequenz mit einer eindeutigen Zuordnung der Sequenzen *c* und *cs* (Abbildung 3-11, Seite 77).

Im Bereich der Sprachforschung konnte beobachtet werden, dass Sprecher individuelle Präferenzen für den Einsatz spezifischer Parameter zur Codierung einer Emotion besitzen (de Gelder & Vroomen, 2000). Der vom Hörer wahrgenommene Emotionseindruck veränderte sich dabei nicht. Im Umkehrschluss bedeutet dies, dass auch bei der Decodierung von emotionaler Prosodie verschiedene Parameter herangezogen werden können. Eine individuelle Präferenz für einen Parameter zur Decodierung einer Emotion ist also denkbar. Dies könnte auch im Tierexperiment eine Rolle spielen und wäre daher eine mögliche Erklärung für die unterschiedlichen Reaktionen der beiden Tiere. Eine weitere Hypothese läge im Bereich der emotionalen Intelligenz (EI): in der menschlichen Sprache

zeigen sich neben der reinen Wahrnehmungsschwelle für prosodische Elemente auch individuelle Sensibilitätsgrenzen (Bachorowski & Owren, 2002). In der rein akustischen Wahrnehmung der Variationen unterscheiden sich Menschen nicht, sofern sie keine Beeinträchtigung des Hörapparates durch Krankheit oder Alter aufweisen. Jedoch können Unterschiede in der Interpretation der wahrgenommenen Strukturen auftreten. Während ein Mensch sensibel genug ist, auch feinste Strukturänderungen mit einer Bedeutung zu belegen, ist ein anderer nicht in der Lage, die emotionale Färbung einer Mitteilung zu erfassen. Menschen weisen im Bereich der emotionalen Intelligenz unterschiedliche Verhaltensschwellen auf, die, neben einer Reihe weiterer Faktoren, unter anderem von der individuellen Grundkonstitution und Erfahrung, dem eigenen emotionalen Zustand, Konzentrationsvermögen und Motivation abhängen (Rode et al., 2007). Die Relation zwischen referentiellem Inhalt eines Signals und seiner Nutzung hängt auch vom Zustand des informationsaufnehmenden Systems, seiner Entwicklung und der gegebenen momentanen Lage ab; innere Systemzustände beeinflussen das Verhalten in der Kommunikation durch die Bewertung der aufgenommenen Information (Klix, 1971). Auch im Tierreich sind demnach bei der Bewertung von Kommunikationssignalen individuell unterschiedliche Verhaltensschwellen bzw. eine individuelle Sensibilität für prosodische Strukturen zu erwarten, die von Erfahrung und Motivation mitbestimmt werden.

Durch den gewählten experimentellen Ansatz in Kombination mit der Futterdeprivation außerhalb der Versuchssitzungen wurden zumindest Motivationseffekte vermutlich vermieden. Dennoch könnte ein Unterschied zwischen Wahrnehmungs- und Verhaltensschwelle zu den unterschiedlichen Antwortmustern der Tiere in dieser Studie beigetragen haben.

Eine Kopplung der Amplitude an den Rhythmus der Rufserie kann nicht ausgeschlossen werden, da in Versuch 2 keine Kategorisierung wie in Versuch 3 durchgeführt wurde. Blumstein & Armitage (1997) wiesen eine Kombination von Amplitude und Zeitstruktur bei der Affektcodierung in Alarmrufen von Murmeltieren nach. Gerade bei Amplitudeninformationen, die stark von der Ausrichtung des Senders auf den Empfänger, von ihrer Distanz zueinander und von zwischen ihnen befindlichen Strukturen abhängen, erscheint eine Kopplung an einen zweiten codierenden Parameter sinnvoll. Andernfalls könnten Fehlinterpretationen auf Seiten des Empfängers die Folge sein.

Die Amplitudeninformation sollte also im Idealfall durch die Kombination mit anderen Parametern verlässlicher gemacht werden. Die Distanz zur Sendequelle hat nicht nur

Einfluss auf die Amplitudenwahrnehmung. So sind wir in der Lage, die Distanz zu einem Sprecher unabhängig von der Amplitudeninformation abzuschätzen, da sich unter anderem aufgrund der atmosphärischen Abschwächung auch die Frequenzinformationen mit wachsender Distanz verändern: tieffrequente Anteile des Signals werden weiter getragen als hochfrequente. Darüber hinaus wirkt sich eine Amplitudensteigerung durch den Sender auch auf andere prosodische Strukturmerkmale aus: die wahrgenommene Lautstärke ist von der Schwingungsamplitude der Stimmlippen abhängig, diese wird vor allem durch aerodynamische Kräfte, also den subglottalen Druck, bestimmt. Um einen hohen subglottalen Druck aufzubauen, müssen die Stimmlippen verstärkt gespannt werden. So tritt schon in unteren Intensitätsbereichen als passiver Nebeneffekt eine Erhöhung der Grundfrequenz auf; soll die Intensität weiter gesteigert werden, neigen Sprecher dazu, die Grundfrequenz bewusst anzuheben, also die Anzahl der Glottisöffnungen pro Sekunde zu erhöhen, wodurch der Schalldruckpegel ansteigt (Alku et al., 2002). Unabhängig vom emotionalen Zustand des Senders führt eine Intensitätserhöhung des Signals also unweigerlich zu Veränderungen in Frequenzparametern, vor allem der Grundfrequenz und in den ersten und zweiten Vokalformanten (Harris, 1963; Schulman, 1985). Der Anstieg der Grundfrequenz in geschrieener Sprache geht so weit, dass er zu einem Verlust individueller Signaturen führt (Blatchford & Foulkes, 2006). Bei lautem Sprechen kommt es darüber hinaus zu Veränderungen der Zeitstruktur: in der deutschen Sprache werden Vokale länger, Konsonanten kürzer (Geumann, 2002).

Im Bereich der menschlichen Sprache ist also bereits gezeigt, dass allein aufgrund physiologischer Vorgänge eine deutliche Amplitudenveränderung auch auf Zeit- und Frequenzstruktur einwirkt. Da die Konsistenz von Amplitudeninformationen stark von Umgebungseigenschaften abhängt, wird sie im Bereich der Tierkommunikation meist vernachlässigt. Unabhängig vom Bereich der Affektkommunikation ist eine Kopplung von zeitlichen Parametern an eine Erhöhung der Amplitude jedoch gezeigt: Studien zur Anpassung der Rufintensität bei erhöhtem Pegel der Umgebungsgeräusche weisen zum Beispiel eine Verlängerung der Silbendauer bei zunehmender Rufintensität nach (Brumm et al., 2004). Dabei scheint es sich allerdings nicht um den passiven physiologischen Effekt zu handeln, sondern um einen aktiven Prozess, der von den Tieren genutzt wird, um trotz hohem Geräuschpegel in der Umgebung eine Signalübermittlung sicher zu stellen. Unabhängig davon, ob es sich um physiologisch gekoppelte Vorgänge handelt oder ob sie aktiv eingesetzt werden, um zum Beispiel einen erhöhten Geräuschpegel zu übertönen oder eine große Distanz zum Empfänger zu überbrücken: die Amplitudenänderung scheint

selten allein zu stehen, sondern ist sowohl in der menschlichen Sprache als auch in der Tierkommunikation meist an einen weiteren strukturellen Parameter gekoppelt. Jedoch fehlen hier gerade im Tierreich entsprechende Untersuchungen, die die Art der physiologisch erzwungenen Kopplung genauer beschreiben oder simultane Variationen genauer betrachten.

Die in dieser Studie gewonnenen Ergebnisse zeigen die Komplexität der Kommunikationssysteme bereits in der phylogenetisch ursprünglichen Säugetierordnung der Fledermäuse. Prosodische Komponenten in Frequenz-, Zeit- und Amplitudenstruktur werden von *M. lyra* zur Unterscheidung von Kontaktrufen herangezogen. Dabei werden zur Bewertung Kombinationen von Parametern eingesetzt, die sich bei natürlichen Kommunikationsrufen aufgrund morphologischer bzw. physiologischer Randbedingungen korreliert ändern. Durch die gegenläufige Verschiebung der Parameter in den synthetischen Stimuli der hier vorgelegten Arbeit konnte gezeigt werden, dass diese Parameter von den Tieren jedoch getrennt bewertet werden können.

Damit weist das Kommunikationssystem von *M. lyra* im Bereich der prosodischen Codierung von Individualität und Affekt bereits Generierungs- und Verarbeitungsmechanismen auf, die auch für Primaten und den Menschen typisch sind, was dieses Tiermodell auch für weitere Untersuchungen zur Codierung mittels prosodischer Elemente geeignet erscheinen lässt.

5 Literaturverzeichnis

- Alcock, J. (1984): *Animal Behaviour; An Evolutionary Approach*. Sinauer Sunderland, Massachusetts
- Alku, P., Bäckström, T., and Vilkman, E. (2002): Normalized amplitude quotient for parametrization of the glottal flow. *J Acoust Soc Am* 112(2):701-710
- Allenbacher, R., Böhner, J., and Hammerschmidt, K. (1995): Individuelle Merkmale im "krah"-Ruf der Nebelkrähe, *Corvus corone cornix*. *Journal für Ornithologie* 136:441-446
- Alpert, M., Pouget, E. R., and Silva, R. R. (2001): Reflections of depression in acoustic measures of the patient's speech. *Journal of Affective Disorders* 66:59-69
- Altes, R. A. and Titlebaum, E. L. (1970): Bat signals as optimally doppler tolerant waveforms. *J Acoust Soc Am* 48(4B):1014-1020
- Andrews, M. M., Andrews, P. T., Wills, D. F., and Bevis, S. M. (2006): Ultrasound social calls of greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*) in a hibernaculum. *Acta Chiropterologica* 8(1):197-212
- Au, W. W. L., Moore, P. W. D., and Pawloski, D. A. (1988): Detection of complex echoes in noise by an echolocating dolphin. *J Acoust Soc Am* 86:1662-1670
- Aubin, T., Mathevon, N., da Silva, M. L., Vielliard, J. M. E., and Sebe, F. (2004): How a simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information: The song of the White-browed Warbler *Basileuterus leucoblepharus*. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 76(2):335-344
- Audet, D., Krull, D., Marimuthu, G., Sumithran, S., and Balasingh, J. (1991): Foraging behavior of the Indian False Vampire Bat, *Megaderma lyra* (Chiroptera: Megadermatidae). *Biotropica* 23(1):63-67
- August, P. V. and Andersen, J. G. T. (1987): Mammal sound and motivation-structural rules: A test of the hypothesis. *Journal of Mammalogy* 68:1-9
- Bachorowski, J.-A. (1999): Vocal expression and perception of emotion. *Current Directions in Psychological Science* 8(2):53-57
- Bachorowski, J.-A. and Owren, M. J. (2002): Vocal acoustics in emotional intelligence. *In*: Feldman Barrett, L. and Salovey, P. (Eds.): *The Wisdom in Feeling*. The Guilford Press, New York, London, pp11-36
- Balasingh, J., Subbaraj, R., and Suthakar Isaac, S. (1994): Sexual segregation in the Indian false vampire bat, *Megaderma lyra* (Microchiroptera). *Bat Research News* 35(1):7-9
- Balasingh, J., Suthakar Isaac, S., Singaravel, M., Gopukumar Nair, N., and Subbaraj, R. (1998): Parturition and mother-infant relations in the Indian false vampire bat *Megaderma lyra*. *Behavioural Processes* 44(1):45-49

