

## Ökologie und Verhalten der Australischen Gespenst-Fledermaus, *Macroderma gigas* (Dobson, 1880) - ein Review

Von ERWIN KULZER, Tübingen

Mit 14 Abbildungen

Meinem Freund John Nelson gewidmet



Abb. 1 *Macroderma gigas*, die australische „Ghost bat“. Alle Aufn.: Prof. Dr. E. KULZER

## 1. Einleitung

Die Australische „Ghost bat“ (*Macroderma gigas*) ist die größte der fünf Arten in der Familie *Megadermatidae*. Sie erreicht eine Flügelspannweite bis ca. 60 cm (Unterarm bis 111 mm) und ein Gewicht bis etwa 165 g (MCKEAN & PRICE 1967, TOOP, in NELSON 1989). Damit gehört sie zu den größten Arten aller Mikrochiropteren. *Macroderma gigas* besitzt - wie die anderen Arten der Familie - extrem lange Ohren, die an ihrer Basis über den Kopf miteinander verbunden sind. (Abb. 1). Der gegabelte Tragus erreicht fast die halbe Ohrlänge. Auf dem Nasenrücken liegt ein hufeisenartiger Aufsatz mit einfachem Nasenblatt. Die großen Augen fal-



Abb. 2. Schädel von *Macroderma gigas* (größte Schädellänge hier 38 mm): Die gewaltigen Eckzähne, mit deren Hilfe die Beute festgehalten und getötet wird, fallen besonders auf.

len besonders auf. Die Fledermäuse besitzen ein dichtes und weiches Fell, das auf dem Rücken grau und auf der Bauchseite weißlich gefärbt ist.

Die Art wurde 1880 erstmals von DOBSON als „*Megaderma gigas*“ beschrieben. 1906 schlug MILLER den jetzigen Gattungsnamen „*Macroderma*“ vor. Gute Gründe dafür lieferten die Gebißmerkmale: Im Vergleich zu den anderen Arten der Familie besitzt *Macroderma* nur einen oberen Prämolaren (Abb. 2). Ihre Zahnformel lautet: I 0/2; C 1/1; PM 1/2; M3/3 = 26. Eine Übersicht über die wichtigsten Körpermaße findet sich bei DOUGLAS (1962). Eine Reihe anatomischer Besonderheiten, die v.a. mit der Ernährungsweise (Carnivorie) im Zusammenhang stehen, wurden von FREEMAN (1984) untersucht.

Die Form und die Eigenschaften der Flügel (Abb. 3) ermöglichen diesen Fledermäusen eine langsame und kontrollierte Annäherung an die Beutetiere (auch Rüttelflug). Die geringe Flügelbelastung befähigt sie dazu, auch schwere Beute, z. B. kleine Wirbeltiere, abzutransportieren (NORBERG & RAYNER 1987).

Während eines Forschungsaufenthaltes in Australien hatte ich Gelegenheit, diese faszinierenden Fledermäuse in ihren Lebensräumen zu beobachten und zu untersuchen. Einige davon haben in einer Voliere in unserem Institut in



Abb. 3. *Macroderma gigas* besitzt große Flügelflächen. Die geringe Flügelbelastung ermöglicht auch den Transport von schweren Beutetieren.

