

ELŻBIETA FUSZARA, MACIEJ FUSZARA

Instytut Ekologii PAN

Zakład Ekologii Kręgowców i Zakład Ekologii Ogólnej

Dziekanów Leśny, 05-092 Łomianki

ZACHOWANIA GODOWE I OPIEKA RODZICIELSKA U NIETOPERZY
(CHIROPTERA)

Na świecie żyje około 950 gatunków nietoperzy. Zamieszkują one różne strefy klimatyczne od północnej Skandynawii, Islandii i Alaski na północy aż po Nową Zelandię i Ziemię Ognistą na południu (HILL i SMITH 1984). Przy tak dużej liczbie gatunków i szerokim zasięgu występowania (od tropików aż poza koło podbiegunowe) zrozumiałym jest, że zwierzęta te różnią się pod wieloma względami w swojej biologii i trybie życia. Od pewnego czasu trwa zresztą ożywiona dyskusja na temat ich pochodzenia. Niektórzy badacze skłaniają się bowiem do wniosku, że dwa podrzędy, na które dzieli się rząd nietoperzy, to jest *Microchiroptera* i *Megachiroptera*, powinny uzyskać rangę osobnych rzędów (PETTIGREW i współaut. 1989). Wyniki szczegółowych badań porównawczych doprowadziły do sformułowania hipotezy, że te dwie grupy ssaków nie są tak blisko spokrewnione ze sobą, jak sądzono dotychczas i niezależnie uzyskały zdolność aktywnego lotu. Jednym z argumentów zwolenników tej teorii jest różnica w sposobie orientowania się w przestrzeni — *Microchiroptera* posługują się echolokacją, zaś wśród *Megachiroptera* zdolność tę (i to w ograniczonym stopniu) posiadają wyłącznie przedstawiciele rodzaju *Rousettus* (KRZANOWSKI 1980).

Większość nietoperzy to zwierzęta żyjące gromadnie. Wszędzie na świecie znaleźć można kryjówki, w których przebywa razem kilkaset lub kilka tysięcy osobników. Z tego samego schronienia korzystają też często nietoperze należące do kilku gatunków. W podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego w zachodniej Polsce stwierdzono podczas jednej z zim obecność ponad 29 tysięcy nietoperzy należących do 10 gatunków (URBAŃCZYK i GÓLSKI 1994). Miejscem, gdzie można spotkać najwięcej nietoperzy jest niewątpliwie jaskinia Bracken Cave koło San Antonio (USA), gdzie przebywa kolonia rozrodcza gatunku *Tadarida brasiliensis* licząca około 20 milionów osobników (samiec z młodymi) (DAVIS i współaut. 1962). Osobliwością w zwyczajach nietoperzy jest też to, że w tak wielkich skupieniach zimowych i koloniach rozrodczych zwykle nie obserwuje się zachowywania dystansu między osobnikami. Szczególnie dobrze widać to zimą. Śpiące nietoperze spotyka się często w grupach, w których poszczególne osobniki przylegają ściśle jeden do drugiego, zapewniając sobie w ten sposób większą stabilność termiczną (KRZANOWSKI 1980). W tak bogatej w gatunki

grupie zwierząt nie może się jednak obejść bez różnorodności obyczajów. Istnieją nietoperze, które spędzają co prawda zimę w koloniach, ale zawsze wiszą w pewnej odległości jeden od drugiego. Znanych jest także kilkanaście gatunków prowadzących samotniczy tryb życia, u których kontakty między osobnikami ograniczają się do sezonu godowego (HILL i SMITH 1984).

