



UPPSALA
UNIVERSITET

Sociala beteenden hos fladdermöss

Elham Sadeghayobi

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2009
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sociala beteenden hos fladdermöss

Elham Sadeghayobi

Självständigt arbete i biologi 2009

Sammandrag

Fladdermöss tillhör ordningen Chiroptera och delas in i underordningarna Megachiroptera och Microchiroptera. Det finns över 1000 kända fladdermöss arter och sociala beteenden har studerats hos många. Ömsesidig altruism är mest studerat hos egentliga vampyrer, *Desmodus rotundus*, där framgångsrika individer delar med sig blodmål till andra som inte lyckats få i sig blod. Sociala interaktioner mellan hanar och honor hos egentliga vampyrer är betydligt vanligare än man tidigare trott. Ett annat altruistisk beteende har observerats hos vanlig spjutnäsa, *Phyllostomus hastatus*, där honor bildat stabila grupper uppbyggda av obesläktade honor. Inom dessa grupper synkroniserar dräktiga honor sina födslar så att de föder inom samma tidsram. Vanligen var födslarna synkroniserade inom 19 dagar inom varje grupp hos vanlig spjutnäsa. Hos mexikansk veckläppsfladdermus, *Tadarida brasiliensis mexicana*, födde två tredjedelar av honorna under fem dagar. Även honor hos *Nycticeius humeralis* och stor hästskonäsa, *Rhinolophus ferrumequinum*, synkroniserar sina födslar. Redan några dagar efter de första födslarna av mexikansk veckläppsfladdermus blev grottorna fulla med flera hundra fladdermössungar. På en enda kvadratmeter fanns 4000 nakna fladdermössungar. Fördelen med att vara så många och tätpackade är att fladdermössungarna kan hålla värmen då deras inre reglering av kroppstemperaturen är dålig utvecklad. Denna altruistiska sociala värming höjer också temperaturen inne i grottan, vilket gynnar fladdermössungars tillväxt. Hos *Nycticeius humeralis* förekom det att honor ammade andra honors ungar. En mutualistisk hypotes till detta beteende kan vara att om en hona har bra kondition och mer än tillräckligt med mjölk till sin egen avkomma kan hon acceptera en annans avkomma om det leder till ungens överlevnad. Honan själv får direkta fördelar då hennes kroppsvikt blir lättare. När hon ammar håller hon också igång mjölkproduktionen så att hon har mjölk om hennes egen avkomma skulle behöva mjölk längre fram, fast ungen har själv börjat födosöka. Ett annat altruistisk beteende finner man hos honor hos rodriguesflyghund, *Pteropus rodricensis*. Här hjälper en hona i kolonin med vård till en dräktig hona som ska föda. Hjälparen är med och assisterar före, under och efter födseln. Honor hos *Antroxous pallidus*, sitter barnvakt åt andra honors ungar medan de andra honorna är och födosöker. Fladdermöss putsar både sig själva och andra. Dessa putningsbeteenden har olika funktioner. Självputsning fungerar förmodligen som kontroll av ektoparasiter medan social putsning kan underlätta igenkänningen mellan hona och avkomma. Hos egentlig vampyr sker mycket av putsandet av ungar under vingarna nära magen vilket förmodligen är en mekanism för att upptäcka om ungarna har lyckats få i sig en tillräcklig stor mängd blodmål. Andra fladdermöss kan ha liknande skäl till att de putsar varandra socialt. Fladdermöss kommunicerar med varandra genom sociala akustiska signaler. Dessa sociala rop är mer intensiva och variabla samt har en lägre frekvens än ekolokaliseringssignaler. Fladdermössungar utstöter akustiska ljud som kallas för isoleringsljud. Med hjälp isoleringsropen söker en hona efter sin avkomma. Även lukt verkar ha en viss roll i igenkänningen mellan mor och avkomma.

Inledning

Fladdermöss tillhör ordningen Chiroptera och är den enda aktivt flygande däggdjursgruppen (Jonzon 2009). Dessa flygande varelser delas in två underordningar, Megachiroptera och Microchiroptera som tillsammans består av 1116 kända arter, varav den största delen utgörs av de mindre fladdermössen (översikt Simmons 2005). Fladdermöss finns överallt utom i polartrakterna. Flest arter finner man i tropikerna och antalet arter minskar signifikant med ökande breddgrad (Jonzon 2009). I Sverige är 6 av våra 18 fladdermusarter rödlistade och sedan 1986 är alla fladdermöss fridlysta i vårt land (Jonzon 2009), samt skyddade av en europeisk konvention, EUROBATS (Ahlén *et al.* 2006). De flesta fladdermöss arter är insektsätare liksom alla de som finns i Sverige. I tropikerna har många fladdermössarter även en bredare diet som också kan inkludera exempelvis frukt, nektar samt grodor och andra djur. De egentliga vampyrerna (Desmodontidae) livnär sig på att suga blod av fåglar och däggdjur.

Hos flera europeiska arter sker parningen under hösten och honor lagrar sperman i livmodern under hela vintern. Deras dräktighetstid kan variera beroende på klimatet. På våren när förhållandena blir gynnsamma sker ägglossning och befruktning (Jonzon 2009). Dräktiga honor hos mexikansk veckläppsfladdermus, *Tadarida brasiliensis mexicana*, föder inom en kort tidsperiod varsin avkomma i utvalda grottor. Några timmar efter födseln lämnar honorna de nyfödda ungarna tillsammans i kolonier på specifika ställen på grottans innertak. Kolonier av miljontals rosa, hårlösa och blinda fladdermusungar bildas, och de är tätt packade och klamrar sig fast i varandra. De mjölkproducerande honorna besöker barnkrubban två gånger om dagen för att amma (Davis *et al.* 1962). Dessa honor visar på komplexiteten i igenkänningen mellan hona och avkomma. Hur mödrar hittar till just sin avkomma i den påtagliga trängseln av ungar och där nya fladdermössungar tillkommer finner jag intressant. Även hur sociala beteenden, exempelvis ömsesidig altruism ser ut hos fladdermöss intresserar mig. Bland annat finner man det mest studerade exemplet på ett altruistiskt beteende hos egentliga vampyrer, *Desmodus rotundus*. Hos denna art delar framgångsrika individer med sig av blodmål till andra individer som misslyckats med födosökandet (Denault & McFarlane 1995).

Denna uppsats är en litteraturstudie som baseras på ett urval av artiklar, som behandlar forskningen rörande socialt beteende hos fladdermöss. Studien ger en generell bild över vissa sociala beteenden som finns hos fladdermöss. Fokus har skett på beteenden hos vissa arter och mest hos honor. De flesta är sådana arter som har uppmärksammas för ett specifikt beteende. Särskilt intresse riktas mot hur fladdermöss kommunicerar med varandra, speciellt mellan moder och avkomma. Hur känner föräldrar och ungar igen varandra? Hittar fladdermössmodrar just sin avkomma bland miljontals andra ungar i en koloni? Tyngdpunkten på denna översiktsuppsats ligger också på vilka sociala beteenden som det finns hos fladdermöss. Fokus inom detta område baseras på hur putsningsbeteenden och socialt putsande ser ut hos fladdermöss. Exempel på andra sociala beteenden såsom altruistiska beteenden eller andra liknande beteenden som medför fördelar för en eller flera fladdermöss tas upp.