- Balcombe, J. P. and Fenton, M. B. (1988): Eavesdropping by bats: The influence of echolocation call design and foraging strategy. *Ethology* 79:158-166
- Balcombe, J. P. (1990): Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Animal Behaviour* 39:960-966
- Balcombe, J. P. and McCracken, G. F. (1992): Vocal recognition in Mexican free-tailed bats: Do pups recognize mothers? *Animal Behaviour* 43:79-87
- Banse, R. and Scherer, K. R. (1996): Acoustic profiles in vocal emotion expression. *Journal of Personality and Social Psychology* 70(3):614-636
- Barclay, R. M. R. and Thomas, D. W. (1979): Copulation call of *Myotis lucifugus*: A discrete situation-specific communication signal. *Journal of Mammalogy* 60(3):632-634
- Barclay, R. M. R. (1982): Interindividual use of echolocation calls: Eavesdropping by bats. *Behav Ecol Sociobiol* 10:271-275
- Barlow, K. E. and Jones, G. (1997): Function of pipistrelle social calls: Field data and playback experiment. *Animal Behaviour* 53:991-999
- Barrett, J. and Paus, T. (2002): Affect-induced changes in speech production. *Exp Brain Res* 146:531-537
- Bartonička, T., Reháč, Z., and Gaisler, J. (2007): Can pipistrelles, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) and *Pippistrellus pygmaeus* (Leach, 1825), foraging in a group, change parameters of their signals? *Journal of Zoology* 272:194-201
- Bartsch, E. and Schmidt, S. (1993): Psychophysical frequency modulation thresholds in a FM-bat, *Tadarida brasiliensis*. *Hearing Research* 67:128-138
- Bastian, A. C. (2006): Videoanalyse des Verhaltenskontextes von Sozialrufen beim Indischen Falschen Vampir, *Megaderma lyra*. Diplom, Stiftung Tierärztliche Hochschule, Hannover
- Bastian, A. C. and Schmidt S. (2008): Affect cues in vocalizations of the bat, *Megaderma lyra*, during agonistic interactions. *J Acoust Soc Am* 124(1):598-608
- Bates, P. J. J. and Harrison, D. L. (1997): Bats of the Indian subcontinent. Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent, England
- Bee, M. A. and Gerhardt, H. C. (2002): Individual voice recognition in a territorial frog (*Rana catesbeiana*). *Proc R Soc Lond B* 269:1443-1448
- Behr, O. and von Helversen, O. (2004): Bat serenades - complex courtship songs of the sac-winged bat (*Saccopteryx bilineata*). *Behav Ecol Sociobiol* 56:106-115
- Behr, O., von Helversen, O., Heckel, G., Nagy, M., Voigt, C. C., and Mayer, F. (2006): Territorial songs indicate male quality in the sac-winged bat *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera, Emballonuridae). *Behavioral Ecology* 17:810-817
- Berendes, J. and Götzmann, K. (1938): Zur Unterscheidung zwischen funktionell und organisch bedingten Bewegungsstörungen im Kehlkopf. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 144(3):239-243
- Blatchford, H. and Foulkes, P. (2006): Identification of voices in shouting. *Journal of Speech, Language and the Law* 13(2):241-254

- Bloomfield, L. L., Sturdy, C. B., Phillmore, L. S., and Weisman, R. G. (2003): Open-ended categorization of Chick-A-Dee calls by black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Journal of Comparative Psychology* 117(3):290-301
- Blumstein, D. T. and Armitage, K. B. (1997): Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour* 53:143-171
- Blumstein, D. T. and Munos, O. (2005): Individual, age and sex-specific information is contained in yellow-bellied marmot alarm calls. *Animal Behaviour* 69:353-361
- Bohn, K. M., Boughman, J. W., and Wilkinson, G. S. (2004): Auditory sensitivity and frequency selectivity in greater spear-nosed bats suggest specializations for acoustic communication. *J Comp Physiol A* 190:185-192
- Bohn, K. M., Moss, C. F., and Wilkinson, G. S. (2006): Correlated evolution between hearing sensitivity and social calls in bats. *The Royal Society, Biology Letters* 1-4
- Bohn, K. M., Wilkinson, G. S., and Moss, C. F. (2007): Discrimination of infant isolation calls by female greater spear-nosed bats, *Phyllostomus hastatus*. *Animal Behaviour* 73:423-432
- Boonman, A., Parsons, S., and Jones, G. (2003): The influence of flight speed on the ranging performance of bats using frequency modulated echolocation pulses. *J Acoust Soc Am* 113(1):617-628
- Boughman, J. W. (1997): Greater spear-nosed bats give group-distinctive calls. *Behav Ecol Sociobiol* 40:61-70
- Boughman, J. W. and Wilkinson, G. S. (1998): Greater spear-nosed bats discriminate group mates by vocalizations. *Animal Behaviour* 55:1717-1732
- Boughman, J. W. (1998): Vocal learning by greater spear-nosed bats. *Proc R Soc Lond B* 265:227-233
- Böhme, G. (2003): Sprach-, Sprech-, Stimm- und Schluckstörungen. Urban & Fischer, München
- Brown, P. E. (1976): Vocal communication in the pallid bat, *Antrozous pallidus*. *Z.Tierpsychol* 41(1):34-54
- Brown, P. E., Grinnell, A. D., and Harrison, J. B. (1978): The development of hearing in the pallid bat, *Antrozous pallidus*. *J Comp Physiol* 126:169-182
- Brown, P. E., Brown, T. W., and Grinnell, A. D. (1983): Echolocation, development, and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*. *Behav Ecol Sociobiol* 13:287-298
- Brumm, H., Voss, K., Köllmer, I., and Todt, D. (2004): Acoustic communication in noise: Regulation of call characteristics in a New World monkey. *The Journal of Experimental Biology* 207:443-448
- Bugnyar, T., Kijne, M., and Kotrschal, K. (2001): Food calling in ravens: Are yells referential signals? *Animal Behaviour* 61:949-958
- Bußmann, H. (1990): *Lexikon der Sprachwissenschaft*. Alfred Kröner Verlag, Stuttgart
- Camaclang, A. E., Hollis, L., and Barclay, R. M. R. (2006): Variation in body temperature and isolation calls of juvenile big brown bats, *Eptesicus fuscus*. *Animal Behaviour* 71:657-662

- Charrier, I., Jouventin, P., Mathevon, N., and Aubin, T. (2001a): Individual identity coding depends on call type in the South Polar skua *Catharacta maccormicki*. *Polar Biol* 24:378-382
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P., and Aubin, T. (2001b): Acoustic communication in a black-headed gull colony: How do chicks identify their parents? *Ethology* 107:961-974
- Charrier, I., Bloomfield, L. L., and Sturdy, C. B. (2004): Note types and coding in paired vocalizations. I: The chick-a-dee call of the black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*). *Can J Zool* 82:769-779
- Charrier, I. and Sturdy, C. B. (2005): Call-based species recognition in black-capped chickadees. *Behavioural Processes* 70:271-281
- Cheney, D. L. and Seyfarth, R. M. (2005): Constraints and preadaptions in the earliest stages of language evolution. *The Linguistic Review* 22:135-159
- Christie, P. J., Mennill, D. J., and Ratcliffe, L. M. (2004): Chickadee song structure is individually distinctive over long broadcast distances. *Behaviour* 141:101-124
- Clement, M. J., Gupta, P., Dietz, N., and Kanwal, J. S. (2006): Audiovocal communication and social behavior in mustached bats. *In: Kanwal, J. S. and Ehret, G. (Eds.): Behavior and Neurodynamics for Auditory Communication*. Cambridge University Press, Cambridge, pp57-84
- Coles, R. B., Guppy, A., Anderson, M. E., and Schlegel, P. (1989): Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaning bat, *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758). *J Comp Physiol A* 165:269-280
- Compton, L. A., Clarke, J. A., Seidensticker, J., and Ingrisano, D. R. (2001): Acoustic characteristics of white-nosed coati vocalizations: A test of motivation-structural rules. *Journal of Mammalogy* 82(4):1054-1058
- Darden, S. K., Dabelsteen, T., and Pedersen, S. B. (2003): A potential tool for swift fox (*Vulpes velox*) conservation: Individuality of long-range barking sequences. *Journal of Mammalogy* 84(4):1417-1427
- Darwin, C. (1872): *The expression of emotions in man and mammals*. Murray, London
- Davidson, S. M. and Wilkinson, G. S. (2002): Geographic and individual variation in vocalizations by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera: Emballonuridae). *Journal of Mammalogy* 83(2):526-535
- Davidson, S. M. and Wilkinson, G. S. (2004): Function of male song in the greater white-lined bat, *Saccopteryx bilineata*. *Animal Behaviour* 67:883-891
- Dayan, P., Kakade, S., and Montague, P. R. (2000): Learning and selective attention. *Nature Neuroscience* 3:1218-1223
- De Fanis, E. and Jones, G. (1995): Post-natal growth, mother-infant interactions and development of vocalizations in the vespertilionid bat *Plecotus auritus*. *Journal of Zoology* 235(1):85-97
- de Gelder, B. and Vroomen, J. (2000): The perception of emotions by ear and by eye. *Cognition and Emotion* 14(3):289-311
- Dechmann, D. K. N. and Safi, K. (2005): Studying communication in bats. *Cognition, Brain, Behavior* IX(3):479-496

- Dörrie, M., Schmidt, S., Suba, M., and Sripathi, K. (2001): Contact calls of the bat, *Megaderma lyra*: A comparison between an Indian and a Sri Lankan Population. *Zoology* 104, Supplement IV:5
- Dörrie, M. (2001): Kontaktrufe von *Megaderma lyra* aus Südindien und Sri Lanka: Ein Populationsvergleich. Diplom, Tierärztliche Hochschule, Hannover
- Dubrovskiy, N. A. (1990): On the two auditory subsystems in dolphins. *In*: Thomas, J. and Kastelein, R. (Eds.): Sensory abilities of cetaceans. Plenum Press, New York, pp233-254
- Dudel, J., Menzel, R., and Schmidt, R. F. Eds. (1996): Neurowissenschaften. Springer, Berlin
- Ehret, G. and Haack, B. (1981): Categorical perception of mouse pup ultrasound by lactating females. *Naturwissenschaften* 68:208-209
- Ehret, G. and Riecke, S. (2002): Mice and humans perceive multiharmonic communication sounds in the same way. *Proc Natl Acad Sci* 99(1):479-482
- Ehret, G. (2005): Infant rodent ultrasounds - a gate to the understanding of sound communication. *Behavior Genetics* 35(1):19-29
- Ekman, P. (1992): An argument for basic emotions. *Cognition and Emotion* 6(3/4):169-200
- Elangovan, V., Raghuram, H., Yuvana Satya Priya, E., and Marimuthu, G. (2002): Postnatal growth, age estimation and development of foraging behaviour in the fulvous fruit bat *Rousettus leschenaulti*. *J Biosci* 27(7):695-702
- Ellgring, H. and Scherer, K. R. (1996): Vocal indicators of mood change in depression. *Journal of Nonverbal Behavior* 20(2):83-110
- Emmanuvel Rajan, K. and Marimuthu, G. (1999): Postnatal growth and age estimation in the Indian false vampire bat (*Megaderma lyra*). *J Zool Lond* 248:529-534
- Endler, J. A. (1993): Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Phil Trans R Soc Lond B* 340:215-225
- Esser, K.-H. and Schmidt, U. (1989): Mother-infant communication in the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor* (Chiroptera, Phyllostomidae) - evidence for acoustic learning. *Ethology* 82:156-168
- Esser, K.-H. and Kiefer, R. (1996): Detection of frequency modulation in the FM-bat *Phyllostomus discolor*. *J Comp Physiol A* 178:787-796
- Esser, K.-H., Condon, C. J., Kanwal, J. S., and Suga, N. (1996): Playback of composite communication calls reveals syntax processing in the FM-FM area of the mustached bat's auditory cortex. *In*: Elsner, N. and Schnitzler, H.-U. (Eds.): Proceedings of the 24th Göttingen Neurobiology Conference 1996. Georg Thieme, Stuttgart, New York
- Esser, K.-H. and Daucher, A. (1996): Hearing in the FM-bat *Phyllostomus discolor*: A behavioral audiogram. *J Comp Physiol A* 178:779-785
- Esser, K.-H., Condon, C. J., Suga, N., and Kanwal, J. S. (1997): Syntax processing by auditory cortical neurons in the FM-FM area of the mustached bat *Pteronotus parnellii*. *Proc Natl Acad Sci* 94:14019-14024
- Esser, K.-H. and Lud, B. (1997): Discrimination of sinusoidally frequency-modulated sound signals mimicking species-specific communication calls in the FM-bat *Phyllostomus discolor*. *J Comp Physiol A* 180:513-522