ZACHOWANIA GODOWE

Różnice w wyglądzie zewnętrznym między samicami i samcami nietoperzy są na ogół słabo zaznaczone. Zwykle ograniczają się jedynie do niejednakowej wielkości osobników przeciwnych płci, przy czym w przypadku nietoperzy z rodzin upiorowatych *Emballonuridae* i mroczkowatych *Vespertilionidae* oraz niektórych molosów *Molossidae* samice są nieznacznie większe od samców, natomiast u większości przedstawicieli pozostałych rodzin rzecz ma się przeciwnie (BRADBURY 1977). Niektóre nietoperze są jednak wyposażone w bardziej wyraziste sygnały świadczące o przynależności płciowej. Najczęściej są to kępy sierści w odmiennym kolorze, często dłuższej niż na reszcie ciała, występujące zwykle w połączeniu z gruczołami zapachowymi (BRADBURY 1977). Przeważnie wyróżniają się w ten sposób samce. U afrykańskich nietoperzy owocożernych z rodzajów *Epomophorus*, *Epomops*, *Micropteropus* i *Nanonycteris* samce mają na ramionach epolety z długiej, sztywnej, białej lub żółtawej sierści, które mogą stroszyć podczas prezentacji partnerce lub rywalowi. U innych nietoperzy takie włosy mogą występować w postaci kołnierza lub, jak na przykład u *Taphozous melanopogon*, „brody” wyrastającej na policzkach i górnej części szyi. Niektóre z afrykańskich przedstawicieli rodzaju *Tadarida* posiadają na szczycie głowy grzebień z długich, sztywnych włosów, który także mogą stroszyć. U większości nietoperzy z rodzaju *Hipposideros* na górnej części pyska, nad oczami znajduje się duży gruczoł, który wyraźnie powiększa się w okresie rozrodu. *Hipposideros cyclops* swoją łacińską nazwę zawdzięcza zwracającemu uwagę pękowi włosów wyrastającemu z tego gruczołu w sezonie rozrodczym (BRADBURY 1977). Innego typu oznaki przynależności płciowej posiadają samce afrykańskiego nietoperza *Hypsignathus monstrosus*, przedstawiciela rodziny rudawkowatych z podrzędu *Megachiroptera*. Pysk samców jest dłuższy niż u samic i posiada na końcu ornament utworzony z fałdów skórnych i mięsistych warg. Wygląd nie jest zresztą jedyną niezwykłą cechą tego gatunku — na uwagę zasługują także jego zachowania godowe, dobrze poznane i opisane przez BRADBURY’EGO (1977). W sezonie godowym (występującym u tego i pokrewnych tropikalnych gatunków dwa razy do roku) samce pojawiają się o zmierzchu na zadrzewionym obszarze, gdzie zajmują miejsca położone stosunkowo blisko siebie (najmniejsza odległość wynosi około 10 m) i zaczynają „śpiewać”. Ich „piosenka” to głośne, powtarzane od 50 do 120 razy na minutę gardłowe okrzyki. Początkowo są one dość chrapliwe, jednak po kilku powtórzeniach stają się dźwięczne. Gatunek ten posiada niezwykle rozwiniętą krtani, którą wspomaga worek gardłowy nadymający się podczas wydawania dźwięku. Wydając głos samce uderzają skrzydłami w rytmie mniej więcej dwukrotnie szybszym niż tempo wydawania okrzyków. Pomiędzy samcami dochodzi do potyczek, które są szczególnie intensywne na

początku nocy podczas zajmowania miejsc na tokowisku. Samice przybywające na teren godów krążą pomiędzy samcami i często dokonują przeglądu poszczególnych „konkurentów” zawisając przed nimi w locie. Kiedy samica zawisa tuż przed samcem, ten wzmagą tempo uderzeń skrzydłami i wydawania głosu, tak aż przechodzi on w staccato. Samica może wizytować w ten sposób kilku samców zanim podejmie decyzję, a gdy wybierze odpowiedniego partnera — ląduje koło niego. Kopulacja jest gwałtowna i trwa 30 – 60 sekund, po czym samica odlatuje, a samiec w ciągu minuty wznawia „śpiew”. Mamy tu zatem do czynienia z najprawdźszymi tokami — zjawiskiem nie stwierdzonym dotychczas u żadnego innego nietoperza, a wśród pozostałych ssaków spotykanym niezwykle rzadko.

Zasadniczy wpływ na „stosunki rodzinne” nietoperzy ma szerokość geograficzna, pod którą występują, a ściślej — obecność lub brak niekorzystnych dla tych ssaków pór roku. Nie jest nawet wykluczone, że te same gatunki mogą w różnych okolicach prowadzić niejednakowy tryb życia (BRADBURY 1977). W warunkach tropikalnych, gdzie część nietoperzy rozmnaża się przez cały niemal rok, możliwe jest występowanie stałych struktur socjalnych. Wyróżnia się wśród nich dwa główne typy — haremy i grupy złożone z różnej liczby samców i samic.

Znanym przykładem tej pierwszej sytuacji jest duży, wszystkożerny gatunek *Phyllostomus hastatus*, tworzący zwarte grupy w zakamarkach i szczelinach stropów jaskiń. Na jednego samca przypada tu od 10 do 100 samic, przy czym wymiana osobników w haremie jest bardzo niewielka. Samce nie wykazują, jak się wydaje, zachowań mających na celu przywabianie partnerek czy podtrzymywanie więzi rodzinnych, ale zazdrośnie strzegą „swoich” samic i reagują typowymi zachowaniami grożącymi na każdą próbę zbliżenia się obcego samca. Nocą broniące haremów samce żerują na ogół przez krótki czas, gdy w kryjówce pozostaje niewiele samic, zaraz też wracają na „posterunek” (BRADBURY 1977). W efekcie tych starań samiec *Phyllostomus hastatus* może być ojcem od 60% do 90% potomstwa samic ze swego haremu.