Altruistiska beteenden hos fladdermöss

Det sociala beteendet, ömsesidigt altruism, är mest studerat hos egentliga vampyrer, *Desmodus rotundus*, bland däggdjur. Framgångsrika vuxna födosökande stöter upp blodmål till icke framgångsrika individer. Vuxna hanars altruistiska beteende hos de egentliga vampyrerna har studerats av forskarna Denault & Mcfarlane (1995). De egentliga vampyrerna i experimentgruppen hade låg släktskap. Det låga släktskapet är också ganska vanligt hos denna art i det vilda. I gruppen med två hanar och fyra honor observerades hur ofta hanarna delade med sig blod till de andra individerna i gruppen. Bägge hanarna stötte upp blod till varandra, där ena hanen mottog blod en gång och den andra två gånger. Ena hanen stötte upp blod en gång till en hona medan den andra hanen inte stötte upp blod till en hona även när han erbjöd sig till det. Denault & Mcfarlane (1995) fann ingen signifikant korrelation mellan släktskap och uppstötning av blodmål. Deras observationer visade att icke-aggressiva sociala interaktioner samt att förhållanden mellan hane och honor var betydligt vanligare än vad som tidigare rapporterats hos egentliga vampyrer. Även aggressiva interaktioner mellan hane-hona var också mer vanligt förekommande. Vuxna honor observerades också dela med sig blod till vuxna hanar, vilket enligt Denault & Mcfarlane (1995) inte heller rapporterats tidigare. Wilkinson (1985) observerade antalet bloduppstötningar och upptäckte att de flesta bloduppstötningar skedde mellan en hona och dess avkomma. Ungar stötte inte upp blod förs 8 månaders ålder. När hona och avkomma par samt ungar under 8 månader vart uteslutna, återstod det 28 observation av totalt 110 där bloddelningar förekom mellan andra släkt och obesläktade individer.

Honor hos vanlig spjutnäsa, *Phyllostomus hastatus*, bildar hongrupper där de håller ihop i en grotta (Porter & Wilkinson 2001). Denna sociala organisation med kluster hos vanlig spjutnäsa är uppbyggd av obesläktade honor. Varje harem bestod av omkring tjugo honor och en hane. Oftast var denna hane far till de flesta, om inte till alla avkommor som var födda av honor i samma harem. Ibland bestod vissa harem av två hanar. Hanar verkar inte ha någon roll i gruppbildningen av honor. Förmodligen uppstod dessa grupper genom honors aktiva samarbete med varandra vid födosökning, exempelvis vid kommunikation med varandra om var det finns en oupptäckt födokälla. Honliga gruppssammansättningarna visats sig vara stabila och få honor gjorde ett gruppbyte. Många honor höll ihop i samma grupp i många år (McCracken & Bradbury 1981). Dräktiga honor hos vanlig spjutnäsa tajmar sina födslar så att de föder inom samma tidsram. I en studie där Porter & Wilkinson (2001) observerade födslar hos vanlig spjutnäsa födde 98,3 % av honorna i grottan inom en 30-dagarsperiod. Vanligen var födslarna synkroniserade inom 19 dagar inom varje grupp. Antalet födslar låg mellan 4 och 22 fladdermössungar per år inom varje grupp. Födelsynkronisering inom en grotta bevisas genom att det är betydligt större variation i födelsedatumen mellan grupper än inom grupper i en grotta (Porter & Wilkinson 2001). Hos mexikansk veckläppsfladdermus, *Tadarida brasiliensis mexicana*, finns det också en hög synkronisering av födslar där över 90 % av honorna föder inom en 15-dagarsperiod (Davis *et al.* 1962, McCracken & Gustin 1991). Under fem dagar födde två tredjedelar av honorna hos mexikansk veckläppsfladdermus (Davis *et al.* 1962). Exempelvis hade 14 % honor fött sin avkomma ett visst datum och nio dagar senare hade 94 % av 647 andra honor från samma grotta också fött (McCracken & Gustin 1991). Alla honor hos *Nycticeius humeralis* födde inom 20 dagar under ett år medan följande år födde de inom 14 dagar (Wilkinson 1992). Könsfördelningen av nyfödda fladdermössungar hos vanlig spjutnäsa var inte signifikant skev, dock fanns det lite fler honor än hanar (Porter & Wilkinson 2001). Samma mönster i könsfördelningen fanns också hos mexikansk veckläppsfladdermus (Davis *et al.* 1962).

Miljön verkar påverka variationen av födelsesynkroniseringar. Porter & Wilkinsons (2001) studie visade att reproduktionstajming följer starka effekter av nederbördsmonstren, som skiljer sig mellan år och i de olika grottolokalerna. Medeltalet för födelsedatum skiljer sig signifikant mellan år och bland olika grottor. Bland grupper inom en grotta är mönsterskillnaderna av födelsedatumens medelvärde samma bland alla grottor. Honor som överförs till en ny grupp visar sig hamna utanför synkroniseringen hos deras tidigare grupp och lyckats tjäma den nya gruppens förlösningdatum. Detta visar att reproduktionssynkronisering kan ske inom ett år när de ansluter sig till en ny grupp. Födelsestajmingen kan inte förklaras av temperaturförändringar då honor som flyttades till kallare klimat föddes tidigare på året än honorna från deras tidigare grupp (Porter & Wilkinson 2001). Resultaten bevisar starkt att sociala signaler påtagligt ändrar reproduktionstajmingen hos vanlig spjutnäsa. Det resulterar också en större födelsesynkronisering än om man endast tillräknar miljömässiga faktorer. Hos stor hästskonäsa, *Rhinolophus ferrumequinum*, har forskarna Ransome & McOwat (1994) följt bland annat födelsedatum under många år. Studien visar att klimatet har stor påverkan på födelsedatum som varierar från ett år till en annan. Dock har födelsedatum under ett och samma år visat sig vara synkroniserad och väldigt lik populationer från andra lokaler. Porter & Wilkinson (2001) studie visade att medelvärdena av födelsedatum för grupper inom grottor under två år var positivt korrelerad. Detta indikerar ett bibehållande av födelseordning bland grupperna. Olikheter i medelfödelsedatum mellan grupper inom grottor kan bero på vissa stabila kännetecken i gruppen. Det kan till exempel vara ordnade reproduktionsordningsföljder eller skillnader i tillgång på födosökningsområden hos de olika grupperna. Dock fann författarna ingen positiv korrelation för två andra år. Detta indikerar att hög synkronisering inom en grupp inte alltid kan relateras till bibehållande av förhållanden mellan födelseordningar hos grupper i en grotta. Det har föreslagits att lokala miljöeffekter inte helt kan förklara födelsesynkronisering inom grupper under denna period. Det kan vara vissa andra speciella faktorer för sociala grupper, som troligtvis sociala signaler, som hjälper till att samordna reproduktionen hos fladdermösshonor (Porter & Wilkinson 2001).