- Esser, K.-H. and Schubert, J. (1998): Vocal dialects in the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Naturwissenschaften* 85:347-349
- Evans, C. S. (1997): Referential Signals. *Perspectives in Ethology* 12:99-143
- Feldman Barrett, L. (1998): Discrete emotions or dimensions? The role of valence focus and arousal focus. *Cognition and Emotion* 12(4):579-599
- Fenton, M. B. (2003): Eavesdropping on the echolocation and social calls of bats. *Mammal Rev* 33(3):193-204
- Fenton, M. B., Jacobs, D. S., Richardson, E. J., Taylor, P. J., and White, W. (2004): Individual signatures in the frequency-modulated sweep calls of African large-eared, free-tailed bats *Otomops martiensseni* (Chiroptera: Molossidae). *J Zool Lond* 262:11-19
- Fichtel, C. and Hammerschmidt, K. (2002): Responses of redfronted lemurs to experimentally modified alarm calls: Evidence for urgency-based changes in call structure. *Ethology* 108:763-777
- Fiedler, J. (1979): Prey catching with and without echolocation in the Indian False Vampire (*Megaderma lyra*). *Behav Ecol Sociobiol* 6:155-160
- Fischer, J. (1998): Barbary macaques categorize shrill barks into two call types. *Animal Behaviour* 55:799-807
- Fischer, J., Hammerschmidt, K., Cheney, D. L., and Seyfarth, R. M. (2001a): Acoustic features of female chacma baboon barks. *Ethology* 107:33-54
- Fischer, J., Metz, M., Cheney, D. L., and Seyfarth, R. M. (2001b): Baboon responses to graded bark variants. *Animal Behaviour* 61:925-931
- Fischer, J., Hammerschmidt, K., Cheney, D. L., and Seyfarth, R. M. (2002): Acoustic features of male baboon loud calls: Influences of context, age, and individuality. *J Acoust Soc Am* 111(3):1465-1474
- Fischer, J. (2004): Emergence of individual recognition in young macaques. *Animal Behaviour* 67:655-661
- Fitch, W. T. (1997): Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *J Acoust Soc Am* 102(2):1213-1222
- Fitch, W. T. and Kelley, J. P. (2000): Perception of vocal tract resonances by Whooping Cranes *Grus americana*. *Ethology* 106:559-574
- France, D. J., Shiavi, R. G., Silverman, S., and Wilkes, M. (2000): Acoustical properties of speech as indicators of depression and suicidal risk. *Biomedical Engineering* 47(7):829-837
- Freeberg, T. M. and Lucas, J. R. (2002): Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour* 63:837-845
- Frommolt, K.-H., Goltsman, M. E., and Macdonald, D. W. (2003): Barking foxes, *Alopex lagopus*: field experiments in individual recognition in a territorial mammal. *Animal Behaviour* 65:509-518
- Gaub, S. and Ehret, G. (2005): Grouping in auditory temporal perception and vocal production is mutually adapted: The case of wriggling calls of mice. *J Comp Physiol A* 191:1131-1135

- Geiss, S. and Schrader, L. (1996): Temporal and structural features of infant calls in relation to caregiving behaviour in common marmosets, *Callithrix j. jacchus*. Behavioural Processes 38:183-191
- Geissler, D. B. and Ehret, G. (2002): Time-critical integration of formants for perception of communication calls in mice. Proc Natl Acad Sci 99(13):9021-9025
- Gelfand, D. L. and McCracken, G. F. (1986): Individual variation in the isolation calls of Mexican free-tailed bat pups (*Tadarida brasiliensis mexicana*). Animal Behaviour 34:1078-1086
- Geumann, A. (2002): Segmental durations in loud speech. ISCA Archive
- Gillam, E. H. (2007): Eavesdropping by bats on the feeding buzzes of conspecifics. Can J Zool 85(7):795-801
- Goldbeck, T., Tolkmitt, F. J., and Scherer, K. R. (1988): Experimental studies on vocal affect communication. In: Scherer, K. R. (Ed.): Facets of Emotion - Recent Research. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, pp119-137
- Gopalakrishna, A. and Badwaik, N. (1988): An analysis of some external factors in the sexual periodicity of the Indian bat *Megaderma lyra* (Geoffroy). Journal of the Bombay Natural History Society 87:240-246
- Gould, E. (1979): Neonatal Vocalizations of ten species of Malaysian bats (Megachiroptera and Microchiroptera). Amer Zool 19:481-491
- Goymann, W., Leippert, D., and Hofer, H. (1999): Parturition, parental behaviour, and pup development in Indian false vampire bats, *Megaderma lyra*. Z.Säugetierkunde 64:321-331
- Goymann, W., Leippert, D., and Hofer, H. (2000): Sexual segregation, roosting, and social behaviour in a free-ranging colony of Indian false vampires (*Megaderma lyra*). Z.Säugetierkunde 65:138-148
- Grandin, T. (1998): The feasibility of using vocalization scoring as an indicator of poor welfare during cattle slaughter. Applied Animal Behaviour Science 56:121-128
- Grube, C. (2003): Dokumentation von Elementen des akustischen Sozialverhaltens beim Indischen Falschen Vampir. Diplom, Tierärztliche Hochschule, Hannover
- Guppy, A. and Coles, R. B. (1988): Acoustical and neural aspects of hearing in the Australian leaning bats, *Macroderma gigas* and *Nyctophilus gouldi*. J Comp Physiol A 162:653-668
- Habersetzer, J. and Vogler, B. (1983): Discrimination of surface-structured targets by the echolocating bat *Myotis myotis* during flight. J Comp Physiol 152:275-282
- Hanson, M. T. and Coss, R. G. (2001): Age differences in the response of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to conspecific alarm calls. Ethology 107:259-275
- Harris, C. M. and Weiss, M. R. (1963): Pitch and formant shifts accompanying changes in speech power level. J Acoust Soc Am 35(11):1876
- Hauser, M. D. (1989): Ontogenetic changes in the comprehension and production of vervet monkey (*cercopithecus aethiops*) vocalizations. Journal of Comparative Psychology 103(2):149-158
- Hauser, M. D. and Marler, P. (1993): Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): I. Socioecological factors. Behavioral Ecology 4(3):194-205

- Heinze, M., Schmidt, S., and Wiegrebe, L. (1996): Auditory temporal summation in the bat, *Megaderma lyra*. In: Elsner, N. and Schnitzler, H.-U. (Eds.): Proceedings of the 24th Göttingen Neurobiology Conference 1996. Georg Thieme, Stuttgart, New York
- Hill, D. A. and Greenaway, F. (2005): Effectiveness of an acoustic lure for surveying bats in British woodlands. *Mammal Rev* 35:116-122
- Hiryu, S., Katsura, K., Nagato, T., Yamazaki, H., Lin, L.-K., Watanabe, Y., and Riquimaroux, H. (2006): Intra-individual variation in the vocalized frequency of the Taiwanese leaf-nosed bat, *Hipposideros terasensis*, influenced by conspecific colony members. *J Comp Physiol A* 192:807-815
- Hollén, L. I. and Manser, M. B. (2007): Motivation before meaning: Motivational information encoded in meerkat alarm calls develops earlier referential information. *The American Naturalist* 169:758-767
- Jacobs, D. S., Eick, G. N., Schoeman, C., and Matthee, C. A. (2006): Cryptic species in an insectivorous bat, *Scotophilus dinganii*. *Journal of Mammalogy* 87(1):161-170
- Johnstone, R. A. (1996): Multiple displays in animal communication: 'backup signals' and 'multiple messages'. *Phil Trans R Soc Lond B* 351:329-338
- Johnstone, R. A. (1997): Recognition and the evolution of distinctive signatures: When does it pay to reveal identity? *Proc R Soc Lond B* 264:1547-1553
- Johnstone, T. and Scherer, K. R. (2000): Vocal communication of emotion. In: Lewis, M. and Haviland, J. (Eds.): *The Handbook of Emotion*. Guilford, New York, pp220-235
- Jones, G., Vaughan, N., and Parsons, S. (2000): Acoustic identification of bats from directly sampled and time expanded recordings of vocalizations. *Acta Chiropterologica* 2(2):155-170
- Jones, G. and Barlow, K. E. (2003): Cryptic species of echolocating bats. In: Thomas, J. A., Moss, C. F., and Vater, M. (Eds.): *Echolocation in bats and dolphins*. The University of Chicago Press, Chicago, pp345-349
- Jürgens, U. (1986): The squirrel monkey as an experimental model in the study of cerebral organization of emotional vocal utterances. *Eur Arch Psychiatr Neurol Sci* 236:40-43
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., and Jessel, T. M. Eds. (2000): *Principles of neural science*. McGraw-Hill, New York
- Kanwal, J. S., Matsumura, S., Ohlemiller, K., and Suga, N. (1994): Analysis of acoustic elements and syntax in communication sounds emitted by mustached bats. *J Acoust Soc Am* 96(3):1229-1254
- Kazial, K. A., Burnett, S. C., and Masters, W. M. (2001): Individual and group variation in echolocation calls of big brown bats, *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* 82(2):339-351
- Kazial, K. A. and Masters, W. M. (2004): Female big brown bats, *Eptesicus fuscus*, recognize sex from a caller's echolocation signals. *Animal Behaviour* 67:855-863
- Keating, A. W., Henson, O. W. jr, Henson, M. M., Lancaster, W. C., and Xie, D. H. (1994): Doppler-shifted compensation by the mustached bat: Quantitative data. *The Journal of Experimental Biology* 188:115-129
- Kingston, T., Lara, M. C., Jones, G., Akbar, Z., Kunz, T. H., and Schneider, C. J. (2001): Acoustic divergence in two cryptic *Hipposideros* species: a role for social selection? *Proc R Soc Lond B* 268:1381-1386

- Klix, F. (1971): Information und Verhalten. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin
- Klug, A., Bauer, E. E., Hanson, J. T., Hurley, L., Meitzen, J., and Pollak, G. D. (2002): Response selectivity for species-specific calls in the inferior colliculus of Mexican Free-Tailed bats is generated by inhibition. *J Neurophysiol* 88:1941-1954
- Krebs, J. R. and Davies, N. B. (1996): Einführung in die Verhaltensökologie. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien
- Krumbholz, K. and Schmidt, S. (1999): Perception of complex tones and its analogy to echo spectral analysis in the bat, *Megaderma lyra*. *J Acoust Soc Am* 105(2):898-911
- Krumbholz, K. and Schmidt, S. (2001): Evidence for an analytic perception of multiharmonic sounds in the bat, *Megaderma lyra*, and its possible role for echo spectral analysis. *J Acoust Soc Am* 109(4):1705-1716
- Laswell, H. (1948): The structure and function of communication in society. *In*: Bryson, L. (Ed.): The communication of ideas. Harper, New York
- Lawrence, B. D. and Simmons, J. A. (1982): Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. *J Acoust Soc Am* 71(3):585-590
- Leavesley, A. J. and Magrath, R. D. (2005): Communicating about danger: Urgency alarm calling in a bird. *Animal Behaviour* 70:365-373
- Leippert, D. (1994): Social behaviour on the wing in the false vampire, *Megaderma lyra*. *Ethology* 98:111-127
- Leippert, D., Goymann, W., Hofer, H., Marimuthu, G., and Balasingh, J. (2000a): Roost-mate communication in adult Indian false vampire bats (*Megaderma lyra*): An indication of individuality in temporal and spectral pattern. *Anim Cogn* 3:99-106
- Leippert, D., Goymann, W., and Hofer, H. (2000b): Between-litter siblicide in captive Indian false vampire bats (*Megaderma lyra*). *J Zool Lond* 251:537-540
- Lengagne, T., Lauga, J., and Aubin, T. (2001): Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: An experimental approach. *The Journal of Experimental Biology* 204:663-672
- Lesbarrères, D. and Lodé, T. (2002): Variations in male calls and responses to an unfamiliar advertisement call in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina*: Evidence for a "dear enemy" effect. *Ethology Ecology & Evolution* 14:287-295
- Loughry, W. J. and McCracken, G. F. (1991): Factors influencing female-pup scent recognition in mexican free-tailed bats. *Journal of Mammalogy* 72(3):624-626
- Lovell, S. F. and Lein, M. R. (2004): Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology* 15(5):799-804
- Lovell, S. F. and Lein, M. R. (2005): Individual recognition of neighbours by song in a suboscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behav Ecol Sociobiol* 57:623-630
- Ma, J., Kobayasi, K., Zhang, S., and Metzner, W. (2006): Vocal communication in adult greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *J Comp Physiol A* 192:535-550
- Macedonia, J. M. and Evans, C. S. (1993): Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology* 93:177-197