Niekiedy utrzymanie całorocznego haremu wymaga od samca ciągłych starań, tak jak u niewielkiego nietoperza *Saccopteryx bilineata* z podrzędu *Microchiroptera*. Samce tego gatunku bronią terytoriów na pniach drzew, gdzie spędzają dzień wraz ze swym liczącym do ośmiu samic haremem. Rano samce powracają z łowów wcześniej niż samice i wdają się w utarczki z samcami z granicznych terytoriów, a następnie rozpoczynają „śpiew”. Trwające nawet pięć do dziesięciu minut piosenki składają się z pewnej liczby wspólnych wielu samcom elementów, niekiedy łączonych w dłuższe, powtarzane co jakiś czas frazy. Wracającą samicę samiec „adoruje” zawisając przed nią w powietrzu i wydając powitalne okrzyki, na które samica odpowiada. Terytorialne samce mogą także opryskiwać samicę wydzieliną z umieszczonych na skrzydłach gruczołów. Ponieważ na jednym pniu sąsiaduje czasem kilka terytoriów, zdarzają się próby „znakowania” w ten sposób samic z innych haremów, co prawdopodobnie ma je skłonić do zmiany partnera. Natomiast samice *Saccopteryx bilineata* przejawiają agresję wobec obcych samic własnego gatunku i przeganiają je z terytorium swojego samca (BRADBURY 1977).

Drugi z „tropikalnych” systemów socjalnych — grupy złożone z różnej liczby osobników obu płci — występuje między innymi u zamieszkującego Indie i Cejlon *Pteropus giganteus*. Kilkutysięczne niekiedy kolonie tego gatunku spędzają dzień

na drzewach, przy czym samce, jak się wydaje, zajmują miejsca zgodnie z hierarchią — osobniki dominujące na najwyższych gałęziach, zaś podporządkowane poniżej. Pozycja społeczna samicy jest najwyraźniej taka sama, jak najbliższego jej samca. Podczas rui samce stają się agresywnie zazdrosne o pozostające w ich pobliżu samice i starają się powstrzymać je przed odlotem, na ogół też z nimi właśnie kopulują, choć nie oznacza to powstawania trwałych par. W okresie przychodzenia na świat młodych ciężarne i karmiące samice spotyka się zwykle razem wśród najwyższych gałęzi, jednak i wtedy towarzyszą im samce (NEUWEILER 1969).

W strefie tropikalnej, gdzie nic nie stoi na przeszkodzie podtrzymywaniu stałych więzi rodzinnych, możliwe jest występowanie monogamii i rzeczywiście istnieją nietoperze spotykane na ogół w parach lub monogamicznych rodzinach z młodymi. Prawdopodobnie można tu zaliczyć między innymi afrykański gatunek *Lavia frons* a także neotropikalnego drapieznika *Vampyrum spectrum*, ale jednoznaczne potwierdzenie mogłyby dać jedynie intensywne, całoroczne badania (BRADBURY 1977).

Wszelkie systemy socjalne nietoperzy zamieszkujących strefę umiarkowaną muszą uwzględniać przerwę na okres hibernacji. Zwierzęta te spędzają bowiem zimę w stanie odrętwienia, podczas którego obniżają temperaturę swojego ciała i spowalniają procesy przemiany materii tak, że mogą przetrwać zimowe miesiące korzystając ze zgromadzonych na jesieni zapasów tłuszczu (DAVIS 1977). Konieczność budzenia się w tym czasie w celu, na przykład, obrony haremu zmniejszałaby zatem szanse samca na przeżycie do wiosny. Teoretycznie samiec i jego samice mogłyby znajdować sobie na zimę osobną kryjówkę, na przeszkodzie stoją tu jednak prawdopodobnie nieznaczące różnice w wymaganiach co do warunków hibernacji samców i samic (BRADBURY 1977). Życie socjalne większości nietoperzy strefy umiarkowanej jest podporządkowane zatem pewnemu schematowi. Nazywany jest on niekiedy „cyklem strefy umiarkowanej”, a jego odmiany zaobserwowano również u niektórych gatunków tropikalnych, zaś spośród innych ssaków — u pewnych kopytnych (BRADBURY 1977). Lato obie płci spędzają oddzielnie. Samce przeważnie żyją w tym czasie samotnie lub w grupach „kawalerów”, samice natomiast tworzą liczące od kilku do kilkuset osobników kolonie rozrodcze, gdzie wydają na świat młode. Samce i samice spotykają się jesienią i wtedy odbywają się gody. Możliwość przechowywania żywych plemników w drogach rodnych samicy i opóźnienie zapłodnienia lub zatrzymanie na pewien czas rozwoju zarodka sprawiają, że młode przychodzą na świat dopiero po kilku miesiącach — wczesnym latem (HILL i SMITH 1984).