Redan några dagar efter de första födslarna hos mexikansk veckläppsfladdermus, *Tadarida brasiliensis mexicana*, var grottornas väggar och tak fulla med kluster med upp till flera hundra fladdermössungar. På en enda kvadratmeter fanns det 4000 fladdermössungar och barnkrubbornas area var från 10 till över 100 kvadratmeter (McCracken & Gustin 1991, Figur 1). De nakna fladdermössungarna kan i dessa täta kluster hålla värmen trots att deras inre automatiska reglering av kroppstemperaturen är dålig utvecklad. Ungarna värmer varandra genom överföring av värme från kroppsytan till kroppsytan, tillsammans utstrålar de också värme till luften vilket gör att temperaturen stiger inne i grottorna. Denna altruistiska sociala värmning (Kerth 2008) gynnar fladdermössungars tillväxt (Davis *et al.* 1962). Temperaturen stiger i proportion till antalet fladdermössungar. Klimatet inne i grottorna påverkades också av temperaturen under sommaren (Davis *et al.* 1962). Vid två till fyra veckors ålder börjar fladdermössen få päls och vid omkring 6 veckors ålder blir de täta klustren utglesade när ungarna börjar flyga (Davis *et al.* 1962, McCracken & Gustin 1991). Fram tills att fladdermössungar avvandades, fanns det en märkbar separation av rastningslokalerna mellan vuxna honor och deras avkomma. I en undersökning där fladdermöss fångades in vid ett övernattningsområde påträffades få hanar och 96 % av de infångade var antingen dräktiga eller ammande honor (McCracken & Gustin 1991).



Figur 1. Fladdermusungar och en hona hos mexikansk veckläppsfladdermus, *Tadarida brasiliensis mexicana*. Bilden återgiven med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren: Merlin D. Tuttle, Bat Conservation International, www.batcon.org.

Kunz *et al.* (1994) presenterar en annan form av altruism hos rodriquesflyghund, *Pteropus rodricensis*, där en mottagare får fördelar genom hjälp av en givare. I denna situation får en dräktig hona som ska föda assistans och vård av en icke reproducerande hona. Hjälparen assisterar den dräktiga honan genom hela födseln. Den dräktiga honan ställde sig inte i födsel position, det vill säga med fötterna ned, först efter att en hjälpare hona ställde sig i den positionen. Detta var förmodligen för att demonstrera för den dräktiga honan. Periodvis slickade hjälparen på honans kön tills avkomman visade sig. Den hjälpare honan höll om den dräktiga honan med utsträckta vingar tills fladdermusungen var född. Ungen assisterades upp av hjälparen på den nyblivna moderns rygg. Modern putsade och slickade sig själv och med några minuters mellanrum slickade hon även ungen och hjälparen. Denna observerade födsel tog 1 timma och 43 minuter och den hjälpare honan hjälpte den dräktiga honan i omkring två och en halv timma. Hjälparen fläktade även modern under födseln och efter födseln vände de sig båda med huvudet nedåt och fläktade med vingarna tillsammans. En annan närliggande hona fläktade med vingarna när hjälparen var upptagen med att putsa den nyblivna modern. Tre andra honor befann sig närheten av den dräktiga honan under hela födseln och visade intresse. Två hanar som befann sig längre bort från honorna verkade ha en skyddande uppgift då de intog skyddsposition när de

kände sig hotade av forskarna. Den mindre hanen gick fram till den nyblivna mamman kort efter ungens födelse. Hos starkt sociala fladdermöss kan liknande beteenden vara vanliga. Denna sociala organisation visar att samhörigheten i en grupp med fladdermöss är en viktig släktskapsfunktion. Tidigare sociala interaktioner, och även andra faktorer som exempelvis ålder och erfarenhet, kan också påverka om en hona är mer mottaglig för ett altruistiskt beteende (Kunz *et al.* 1994). Honor hos *Antroxous pallidus* är kända för att sitta barnvakt åt andra honors ungar (översikt Beck & Rudd). Hos *Nycticeius humeralis* ammar ibland honor andra individers ungar. Oftast sker detta när fladdermössungar fortfarande håller på och lär sig att födosöka själva (Wilkinson 1992). Honor ammade sin avkomma under de två första veckorna och sedan ammade de andra honors ungar som kom fram och tiggde mjölk (Watkins & Shump 1981). Första gången en unge ammade av en annan hona än sin moder var först åtta dagar efter att den hade fötts. Fladdermössungar blev mest kollektivt ammade omkring två veckor innan de avvandades. Även när honors egna avkommor hade mer än tillräckligt mjölk kan man tänka sig att honor ammade någon annans unge för att själv uppnå en lättare kroppsvikt. Honor föredrar inte mer att amma fladdermössungar från sin egen koloni framför ungar från en annan koloni, antagligen på grund av att hon inte är mer släkt med ungar från den egna kolonin. Släktskap inom en koloni är låg och därmed är de flesta ungar obesläktade med honorna. Honor som lyckas med födosökning kan producera mer mjölk än andra. En mutualistisk hypotes är att fladdermössungar som stöts bort av en hona, söker sig till andra honor i kolonin för att dia. En hona som har bättre kondition än en med låg kroppsvikt kan acceptera och amma en annan honas fladdermössunge om ungens överlevnad positivt bidrar till deras överlevnad. Hona själv drar också direkta fördelar när hon delar med sig mjölk till en sökande hungrig unge och hon vinner på det ur energisynpunkt då hon blir lättare inför nästa flygtur. När en hona ammar kan hon hålla igång mjölkproduktionen så att hon har mjölk om hennes avkomma skulle behöva mjölk vid ett senare tillfälle. Detta beteende förhindrar också infektioner hos ammande honor (Wilkinson 1992). Fladdermössungars ålder bestämde hur länge en unge diade hos *Nycticeius humeralis*. För varje dag från åtta dagars ålder minskade mjölkintaget med en minut och varade omkring 40 minuter dag åtta (Wilkinson 1992).

Sociala grupper kan bilda komplexa sociala system (Couzin 2006). Många fladdermössarter som exempelvis jättefladdermus (*Nyctalus lasiopterus*), *Tadarida australis* och brun fladdermus (*Eptesicus fuscus*) bildar fission-fusionsdynamik (Popa-Lisseanu *et al.* 2008, Rhodes 2007, Willis & Brigham 2004) som innebär att ett antal eller grupper av fladdermöss går ihop och bildar en större grupp, eller så kan en större grupp dela upp sig till flera undergrupper beroende på förhållandena, exempelvis kan konkurrens om födoresurser begränsa gruppstorlek (Popa-Lisseanu *et al.* 2008). Fladdermöss byter övernattningsställen och hos *Antrozous pallidus* sker det med några dagars mellanrum under sommaren. Även dräktiga och ammande honor byter lokaler hos denna art, dock förflyttade sig ammande honor en kortare sträcka (Lewis 1996). Sociala band mellan samhörigheten i en grupp kvarhålls vid byte av övernattningslokal. Att bilda nya mindre grupper och sedan hopslagning av dessa kanske är ett sätt att genom kommunikation med andra fladdermöss i kolonin maximera informationsutbytet (Popa-Lisseanu *et al.* 2008). Fladdermöss tillbringade nätterna i övernattningslokaler även när de inte var där under dagstid (Rhodes 2007). Att kvarhålla gruppstabiliteten är troligen energikostsamt vid ett lokalbyte. Lokalbyte kan också vara ett sätt att minska ektoparasitnivån då detta samband var positivt korrelerat (Lewis 1996).