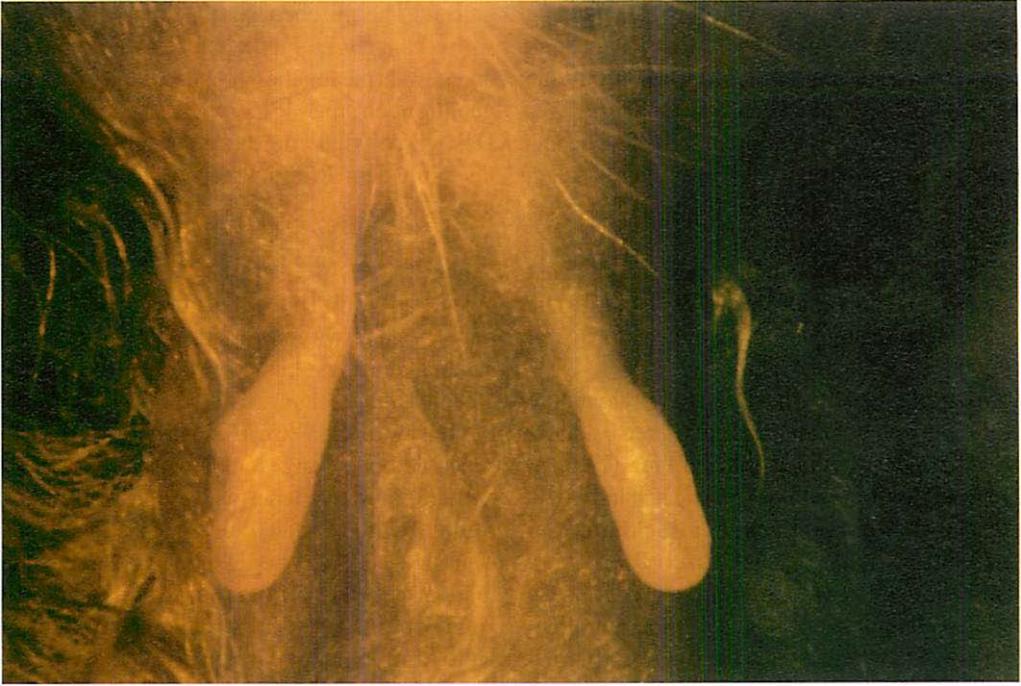


Abb. 4. Ein Familienmerkmal der *Megadermatidae* sind auch die großen „Haftzitzen“ in der Leistenregion. Im Gegensatz zu den Zitzen der Achselregion, die zum Säugen der Jungen dienen, werden die Haftzitzen von den Jungen nur zum Festhalten an der Mutter benützt.

Tübingen 20 Jahre überlebt. Sie boten Gelegenheit, ihre Lebensweise auch aus unmittelbarer Nähe kennenzulernen (Abb. 4, 6 ff.). Die v. a. in den beiden letzten Jahrzehnten veröffentlichten Untersuchungen über *Macroderma gigas* gaben den Anlaß dazu, Ökologie und Verhalten in Form eines Überblickes darzustellen (Übersicht bei NELSON 1989).

## 2. Areal und Habitate

*Macroderma gigas* bewohnt die tropischen Bereiche von Australien (Abb. 5), etwa nördlich von 28° S, sowie einige weitersüdlich gelegene Zonen in Westaustralien (HAMILTON-SMITH 1966, KOOPMAN 1984). Sie ist eine endemische Art des australischen Hauptlandes (HALL 1981). Fossile Funde stammen aus dem australischen Miozän und Pliozän (HAND 1984, 1987). Eine Übersicht über die frühere und heutige Verbreitung geben MOLNAR et al. (1984).

Die Gespenst-Fledermäuse zeigen eine Vorliebe für große Höhlen oder Bergwerkstollen mit stabilen Temperatur- und Feuchtebedingungen. Möglicherweise wählen die Tiere in verschiedenen Jahreszeiten auch unterschiedliche Vorzugstemperaturen. In nahezu allen Tagesquartieren wurden hohe Temperaturen und eine hohe Luftfeuchtigkeit gemessen. Die größte bekannte Kolonie mit über 500 Individuen befindet sich in der Region Pine Creek (etwa 200 km südöstlich von Port Darwin) in einer aufgelassenen Goldmine. Das Umland (Jagdhabitate) ist hügelig, teilweise offenes Waldland mit spärlichem Graswuchs oder gemischtes

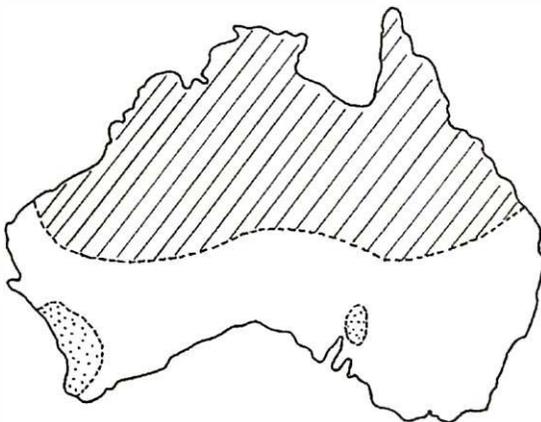


Abb. 5. Artareal von *Macroderma gigas* (nach HALL 1981). Schräg gestreift: gegenwärtige Vorkommen; punktiert: subfossile Funde.

Waldland mit nur geringer Bodendeckung (SCHULZ & MENKHORST 1986, PETTIGREW et al. 1986). Das Klima der Region ist durch eine ausgesprochene Trocken- und Regenzeit gekennzeichnet. Die mittlere jährliche Niederschlagsmenge beträgt 1200 mm; davon fallen 1100 mm von Dezember bis März (TIDEMANN et al. 1985).

Die mittlere monatliche Temperaturschwankt von 30 °C im November bis 24,5 °C im Juli. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt ca. 27,5 °C (PETTIGREW et al. 1986).