- Mackin, W. A. (2005): Neighbor-stranger discrimination in Audubon's shearwater (*Puffins l. lherminieri*) explained by a "real enemy" effect. *Behav Ecol Sociobiol* 59:326-332
- Manser, M. B. and Avey, G. (2000): The effect of pup vocalisations on food allocation in a cooperative mammal, the meerkat (*Suricata suricatta*). *Behav Ecol Sociobiol* 48:429-437
- Manser, M. B. (2001): The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proc R Soc Lond B* 268:2315-2324
- Manser, M. B., Bell, M. B., and Fletcher, L. B. (2001): The information that receivers extract from alarm calls in suricates. *Proc R Soc Lond B* 268:2485-2491
- Manser, M. B., Seyfarth, R. M., and Cheney, D. L. (2002): Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences* 6(2):55-57
- Manser, M. B. and Fletcher, L. B. (2004): Vocalize to localize: A test on functionally referential alarm calls. *Interaction Studies* 5(3):327-344
- Manteuffel, G., Puppe, B., and Schön, P.-C. (2004): Vocalization of farm animals as a measure of welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 88:163-182
- Marx, G., Leppelt, J., and Ellendorf, F. (2001): Vocalisation in chicks (*Gallus gallus dom.*) during stepwise social isolation. *Applied Animal Behaviour Science* 75:61-74
- Masataka, N. (1983): Categorical responses to natural and synthesized alarm calls in Goeldi's Monkeys (*Callimico goeldii*). *Primates* 24(1):40-51
- Masters, W. M., Raver, K. A. S., and Kazial, K. A. (1995): Sonar signals of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, contain information about individual identity, age and family affiliation. *Animal Behaviour* 50:1243-1260
- Mathevon, N., Charrier, I., and Aubin, T. (2004): A memory like a female Fur Seal: Long-lasting recognition of pup's voice by mothers. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 76(2):237-241
- Matsumura, S. (2001): Mother infant vocal communication and development of vocalization in bats. *Journal of the Visualization Society of Japan* 21(1):135-138
- McCowan, B. and Hooper, S. L. (2002): Individual acoustic variation in Belding's ground squirrel alarm chirps in the High Sierra Nevada. *J Acoust Soc Am* 111(3):1157-1160
- Melendez, K. V., Jones, D. J., and Feng, A. S. (2006): Classification of communication signals of the little brown bat. *J Acoust Soc Am* 120(2):1095-1102
- Mende, W. and Wermke, K. (1998): Betrachtungen zur Rolle von Frequenzmodulationen in der sozialen Kommunikation bei Tier und Mensch. *In: Wallschläger, D., Freude, M., and Köhler, D. (Eds.): Verhaltensbiologie und Naturschutz. Schriftenreihe des Zentrums für Umweltwissenschaften der Universität Potsdam und des Brandenburger Umweltforschungszentrums, Potsdam, Neuruppin, pp78-83*
- Metzner, W. (1989): A possible neuronal basis for doppler-shift compensation in echolocating horseshoe bats. *Nature* 341:529-532
- Metzner, W., Zhang, S., and Smotherman, M. S. (2002): Doppler-shift compensation behavior in horseshoe bats revisited: Auditory feedback controls both a decrease and an increase in call frequency. *The Journal of Experimental Biology* 205:1607-1616
- Miller, L. A. and Degen, H. J. (1981): The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field. *J Comp Physiol* 142:67-74

- Mogdans, J., Schnitzler, H.-U., and Ostwald, J. (1993): Discrimination of two-wavefront echoes by the big brown bat, *Eptesicus fuscus*: Behavioral experiments and receiver simulations. *J Comp Physiol A* 172:309-323
- Monticelli, P. F., Tokumaru, R. S., and Andes, C. (2004): Isolation induced changes in Guinea Pig *Cavia porcellus* pup distress whistles. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 76(2):368-372
- Morton, E. S. (1977): On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist* 111(981):855-869
- Morton, E. S. (1987): The effects of distance and isolation on song-type sharing in the carolina wren. *Wilson Bull.* 99(4):601-610
- Mozziconacci, S. (2002): Prosody and emotions. *ISCA Archive* :1-9
- Möhres, F. P. and Neuweiler, G. (1966): Die Ultraschallorientierung der Grossblatt-Fledermäuse (Chiroptera - Megadermatidae). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 53:195-227
- Muir, J. L. (1996): Attention and stimulus processing in the rat. *Cognitive Brain Research* 3:215-225
- Mundt, J. C., Snyder, P. J., Cannizzaro, M. S., Chappie, K., and Geralts, D. S. (2007): Voice acoustic measures of depression severity and treatment response collected via interactive voice response (IVR) technology. *Journal of Neurolinguistics* 20:50-64
- Myrberg, A. A. and Riggio, R. J. (1985): Acoustically mediated individual recognition by a coral reef fish (*Pomacentrus paritus*). *Animal Behaviour* 33:411-416
- Naguib, M., Hammerschmidt, K., and Wirth, J. (2001): Microgeographic variation, habitat effects and individual signature cues in calls of chiffchaffs *Phylloscopus collybita canarensis*. *Ethology* 107:341-355
- Nandasena, M. R. N. P., Yapa, W. B., Schmidt, S., and Ratnasooriya, W. D. (2001): Are bats cannibalistic? Evidence from the Indian false vampire bat, *Megaderma lyra*. *Proc 21th Ann Sessions of the Institute of Biology. Colombo*
- Nandasena, M. R. N. P., Ratnasooriya, W. D., and Schmidt, S. (2002): Evidence for infanticide in a Sri Lankan colony of Indian False Vampire bats. *Proc 1st Europ Conf Behav Biol., Münster, p79*
- Neuber, B. (2002): *Prosodische Formen in Funktion*. Peter Lang, Frankfurt am Main
- Neuweiler, G., Singh, S., and Sripathi, K. (1984): Audiograms of a South Indian bat community. *J Comp Physiol A* 154:133-142
- Neuweiler, G. (1990): Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews* 70(3):615-641
- Neuweiler, G. (1993): *Biologie der Fledermäuse*. Thieme, Stuttgart
- Nitsche, V. (1993): Gap detection in the bat, *Tadarida brasiliensis*. In: Elsner, N. and Heisenberg, M. (Eds.): *Proceedings of the 21th Göttingen Neurobiology Conference*. Georg Thieme, Stuttgart, New York
- Novacek, M. J. (1987): Auditory features and affinities of the eocene bats *Icaronycteris* and *Palaeochiropteryx* (Microchiroptera, incertae sedis). *American Museum of Natural History* 2877:1-18

- Obrist, M. K. (1995): Flexible bat echolocation: The influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behav Ecol Sociobiol* 36:207-219
- Oertel, M., Maurus, M., and Geissler, B. (1979): Amplitude modulation in squirrel monkey vocalizations. *Naturwissenschaften* 66:622-623
- Ortony, A. and Turner, T. J. (1990): What's basic about basic emotions? *Psychological Review* 97(3):315-331
- Owings, D. H. and Morton, E. S. (1998): *Animal vocal communication: A new approach*. Cambridge University Press, Cambridge
- Ozdas, A., Shiavi, R. G., Silverman, M. K., and Wilkes, D. M. (2004): Investigation of vocal jitter and glottal flow spectrum as possible cues for depression and near-term suicidal risk. *Biomedical Engineering* 51(9):1530-1540
- Panksepp, J. and Burgdorf, J. (2003): "Laughing" rats and the evolutionary antecedents of human joy? *Physiology & Behavior* 79:533-547
- Panksepp, J. (2003): At the interface of the affective, behavioral, and cognitive neurosciences: Decoding the emotional feelings of the brain. *Brain and Cognition* 52:4-14
- Parsons, S. and Jones, G. (2000): Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *The Journal of Experimental Biology* 203:2641-2656
- Peters, G. (2002): Purring and similar vocalizations in mammals. *Mammal Rev* 32(4):245-271
- Pfalzer, G. and Kusch, J. (2003): Structure and variability of bat social calls: Implications for specificity and individual recognition. *J Zool Lond* 261:21-33
- Phillips, A. V. and Stirling, I. (2000): Vocal individuality in mother and pup south american fur seals, *Arctocephalus australis*. *Marine Mammal Science* 16(3):592-616
- Porter, F. L. (1979): Social behavior in the leaf-nosed bat, *Carollia perspicillata*. *Z.Tierpsychol* 50:1-8
- Posner, J., Russell, J. A., and Peterson, B. S. (2005): The circumplex model of affect: An integrative approach to affective neuroscience, cognitive development, and psychopathology. *Development and Psychopathology* 17:715-734
- Preisler, A. and Schmidt, S. (1995): Virtual pitch formation in the ultrasonic range. *Naturwissenschaften* 82:45-47
- Preisler, A. and Schmidt, S. (1998): Spontaneous classification of complex tones at high and ultrasonic frequencies in the bat, *Megaderma lyra*. *J Acoust Soc Am* 103(5):2595-2607
- Price, J. J. (1999): Recognition of family-specific calls in stripe backed wrens. *Animal Behaviour* 57:483-492
- Radford, A. N. (2005): Group-specific vocal signatures and neighbour-stranger discrimination in the cooperatively breeding green woodhoopoe. *Animal Behaviour* 70:1227-1234
- Ramakrishnan, U. and Coss, R. G. (2000): Age differences in the responses to adult and juvenile alarm calls by Bonnet Macaques (*Macaca radiata*). *Ethology* 106:131-144