Putsningsbeteenden och socialt putsande hos fladdermöss

När fladdermöss putsar sig använder de sig av olika putsningsbeteenden beroende på var på kroppen de putsar sig (ter Hofstede *et al* 2004). Putsning hos fladdermöss innebär att de hänger i det ena bakbenet medan de med hjälp av andra foten stryker och kammar päls och skinn (Tyrell & Herron 2002). Kamningen sker i snabba upprepande tag. På detta sätt kan de putsa huvud, vingar och hela sin dorsala och ventrala sida på sig själva eller på någon annan (Tyrell & Herron 2002, ter Hofstede & Fenton 2005). Kroppsytan och vingar slickar de rent och ibland sträcker de ned huvudet till foten för att slicka mellan tårna. Bakklorna trimmas genom att foten lyfts fram till munnen där de tuggar på klorna eller skrapar över de nedre framtänderna (Tyrell & Herron 2002, ter Hofstede & Fenton 2005). Putsningsperioden hos exempelvis *Megaderma spasma* brukar vara i några minuter, då de börjar med att putsa sig först i ansiktet sedan bröst och resten av kroppen (Tyrell & Herron 2002). Självputsning innebär att fladdermusen putsar sig själv. Putsningen kan också vara ensidig, det vill säga fladdermusen putsar en annan fladdermus, eller ömsesidig, vilket innebär att två fladdermöss putsar varandra samtidigt. Summan av ensidig och ömsesidig putsning är social putsning (Wilkinson 1986). Social putsning har observerats exempelvis hos *Pteropus livingstoni*, vanlig spjutnäsa (*Phyllostomus hastatus*), egentlig vampyr (*Desmodus rotundus*) och *Phyllostomus discolor* (Tyrell & Herron (2002), Wilkinson 1986). Men alla grupplevande fladdermöss putsar inte socialt, t.ex. *Carollia perspicillata* och *Artibeus jamaicensis* som är neotropiska fruktätande fladdermöss och tillhör samma familj som *Phyllostomus* och *Desmodus* (Wilkinson 1986). Inte heller liten falsk vampyr (*Megaderma spasma*) putsar socialt (Tyrell & Herron (2002). Putsningsmönster hos egentlig vampyr, *D. rotundus*, har studerats av Wilkinson (1986). Studien visade att självputsning är mycket vanligt hos båda könen och i alla åldersklasser. Självputsning är tio gånger vanligare än ensidig eller ömsesidig putsning.

Självputsning och social putsning verkar ha olika funktioner då ingen signifikant korrelation hittats mellan dessa i studien av Wilkinson (1960). Resultaten tyder på att självputsning, men inte social putsning, sannolikt fungerar som kontroll av ektoparasiter. Fladdermöss från olika rastningsträd fångades in och mängden flugor och löss noterats (Wilkinson 1985a). Det synes som om fladdermöss som lever i mer infekterade ekoparasitträd putsar sig mer frekvent än andra (Wilkinson 1986, ter Hofstede & Fenton 2005). Oavsett kön eller ålder putsade sig alla fladdermöss som blivit utsatta för samma ektoparasiter i lika stor utsträckning (Wilkinson 1986). Putsningsbeteendet hos fladdermöss och mängden ektoparasiter som de blir utsatta för beror på deras rastningsställen. Putsningsbeteende skiljer sig mellan fladdermössarter. Hos den lilla *Artibeus* skedde putsning signifikant oftare i form av slickning än hos *Glossophaga soricina* och *Sturnira lilium*, där de tillbringade mer tid åt att putsa sig genom kamning (ter Hofstede & Fenton 2005). Det verkar som om putsningsbeteendet hos fladdermöss som blivit utsatta för ektoparasiter bero på var på fladdermusen ektoparasiterna sätter sig. De flesta fladdermössflugor trivs bäst i päls medan kvalster föredrar att sätta sig på vingmembranen. Därmed fungerar kamning förmodligen som borttagning av fladdermössflugor som finns i pälsen hos fladdermöss och slickning används mer för putsning av vingmembranen (ter Hofstede & Fenton 2005, ter Hofstede *et al* 2004).

Mängden tid fladdermusen spenderade på självputsning jämfört med vila visade sig bero på det rastningsträd som fladdermusen höll sig i. Dock påverkade inte rastningsträden hur mycket tid fladdermössen lade på självputsning jämfört med ömsesidig putsning (Wilkinson 1986). Social

putsning däremot förklaras av släktskapsnivån och sambehörigheten mellan en grupp fladdermöss. De fladdermöss som bildar en grupp i träden var relaterade genom släktskap eller annan samhörigheten. Detta påverkade den tid som ägnades åt ömsesidigt putsande. Ömsesidig putsning varierade hos könen. Hanar deltog nästan aldrig i den sociala putsningen (Wilkinson 1986). Dock observerade Denault & McFarlane (1995) att ömsesidig social putsande mellan hanar hos egentlig vampyr var relativt vanligare än vad som tidigare rapporterats. Wilkinsons (1986) studie visade att mängden ensidig putsning berodde på både släktskap och samhörigheten, med signifikanta interaktioner mellan ålder och kön av givare och ålder och kön av mottagare. När Wilkinson (1986) tog bort mor och avkomma från data ökade effekten av samhörigheten betydligt och effekten av släktskapet minskade kraftigt. Effekterna av ålder och kön ökade också när mor och ungar togs bort och en signifikant interaktion observerades mellan givaren och mottagaren, förmodligen på grund av att mödrar putsar sin avkomma mer än andra vuxna putsar ungar. Honor och ungar putsade både nära släktingar och samhörighetsmedlemmar oftare än förväntad av slump. Individer som inte var släkt med varandra visade ingen korrelation mellan ömsesidigt putsande och samhörigheten (Wilkinson 1986). Korrelationen mellan ensidig putsningsnivå och släktskap är starkare än mellan ensidig putsningsnivå och sambehörigheten. Detta antyder att ensidig putsning kan ha en annan funktion än ömsesidig putsning (Wilkinson 1986).

Socialt putsande kan påverka ektoparasitnivån men det finns troligen andra funktioner som är viktigare för socialt putsande än borttagning av ektoparasiter. Ungar av egentlig vampyr börjar putsa sig själva vid en månaders ålder. Om social putsning inte fungerar som kontroll av ektoparasiter bör man försöka förklara den höga nivån av ensidig och ömsesidig putsning mellan mor och avkomma. Den sociala putsningen mellan mor och avkomma underlättar möjligen igenkännandet mellan dem (Wilkinson 1986). Vanlig spjutnäsa putsar också varandra inne i grottor. Detta sociala beteende underlättar igenkänning mellan medlemmarna i en grupp eftersom de flesta är släkt på håll (McCracken & Bradbury 1980).