Im nördlichen Territorium sind drei weitere Kolonien mit mehr als 100 Individuen bekannt. Eine befindet sich in Westaustralien (**Pilbara Distrikt**) und eine weitere in Queensland (**Fitzroy Caves National Park**) bei **Rockhampton** sowie in den Höhlen am **Mt. Etna** (TOOP 1985). Auch aus den Tagesquartieren der Fledermäuse (an den Hangplätzen) liegen Temperaturangaben vor. PETTIGREW et al. (1986) geben für den Stollen in **Pine Creek** (112 m vom Eingang) eine Lufttemperatur von 26,4 °C an (rel. Feuchte 96 %). Im gleichen Stollen haben wir 1969 26 °C an den Hangplätzen von *Macroderma* gemessen (KULZER et al. 1970). Für die Höhlen im Küstenbereich von Queensland stellte TOOP (1985) Vorzugstemperaturen zwischen 23-26 °C fest.

### 3. Thermobiologie

Nach den Untersuchungen von LEITNER & NELSON (1966) sowie KULZER et al. (1970) gehört *Macroderma gigas* - wie auch die anderen Arten der Familie - zu den t r o p i s c h e n Fledermausarten. Sie kann ihre Körpertemperatur zwischen 35-39 °C regulieren. Unter Laborbedingungen geschieht dies in einem breiten Bereich der Umgebungstemperatur (0-35 °C). Es gibt keine Hinweise dafür, daß diese Fledermäuse tagsüber in Torpor gehen. Unter extremen Hitzebedingungen (ca. 38 °C) geraten sie in den Zustand der Überhitzung, erkennbar durch Hecheln, intensives Belegen und Einspeicheln des Körpers. Ihre Thermische Neutralzone erstreckt sich von 30-35 °C (Minimaler O<sub>2</sub>-Verbrauch: 0,94 ml/g · h; entspricht 97% des gewichtsspezifischen Erwartungswertes). Die in den Höhlen und Stollen gemessenen Temperaturen liegen somit noch knapp unter-

halb der Thermischen Neutralzone. Möglicherweise können die Fledermäuse aber durch die eigene Wärmeabgabe ihre unmittelbare Umgebung noch um 3-4 °C erwärmen (TOOP 1985). Das würde wiederum bedeuten, daß sie tagsüber mit dem Minimalstoffwechsel auskommen.

### 4. Aktivität

Wie DOUGLAS (1967) beobachtete, fliegt *Macroderma gigas* etwa eine Stunde nach SU zur Jagd aus und kehrt erst kurz vor SA wieder zurück. Neuere Untersuchungen (TIDEMANN et al. 1985, PETTIGREW et al. 1986), in denen auch telemetrische Methoden angewandt wurden, ergaben, daß die meisten Fledermäuse den **Kohinoor-Stollen (Pine Creek)** kurz nach SU (Monat Mai SU 18.25 Uhr) verlassen. Der Ausflug der markierten Tiere erfolgte im Mittel um 19.51 Uhr (Extreme 19.00-21.30 Uhr). Der morgendliche Einflug in den Stollen erfolgte im Mittel um 5.16 Uhr (SA 6.55 Uhr).

Nach einem direkten Anflug verteilten sich die markierten Fledermäuse in ihren individuellen Jagdgebieten (Entfernung durchschnittlich 1,9 km von dem Quartier). Hier jagten sie bis zu zwei Stunden, verblieben anschließend eine bis mehrere Stunden in Ruhe, um dann erneut wieder zu jagen.

### 5. Jagdverhalten

Die ersten Beobachtungen über das Jagdverhalten (Abb. 6) erfolgten in einer Voliere (DOUGLAS 1967). Die Fledermäuse „stürzten“ sich auf die als Nahrung angebotenen Mäuse, schlossen sie zwischen ihre Flügel ein und bissen sie sofort in den Kopf oder Nacken. Die Beute wurde sodann im Flug an einen Hangplatz transportiert und verzehrt. Auch große Insekten, kleine Echsen und Vögel und sogar Fleischstücke wurden als Beute angenommen. Die Fledermäuse verhielten sich scheu und jagten erst, wenn keine Zuschauer mehr im Raum waren.

Entsprechende Beobachtungen im Freiland (v.a. Nahrungsfragmente an Freißplätzen) ergaben, daß neben zahlreichen Insekten auch Frösche, Geckos und andere kleine Echsen zum Beutespektrum gehörten. In der Zeit der Jungenaufzucht wird die Beute auch in das Tages-



Abb. 6. Im Rüttelflug („stehend“) über der Beute.

quartier geschleppt. Hier finden sich wiederum Reste bzw. kann man aus dem Kot die unverdaulichen Teile von Beutetieren (Haare, Federn, Knochen) auslesen.