Dość dobrze jest poznany rytuał godowy u dwu pospolitych gatunków europejskich — karlika malutkiego *Pipistrellus pipistrellus* i karlika większego *Pipistrellus nathusii*. Samce obu gatunków przybywają na tereny godowe wcześniej niż samice i wyszukują w pobliżu dobrych źerowisk dogodną kryjówkę dziennego spoczynku, których następnie bronią przed intruzami. Właściciel kryjówki prezentuje się przylatującym samicom w locie godowym i popisami wokalnymi stara się zachęcić jak najwięcej z nich do pozostania w schronieniu, a tym samym w jego haremie. Samce bronią nie tylko samej kryjówki, ale i pewnej przestrzeni wokół niej. Obrona terytorium a także lot godowy wymagają od nietoperza nie lada wydatku energii. Sprawia to, że samce obu gatunków tracą w okresie godów

kilkanaście procent masy ciała. W tym samym czasie samice, poświęcając większość czasu spędzanego poza kryjówką na żerowanie, przybierają na wadze (GERELL-LUNDBERG i GERELL 1994).

Spośród gatunków europejskich „śpiewakami” wabiącymi samice popisami wokalnymi są oprócz karlików także mroczki posrebrzane *Vespertilio murinus* (AHLEN 1981), borowce wielkie *Nyctalus noctula* (ZINGG 1988) i borowiaczki *Nyctalus leisleri* (VON HELVERSEN i VON HELVERSEN 1994). Czas zalotów przypada u nich zwykle na przełom lata i jesieni. Najpóźniej gody odbywają mroczki posrebrzane — w Skandynawii słyszano ogłaszające się samce jeszcze w listopadzie. Ciekawym jest fakt, że chętnie wybierają one na miejsca śpiewu wysokie budynki, a wtedy ich głos (składający się zarówno z ultradźwięków, jak i dźwięków słyszalnych dla człowieka) rozlega się z wysokości kilkudziesięciu metrów (B. LINHARD, inf. ustna).

Niektóre gatunki mogą kontynuować gody także w czasie snu zimowego, choć nie istnieje wówczas rozbudowany rytuał zalotów. *Myotis lucifugus* odbywa późnym latem regularne gody, podczas których dorosłe samce wydają typowe dźwięki echolokacyjne ze szczelin i podobnych ukryć w ścianach i sufitach jaskiń lub kopalń, służących tym nietoperzom za zimowe schronienia. Przybysze witani są wzajemnym obwąchiwaniem nosów, a jeśli nowoprzybyły okaże się samcem, zwykle wycofuje się po krótkiej utarczce. W tym okresie podczas kopulacji oboje partnerzy są z pewnością obudzeni. Zimą natomiast samce póbują kopulować ze śpiącymi samicami, przy czym te ostatnie nie zawsze się budzą. Zdarzają się też omyłkowe próby kopulacji z samcami, co dowodziłoby braku mechanizmu rozpoznawania płci po zapachu, przynajmniej w czasie hibernacji (THOMAS i współaut. 1979). Obserwowano także samce *Plecotus townsendii* kopulujące z pogrążonymi w stanie hibernacji samicami (PEARSON i współaut. 1952).

Wspomnieć wypada wreszcie o nietoperzach pędzących samotny tryb życia. W porównaniu z innymi małymi ssakami liczba takich gatunków wśród nietoperzy jest bardzo mała. Niewiele też wiadomo o ich zwyczajach, niezwykle trudno jest bowiem już choćby znaleźć pojedyncze osobniki. Nie wyjaśniono na przykład w wielu wypadkach, jak żyjące samotnie gatunki rozwiązują problem spotykania się samców i samic. Do nielicznych wyjątków należy nieźle zbadany afrykański nietoperz *Epomops franqueti*, który dzień spędza zwykle ukryty wśród listowia. Nocą samce tego gatunku zajmują w lasach specjalne, „śpiewacze” terytoria, przy czym odległość między osobnikami wynosi przynajmniej 100 m. Na każdym z terytoriów znajduje się kilka drzew, z których samiec może wydawać monotonne, metaliczne dźwięki z częstością od 60 do 90 razy na minutę. Terytoria te są odwiedzane przez inne nietoperze — zapewne samice, odwiedziny te bowiem powodują zwiększenie tempa wydawania głosu, a następnie jego synkopowanie w odpowiedzi na ciche, nosowe głosy „gości” (BRADBURY 1977).

OPIEKA RODZICIELSKA

U wszystkich niemal gatunków nietoperzy samice otaczają swoje potomstwo troskliwą opieką. Młode jest przez matkę ogrzewane i wylizywane do czysta,

przede wszystkim zaś — jak u innych ssaków — karmione mlekiem (BRADBURY 1977).

W większości przypadków pokarm otrzymuje tylko własny potomek samicy, istnieją jednak gatunki, u których dochodzi do karmienia nie spokrewnionych młodych (BRADBURY 1977).