- Razak, K. A., Fuzessery, Z. M., and Lohuis, T. D. (1999): Single cortical neurons serve both echolocation and passive sound localization. *J Neurophysiol* 81:1438-1442
- Reisenzein, R. (2000): Worum geht es in der Debatte um die Basisemotionen? *In*: Försterling, F., Stiensmeier-Pelster, J., and Silny, L.-M. (Eds.): *Kognitive und motivationale Aspekte der Motivation*. Hogrefe, Göttingen, pp205-237
- Rendall, D., Rodman, P. S., and Emond, R. E. (1996): Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour* 51:1007-1015
- Rendall, D., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., and Owren, M. J. (1999): The meaning and function of grunt variants in baboons. *Animal Behaviour* 57:583-592
- Rendall, D. (2003): Acoustic correlates of caller identity and affect intensity in the vowel-like grunt vocalizations of baboons. *J Acoust Soc Am* 113(6):3390-3402
- Rode, J. C., Mooney, C. H., Arthaud-Day, M. L., Near, J. P., Baldwin, T. T., Rubin, R. S., and Bommer, W. H. (2007): Emotional intelligence and individual performance: Evidence for direct and moderated effects. *Journal of Organizational Behavior* 28:399-421
- Rukstalis, M., Fite, J. E., and French, J. A. (2003): Social change affects vocal structure in a callitrichid primate (*Callithrix kuhlii*). *Ethology* 109:327-340
- Russ, J. M., Jones, G., Mackie, I. J., and Racey, P. A. (2004): Interspecific responses to distress calls in bats (*Chiroptera: Vespertilionidae*): A function for convergence in call design? *Animal Behaviour* 67:1005-1014
- Russ, J. M., Jones, G., and Racey, P. A. (2005): Responses of soprano pipistrelles, *Pipistrellus pygmaeus*, to their experimentally modified distress calls. *Animal Behaviour* 70:397-404
- Russ, J. M. and Racey, P. A. (2007): Species-specificity and individual variation in the song of male Nathusius' pipistrelles (*Pipistrellus nathusii*). *Behav Ecol Sociobiol* 61:669-677
- Russell, J. A. (1980): A circumplex model of affect. *Journal of Personality and Social Psychology* 39:1161-1178
- Russo, D and Jones, G. (1999): The social calls of Kuhl's pipistrelles *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819): Structure and variation (Chiroptera: Vespertilionidae). *J Zool Lond* 249:476-481
- Rübsamen, R. (1987): Ontogenesis of the echolocation system in the rufous horseshoe bat, *Rhinolophus rouxi* (Audition and vocalizations in early postnatal development). *J Comp Physiol A* 161:899-913
- Rübsamen, R., Neuweiler, G., and Sripathi, K. (1988): Comparative collicular tonotopy in two bat species adapted to movement detection, *Hipposideros speoris* and *Megaderma lyra*. *J Comp Physiol A* 163:271-285
- Schekha, S., Esser, K.-H., and Zimmermann, E. (2007): Acoustical expression of arousal in conflict situations in tree shrews (*Tupaia belangeri*). *J Comp Physiol A* 193:845-852
- Scherer, K. R. (1979): Nonlinguistic vocal indicators of emotion and psychopathology. *In*: Izard, C. E. (Ed.): *Emotions in personality and psychopathology*. Plenum Press, NY, pp495-529
- Scherer, K. R. (1986): Vocal affect expression: A review and a model for future research. *Psychological Bulletin* 99(2):143-165

- Scherer, K. R. (1989): Vocal correlates of emotional arousal and affective disturbance. *In*: Wagner, H. and Manstead, A. (Eds.): Handbook of Social Psychophysiology. John Wiley & Sons Ltd., pp165-197
- Scherer, K. R. (1995): Expression of emotion in voice and music. *Journal of Voice* 9(3):235-248
- Schibler, F. and Manser, M. B. (2007): The irrelevance of individual discrimination in meerkat alarm calls. *Animal Behaviour* 74:1259-1268
- Schierbaum, S. (2002): Analyse der semantischen Komponenten des Kontaktrufs beim Indischen Falschen Vampir (*Megaderma lyra*) mit Hilfe synthetischer Stimuli. Staatsexamen, Tierärztliche Hochschule, Hannover
- Schimmack, U. (1999): Strukturmodelle der Stimmungen: Rückschau, Rundschau und Ausschau. *Psychologische Rundschau* 50:90-97
- Schmidt-French, B., Gillam, E., and Fenton, M. B. (2006): Vocalizations emitted during mother-young interactions by captive eastern red bats *Lasiurus borealis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica* 8(2):477-484
- Schmidt, S., Türke, B., and Vogler, B. (1983): Behavioral audiogram from the bat, *Megaderma lyra* (Geoffroy, 1810; Microchiroptera). *Myotis* 21(22):62-66
- Schmidt, S. (1988): Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar. *Nature* 331:617-619
- Schmidt, S. (1992): Perception of structured phantom targets in the echolocating bat, *Megaderma lyra*. *J Acoust Soc Am* 91(4):2203-2223
- Schmidt, S. and Seidl, B. (2000): How bats meet in the dark: The contact call of *Megaderma lyra* and its social function. *European Journal of Neuroscience* 12, Supplement 11:129
- Schmidt, S., Hanke, S., and Pillat, J. (2000a): The role of echolocation in the hunting of terrestrial prey - new evidence for an underestimated strategy in the gleaning bat, *Megaderma lyra*. *J Comp Physiol A* 186:975-988
- Schmidt, S., Seidl, B., and Yapa, W. B. (2000b): Triggering social behaviour in the field: playback experiments on the role of contact calls in the bat, *Megaderma lyra*. *Zoology* 103, Supplement III:22
- Schmidt, S. (2000): Echolocation behaviour and comparative psychoacoustics in bats. *In*: Manley, G. A., Oeckinghaus, H., Fastl, H., Klump, G., and Kössl, M. (Eds.): Auditory worlds: Sensory analysis and perception in animals and man. Wiley-VCH, Weinheim, pp226-245
- Schmidt, S., Nandasena-Goonatilake, M. R. N. P., Ratnasooriya, W. D., and Yapa, W. B. (2005): Infanticide in a carnivorous bat. XXIX International Ethological Conference. Budapest, Hungary
- Schnitzler, H.-U. and Flieger, E. (1983): Detection of oscillating target movements by echolocation in the greater horseshoe bat. *J Comp Physiol* 153:385-391
- Schuchmann, M. (2006): Spatial echo suppression and echo-acoustic object normalization in echolocating bats. Dissertation, Ludwig-Maximilian-Universität, München
- Schuller, G., Beuter, K., and Schnitzler, H.-U. (1974): Response to frequency shifted artificial echoes in the bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *J Comp Physiol* 89:275-286

- Schulman, R. (1985): Dynamic and perceptual constraints of loud speech. *J Acoust Soc Am* 78(S1):S37
- Searby, A. and Jouventin, P. (2003): Mother-lamb acoustic recognition in sheep: A frequency coding. *Proc R Soc Lond B* 270:1765-1771
- Seidl, B., Schmidt, S., and Yapa, W. B. (1999): Communication in bats: The contact call of *Megaderma lyra*. *Zoology* 102, Supplement II:56
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., and Marler, P. (1980): Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science* 210:801-803
- Shama, K., Ananthakrishna, T., Niranjana, U. C., Venkataraya, P. B., and Kumar, K. B. (2006): Acoustical properties of speech as indicators of depression. *Papers of Technical Meeting on Medical and Biological Engineering MBE-06(95-115):37-40*
- Shannon, C. E. (1948): A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27:379-423
- Sick, H. (1939): Über die Dialektbildung beim "Regenruf" des Buchfinken. *Journal für Ornithologie* 87(4):568-592
- Siemers, B. M., Beedholm, K., Dietz, C., Dietz, I., and Ivanova, T. (2005): Is species identity, sex, age or individual quality conveyed by echolocation call frequency in European horseshoe bats? *Acta Chiropterologica* 7(2):259-274
- Siemers, B. M. and Kerth, G. (2006): Do echolocation calls of wild colony-living Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) provide individual-specific signatures? *Behav Ecol Sociobiol* 59:443-454
- Siewert, I., Schillinger, T., and Schmidt, S. (2003): Forward masking and its consequences for echo perception in the leaping bat, *Megaderma lyra*. *In: Thomas, J. A., Moss, C. F., and Vater, M. (Eds.): Echolocation in bats and dolphins. University of Chicago Press, Chicago, pp266-268*
- Simmons, J. A. (1993): Evidence for perception of fine echo delay and phase by the FM bat, *Eptesicus fuscus*. *J Comp Physiol A* 172:533-547
- Simmons, N. B. and Geisler, J. H. (1998): Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archaeonycteris, Hassianycteris, and Palaeochiropteryx to extant bat lineages. With comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 235:1-182
- Simmons, N. B. (2000): Bat phylogeny: An evolutionary context for comparative studies. *In: Adams, R. A. and Pedersen, S. C. (Eds.): Ontogeny, Functional Ecology, and Evolution of Bats. Cambridge University Press, Cambridge, pp9-58*
- Slocombe, K. E. and Zuberbühler, K. (2005): Functionally referential communication in a chimpanzee. *Current Biology* 15:1779-1784
- Smotherman, M. S., Zhang, S., and Metzner, W. (2003): A neural basis for auditory feedback control of vocal pitch. *The Journal of Neuroscience* 23(4):1464-1477
- Snowdon, C. T. and Pola, Y. V. (1978): Interspecific and intraspecific responses to synthesized pygmy marmoset vocalizations. *Animal Behaviour* 26:192-206
- Sproul, C., Palleroni, A., and Hauser, M. D. (2006): Cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, alarm calls contain sufficient information for recognition of individual identity. *Animal Behaviour* 72:1379-1385

- Sterbing, S. J. (2002): Postnatal development of vocalizations and hearing in the phyllostomid bat, *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 83(2):516-525
- Stoddard, P. K., Beecher, M. D., Horning, C. L., and Campbell, S. E. (1991): Recognition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertoires. *Behav Ecol Sociobiol* 29:211-215
- Subbaraj, R. and Balasingh, J. (1996): Night roosting and 'lunar phobia' in Indian false vampire bat *Megaderma lyra*. *Journal of the Bombay Natural History Society* 93(1):1-6
- Suga, N. and Jen, P. H. S. (1977): Further studies on the peripheral auditory system of the 'CF-FM' bats specialized for fine frequency analysis of doppler-shifted echoes. *The Journal of Experimental Biology* 69:207-232
- Surlykke, A. and Bojesen, O. (1996): Integration time for short broad band clicks in echolocating FM-bats (*Eptesicus fuscus*). *J Comp Physiol A* 178:235-241
- Suthers, R. A. and Summers, C. A. (1980): Behavioral audiogram and masked thresholds of the Megachiropteran echolocating bat, *Rousettus*. *J Comp Physiol* 136:227-233
- Tembrock, G. (1977): Tierstimmenforschung. Eine Einführung in die Bioakustik. A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt
- Templeton, C. N., Greene, E., and Davis, K. (2005): Allometry of alarm calls: Black-capped chickadees encode information about predator size. *Science* 308:1934-1937
- Thabah, A., Rossiter, S. J., Kingston, T., Zhang, S., Parsons, S., Mya Mya, K., Zubaid, A., and Jones, G. (2006): Genetic divergence and echolocation call frequency in cryptic species of *Hipposideros larvatus s.l.* (Chiroptera: Hipposiderae) from the Indo-Malayan region. *Biological Journal of the Linnean Society* 88:119-130
- Thompson, W. F. and Balkwill, L.-L. (2006): Decoding speech prosody in five languages. *Semiotica* 158(1/4):407-424
- Tomaszycki, M. L., Davies, J. E., and Gouzoules, H. (2001): Sex differences in infant rhesus macaque separation-rejection vocalizations and effects of prenatal androgens. *Hormones and Behavior* 39:267-276
- Vater, M., Kössl, M., Foeller, E., Coro, F., Mora, E., and Russel, I. J. (2003): Development of echolocation calls in the mustached bat, *Pteronotus parnellii*. *J Neurophysiol* 90:2274-2290
- Vignal, C., Mathevon, N., and Mottin, S. (2008): Mate recognition by female zebra finch: Analysis of individuality in male call and first investigations on female decoding process. *Behavioural Processes* 77:191-198
- von Stebut, B. and Schmidt, S. (2001): Frequency discrimination threshold at search call frequencies in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. *J Comp Physiol A* 187:287-291
- Weary, D. M. and Fraser, D. (1995): Calling by domestic piglets: Reliable signals of need? *Animal Behaviour* 50:1047-1055
- Weary, D. M., Ross, S., and Fraser, D. (1997): Vocalizations by isolated piglets: A reliable indicator of piglet need directed towards the sow. *Applied Animal Behaviour Science* 53:249-257
- Weißbacher, P., Wiegrebe, L., and Kössl, M. (2002): The effect of preceding sonar emission on temporal integration in the bat, *Megaderma lyra*. *J Comp Physiol A* 188:147-155