Es zeigte sich dabei zunächst eine Vorliebe der Fledermäuse für Vögel und Kleinsäuger: Das häufigste Beutetier war in diesem Falle die gemeine Hausmaus. Unter den örtlichen Nagetieren fand sich eine Wüstenmaus der Gattung *Leggadina*; ferner waren darunter verschiedene Arten von Beutelmäusen (*Dasyuridae*) und schließlich noch drei Arten von kleineren Fledermäusen. Durch die Untersuchung von abgeworfenen Federn und Vogelköpfen konnten im Beutespektrum ca. 20 Vogelarten nachgewiesen werden. Am häufigsten waren vertreten: Wellensittich, Zwergschwalm, Honigfresser und Diamant-Täubchen. Auch eine Reihe großer Käfer, Geradflügler und Schmetterlinge war unter den Beutetieren zu finden. Eine neuere Übersicht über die Wirbeltierbeute gibt SCHULZ (1986) für die Region Pine Creek: Darunter befinden sich 29 Vogelarten, 6 Arten von Kleinsäugetieren sowie ein Skink. Die größten Beutetiere waren: die Schopfwachteltaube (*Petrophassa plumifera*) mit 90-100 g Gewicht und der Dollarvogel (*Erythronotus orien-*

*talis*) mit maximal 125 g Gewicht. Unter den Säugetieren befanden sich einige Beutelmäuse, örtliche Nagetiere sowie zwei Fledermausarten. Ein ähnlich umfangreiches Nahrungsspektrum ermittelten auch VESTJENS & HALL (1977) nach der Untersuchung von Mageninhalten: Es fanden sich Überreste von Vertretern der *Chilopoda*, *Araneida*, *Blattodea*, *Isoptera*, *Orthoptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera* sowie wieder Reste von Amphibien und Vögeln.

Die Untersuchung der Nahrungsfragmente von *Macroderma gigas* im Fitzroy Caves National Park (bewaldetes Küstenland) ergab, daß die meisten Beutetiere von den Bäumen geholt wurden (TOOP 1985). Hinzu kommt noch eine Aufteilung nach der Jahreszeit: In den warmen Monaten wurden hauptsächlich große Insekten (Heuschrecken, Käfer, Zikaden) gefangen. Besonders attraktiv waren dabei die Arten, die selber Laute erzeugen. In den kühleren Monaten stieg der Anteil an Vögeln und Säugetieren (22 Vogelarten, 3 Nager, 3 Mikrochiropteren) deutlich an. Im Gegensatz zu den in den Trockengebieten lebenden Kolonien von *Macroderma gigas*, wird die Beute hier seltener am Boden gejagt (nur wenige Bodeninsekten).

Mit Hilfe von Nachtsichtgeräten gelang es TIDEMANN et al. (1985) sowie PETTIGREW et al. (1986) die „Fangflüge“ in der Region Pine Creek direkt zu beobachten. Danach starteten die Fledermäuse von einem Hangplatz (Baumast, Zweig) aus, fangen sich die Beute (hier große Heuschrecken) und kehren damit wieder an ihren Hangplatz zurück und verzehren sie hier. Auch sog. „glide attacks“ am Boden konnten beobachtet werden.

In ähnlicher Weise beschrieben GUPPY & COLES (1983) den Fang von Mäusen innerhalb einer Voliere. Die Fledermäuse flogen dabei die Beute direkt an, verharreten kurz im Rüttelflug und preßten dann die Maus mit ihrem Körper gegen den Boden. Mit Kopf- oder Nackenbiß wurde sie getötet und anschließend zu einem Freßplatz transportiert.

Unsere Versuchstiere wurden 1969 bei Pine Creek gefangen (KULZER et al. 1970) und danach in Tübingen in einer Voliere (2,5 x 1,3 x 2,2 m) mit Drahtgitter gehalten. Die Umge-

bungstemperatur betrug 23-25°C, die rel. Feuchte 60-80%; die Dunkelzeit dauerte von 13.00 bis 1.00 Uhr.

Als Nahrung erhielten die Fledermäuse täglich Labormäuse verschiedenen Alters, gelegentlich auch Wüstenmäuse der Gattungen *Gerbillus* und *Meriones*. Die meisten Untersuchungen erfolgten bei Dämmerlicht. Erst nach langer Gewöhnung an helles Licht gelangen uns auch Filmaufnahmen. Am Ende der Versuche waren die Fledermäuse mit dem Beobachter so vertraut, daß der ganze Ablauf des Beutefanges analysiert werden konnte. Dabei ergaben sich auch Hinweise darauf, welche Rolle die verschiedenen Sinnesorgane spielen.