To znane od dość dawna zjawisko zostało przed kilku laty dokładniej zbadane u amerykańskiego nietoperza *Nycticeius humeralis*. Okazało się, że samice zaczynają karmić potomstwo innych matek w zasadzie dopiero w ostatnich dwóch tygodniach laktacji. Co więcej, mleko mogły otrzymać tylko młode samice, natomiast obce młode samce były odpędzane. Można zatem przypuszczać, że samice osiągają w ten sposób podwójną korzyść. Po pierwsze, zmniejszenie ciężaru ciała przez pozbycie się zapasu pokarmu przed wyruszeniem na łowy pozwala im efektywniej żerować i tym samym zapewnić ciągłość produkcji mleka. Po drugie, wzrost liczby samic w kolonii (w opisywanym okresie padło z objawami wygłodzenia więcej młodych samców niż samic) zwiększa szanse każdej z nich na uzyskiwanie od innych informacji o miejscach żerowania i schronienia (WILKINSON 1992a, 1992b). Nie przeczy tej hipotezie fakt znalezienia mleka w żołądkach dorosłych samic podkasańca *Miniopterus schreibersi* (BROSSET 1962b), jeśli bowiem dla samicy korzystne jest podtrzymanie jak największej liczby samic w kolonii, to użyczenie mleka dorosłej sąsiadce również będzie do tego prowadzić.

Warto w tym miejscu zaznaczyć, że wiedza na temat zachowań opiekuńczych nietoperzy jest ciągle niepełna i szczegółowe badania zmuszają nas niekiedy do rewizji poglądów, tak jak to miało miejsce w przypadku amerykańskiego gatunku *Tadarida brasiliensis*. Przez długi czas uważano, że w wielomilionowych koloniach rozrodczych tego nietoperza samice nie odnajdują swoich młodych, ale karmią „kogo popadnie” (np. BRADBURY 1977, KRZANOWSKI 1980). Tymczasem analiza pokrewieństwa wykazała, że 83% samic karmiło własne młode (MC CRACKEN 1984), zaś obserwacje potwierdziły, że matki aktywnie poszukują swego potomstwa i odpędzają próbujące je ssać obce młode (MC CRACKEN i GUSTIN 1987). Wykazano też eksperymentalnie, że samice tego gatunku rozpoznają własne potomstwo po głosie (BALCOMBE 1990).

W ciągu pierwszych kilku dni życia oseska samica właściwie się z nim nie rozstaje, może nawet zabierać go ze sobą, gdy opuszcza schronienie w poszukiwaniu pożywienia (choć być może na czas samego polowania pozostawia go w bezpiecznym ukryciu). Kiedy młode podrosną, matki w porze swego żerowania pozostawiają je w schronieniach, zwłaszcza jeśli te znajdują się w dziuplach, jaskiniach, zakamarkach budynków czy podobnych bezpiecznych miejscach. Gatunki spędzające dzień na pniach lub w koronach drzew przenoszą w tym czasie potomstwo w bardziej ukryte miejsca (BRADBURY 1977). *Pteropus poliocephalus*, który ma zwyczaj ogałacać z liści drzewa służące mu za miejsce spoczynku, przenosi młode w gęste listowie (NELSON 1965).

Podrośnięte młode nierzadko spędzają czas w zwartych grupach, osobno od dorosłych. Samice regularnie odwiedzają takie „przedszkola”, by nakarmić potomstwo. U niektórych gatunków młode skupiają się w jednym miejscu tylko na czas żerowania samic (BRADBURY 1977). W koloniach rozrodczych *Myotis thysanodes* zaobserwowano, że w schronieniu pozostaje stale kilka samic, któ-

rych zadaniem jest najwyraźniej czuwanie nad młodymi — pomagają one między innymi powrócić w bezpieczne miejsce nietoperzom, które spadły na podłogę schronienia (O'FARRELL i STUDIER 1973). Podczas badań nad przetrzymywanymi w niewoli koloniami tworzącego haremu gatunku *Carollia perspicillata* stwierdzono, że zarówno samiec, jak i inne samice z haremu głosem i szturchaniem skrzydłami ponaglały do podjęcia młodego nie reagując na jego wołanie matkę. W jednym przypadku samicę „nakłaniał” w ten sposób aż do skutku samiec z sąsiedniego haremu, w którym ona poprzednio przebywała (PORTER 1979).

Skoro samice regularnie pozostawiają swoje młode na dłuższy czas i następnie odnajdują je — niekiedy wśród tysięcy innych (MC CRACKEN i GUSTIN 1987) — musi istnieć sprawny system indywidualnego rozpoznawania. Odkryto dwa rodzaje sygnałów, pozwalających matkom odróżniać młode (i *vice versa*) — wspomniany już wyżej głos a także zapach. Wydaje się przy tym, że rolę prawdziwego telereceptora pełni w tym wypadku słuch, zaś węch pozwala na ostateczne potwierdzenie trafności rozpoznania po zbliżeniu się samicy do młodego (BRADBURY 1977, ESSER i SCHMIDT 1989). Jest to zrozumiałe jeśli zważyć, że powietrze w kolonii rozrodczej musi być przesycone wymieszanymi zapachami wszystkich młodych. Wyniki eksperymentów prowadzonych na gackach brunatnych *Plecotus auritus* wskazują jednak, że sam zapach (podobnie jak sam głos) wystarcza matce do rozpoznania swego młodego i młodemu do rozpoznania matki (DE FANIS i JONES 1995).