- Wiegrebe, L. and Schmidt, S. (1996a): Temporal integration in the echolocating bat, *Megaderma lyra*. *Hearing Research* 102:35-42
- Wiegrebe, L. and Schmidt, S. (1996b): Integration of pulse trains in the bat, *Megaderma lyra*. In: Elsner, N. and Schnitzler, H.-U. (Eds.): *Proceedings of the 24th Göttingen Neurobiology Conference 1996*. Georg Thieme, Stuttgart, New York
- Wilkinson, G. S. and Boughman, J. W. (1998): Social calls coordinate foraging in greater spear-nosed bats. *Animal Behaviour* 55(2):337-350
- Wunderle, J. M., Jr. (1978): Differential response of territorial yellowthroats to the songs of neighbors and non-neighbors. *The Auk* 95:389-395
- Yin, S. and McCowan, B. (2004): Barking in domestic dogs: Context specificity and individual identification. *Animal Behaviour* 68:343-355
- Yorzinski, J. L., Vehrencamp, S. L., Clark, A. B., and McGowan, K. J. (2006): The inflected alarm call of the american crow: Differences in acoustic structure among individuals and sexes. *The Condor* 108:518-529
- Zhang, L., Jones, G., Parsons, S., Liang, B., and Zhang, S. (2005): Development of vocalizations in the flat-headed bats, *Tylonycteris pachypus* and *T. robustula* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica* 7(1):91-99
- Zuberbühler, K. (2000): Interspecies semantic communication in two forest primates. *Proc R Soc Lond B* 267:713-718
- Zuberbühler, K. (2002): A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal Behaviour* 63:293-299
- Zwicker, E. (1982): *Psychoakustik*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York

6 Anhang

6.1 Anhang zum Kapitel Material und Methoden

6.1.1 Tiermarkierung

Tabelle 6-1 Fangorte, Geschlecht und Alter der im Oktober 2003 aus Sri Lanka an die Tierärztliche Hochschule Hannover verbrachten Tiere. Am Dressurexperiment nahmen die vier Tiere aus Talgaswela, *wL*, *wH*, *mU* und *mX*, teil.

<i>Tier</i>	<i>sex</i>	<i>Alter 10/2003</i>	<i>Fangort</i>
<i>wT</i>	w	juvenil	Lawalhena
<i>wV</i>	w	adult	
<i>wO</i>	w	adult	
<i>wS</i>	w	juvenil	
<i>wP</i>	w	juvenil	Samarasinghe
<i>wZ</i>	w	adult	
<i>mG</i>	m	juvenil	
<i>mA</i>	m	adult	
<i>wL</i>	w	juvenil	Talgaswela
<i>wH</i>	w	juvenil	
<i>mU</i>	m	juvenil	
<i>mX</i>	m	juvenil	

6.1.2 Zusammensetzung Futterzusatz: Luposan® Biomineral

Tabelle 6-2 Zusammensetzung von Luposan Biomineral, das den Fledermäusen als Zusatzfuttermittel mit *T. molitor* gefüttert wurde.

Rohprotein	16,5%
Rohfett	7,5%
Rohfaser	1,1%
Rohasche	60,0%
Kalzium	20,0%
Phosphor	10,0%
Magnesium	0,45%
Fluor	20mg
Zink	100mg

6.2 Anhang zum Kapitel Ergebnisse

6.2.1 Versuchsübersicht

Tabelle 6-3 Tabellarische Übersicht über die Abfolge der einzelnen Lernabschnitte und Versuche für jedes der vier Tiere. Angegeben sind die Versuchssitzungen, in denen mit der jeweiligen Phase/dem jeweiligen Versuch begonnen wurde. Die Nummerierung erfolgt durchgehend ab dem ersten Tag in der Schallkammer.

	Beschreibung	Veruchssitzung			
		wL	wH	mU	mX
Andressur	Phasen 1 und 2	1	1	1	1
	Phase 3 und Beginn Phase 4	25	25	25	25
Versuch 1	Beginn der Datenaufzeichnung	50	50	50	50
	Ende Phase 4 (kein zusätzliches Motorengeräusch)	69	80	77	79
Versuch 2	Amplitude: $\Delta 10$ dB	160	160	160	160
	metrisch veränderten Stimulus aus Versuch genommen	294	294	294	
	Amplitudenangleichung 01: $\Delta 5$ dB parallel mit $\Delta 10$ dB	308	308	308	215
	Amplitudenangleichung 02: $\Delta 0$ dB parallel mit $\Delta 5$ dB	328	328	328	
	Amplitudenangleichung 03: $\Delta 0$ dB	343	343	343	
Versuch 3	Trainingsstimuli 0 und fcs	347	347	402	
	Testsitzungen ab	421	407		

6.2.2 Versuchsblöcke, Daten *mX*

Tabelle 6-4 Rohdaten von Tier *mX* für die Versuche 1 und 2. Jeder Versuchsblock (VB) fasst 10 Versuchssitzungen zusammen. Abgesehen von den ersten grau unterlegten Zeilen in Versuch 1 handelt es sich nur um Durchgänge (Trials) ohne Doppelreize (DR). In der Tabelle enthalten ist die Anzahl der Trials (ges), sowie separat für die linke und rechte Seite, die Anzahl der richtigen (+) und falschen (-) Antworten für die einzelnen Seiten und der daraus resultierende Prozentsatz richtiger Antworten. Daneben die Körperausrichtung der Fledermaus am HPL vor der Stimuluspräsentation: left, right = Orientierung auf die linke bzw. rechte Futterklappe; LS = Orientierung auf den Lautsprecher.

VB	Trials - DR			Antworten [#] - DR				richtige Antworten [%]			Körperausrichtung vor Stimulus.					
	ges.	left	right	left		right		ges.	left	right	Orientierung			Orientierung [%]		
				+	-	+	-				left	LS	right	left	LS	right
<i>Versuch 1: Variation der zeitlichen Feinstruktur</i>																
1	265	132	133	89	43	82	51	64,5	67,4	61,7						
2	164	80	84	66	14	68	16	81,7	82,5	81,0						
3	306	155	151	121	34	122	29	79,4	78,1	80,8						
4	280	140	140	123	17	127	13	89,3	87,9	90,7						
5	137	72	67	30	37	43	21	53,3	41,7	64,2						
6	240	127	113	71	56	73	40	60,0	55,9	64,6						
7	184	92	92	63	29	45	47	58,7	68,5	48,9						
8	156	77	79	51	26	44	35	60,9	66,2	55,7						
9	144	71	73	43	28	45	28	61,1	60,6	61,6						
10	54	26	28	13	14	18	10	57,4	50,0	64,3						
11	202	95	107	54	41	58	49	55,4	56,8	54,2						
<i>Versuch 2: Variation der Amplitude und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur</i>																
1	335	159	176	103	56	105	71	62,1	64,8	59,7						
2	176	89	87	52	37	51	37	58,5	58,4	58,6						
3	117	56	61	42	14	41	20	70,9	75,0	67,2						
4	232	118	114	81	37	85	29	71,6	68,6	74,6						
5	237	120	117	97	23	89	28	78,5	80,8	76,1	27	236	36	9,0	78,9	12,0
6	300	151	149	131	20	121	28	84,0	86,8	81,2	16	318	63	4,0	80,1	15,9
7	179	90	89	74	16	80	9	86,0	82,2	89,9	16	215	41	5,9	79,0	15,1
8	84	44	40	29	15	31	9	71,4	65,9	77,5	5	96	18	4,2	80,7	15,1

6.2.3 Versuchsblöcke, Daten wL

Tabelle 6-5 Rohdaten von Tier wL für die Versuche 1, 2 und 3. Erläuterungen sind der Beschriftung von Tabelle 6-4 zu entnehmen. In Versuch 3 nur Trainingsstimuli berücksichtigt.

VB	Trials - DR			Antworten [#] - DR				richtige Antworten [%]			Körperausrichtung vor Stimulus.					
	ges.	left	right	left		right		ges.	left	right	Orientierung			Orientierung [%]		
				+	-	+	-				left	LS	right	left	LS	right
Versuch 1: Variation der zeitlichen Feinstruktur																
1	195	102	93	75	27	65	27	71,8	73,5	69,9						
2	298	150	148	150	0	144	4	98,7	100,0	97,3						
3	285	142	143	142	0	143	0	100,0	100,0	100,0						
4	274	139	135	126	13	128	7	92,7	90,6	94,8						
5	228	123	111	66	57	73	38	61,0	53,7	65,8						
6	299	154	145	91	63	98	47	63,2	59,1	67,6						
7	240	123	117	65	58	73	44	57,5	52,8	62,4						
8	222	115	107	61	54	71	36	59,5	53,0	66,4						
9	169	87	82	43	44	57	25	59,2	49,4	69,5						
10	134	64	70	35	29	47	23	61,2	54,7	67,1						
11	193	101	92	53	48	61	31	59,1	52,5	66,3						
Versuch 2: Variation der Amplitude und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur																
1	219	120	99	60	60	73	26	60,7	50,0	73,7						
2	224	114	110	62	52	69	41	58,5	54,4	62,7						
3	290	145	145	94	51	95	50	65,2	64,8	65,5						
4	357	181	176	128	53	113	63	67,5	70,7	64,2						
5	284	137	147	103	34	79	68	64,1	75,2	53,7	89	114	89	30,5	39,0	30,5
6	163	80	82	54	26	49	33	63,2	67,5	59,8	65	143	54	24,8	54,6	20,6
7	77	42	35	28	14	21	14	63,6	66,7	60,0	31	92	43	18,7	55,4	25,9
8	164	81	83	54	25	59	24	68,9	66,7	71,1	37	130	83	14,8	52,0	33,2
9	185	98	87	62	36	75	12	74,1	63,3	86,2	39	163	85	13,6	56,8	29,6
10	122	66	56	39	27	48	8	71,3	59,1	85,7	17	153	40	8,1	72,9	19,0
11	94	43	51	34	9	26	25	63,8	79,1	51,0	27	125	40	14,1	65,1	20,8
12	111	47	64	38	9	36	28	66,7	80,9	56,3	23	149	23	11,8	76,4	11,8
13	164	78	86	63	15	58	28	73,8	80,8	67,4	32	249	60	9,4	73,0	17,6
14	149	75	74	63	12	52	22	77,2	84,0	70,3	31	172	41	12,7	70,5	16,8
15	235	120	115	82	38	96	19	75,7	68,3	83,5	26	171	48	10,6	69,8	19,6
16	90	44	46	41	3	36	10	85,6	93,2	78,3	14	72	10	14,6	75,0	10,4
17	64	34	30	27	7	26	4	82,8	79,4	86,7	7	55	6	10,3	80,9	8,8
18	128	66	62	46	20	52	10	76,6	69,7	83,9	28	92	15	20,7	68,1	11,1
19	142	71	71	61	10	49	22	77,5	85,9	69,0	23	107	28	14,6	67,7	17,7
20	85	42	43	34	8	27	16	71,8	81,0	62,8	19	61	13	20,4	65,6	14,0
21	150	71	79	58	13	47	32	70,0	81,7	59,5	29	101	27	18,5	64,3	17,2
Versuch 3: Variation der Frequenz und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur																
1	58	32	26	30	2	16	10	79,3	93,8	61,5	14	81	7	13,7	79,4	6,9
2	139	67	72	63	4	50	22	81,3	94,0	69,4	11	133	6	7,3	88,7	4,0
3	224	107	117	92	15	96	21	83,9	86,0	82,1	22	193	19	9,4	82,5	8,1
4	84	43	41	33	10	38	3	84,5	76,7	92,7	13	81	3	13,4	83,5	3,1
5	63	30	33	25	5	32	1	90,5	83,3	97,0	5	60	4	7,2	87,0	5,8
6	69	35	34	30	5	33	1	91,3	85,7	97,1	7	61	5	9,6	83,6	6,8
7	81	45	36	27	18	33	3	74,1	60,0	91,7	8	67	13	9,1	76,1	14,8
8	21	9	12	9	0	11	1	95,2	100,0	91,7	4	18	1	17,4	78,3	4,3
9	122	57	65	49	8	49	16	80,3	86,0	75,4	11	109	11	8,4	83,2	8,4
10	110	54	56	53	1	42	14	86,4	98,1	75,0	10	103	5	8,5	87,3	4,2
11	155	70	85	68	2	71	14	89,7	97,1	83,5	18	135	11	11,0	82,3	6,7
12	126	64	62	64	0	52	10	92,1	100,0	83,9	13	116	6	9,6	85,9	4,4
13	113	57	56	57	0	48	8	92,9	100,0	85,7	11	106	3	9,2	88,3	2,5
14	108	55	53	53	2	50	3	95,4	96,4	94,3	17	98	3	14,4	83,1	2,5
15	90	46	44	45	1	39	5	93,3	97,8	88,6	15	79	2	15,6	82,3	2,1

6.2.4 Versuchsblöcke, Daten *wH*

Tabelle 6-6 Rohdaten von Tier *wH* für die Versuche 1, 2 und 3. Erläuterungen sind der Beschriftung von Tabelle 6-4 zu entnehmen. In Versuch 3 nur Trainingsstimuli berücksichtigt.