Social putsning kan vara ett sätt för honor som stöter upp mat till sina ungar att få information om en unges födostatus, exempelvis hos vanlig spjutnäsa. Hos egentlig vampyr är socialt putsande korrelerad med uppstöttningsnivån, och sker ofta före en uppstötning, därför föreslår Wilkinson (1986) att detta beteende har med födodelning att göra. Hos egentlig vampyr sker mycket av putsandet av ungar under vingarna nära magen vilket förmodligen är en mekanism för att upptäcka om ungarna har lyckats att få i sig en tillräcklig stor mängd blodmål. Vid social putsning uttrycks information före men inte efter en bloddelning till både givaren och mottagaren. Det fanns en signifikant korrelation som stödjer detta funktionella förhållande mellan uppstöttningsmättet av medlemmar i gruppen och måttet av putsande av andra fladdermöss. Denna korrelation fanns även när mor och ungar var uteslutna (Wilkinson 1986). Detta förhållande mellan social putsning och födodelning hos vampyrer är unikt. Andra fladdermöss kan ha liknande skäl till att de putsar varandra socialt (Wilkinson 1986).

Kommunikationssignaler vid sociala beteenden

Ekolokalisering, är ett känt begrepp hos bland annat fladdermöss där de utstöter sonarljud för att sedan analysera dess reflekterade eko (Moss 2001). Med hjälp av ekopejling som det också heter, får fladdermöss en tredimensionell uppfattning av den rumsliga omgivningen och kan därmed orientera sig. En annan viktig funktion av ekolokalisering är vid jakt av byte då fladdermössen med hjälp av det eko som kommer tillbaka kan detektera, evaluera och spåra insektsbyte (Schnitzler *et al.* 2003). Akustisk information från olika multipla sonarmål som exempelvis grenar, väggar och insektssvärm, uppfattas av fladdermöss och på grund av att dessa sonarmål kommer från olika håll och befinner sig på olika avstånd, måste dessa eko organiseras av fladdermusen för att ge en lyckad jakt eller en bra uppfattning av omgivningen (Moss 2001). Fladdermöss kan också genom att tjuvlyssna på ljudsignaler från andra individer erhålla information. Detta testades i en observationsstudie av Barclay (1982), där han spelade upp ekolokaliseringssljud för *Myotis lucifugus*, i olika situationer och miljöer. Fladdermöss svarade på ljudet från högtalaren genom att närma sig ljudet. Fladdermössen reagerade från 10 meters avstånd och närmade sig till 1-2 meter framför högtalaren där de cirkulerade ett antal gånger, och bytte riktning och hastighet. Vid jakt på insektsbyte svarade *M. lucifugus* även på ekolokaliseringssljud från en annan fladdermusart, *Eptesicus fuscus*. Dessa två arter har en överlappande diet men har olika i ekolokaliseringssljud. Individer som närmade sig en födosökande grupp fick upp till 50 gånger större upptäckningsbredd vid jakt av byte än om individen enbart skulle lita på sin egen ekolokalisering (Barclay 1982).

Utöver ekopejling har fladdermöss andra läten som de använder sig av. När fladdermöss kommunicerar med varandra utstöter de sociala akustiska signaler (Fenton 1994). Dessa sociala rop är mer intensiva och variabla samt har en lägre frekvens än ekolokaliseringssignaler (Fenton 1994, Carter *et al.* 2008). Akustiska signaler som produceras för individens egna bruk är mindre variabla än sådana signaler som används för att växelverka med andra individer. Dessa akustiska signaler som produceras för fladdermusen själv anses också vara mer pålitliga. Men även ökande växlingar vid kommunikation med andra indikerar hög trovärdighet i signalerna (Fenton 1994). Sociala rop har en social funktion i intraspecifik kommunikation. Barlow & Gareth (1997) visade i en studie att sociala rop hos dvärgfladdermus, *Pipistrellus pipistrellus*, ökade i samband med att insektsdensiteten minskade. Detta stödjer att fladdermöss använder sig av sociala rop för att skrämman bort andra individer för att skydda sitt födoställe med otillräckligt med insekter (Barlow & Gareth 1997).

Med hjälp av information från ekolokaliseringssignaler kan fladdermöss bestämma könen av andra fladdermöss från en måttlig distans. Denna information förväntas vara viktigt i sexuellt beteende och parning. Honor hos brun fladdermus har i en beteendestudie visat att de kan urskilja på könen med hjälp av ekopejlingssignaler av en individ. De svarade olika på ekolokaliseringssignaler från hanar och honor. Honornas signaler minskade i svar när de hörde ekolokaliseringssignaler från en okänd vuxen hona. När honorna hörde signaler från en okänd vuxen hane minskade inte mängden signaler (Kazial & Masters 2004). Dock fann Kazial *et al.* (2001) inga skillnader i sina analyser mellan signaler från vuxna honor och hanar.

Den låga frekvensen i de sociala ropen gör att ljudet färdas i långa sträckor (Carter *et al.* 2008, Fenton 1994). Sociala rop hos vuxna *Diaemus youngi* (vit-vingad vampyr) är i strukturen lika många andra fladdermusarters rop som utstöts av ungar (Carter *et al.* 2008), så kallade

isoleringsrop. Dessa isoleringsrop som utstötts av ungar är unika för varje individ då det finns tillräckligt med individuell variation i de akustiska parametrarna från isoleringsropen (Knörnschild & Von Helversen 2008). Carter *et al.* (2008) kom fram till att isolerade vuxna fladdermöss attraherar artfränder via sociala rop och framlockar växelsång i respons. När fladdermöss var rumsligt isolerade och kunde höra varandra, ropade de upprepande gånger och växelsång i omgångar skedde samtidigt. *D. youngi* verkar växelverka isoleringsrop på ett duettliknande sätt. Denna studie resulterade att forskarna kom fram till det första beviset för växelsång hos vuxna fladdermöss (Carter *et al.* 2008). Forskarna visade också att det fanns en individuell variation i ropstrukturen samt att individernas identitet kunde urskiljas på enbart de sociala ropen. Sociala rop hos *Diaemus youngi* fungerar därmed som kontaktrap och med hjälp av växelsång kan fladdermössen identifiera och hitta varandra på håll. Att som lyssnare svara på växelsång kan vara fördelaktigt för individen, och genom att använda sig av gensvar får lyssnaren aktivt fram uppdatering av akustiskt information. Lyssnare som svarar snabbt ökar roparens signaliseringsnivå och kompletterande signaler av roparens lokalisering och identitet (Carter *et al.* 2008). Social växelsång framförs året om av både hane och hona hos fångade fladdermöss (Carter *et al.* 2008). I studien av Carter *et al.* (2008) producerades inte växelsång enbart när *D. youngi* var isolerade utan också när de kom ut från sina holkar och i vissa sociala dominanta interaktioner. Författarna föreslår att det krävs fler studier för att kunna bestämma hur *D. youngi* använder sociala rop i det vilda. This article is not included in your organization's subscription. However, you may be able to [access this article](#) under your organization's agreement with Elsevier. De sociala ropen var inte korrelerade med tillgången av föda. Sociala rop framkallades inte heller vid störning tillskillnad mot alarmrop, utan slutade när en person dök upp (Carter *et al.* 2008).