Niezwykle interesująca jest dźwiękowa komunikacja matek z młodymi. U większości gatunków młode odłączone od matki wydaje charakterystyczny głos (u jednych jest to ultradźwięk, u innych dźwięk słyszalny dla ludzkiego ucha), przy czym bardzo młode nietoperze nawołują właściwie bez przerwy, zaś starsze na ogół w odpowiedzi na specjalny sygnał matki lub na dźwięk jej pulsów echolokacyjnych. Kiedy samica zbliża się do swego potomka zwykle odzywają się oboje, a u niektórych gatunków opisano również specyficzne dźwięki wydawane przez matkę i młode pozostające w ścisłym kontakcie (BRADBURY 1977). U wampira *Desmodus rotundus* głos młodego pozostaje niezmienny przez kilka miesięcy (SCHMIDT i współaut. 1982), u innych gatunków zaś zaobserwowano znaczne jego zmiany z wiekiem. We wspomnianych wcześniej badaniach nad gackami brunatnymi stwierdzono, że stopniowe skracanie czasu trwania i zwiększanie częstotliwości doprowadza w końcu do przekształcenia wydawanego przez młode głosu w „dorosłe” pulsy echolokacyjne. Zmiany takie nie stanowią przeszkody w rozpoznawaniu potomstwa przez matki — kiedy samicom odtwarzano z taśmy aktualny i „dawny” głos ich młodego, bezbłędnie wybierały ten, który został nagrany później (DE FANIS i JONES 1995). Podobny mechanizm powstawania pulsów echolokacyjnych z głosu socjalnego młodych obserwowano już wcześniej u innych gatunków (BRADBURY 1977, FENTON 1984), znane są jednak również nietoperze, u których te dwa rodzaje wydawanych dźwięków nie mają ze sobą najwyraźniej nic wspólnego (MOSS 1988, JONES i współaut. 1991).

Bliskie więzi, łączące potomstwo z matkami, nie zostają u nietoperzy zerwane wraz z uzyskaniem przez młode zdolności do lotu. U większości gatunków latające już młode są jeszcze przez okres od kilku dni do kilku tygodni karmione mlekiem (BRADBURY 1977). Przejście na „dorosłą” dietę może odbywać się stopniowo — w żołądkach młodych nietoperzy znajdowano jednocześnie mleko

i pokarm właściwy dorosłym (BROSSET 1962a), zaś pewien dwumiesięczny *Phyllostomus hastatus* po powrocie do schronienia miał głowę i grzbiet pokryte pyłkiem (typowym pożywieniem swego gatunku), gdy tymczasem jego pyszczek nosił ślady mleka (BRADBURY 1977). Samice wampirów *Desmodus rotundus* przez jakiś czas karmią potomstwo zarówno mlekiem, jak i zwracaną przez siebie krew (SCHMIDT i MANSKE 1973), a drapieżne *Megaderma spasma* i *Macroderma gigas* przynoszą swoim młodym świeżo upolowaną zdobycz (BROSSET 1962a, DOUGLAS 1967).

Ten czas „długiego dzieciństwa” pozwala zapewne młodym nietoperzom udoskonalić umiejętność lotu, który początkowo jest dość nieporadny, a gatunkom echolokującym umożliwia dojście do wprawy w posługiwaniu się aparatem echolokacyjnym, zanim jeszcze każde z młodych będzie zmuszone zatroszczyć się o siebie samodzielnie (BRADBURY 1977). Prawdopodobnie w tym czasie również ma miejsce uczenie się niektórych zachowań — stwierdzono na przykład, że młode *Pteropus giganteus* i *Pteropus poliocephalus* bawią się najpierw z matkami, a następnie z rówieśnikami, naśladując typowe dla swego gatunku zachowania socjalne i godowe (NELSON 1965, NEUWEILER 1969).