**Ortungslaute:** Zur Analyse der Laute (Abb. 7) wurden unsere Fledermäuse in eine Kabine gebracht, die mit schalldämmenden Gummimatten ausgelegt war. Die Ortungslaute wurden über ein QMC-Detektor-Mikrofon auf Tonband (RACAL STOR 4D) aufgenommen und anschließend analysiert (KULZER et al. 1984).

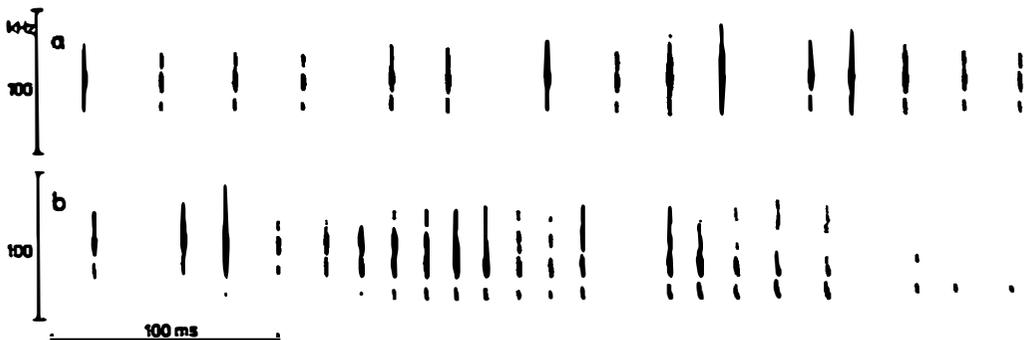


Abb. 7. Sonagramme einer Sequenz von Echoortungslauten:

a) zu Beginn und b) gegen Ende einer Annäherungsphase (aus KULZER et al. 1984).

Noch ehe die Fledermäuse ihren Hangplatz in der Voliere verlassen, sind die Ortungslaute über den QMC-Detektor bereits gut zu hören. Sie werden einzeln oder in Gruppen ausgesandt (jeweils 2-3 Laute). Im Flug enthalten diese Gruppen bis zu 6 Laute. Die Intervalle variieren stark. Bei der Annäherung an einen Landeplatz oder an ein Objekt werden sie extrem kurz (bis 14 ms).

Auch die Dauer der Laute ist unterschiedlich: Beim Start wurde eine mittlere Lautdauer von 0,8 ms, bei der Landung bis zu 1,7 ms gemessen. Die Untersuchung der Frequenzstruktur

zeigte den Aufbau der Ortungslaute aus maximal 4 Harmonischen (Bereich 20-75 kHz) mit einer besonders intensiven 3. Harmonischen (60-42 kHz).

Zu einem ähnlichen Ergebnis kamen GUPPY et al. (1985). Auch hier fallen die sehr kurzen Laute auf (nur 0,6 ms bei der Vermeidung von Hindernissen), aber auch extrem lange Ortungslaute (2,3 ms, am Hangplatz) wurden registriert. Im Flug wurde eine durchschnittliche Lautdauer von 1,2 ms gemessen (höchste Intensität in der 2. und 3. Harmonischen).

**Entdeckung von Beutetieren:** *Macroderma gigas* verfügt mit ihren großen Augen auch über ein relativ gutes Sehvermögen (PETTIGREW et al. 1983 a, b). In der Voliere ließ sich gut beobachten, wie die Fledermäuse eine bewegliche Beute aufmerksam (auch ohne Ortungslaute) mit den Augen verfolgten (KULZER et al. 1984).

In der Regel waren sie nach Beginn der Dunkelphase zur Beutejagd bereit. Sie gaben dann die Körperkontakte zueinander auf und hingen

fortan auf „Abstand“. Die Laufgeräusche einer am Boden der Voliere (oder in einer Plastik-Futterschale) ausgesetzten Maus, ev. auch die von der Maus selber erzeugten Laute, lösten bei den Fledermäusen höchste Aufmerksamkeit aus. Sie richteten Kopf und Ohren sofort zu der Geräuschquelle. Dabei bewegten sie die großen Ohrmuscheln entweder gleichzeitig oder alternierend. Auch der ganze Kopf wurde in verschiedene Richtungen gedreht. Kamen die Geräusche aus entgegengesetzten Ecken der Voliere, so drehten sich die Fledermäuse auch um ihre Körperlängsachse. Sie versuchten stets die

Geräuschquelle zu lokalisieren. Nur vereinzelt konnten dabei auch Ortungslaute aufgezeichnet werden. Mit wachsendem Interesse an einer möglichen Beute stieg in der Regel auch die Zahl der Ortungslaute an.