VB	Trials - DR			Antworten [#] - DR				richtige Antworten [%]			Körperausrichtung vor Stimulus.					
	ges.	left	right	left		right		ges.	left	right	Orientierung			Orientierung [%]		
				+	-	+	-				left	LS	right	left	LS	right
Versuch 1: Variation der zeitlichen Feinstruktur																
1	12	11	1	11	0	1	0	100,0	100,0	100,0						
2	82	82	0	42	0	0	0	51,2	51,2	#DIV/0!						
3	293	142	139	119	23	95	44	73,0	83,8	68,3						
4	271	135	134	115	20	102	32	80,1	85,2	76,1						
5	305	153	152	141	12	145	7	93,8	92,2	95,4						
6	153	75	78	40	33	56	22	62,7	53,3	71,8						
7	119	62	57	32	30	28	29	50,4	51,6	49,1						
8	145	71	74	42	29	38	36	55,2	59,2	51,4						
9	120	62	58	35	25	35	23	58,3	56,5	60,3						
10	112	59	53	28	31	31	22	52,7	47,5	58,5						
11	155	72	83	44	28	37	46	52,3	61,1	44,6						
Versuch 2: Variation der Amplitude und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur																
1	146	69	77	42	27	31	46	50,0	60,9	40,3						
2	129	60	69	38	22	36	33	57,4	63,3	52,2						
3	189	82	107	53	29	49	58	54,0	64,6	45,8						
4	239	114	125	75	38	70	55	60,7	65,8	56,0						
5	177	83	94	56	27	52	42	61,0	67,5	55,3	75	50	72	38,1	25,4	36,5
6	161	79	82	50	29	45	37	59,0	63,3	54,9	92	72	86	36,8	28,8	34,4
7	42	21	21	11	10	12	9	54,8	52,4	57,1	47	36	28	42,3	32,4	25,2
8	98	51	47	23	28	30	17	54,1	45,1	63,8	63	58	66	33,7	31,0	35,3
9	145	77	68	43	34	47	21	62,1	55,8	69,1	71	112	61	29,1	45,9	25,0
10	136	77	59	43	34	40	19	61,0	55,8	67,8	41	116	68	18,2	51,6	30,2
11	93	44	49	27	17	34	15	65,6	61,4	69,4	39	88	36	23,9	54,0	22,1
12	194	95	99	58	37	75	24	68,6	61,1	75,8	78	150	48	28,3	54,3	17,4
13	111	55	56	36	19	39	17	67,6	65,5	69,6	96	115	30	39,8	47,7	12,4
14	171	88	82	53	35	63	19	67,8	60,2	76,8	67	132	51	26,8	52,8	20,4
15	215	106	109	61	45	70	39	60,9	57,5	64,2	65	95	64	29,0	42,4	28,6
16	160	80	80	47	33	65	15	70,0	58,8	81,3	42	102	25	24,9	60,4	14,8
17	69	36	33	25	11	24	9	71,0	69,4	72,7	13	50	9	18,1	69,4	12,5
18	209	108	101	79	29	76	25	74,2	73,1	75,2	49	130	39	22,5	59,6	17,9
19	196	98	98	68	30	69	29	69,9	69,4	70,4	55	108	43	26,7	52,4	20,9
20	120	55	65	42	15	43	22	70,8	76,4	66,2	38	74	16	29,7	57,8	12,5
21	129	65	64	37	28	46	18	64,3	56,9	71,9	25	80	32	18,2	58,4	23,4
Versuch 3: Variation der Frequenz und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur																
1	104	52	52	38	14	35	17	70,2	73,1	67,3	43	84	20	29,3	57,1	13,6
2	144	68	76	52	16	55	21	74,3	76,5	72,4	32	119	22	18,5	68,8	12,7
3	220	107	113	92	15	92	21	83,6	86,0	81,4	38	157	34	16,6	68,6	14,8
4	152	76	76	69	7	63	14	86,8	90,8	82,9	53	95	13	32,9	59,0	8,1
5	208	100	108	89	11	100	8	90,9	89,0	92,6	57	145	16	26,1	66,5	7,3
6	110	53	57	47	6	53	4	90,9	88,7	93,0	23	80	15	19,5	67,8	12,7
7	175	81	94	71	10	86	8	89,7	87,7	91,5	37	123	24	20,1	66,8	13,0
8	267	130	137	110	20	124	13	87,6	84,6	90,5	47	208	23	16,9	74,8	8,3
9	120	60	60	51	9	56	4	89,2	85,0	93,3	31	86	12	24,0	66,7	9,3
10	186	89	97	83	6	93	4	94,6	93,3	95,9	40	144	12	20,4	73,5	6,1
11	196	99	97	95	4	91	6	94,9	96,0	93,8	24	170	12	11,7	82,5	5,8
12	168	83	85	77	6	80	5	93,5	92,8	94,1	21	147	10	11,8	82,6	5,6
13	149	78	71	75	3	65	6	94,0	96,2	91,5	22	127	9	13,9	80,4	5,7
14	109	53	56	52	1	52	4	95,4	98,1	92,9	22	87	8	18,8	74,4	6,8

6.2.5 Versuchsblöcke, Daten *mU*

Tabelle 6-7 Rohdaten von Tier *mU* für die Versuche 1, 2 und 3. Erläuterungen sind der Beschriftung von Tabelle 6-4 zu entnehmen. In Versuch 3 nur Trainingsstimuli berücksichtigt.

VB	Trials - DR			Antworten [#] - DR				richtige Antworten [%]			Körperausrichtung vor Stimulus.					
	ges.	left	right	left		right		ges.	left	right	Orientierung			Orientierung [%]		
				+	-	+	-				left	LS	right	left	LS	right
<i>Versuch 1: Variation der zeitlichen Feinstruktur</i>																
1	51	31	20	31	0	7	13	74,5	100,0	35,0						
2	180	92	88	69	23	56	32	69,4	75,0	63,6						
3	329	170	159	114	56	120	39	71,1	67,1	75,5						
4	298	155	143	102	53	96	47	66,4	65,8	67,1						
5	346	169	177	124	45	130	46	73,4	73,4	73,4						
6	312	162	150	85	72	91	59	56,4	52,5	60,7						
7	233	114	119	61	53	59	60	51,5	53,5	49,6						
8	197	101	96	46	50	58	38	52,8	45,5	60,4						
9	219	110	109	68	42	62	45	59,4	61,8	56,9						
10	169	84	85	47	37	52	33	58,6	56,0	61,2						
11	246	119	127	77	42	60	67	55,7	64,7	47,2						
<i>Versuch 2: Variation der Amplitude und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur</i>																
1	278	140	138	90	50	74	64	59,0	64,3	53,6						
2	186	97	89	54	43	51	38	56,5	55,7	57,3						
3	209	93	116	71	22	55	61	60,3	76,3	47,4						
4	323	140	183	98	42	105	78	62,8	70,0	57,4						
5	297	152	145	102	50	93	52	65,7	67,1	64,1	65	42	190	21,9	14,1	64,0
6	252	125	127	84	41	81	46	65,5	67,2	63,8	57	94	199	16,3	26,9	56,9
7	144	73	71	48	25	41	30	61,8	65,8	57,7	26	53	158	11,0	22,4	66,7
8	215	107	108	72	35	61	47	61,9	67,3	56,5	44	90	174	14,3	29,2	56,5
9	205	103	102	72	31	74	28	71,2	69,9	72,5	34	103	156	11,6	35,2	53,2
10	88	46	42	29	17	31	11	68,2	63,0	73,8	14	101	99	6,5	47,2	46,3
11	189	94	95	63	31	63	32	66,7	67,0	66,3	14	140	133	4,9	48,8	46,3
12	218	108	110	91	17	75	35	76,1	84,3	68,2	30	161	116	9,8	52,4	37,8
13	171	86	85	65	21	60	25	73,1	75,6	70,6	29	232	120	7,6	60,9	31,5
14	181	90	91	77	13	59	32	75,1	85,6	64,8	34	145	81	13,1	55,8	31,2
15	261	130	131	108	22	93	38	77,0	83,1	71,0	23	156	91	8,5	57,8	33,7
16	211	106	105	92	14	87	18	84,8	86,8	82,9	8	138	74	3,6	62,7	33,6
17	83	41	42	36	5	39	3	90,4	87,8	92,9	1	47	39	1,1	54,0	44,8
18	240	119	121	99	20	90	29	78,8	83,2	74,4	18	127	104	7,2	51,0	41,8
19	210	104	106	91	13	79	27	81,0	87,5	74,5	18	128	73	8,2	58,4	33,3
20	219	106	112	87	19	96	16	83,6	82,1	85,7	19	114	95	8,3	50,0	41,7
21	139	72	67	58	14	54	13	80,6	80,6	80,6	9	45	90	6,3	31,3	62,5
22	134	60	74	45	15	49	25	70,1	75,0	66,2	15	51	66	11,4	38,6	50,0
23	141	69	72	43	26	64	8	75,9	62,3	88,9	5	90	55	3,3	60,0	36,7
24	152	84	68	53	31	46	22	65,1	63,1	67,6	16	66	74	10,3	42,3	47,4
<i>Versuch 3: Variation der Frequenz und der zeitlichen Fein- und Grobstruktur</i>																
1	180	106	73	68	38	55	19	68,3	64,2	75,3	12	123	111	4,9	50,0	45,1
2	80	41	39	34	7	34	5	85,0	82,9	87,2	1	69	58	0,8	53,9	45,3
3	182	91	91	86	5	75	16	88,5	94,5	82,4	3	126	61	1,6	66,3	32,1
4	185	91	94	68	23	74	20	76,8	74,7	78,7	11	116	66	5,7	60,1	34,2

6.2.6 Vektorielle Distanzen (Versuch 3)

Tabelle 6-8 Vektorielle Distanzen ($d_{Stimulus}$) zwischen den einzelnen Datenpunkten der Modelle und den Originaldaten der Fledermaus wL (oben) und wH (unten). Die maximale Abweichung ($d_{Stimulus\ max}$) innerhalb jedes Modells ist hervorgehoben. Die Sortierung der Modelle in der Tabelle erfolgte nach bester Übereinstimmung zwischen Modellen und Daten der Tiere, also der kleinsten maximalen Abweichung.