Matki nie zawsze ograniczają się w tym czasie do karmienia potomstwa. Młode afrykańskiego gatunku *Lavia frons* ćwiczą machanie skrzydłami uwieszona tylnymi kończynami u szyi matki (VAUGHAN i VAUGHAN 1987). U wielu nietoperzy zaobserwowano, że potomstwo lata i żeruje wraz z matkami (BRADBURY 1977), co potwierdziły także badania z zastosowaniem telemetrii (BRIGHAM i BRIGHAM 1989). U wspomnianego wyżej, monogamicznego gatunku *Lavia frons* młode widziano także latające i chwytające owady w bliskim sąsiedztwie żerującego ojca. Stwierdzono także, że rodzice zawsze ustępowali swego „stanowiska łowieckiego”, ilekroć przyleciało tam młode (gatunek ten poluje na owady wykonując krótkie loty z gałęzi, na której oczekuje na przelatującą zdobycz). Można zgodzić się z hipotezą autorów, że wszystko to przypuszczalnie znacznie przyspiesza naukę technik łowieckich i poznawanie odpowiednich miejsc żerowania przez potomstwo (VAUGHAN i VAUGHAN 1987), tym bardziej, że zdolność uczenia się poprzez obserwację innych osobników została u nietoperzy wykazana eksperymentalnie (GAUDET i FENTON 1984). Autorzy ci przyuczyli nietoperze pochodzące z dzikich populacji trzech gatunków (*Antrozous pallidus*, *Myotis lucifugus* i *Eptesicus fuscus*) do nowego, nie stosowanego przez nie w naturze sposobu żerowania. W przeprowadzonym następnie eksperymencie nie uczone nietoperze miały możliwość obserwowania swych „tresowanych” pobratymców. Okazało się, że nietoperze uczyły się nowego sposobu zdobywania pokarmu od innych nietoperzy znacznie szybciej niż mogłyby je „wytresować” eksperymentator. Grupa kontrolna, która miała do dyspozycji jedynie metodę własnych „prób i błędów” nie opanowała tego sposobu zdobywania pożywienia w ciągu całego, dwutygodniowego eksperymentu.

Powyższy — z konieczności pobeżny — przegląd ukazuje liczne luki w naszej wiedzy o zachowaniach nietoperzy. Zapewne skryty, nocny tryb życia jest powodem niedostatecznego poznania tych szeroko rozprzestrzenionych i często zamieszkujących zakamarki ludzkich siedzib zwierząt. Obserwowany ostatnio wzrost zainteresowania nietoperzami i widoczne również w naszym kraju powię-

kszenie się grona badaczy i entuzjastów tych ssaków daje nadzieję na szybszy niż dotychczas postęp badań również w dziedzinie ich etologii.

REPRODUCTIVE BEHAVIOUR AND PARENTAL CARE IN BATS (CHIROPTERA)

Summary

The paper briefly reviews reproductive behaviour and parental care in bats. Main mating systems found in tropical and temperate species are described with examples of male advertising techniques. Nursing behaviour, the means of mother — infant recognition and possible ways of the parents' contribution to the environmental education of their young are presented. More detailed descriptions are given for *Hypsignathus monstrosus*, *Phyllostomus hastatus*, *Saccopteryx bilineata*, *Pteropus giganteus*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Pipistrellus nathusii*, *Myotis lucifugus*, *Epomops franqueti* (social systems and advertising), *Nycticeius humeralis*, *Tadarida brasiliensis*, *Carollia perspicillata* (nursing behaviour), *Plecotus auritus* (mother-young identification) and *Lavia frons* (learning of feeding techniques).

LITERATURA

- AHLEN I., 1981. *Identification of Scandinavian Bats by their sounds*. Sw. Univ. Agr. Sci., Dept. of Wildlife Ecology, Report 6. Uppsala, str. 56.
- BALCOMBE J. P., 1990. *Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, Tadarida brasiliensis mexicana*. Anim. Behav. 39, 960-966.
- BRADBURY J. W., 1977. *Social organization and communication*. [W:] *Biology of Bats*, vol. 3. WIMSATT W. A. (red.), Academic Press, New York, 1-72.
- BRIGHAM R. M., BRIGHAM A. C., 1989. *Evidence for Association between a Mother Bat and Its Young During and After Foraging*. Am. Midl. Nat. 121, 205-207.
- BROSSET A., 1962a. *The bats of central and western India*, part 2. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 59, 583-624.
- BROSSET A., 1962b. *The bats of central and western India*, part 3. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 59, 707-746.
- DAVIS R. B., HERREID C. F. II, SHORT H. L., 1962. *Mexican free-tailed bats in Texas*. Ecol. Monogr. 32, 311-346.
- DAVIS W. H., 1977. *Hibernation: Ecology and Physiological Ecology*. [W:] *Biology of Bats*, vol. 1. WIMSATT W. A. (red.), Academic Press, New York, 1-72.
- DOUGLAS A. M., 1967. *The natural history of the ghost bat, Macroderma gigas (Microchiroptera, Megadermatidae) in western Australia*. West. Aust. Nat. 10, 125-137.
- ESSER K. H., SCHMIDT U., 1989. *Mother-infant communication in the lesser spear-nosed bat Phyllostomus discolor (Chiroptera, Phyllostomatidae) — evidence for acoustic learning*. Ethology 82, 156-158.
- DE FANIS E., JONES G., 1995. *Post-natal growth, mother-infant interactions and development of vocalizations in the vespertilionid bat Plecotus auritus*. J. Zool. Lond. 235, 85-97.
- FENTON M. B., 1984. *Echolocation: implications for ecology and evolution of bats*. Q. Rev. Biol. 59, 33-53.
- GAUDET C. L., FENTON M. B., 1984. *Observational learning in 3 species of insectivorous bats (Chiroptera)*. Anim. Behav. 32, 385-388.
- GERELL-LUNDBERG K., GERELL R., 1994. *The mating behaviour of the pipistrelle and the Nathusius' pipistrelle (Chiroptera) — a comparison*. Folia Zool., 43, 315-324.
- V. HELVERSEN O., V. HELVERSEN D., 1994. *The "advertisement song" of the lesser noctule bat (Nyctalus leisleri)*. Folia Zool. 43, 331-338.
- HILL J. E., SMITH J. D., 1984. *Bats. A Natural History*. Birtish Museum (Natural History), London, str. 243.
- JONES G., HUGHES P. M., RAYNER J. M. V., 1991. *The development of vocalizations in Pipistrellus pipistrellus (Chiroptera: Vespertilionidae) during post-natal growth and the maintenance of individual vocal signatures*. J. Zool. Lond. 225, 71-84.