**Erkundungsflüge:** Es dauerte meist nur wenige Minuten bis zum ersten Erkundungsflug. Es ist ein „Sturzflug“ von dem über viele Jahre beibehaltenen Hangplatz aus; etwa 30 cm über dem Beutetier wird er abgebremst und geht dann meist in einen Rüttelflug über. Die Ohren sind dabei senkrecht nach abwärts auf die Beute gerichtet. Anschließend wendet die Fledermaus auf der Stelle und fliegt zu ihrem Hangplatz zurück. Von jetzt an wird die Beute ständig „fixiert“.

In der Regel erfolgen mehrere Erkundungsflüge. Dabei kann auch ein neuer Hangplatz gewählt werden, der von der Beute nur ca. 1 m entfernt ist. Sobald sich eine Maus am Boden (oder in der Futterschale) bewegt, fällt die Entscheidung zum Fang innerhalb weniger Sekunden; bleibt sie dagegen regungslos und still, dann dauert das „Behorchen“ bis zu 10 Minuten, und die Zahl der Erkundungsflüge steigt.

Um die Ortungslaute auch bei der Erkundung aufzuzeichnen, wurde ein Mikrophon unmittelbar neben der Beute eingerichtet. Bei allen Anflügen konnten deutlich gruppierte Ortungslaute (jeweils bis zu 6 Einzellaute) registriert werden. Die Wiederholrate innerhalb der Gruppen reichte von 12-50/s. Bei der Annäherung verkürzten sich die Intervalle zwischen den Lautgruppen. Die kurzen Erkundungsflüge dauerten jeweils nur 1-2 s. Sie waren mit der Landung am Gitter beendet.

Die Landung ist kompliziert: Der Körper muß vollständig gedreht werden, die Füße gelangen dabei nach oben und der Kopf wieder nach unten. Bei jeder Landung konnten wiederum Ortungslaute in einer typischen Folge registriert werden.

Während der Erkundungsphase zeigten zwei Versuchstiere ein „Konkurrenzverhalten“. Beide äußerten intensive und im ganzen Stockwerk des Hauses hörbare „Zirp- oder Zwischerlaute“. Beide Tiere behinderten sich auch bei den Erkundungsflügen. Sie jagten hintereinander her, landeten und bedrohten sich mit gespreizten Flügeln. Die „Zirp-laute“ wurden von DOUGLAS (1967) auch im Freiland gehört. GUPPY et al. (1985) haben zwei Typen dieser Laute analysiert und sie dem kommunikativen und sozialen Bereich zugeordnet (Hauptenergie kleiner als 15 kHz).

Es fiel uns auf, daß „nestjunge“ Mäuse (3-8 g) bei den Fledermäusen innerhalb weniger Sekunden höchste Aufmerksamkeit erregten und auch sofort Erkundungsflüge auslösten (Abb. 8). Über das in der Nähe der Mäuse eingerichtete Mikrophon konnten jetzt nicht nur die Ortungslaute der anfliegenden Fledermäuse, sondern auch die hochfrequenten „Verlassenheitsrufe“ der Mäuse registriert werden. Letztere liegen im Bereich von 40-80 kHz (SALES & SMITH 1978). Auf die Rufe der jungen Mäuse reagierten die Fledermäuse sofort mit Serien von Ortungslaute, oftmals sogar alternierend mit den Rufen der Mäuse. Unmittelbar darauf folgte dann ein Erkundungsflug.

Um die natürlichen Bedingungen der Jagd so weit wie möglich zu simulieren, wurden nest-

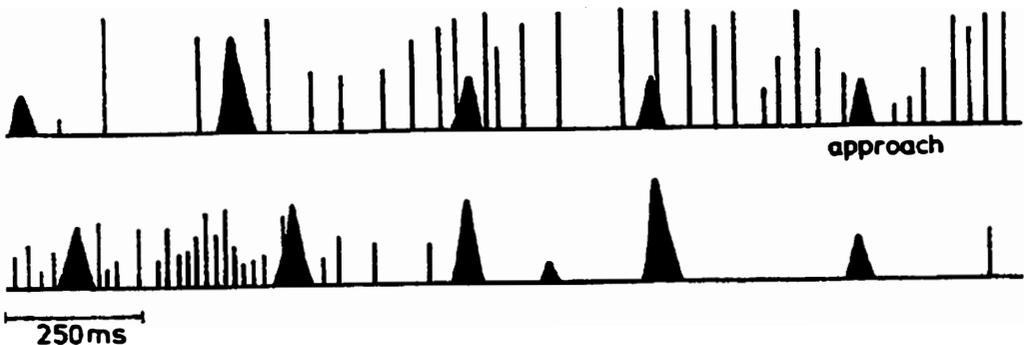


Abb. 8. Aufzeichnung der „Verlassenheitsrufe“ (Ultraschall) von einer nestjungen Maus (schwarze Dreiecke) und der gleichzeitig abgegebenen Echoortungslaute (senkrechte Linien) während eines Erkundungsfluges. Das QMC-Mikrophon stand dabei neben der Maus (aus KULZER et al. 1984).