Kännetecknen i ungars isoleringsrop påverkas starkt av åldern (Bohn *et al.* 2007). När fladdermusungar hos stor fladdermus och vanlig spjutnäsa blev äldre minskade isoleringsropens varaktighet och intervall medan dess frekvens ökade (Knörnschild *et al.* 2007; Bohn *et al.* 2007). Stor fladdermusungar äldre än 19 dagar utstötte rop som liknade starkt en vuxens sociala rop (Knörnschild *et al.* 2007).

Isoleringsropen hos tvillingsyskon hos stor fladdermus, *Nyctalus noctula*, visade sig vara mer lika varandra än hos obesläktade ungar (Knörnschild *et al.* 2007). Fladdermusungars isoleringsrop hos *Saccopteryx bilineata* har till skillnad mot andra fladdermusarter visats vara komplexa och flerstaviga, det vill säga att enkla stavelser förenas gradvis till en sammansatt signal. I slutet av en sammansättning i ett isoleringsrop kodas den mest signaturrika informationen (Knörnschild & Von Helversen 2008).

När tvillingsyskonungar hos stor fladdermus blev äldre kvarstod likheten i isoleringsropen mellan dem. En obesläktad unges rop blev mindre lik tvillingarnas, då de vokala signaturerna i isoleringsropen blev mer urskiljbara med åldern. Isoleringsrop kan förmodligen visa anknytning till en viss social grupp, exempelvis tvillingpar, och inte enbart individens identitet (Knörnschild *et al.* 2007). Individer i en social grupp hos vanlig spjutnäsa, *P. hastatus*, producerade isoleringsrop som var mer lika i spektra och spektrot temporaladragen jämfört med icke gruppmedlemmar från andra sociala grupper. Detta indikerar att dessa dragen förmodligen är ärftliga (Bohn *et al.* 2007).

Ungars isoleringsrop är ett exempel på en igenkänningsignal mellan en hona och hennes avkomma. Ungars isoleringsrop bär troligen vokala signaturer som är lämpliga för att akustiskt förmedla igenkänning mellan mödrar och ungar (Knörnschild *et al.* 2007). Mödrar använder ungarnas isoleringsrop för att hitta och känna igen sina ungar (Carter *et al.* 2008). Honor av mexikansk veckläppsfladdermus, *Tadarida brasiliensis mexicana*, visar på komplexiteten i igenkänningen mellan hona och avkomma. En kort tidsperiod efter att honan fött sin avkomma lämnar hon sin avkomma tillsammans med miljontals andra ungar. Barnkrubban besöks av fladdermöss honor två gånger om dagen för att amma (Davis *et al.* 1962). Dessa honor börjar söka efter sin avkomma så fort de har landat i barnkrubban. Honan vokaliserar flera gånger innan hon börjar krypa över och genom den massiva ungmassan. Oftast stannar de upp i korta stunder innan de kryper vidare för att intensivt utstötta ljud. När fladdermössungar uppfattar att det finns vuxna honor i barnkrubban utstöter de isoleringsrop som blir mer intensiva jämfört med om det inte finns någon vuxen i närheten. Fladdermössungar förflyttar sig mot den närmaste honan i ett försök att fästa vid hennes bröst och få mjölk (McCracken & Gustin 1991). Enligt Davis *et al.* (1962) väljer inte modern vem hon ska amma utan ger mjölk till de två första aggressiva ungarna som tycks ha hittat sin mamma. Fladdermösshonor avvisar fladdermössungar som hon inte finner intresse i och blockerar dem genom vingslag. Bitning och rivning med hjälp av bakfoten förekommer också. Trots detta kan ungar ändå lyckas fästa vid bröstet en kort stund. Även när honor var upptagna med att amma en unge försökte andra ungar fästa sig vid andra bröstet för att få mjölk (McCracken & Gustin 1991). Endast 22 procent av 78 fladdermöss som besökte barnkrubban accepterade att amma en unge, medan resterade honor flög iväg. I en annan undersökning med 97 andra honor valde 32 % att amma (McCracken & Gustin 1991). Genetiska studier på fladdermösshonor som ammar och på deras fladdermössungar har visat att det är omöjligt för mödrar att alltid hitta just sin avkomma i barnkrubborna, ändå lyckas honorna amma sin avkomma så ofta som 83 % av gångerna (McCracken 1984). Senare studier har visat att honor kan urskilja sin egen avkomma från andra ungar genom olika signaler.

Fladdermöss honor verkar ta emot akustiska signaler eftersom deras ekolokaliseringsrop återföljts av öronryckningar (McCracken & Gustin 1991). Igenkänning mellan mor och unge har undersökts hos *Saccopteryx bilineata* av Knörnschild & Von Helversen (2008) med hjälp av ljudkomponent. Ungar hos *S. bilineata* ger alltid ifrån sig flerstaviga isoleringsrop där de uppehåller sig under dagen. När mödrar närmar sig barnkrubban ger de ifrån sig ekolokaliseringsvibrationspulser som sätter igång ungars ropbeteende (Knörnschild & Von Helversen 2008). Detta gör att ungens lokalisering blir känd för vilken hona som helst som passerar förbi och som kan vara dess moder. Detta kan förklaras enligt Knörnschild & Von Helversen (2008) med att det inte finns någon adoptionsfördel för fladdermössungar att urskilja sin biologiska moder. När en hona söker efter sin avkomma kan hon genom att skicka ut ekolokaliseringssignaler få ett snabbt vokalt gensvar och också manipulera ungens ropnivå, riktning och/eller intensitet. När ungar hos *S. bilineata* närmade sin moder fick isoleringsropen inslag av tysta intervaller som minskade i längd i slutet av anropningen. Stimulans från en moders egen avkomma jämfört med en främmande unges rop frambringade fler vokala svar från modern, som svarade med kortare tidsfördröjning till sin avkomma (Knörnschild & Von Helversen 2008). Fladdermöss hos *Diaemus youngi* ökade ropningsnivån efter att ha mottagit

växelsång i gensvar. Detta bidrog till snabbare lokalisering och igenkänning av ungen (Carter et al. 2008). Även honor hos vanlig spjutnäsa, *Phyllostomus hastatus*, kan hitta och identifiera sina ungar med hjälp av isoleringsrop (Bohn et al. 2007). Det har observerats att när en fladdermusunge hos rodrigeflyghund, *Pteropus rodricensis*, föddes, började den utstöta ljud som lät som akustisk gråt (Kunz et al. 1994).