- KRZANOWSKI A., 1980. *Nietoperze*. Wiedza Powszechna, Warszawa, str. 234.
- MC CRACKEN G. F., 1984. *Communal nursing in mexican free-tailed bat maternity colonies*. Science 233, 1090-1091.
- MC CRACKEN G. F., GUSTIN M. K., 1987. *Batmom's daily nightmare*. Natural History 96, 66-72.
- MOSS C. F., 1988. *Ontogeny of vocal signals in the big brown bat, Eptesicus fuscus*. [W:] *Animal sonar. Processes and performance*. NACHTIGALL P. E., MOORE P. W. B. (red.), Plenum Press, New York, 115-120.
- NELSON J. E., 1965. *Behavior of Australian Pteropodidae (Megachiroptera)*. Anim. Behav. 13, 544-557.
- NEUWEILER G., 1969. *Verhaltensbeobachtungen an einer Indischen Flughundkolonie (Pteropus g. giganteus)*. Z. Tierpsychol. 26, 166-199.
- O'FARRELL M. J., STUDIER E. H., 1973. *Reproduction, growth and development in Myotis thysanodes and Myotis lucifugus*. Ecology, 54, 18-30.
- PEARSON O. P., KOFORD M. R., PEARSON A. K., 1952. *Reproduction of the lump-nosed bat (Corynorhinus rafinesqui) in California*. J. Mamm. 33, 273-320.
- PETTIGREW J. D., JAMIESON B. G. M., ROBSON S. K., HALL L. S., MC ANALLY K. I., COOPER H. M., 1989. *Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates (Mammalia: Chiroptera and Primates)*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci., 325, 489-559.
- PORTER F. L., 1979. *Social behavior in the leaf-nosed bat, Carollia perspicillata*. I. *Social organization*. Z. Tierpsychol. 49, 406-417.
- SCHMIDT U., JOERMANN G., SCHMIDT C., 1982. *Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse (Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde 47, 143-149.
- SCHMIDT U., MANSKE U., 1973. *Die Jugendentwicklung der Vampirfledermause (Desmodus rotundus)*. Z. Säugetiere 38, 14-33.
- THOMAS D. W., FENTON M. B., BARCLAY R. M. R., 1979. *Social behavior of the little brown bat, Myotis lucifugus*. I. *Mating behavior*. Behav. Ecol. Sociobiol. 6, 129-136.
- URBAŃCZYK Z., GÓLSKI Z., 1994. *Zimowe spisy nietoperzy na Ziemi Lubuskiej w latach 1988-1992*. [W:] *Zimowe spisy nietoperzy w Polsce :1988-1992. Wyniki i ocena skuteczności*. WOŁOZYŃ B. W. (red.). Publikacje Centrum Informacji Chiropterologicznej ISEZ PAN, Kraków, str. 149-157.
- VAUGHAN T. A., VAUGHAN R. P., 1987. *Parental behavior in the African yellow-winged bat (Lavia frons)*. J. Mamm. 68, 217-223.
- WILKINSON G. S., 1992a. *Information transfer at evening bat colonies*. Anim. Behav. 44, 501-518.
- WILKINSON G. S., 1992b. *Communal nursing in the evening bat, Nycticeius humeralis*. Behav. Ecol. Sociobiol. 31, 225-235.
- ZINGG P. E., 1988. *Eine auffällige Lautäußerung des Abendseglers, Nyctalus noctula (Schreber) zur Paarungszeit (Mammalia: Chiroptera)*. Revue suisse Zool. 95, 1057-1062.