junge Mäuse auch in dichten Laub- und Moospolstern versteckt. Auch jetzt genügten 2-10 Verlassenheitsrufe der Mäuse, um die Fledermäuse wieder zur Erkundung anzuregen. Diese endete meist mit einem Rüttelflug knapp über der Beute. Über das unmittelbar neben den Mäusen eingerichtete Mikrophon konnten wiederum Ortungslaute aufgezeichnet werden, die direkt auf die Beute gerichtet waren.

**Der Fang der Beute:** Beim Anflug bremst die Fledermaus noch im letzten Augenblick, sie krümmt dabei ihren Rücken und bildet mit den halb eingeschlagenen Flügeln eine Art „Glocke“. In dieser Weise schließt sie ihre Beute ein. Der Fang erfolgt oftmals aus dem kurzen Rüttelflug heraus (Abb. 9). Die Beute wird festgehalten und sofort in den Kopf, in den Nacken oder in die Kehle gebissen. Entweder ist die Maus danach sofort tot oder sie wirkt wie „gelähmt“. Gelegentlich konnten noch Reflexe beobachtet werden. Wie die Filmaufnahmen zeigten, packt die Fledermaus ihre Beute so fest, daß sie damit starten und wieder zu ihrem Hangplatz zurückfliegen kann. Die geringe Flügelbelastung wird dabei ein entscheidender Vorteil. Selbst 60 g schwere Mäuse haben bei dem Angriff keine Chance sich zu wehren. Nur den besonders agilen Wüstenmäusen

gelingt es gelegentlich, sich durch einen Sprung zur Seite zu retten und zu entkommen. In J. NELSONS Labor töteten die Fledermäuse junge Ratten bis etwa 100 g Gewicht (80% des Körpergewichtes der Fledermaus); auch hier hatte die Beute keine Chance zur Gegenwehr. Die Zeitspanne zwischen Anflug und Fang beträgt



Abb. 10. Die Fledermaus „stülpt“ sich glockenförmig über die Beute und drückt sie zu Boden, noch ehe der tödliche Biß erfolgt.



Abb. 9. Einzelbilder bei einem „Angriffsflug“ (von rechts nach links). Die Maus hat die Fledermaus bereits bemerkt (rechts); die Fledermaus muß nun blitzschnell zustoßen (links).



Abb. 11. Der Start mit der Beute erfordert einen kräftigen Flügelschlag; dabei wird sogar der Sand am Boden in die Luft gewirbelt.

kaum mehr als 1-2 Sekunden. In dem Augenblick, in dem sich die Fledermaus auf die Beute stürzt (Abb. 10), wurden wiederum Ortungslaute (Wiederholungsrate 36/s) registriert.

**Rückflug und Verzehr der Beute:** Zusammen mit der Beute heben die Fledermäuse vom Boden „ruckartig“ ab (Abb. 11). Beim Rückflug zum Hangplatz tragen sie die Maus im Mund (entweder hängend oder quer; Abb. 12). Bei Beutetieren zwischen 50-100 g Gewicht erfolgen Zwischenlandungen an der Volierenwand. Nach einigen Sekunden Ruhe gelingt ihnen dann ein steiler oder spiraler Aufflug bis zur Decke der Voliere. Ist die Beute jedoch zu schwer, so wird sie am Boden bis zum Rand der Voliere geschleppt und anschließend damit die Gitterwand im „Rückwärtsgang“ erklimmen.

Vor dem Verzehr wird die Beute „mundgerecht“ gelegt. Dies geschieht mit Hilfe der Handgelenke und der halb entfalteten Flügel (Abb. 13). Die Maus wird dabei in den Achseln gefaßt. Das Zerbeißen beginnt stets am Kopf. Mit raschen Kauschlägen wird die Beute von der einen zur anderen Seite hin zerschnitten. Auch das Fell und die Knochen werden mit verzehrt.



Abb. 12. Rückflug zum Hangplatz mit festgehaltener Beute.



Abb. 13. Verzehr der Beute am Hangplatz: Zum Fressen hängen die Fledermäuse „kopfabwärts“. Sie halten die Beute mit den Zähnen und zusätzlich mit dem Daumen fest.