I ett experiment utfört av Bohn et al. (2007) spelade man upp det enklaste isoleringsropen, tvåtonsrop, för vanlig spjutnäsa-honor för att se om de kunde urskilja individers isoleringsrop från samma grupp eller från andra sociala grupper. I det vilda kan ungar hos vanlig spjutnäsa, *Phyllostomus hastatus*, producera tre eller flera noter som förmodligen också ger mer information till honor för urskiljning. Vanlig spjutnäsa-honor visade sig vara bra på att urskilja isoleringsrop av individer från samma och olika sociala grupper (Bohn et al. 2007). Urskiljning av ungarnas rop är korrelerad med roplikheter, och trots likheterna i ungars rop från samma sociala grupp, finns det tillräckligt med skillnad mellan ungars isoleringsrop för att honor ska kunna skilja på dem (Bohn et al. 2007). Baserad enbart på ungars isoleringsrop kan mödrar alltså skilja på egna och främmande avkomma. Men ungar kan inte urskilja sin biologiska moder från andra mödrars ekolokaliseringsvibrationspulser, detta trots att mödrar också kan urskiljas från varandra baserad på de akustiska parametrarna från ekolokaliseringsvibrationspulser (Knörnschild & Von Helversen 2008). Fladdermössungar visade i experiment utfört av Balcombe (1990) att de attraherades av vuxnas ekolokaliseringsrop oavsett om det var från den biologiska modern eller en främmande hona. De visade ingen större preferens för någon av honorna, det vill säga att de förmodligen inte kan känna igen sin egen moder. Trots detta kan man inte utesluta att ungar kanske kan känna igen sin moder via vokala signal (Balcombe 1990).

Den låga selektionen på ömsesidig igenkänning mellan mor och avkomma hos fladdermöss leder till en ensidig igenkänning. Detta kanske beror på att det inte är kostsamt med fel igenkänning eller för att igenkänningen är så enkel att det räcker om modern urskiljer igenkänningen (Knörnschild & Von Helversen 2008). I ett experiment spenderade fladdermushonor mer tid på den sida där deras avkomma fanns i jämförelse mot den sida där en främmande fladdermössunge befann sig. Även om denna skillnad i detta fall inte var signifikant har honor en signifikant preferens för sina biologiska avkommor och kan urskilja isoleringsrop från sina ungar utan att ta stöd av någon annan sensorisk signal. I situationen när honor av mexikansk veckläppsfladdermus landar på kanten av barnkrubban och kryper genom klustret av ungar behöver förmodligen honor mer än enbart vokala stimuli för att kunna känna igen en specifik unge (Balcombe 1990). När en hona har lyckats i sitt sökande efter sin avkomma visar hon tydligt intresse genom att röra avkommans huvud med sitt tryne. Vid denna kontakt som varar i flera minuter eller under en längre tid sker lukt- och vokalisationsutbyte. Sedan pressas fladdermusungen fram med hjälp av honans vinge mot hennes bröst så att ungen kan börja dia. Fladdermössungar får mjölk från bägge bröstet och bröstbyte assisteras av honan. Mjölkmåltiden varar omkring 9-28 min. Fladdermössungar sitter fast på grottans yta när de diar och under denna tid förflyttar sig hona och unge en kort distans (McCracken & Gustin 1991). Återföreningar mellan honor och avkomma filmades med hjälp av en infraröd kamera av forskarna McCracken & Gustin (1991) som föreslår att ömsesidig akustisk igenkänning sker då de har sett att fladdermusungar aktivt rör sig mot modern, och i en återträff flyttade sig en unge mer än den vuxna när de till och med var så långt som 40 cm ifrån varandra (McCracken & Gustin 1991). Vid sökande av sin avkomma använde honor av *Nycticeius humeralis*, akustiska ljud. Likaså hördes fladdermössungar ge ifrån

sig ljud. Honor hos *Nycticeius humeralis* befann sig i närheten av sin avkomma under de två första veckorna efter födseln och om en unge skulle falla ned på marken, även om det sällan hände, reagerade honan på ungens akustiska ljud och flög ned och hämtade upp ungen. Återhämtning av ungen skedde inom 3-6 minuter under de gånger som forskarna med flit placerade ungar på marken (Watkins & Shump 1981). Fladdermushonor hos denna art ammade inte en unge först efter att hon kände igen sin avkommas lukt. I ett experiment fick honor krypa runt och söka efter sin avkomma bland 14 andra ungar. Honor kröp omkring och luktade på de stillastående utspridda fladdermössungars ansiktsregioner. I denna test återförenades alla ungar med sin biologiska moder inom 20 minuter. Samma undersökning gjordes med lika många individer vid ett senare tillfälle, vilket visade sig att endast ett par blev återförenade och resten av honorna ammade vilken unge som helst. I denna undersökning verkade inte det heller att honorna luktade på ungarans ansiktsregion. Dessa två olika resultat förklaras med att efter en viss tid slutar honor med att endast amma sin egen avkomma utan accepterar vilken unge som helst som kommer fram till henne. Detta beteende sker när fladdermössungarna blivit mer rörliga. Av en slump har det också observerats under samma tidpunkt då honor började amma kollektivt, att en körtel som satt på undersidan av honans hake gått tillbaka till normalstor storlek (Watkins & Shump 1981). Kanske har denna körtel med doftfunktion att göra.

Diskussion

Många fladdermössarter är starkt sociala. Fladdermösshonor kan tillsammans bilda grupper som hjälper honorna att hålla sociala band som ger fördelar. Många av fladdermössens signaler tycks effektiva och väl integrerade, till exempel när fladdermösshonor placerar sin avkomma i en barnkrubba för att de ska hålla värmen, när de sitter barnvakt, ammar kollektivt eller ger vård vid födande.

Fladdermöss använder sig också av andra sinnesintryck än ekopejling och lukt. Vissa arter använder sig av synen mer eller mindre för att få en bättre uppfattning om omgivningen från en längre distans. Fladdermöss som livnär sig på frukt och nektar har oftast bättre syn än insektsätare (Eklöf 2003). Det vore intressant att studera i vilken utsträckning fladdermöss använder sig av synen som ett komplement till hörsel vid igenkänning mellan hona och avkomma. Förmodligen används olika sinnen olika mycket i olika situationer. Om en fladdermössart använder sig av synen i en större utsträckning kan man tänka sig att synen används för att orientera sig till ett specifikt landmärke, exempelvis till en grottvägg. Då ekolokalisering fungerar bättre på korta avstånd (Eklöf 2003) används detta sinne förmodligen mer när fladdermösshonor landat och kryper omkring bland fladdermössungar i sökande efter sin avkomma. Vid direktkontakt kan vissa fladdermösshonor gå på avkommans lukt (Watkins & Shump 1981). Flygandehundar saknar ekopejling och orienterar sig enbart med lukt och syn.

Att många fladdermöss i en grupp har låg släktskap med varandra visar också att samhörigheten är otrolig viktig. Vid de fall där altruistiska beteenden sker, exempelvis vid bloddelning eller vid vård vid födande, är det förmodligen extra viktigt att ha sociala band med samhörigheten. Det sociala putsning har nog som funktionen att underlätta igenkänningen mellan individer och hjälper till att bygga upp ett långvarigt förhållande. Kanske kommer fladdermöss ihåg dem som

de har varit tillsammans med i samma samhörighetsgrupper under långa tidsperioder och på så sätt kan minnas individer från en samhörighetsgrupp från flera år tillbaka. De kanske också minns vilka de en gång i tiden har fått hjälp av. Fler studier behövs för att få en större inblick i fladdermöss sociala liv. Dock har gjorts många upptäckter inom området och det vore intressant att utföra samma beteendestudier på flera olika fladdermusarter. Wilkinson (1988) undersökte flera sociala beteenden där ömsesidig altruism kan förekomma. Bloduppstöttningsbeteendet mellan två fladdermöss hos egenliga vampyrer, har uppfyllt flera kriterier för att räknas som ömsesidig altruism. Dock krävs det fler studier för att ta reda på om andra sociala beteenden såsom socialt putsande eller när honor ammar andra honors avkomma uppfyller kriterierna för ömsesidig altruism.