wL	Modell								
	2FC	FC	F	FCS	FS	F2C	CS	C	S
θ	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03
s	0,03	0,03	0,03	0,30	0,47	0,03	0,47	0,03	0,97
c	0,20	0,37	0,13	0,20	0,13	0,53	0,37	0,87	0,13
cs	0,14	0,31	0,19	0,47	0,31	0,47	0,81	0,81	0,81
f	0,05	0,11	0,39	0,28	0,11	0,28	0,61	0,61	0,61
fs	0,07	0,10	0,40	0,07	0,40	0,27	0,10	0,60	0,40
fc	0,03	0,03	0,03	0,30	0,47	0,03	0,47	0,03	0,97
fcs	0,13	0,13	0,13	0,13	0,13	0,13	0,13	0,13	0,13

wH	Modell								
	2FC	FC	F	FCS	FS	F2C	CS	C	S
θ	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08
s	0,07	0,07	0,07	0,27	0,43	0,07	0,43	0,07	0,93
c	0,04	0,21	0,29	0,04	0,29	0,38	0,21	0,71	0,29
cs	0,12	0,05	0,45	0,21	0,05	0,21	0,55	0,55	0,55
f	0,13	0,30	0,20	0,46	0,30	0,46	0,80	0,80	0,80
fs	0,18	0,35	0,15	0,18	0,15	0,52	0,35	0,85	0,15
fc	0,03	0,03	0,03	0,30	0,47	0,03	0,47	0,03	0,97
fcs	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07

Frau PD Dr. Sabine Schmidt für die Vergabe des Themas, für die Betreuung der Arbeit und für alles was ich von ihr lernen durfte. Sie hat mich meine eigenen Entscheidungen treffen lassen, mir meine Schwächen nachgesehen und hat wenn es ernst wurde immer an meiner Seite gestanden - auch wenn es immer mal wieder Zeiten gab, in denen wir uns gern an die Gurgel gegangen wären. Sie gehört zu den Großen! Hab Dank für diese Zeit!

Herrn Prof. Dr. Eckhart Altenmüller für die Übernahme des Korreferates und für seine anerkennenden Worte nach vielen meiner Vorträge. Sein Lächeln nach meinem ersten Vortrag in der Forschergruppe wird mir immer in Erinnerung bleiben.

Herrn Prof. Dr. Hansjörg Küster dafür, dass er den Prüfungsvorsitz übernommen hat, obwohl er mich bis zum Tag meiner Disputation noch nie gesehen hatte und dafür, dass er dabei geholfen hat ein unvergessliches Erlebnis aus diesem Tag zu machen.

Frau Prof. Dr. Elke Zimmermann dafür, dass ich mich all die Jahre in „ihrem“ Institut zu Hause fühlen durfte und dafür dass sie über meine Witze gelacht hat – sogar über einige der schlechteren.

Herrn Dr. Jürgen Pillat für sein Mitwirken an Versuchsanlage und Steuerungsprogramm.

Meiner soziophoben Arbeitsgruppe, die mich in den letzten Jahren aufgefangen und mitgenommen hat: Michael Großbach. Ohne ihn wäre diese Zeit um einiges dunkler geworden. Viola Melchers für die vielen trockenen Kommentare (Drosophila! ...*warum?*) und für die meist konstruktiven und doch so manches Mal retardierten Diskussionen über Sinn und Unsinn von Leben, Wissenschaft und dem ganzen Rest. Anna Bastian für ihre Unterstützung, wenn wir beide vor Vorträgen um unser Leben gefürchtet haben. Viola und Michael danke ich darüber hinaus für die Energie und Zeit, die sie in das Korrekturlesen dieser Arbeit gesteckt haben.

Dem kleinen Lesezirkel: Elisabeth Engelke, meinem Engel, für blindes Verstehen und dafür, dass ich mit all meinen kleinen und großen Problemen zu ihr kommen durfte, dass sie immer ein offenes Ohr und ein offenes Herz hatte. Sie hat keine Ahnung, wie wichtig sie mir geworden ist. Sandra Hamacher, die mich nie ausgelacht hat, wenn ich wieder nicht wusste, wo ich ein Kreuzchen in ein Formular machen musste und die sämtlichen Papierkram von mir fern gehalten hat ...vermutlich um nicht doch noch zu lachen?!

Marina Scheumann, die mich sowohl fachlich als auch menschlich immer unterstützt hat und die gerade in den letzten Monaten zu einer meiner wichtigsten Anlaufstationen geworden ist, wofür ich ihr ewig etwas schuldig bleiben werde. Außerdem danke ich ihr dafür, dass sie mir beim Einpegeln unserer Anlagen immer den Heldenmantel der Kompetenz übergestreift hat – ich glaub nicht, dass er mir gestanden hat. Pia Braune, die in der letzten Phase den Karren gelenkt hat, damit ich nicht noch von der Straße abkomme. Matthias Craul, der unermüdlich Kaffee gekocht und Milch vernichtet hat. Den Tierpflegern und ihren Azubis. Ganz besonders Sonja Kunert, die sich aufopferungsvoll um die Mäusezucht gekümmert hat. Und Achim Sauer, dessen offene Art und tiefschwarzen Humor ich von Herzen vermissen werde.

Isabelle Peretz, die – ohne es zu wissen und vermutlich ohne es je zu erfahren – mit einem einzigen Satz eine Tür für mich freigelegt hat, von deren Existenz ich nichts wusste. Es erscheint mir immer wieder unglaublich, wie tief sich winzige, für den Rest der Welt unscheinbare Begebenheiten festsetzen können. Wie stark man von einem kurzen Moment beeinflusst werden kann, den der andere vermutlich schon Stunden später vergessen hat, da er die Gegenwart dieses Moments nicht gespürt hat, nicht spüren konnte.

Susan Günther, die mir bei der Übersetzung der Zusammenfassung helfend zur Seite gestanden hat – auch wenn fast nichts davon zurück geblieben ist: sie war es, die den Stein ins Rollen gebracht hat.

Denen, die nichts mit dem Institut oder der Arbeit zu tun hatten, aber ohne die ein normales Leben nicht möglich gewesen wäre und die auf diese Weise ihren Teil zu meiner Arbeit beigetragen haben: Inna Dimova, dafür dass sie ihren Mann seit so vielen Jahren mit mir teilt, was mit Sicherheit nicht immer leicht ist. Stefanie Marwede, für Spott und Zank und dafür, dass sie immer da ist – auch wenn sie grad nicht in der Nähe ist... Tietje, ich hab Dich lieb! Joan Brümmer dafür, dass ich reiterlich und vor allem menschlich an ihr wachsen durfte und dafür, dass ich von ihr lernen konnte, dass eine Entscheidung für etwas nicht mit einer Entscheidung gegen etwas verbunden sein muss – aber kann. *Noro lim, meldis!* Rabea Sperlich und Eike Grages, ohne die in den letzten Monaten kein Stück von irgendwas gegangen wäre! Ohne ihre Hilfe wäre ich in vielerlei Hinsicht verloren gewesen! Sie haben den Hund bespaßt, die Pferde gefüttert – mich gefüttert ...und dafür gesorgt, dass ich nicht falle, wenn stolpere. Der Frau, *deren Name nicht genannt werden darf*, aus Gründen, die ich nicht nennen möchte, für einen anderen Blickwinkel, für den gleichen Blickwinkel und ihre ganz eigene Art mir die Welt und deren Bewohner zu erklären und mich wieder an die Arbeit zu setzen. Nadine Havenstein, die erst nach Abgabe der Arbeit ihren Platz in meinem Leben gefunden hat und daher in der Ursprungsversion der Danksagung nicht erschienen ist, sich aber in den Monaten bis zu dieser letzten Version ihre Zeilen mehr als verdient hat. Sie weiß es nicht, aber ihr Lachen ist einer der Gründe dafür, dass Zeit und Raum existieren, dass die Erde sich dreht und die Sonne aufgeht - und dass ich gelassener, mutiger und stärker nach vorn und zurück blicken kann.

Meinen Superhelden, meinen großen Meistern, meinen Highlandern, meinen Kriegern, meinen guten Geistern, meinen Superfreaks und Auserwählten ...den (vier) Millionen Legionen hinter mir – Menschen, die mich geformt, gefördert und gefangen haben und halten, die mich stark machen und meine Schwächen akzeptieren, die an mich glauben, selbst wenn ich dazu nicht mehr in der Lage bin, die mich schon mein ganzes oder zumindest mein halbes Leben begleiten und trotzdem immer noch an meiner Seite sind, auf deren Liebe und Unterstützung ich mich blind verlassen darf, die auch das hören, was ich nicht sage und jede Maske gnadenlos durchschauen: Irmgard und Heinrich Janßen, Christiane Stieber und Carsten Pilz. Wenn ich auf irgendetwas in meinem Leben wirklich stolz bin, dann darauf ihr Vertrauen und ihre Liebe genießen zu dürfen!

Stefanie Janßen, die mich durch alle Höhen und Tiefen dieser Arbeit begleitet hat und mir immer den Rücken frei gehalten hat ...auch dann, wenn ihr Rücken mehr Last zu tragen hatte, als sich irgendjemand vorstellen kann. Ich weiß nicht, was ohne sie gewesen wäre! Hab Dank, mein Herz! Für Deine Liebe, Dein Vertrauen in meine Fähigkeiten und das Übersehen meiner vielen Unzulänglichkeiten!

Zum Abschluss ein Gruß an Renate Thon, die Mieke meiner Mutter, die die Abgabe dieser Arbeit leider nicht mehr miterleben kann. Ich weiß, dass sie stolz auf mich wäre und es immer war. Wir sehen uns...

Aus alter Tradition widerrufe ich alles, was ich zwischen den Zeilen geschrieben habe, gestehe, dass auch diese Zeit nicht die schlimmste meines Lebens war, danke zu guter Letzt meinem ganz persönlichen Gespenst: dem Narren, der ich manchmal bin, der mich verfolgt, verspottet und vergöttert, der mit mir und über mich lacht, der entscheidet, was ich behalten darf und verabschiede mich mit einem...

*...so long and thanks for all the bats
...and the chicks.*

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name:	Simone Janßen
geb.:	08. Juni 1975 in Bonn
Familienstand:	eingetragene Lebenspartnerschaft, keine Kinder
Staatsangehörigkeit:	deutsch

Schulbildung

08/1981 - 06/1984	Montessori-Grundschule, Bonn
08/1984 - 06/1985	Schwanenburg-Grundschule, Essen
08/1985 - 06/1989	Humboldt-Gymnasium, Essen
08/1989 - 06/1994	Clara-Schumann-Gymnasium, Bonn
	Abschluss: Abitur

Studium

10/1994 - 10/1995	Magisterstudiengang Germanistik und Philosophie, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
10/1995 - 06/2002	Studium der Biologie, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
	Abschluss: Diplom

Diplomarbeit

Thema der Diplomarbeit: "Der Einfluss des Telencephalons auf das Inspektionsverhalten beim Goldfisch und beim Stichling."

seit 10/2002

Promotionsstudium

Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Zoologie der Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover (AG Sinnesbiologie) und Mitglied der DFG-Forschergruppe 499: Akustische Kommunikation von Affekten bei nonhumanen Säugetieren und beim Menschen: Produktion, Wahrnehmung und neurale Verarbeitung.

Hannover, den

Erklärung zur Dissertation

Hierdurch erkläre ich, dass die Dissertation "Psychoakustische Experimente zur Wahrnehmung von Rhythmus, Amplitude und Frequenz in Sozialrufen beim Indischen Falschen Vampir, *Megaderma lyra*" selbstständig verfasst und alle benutzten Hilfsmittel sowie evtl. zur Hilfestellung herangezogene Institutionen vollständig angegeben wurden.

Die Dissertation wurde nicht schon als Diplom- oder ähnliche Prüfungsarbeit verwendet.

Hannover, den