Tack

Ett stort tack till min handledare Håkan Rydin och mina medstudenter Cecilia Åldemo, Ebba Willerström och Robert Weimer för värdefulla kommentarer på tidigare version av denna översiktssuppsats. Jag vill också tacka Peg Lau Hee från Bat Conservation International som har gett mig tillstånd att använda ett fotografi tagen av Merlin D.

Referenser

- Ahlén, I., Nedinge, M. & de Jong, J. 2006. Agreement on the conservation of bats in Europe National implementation report from Sweden 2006. Naturvårdsverket.
http://www.naturvardsverket.se/upload/08_att_vara_ute_i_naturen/Fladdermoss/EurobatsNatRepSweden2006ny.pdf. Hämtad 2009-01-27.
- Balcombe, J.P. 1990. Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis Mexicana*. *Animal Behaviour* 39: 960-966.
- Barclay, R.M.R. 1982. Interindividual Use of Echolocation Calls: Eavesdropping by Bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 271-275.
- Barlow, K.E. & Gareth, J. 1997. Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. *Animal Behaviour* 53: 991-999.
- Beck, A.J. & Rudd, R.L. 1960. Nursery colonies in the pallid bat. *Journal of Mammalogy* 41:266-267.
- Bohn, K.M., Wilkinson, G.S. & Moss, C.F. 2007. Discrimination of infant isolation calls by female spear-nosed bats, *Phyllostomus hastatus*. *Animal Behaviour* 73: 423-432.
- Carter, G.G., Skowronski, M.D., Faure, P.A. & Fenton, B. 2008. Antiphonal calling allows individual discrimination in white-winged vampire bats. *Animal Behaviour* 76: 1343-1355.
- Davis, R.B., Herreid, C.F. & Short, H. L. 1962. Mexican Free-Tailed Bats in Texas. *Ecological Monographs* 32: 311-346.
- Denault, L.K. & Mcfarlane, D.A. 1995. Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* 49: 855-856.
- Fenton, M.B. 1994. Assessing signal variability and reliability: 'to thine ownself be true'. *Animal Behaviour* 47: 757-764.

- Janzon, L.Å. 2009. Fladdermöss. Naturhistoriska riksmuseet.
<http://www.nrm.se/sv/meny/faktaomnaturen/djur/daggdjur/fladdermoss.169.html>. Hämtad 2009-01-26.
- Kazial, K.A., Burnett, S.C. & Masters, W.M. 2001. Individual and group variation in echolocation calls of big brown bats, *Eptesicus Fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* 82: 339-351.
- Kazial, K.A. & Masters, W.M. 2004. Female big brown bats, *Eptesicus fuscus*, recognize sex from a caller's echolocation signals. *Animal Behaviour* 67: 855-863.
- Kerth, G. 2008. Animal Sociality: Bat Colonies Are Founded by Relatives. *Current Biology* 17: R742.
- Knörnschild, M., Von Helversen, O. & Mayer F. 2007. Twin siblings sound alike: isolation call variation in the noctule bat, *Nyctalus noctula*. *Animal Behaviour* 74: 1055-1063.
- Knörnschild, M. & Von Helversen, O. 2008. Nonmutual vocal mother-pup recognition in the greater sac-winged bat. *Animal Behaviour* 76: 1001-1009.
- Kunz, T.H., Allgaier, A.L., Seyjagat, J. & Calgiuri, R. 1994. Allomaternal care: Helper-assisted birth in the Rodrigues fruit bat, *Pteropus rodricensis* (Chiroptera, Pteropodidae). *Journal of Zoology* 232: 691-700.
- Lewis, S.E., 1996. Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 335-344.
- McCracken, G.F. 1984. Communal Nursing in Mexican Free-Tailed Bat Maternity Colonies. *Science* 223: 1090-1091.
- McCracken, G.F. & Bradbury, J.W. 1981. Social organization and kinship in the Polygynous Bat *Phyllostomus hastatus*. *Behaviour Ecology and Sociobiology* 8: 11-34.
- McCracken, G.F. & Gustin, M.K. 1991. Nursing Behavior in Mexican Free-tailed Bat Maternity Colonies. *Ethology* 89: 305-321.
- Moss, C.F. 2001. Auditory scene analysis by echolocation in bats. *Journal of Acoustical Society of America* 110: 2207-2226.
- Porter, T.A. & Wilkinson G.S. 2001. Birth synchrony in greater spear-nosed bats (*Phyllostomus hastatus*). *Journal of Zoology, London*. 253: 383-390.
- Popa-Lisseanu, A.G., Bontadina, F., Mora, O. & Ibáñez, C. 2008. Highly structured fission-fusion societies in an aerial-hawking, carnivorous bat. *Animal Behaviour* 75: 471-482.
- Ransome, R.D. & McOwat, T.P. 1994. Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperature. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 337-351.
- Rhodes, M. 2007. Roost fidelity and fission-fusion dynamics of white-striped free-tailed bats (*Tadarida australis*). *Journal of Mammalogy* 88: 1252-1260.
- Schnitzler, H.U., Moss, C.F. & Denzinger, A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution* 18:386-394.
- Simmons, N.B. 2005. Order Chiroptera. Pages 312-539 in Wilson D.E., Reeder D.M., eds. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- ter Hofstede, H.M. & Fenton, M.B. 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behavior of neotropical bats. *Journal of Zoology, London*. 266: 333-340.
- ter Hofstede, H.M., Fenton, M.B. & Whitaker, J.O. 1994. Host and host-site specificity of bat

- flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology* 82: 616-626.
- Tyrell & Herron. 2002. Chiropterans (Bats). Malayan False Vampire Bat (*Megaderma spasma*), Livingstone's Fruit Bat (*Pteropus livingstonii*). Behavioral Advisory Group Ethograms. <http://www.lpzoo.org/ethograms/ethoframes.html>. Hämtad 2009-01-17.
- Watkins, L.C. & Jr Shump, K.A. 1981. Behavior of the Evening Bat *Nycticeius humeralis* at a Nursery. *American Midland Naturalist* 105: 258-268.
- Wilkinson, G.S. 1986. Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* 34: 1880-1889.
- Wilkinson, G.S. 1985. The social organization of the common vampire bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 111-121.
- Wilkinson, G.S. 1988. Reciprocal Altruism in Bats and Other Mammals. *Ethology and Sociobiology* 9: 85-100.
- Wilkinson, G.S. 1992. Communal nursing in the evening bat, *Nycticeius humeralis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 225-235.
- Willis, C.K.R. & Brigham, R.M. 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: forest-dwelling big brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour* 68: 495-505.