Für Mäuse bis zu 10 g Gewicht genügen weniger als 15 Minuten zum völligen Verzehr. Von größeren Mäusen verbleiben immer Reste, die schon während des Fressens abgeworfen werden (v.a. Eingeweide). Für eine 50 g schwere Maus benötigt die Fledermaus meist eine Stunde. Dabei können auch Kaupausen bis zu 15 Minuten eingelegt werden. Sowohl bei den Kaubewegungen als auch in den Pausen bleibt die Beute fest im Mund.

**Passive akustische Lokalisation der Beute:** Mäuse, die sich am Futterplatz regungslos und völlig still verhalten, werden im Dämmerlicht entweder garnicht bemerkt oder erst nach langem „Belauschen“ (bis zu 10 Minuten) entdeckt. In einigen Fällen landeten die Fledermäuse sogar direkt neben der Beute und bemerkten sie nicht, solange diese regungslos verharrte. Offenbar kann die regungslose Beute nicht genau lokalisiert werden. Es ergab sich die Frage, ob dafür die von den Mäusen erzeugten Laute entscheidend sind

und ob die Echoortung dabei nur eine untergeordnete Rolle spielt.

Um dies zu prüfen, wurden in der Nähe des gewohnten Futterplatzes zwei identische Futter-schalen eingerichtet. Nur jeweils eine davon enthielt das Beutetier (Entfernung zum Hangplatz 1,2-1,6 m). Die Fledermäuse bemerkten die Maus jeweils nach 2-4 Erkundungsflügen (im Dämmerlicht), sobald sich diese bewegte. Es gab keine Verwechslung der Schalen. Blieb die Maus dagegen regungslos, suchten die Fledermäuse auch in der Schale, die dem gewohnten Futterplatz am nächsten stand. Sie durchsuchten diese Schale und flogen danach wieder ab.

Um bei diesen Versuchen noch mehr „Entscheidungen“ der Fledermäuse zu erhalten (um den Fang der Beute hinauszuzögern), wurden die Tiere bei der richtigen Wahl (meist im Rüttelflug) mit einem Fotoblink an der Landung gehindert. Sofort danach wurden die Schalen für einen neuen Wahlversuch (auch in völliger Dunkelheit) vertauscht. In 60 derartigen Wahlversuchen erfolgte der dem Fang unmittelbar vorausgehende Rüttelflug stets über der Schale, in der sich die Maus befand, und zwar wiederum solange sich die Maus auch bewegte und dabei Geräusche verursachte. Blieb sie dagegen still, so wurden die Fledermäuse unsicher und landeten auch in der jeweils leeren Schale. Sie bevorzugten dann die Schale, die an dem lange Zeit gewohnten Futterplatz stand. Versuche mit toten Beutetieren führten zu dem gleichen Ergebnis: Tote Beute wurde nur an dem „gewohnten“ Platz abgeholt. Setzte man nun - in Konkurrenz zu der toten Beute - in die zweite Schale eine lebende Maus, so wurde diese in der Regel sofort erkannt und gefangen. Die Ortsdressur war dann ohne Bedeutung. Diese Versuche wurden teilweise bei völliger Dunkelheit durchgeführt; eine optische Orientierung war dadurch ausgeschlossen.

Um die Wahlmöglichkeiten noch zu erweitern, wurden in der Voliere 8 identische Futter-schalen aufgestellt. Nur in einer davon war jeweils eine Maus zu finden. Die Fledermäuse mußten die ganze Bodenfläche absuchen, um dann die Wahl zu treffen. Auch in diesem Fall wurden sie wieder im Rüttelflug über der „richtigen“ Schale geblitzt und zunächst an der Lan-

dung gehindert. Die Beute wurde daraufhin mindestens 1 m entfernt in eine andere Schale verfrachtet (bei Dunkelheit). In jedem Falle war eine Neuorientierung erforderlich. Eine Orientierung nach dem Gedächtnis (dem jeweils letzten Fang) wäre sofort aufgefallen. Ein Rüttelflug über der Beute (bzw. anschließende Landung und Fang) galt bei diesen Versuchen als eindeutige Wahl. In 15 Versuchen wurden nun 28 direkte Anflüge, Rüttelflüge oder Landungen über der richtigen Position der Maus registriert. Nur zweimal landete eine Fledermaus am Boden direkt neben der mit einer

Maus besetzten Schale. In keinem Falle spielte der „gewohnte“ Futterort eine Rolle. Somit wurden alle 8 möglichen Positionen der Beute nach jeweils wenigen Erkundungsflügen sicher erkannt. Als wiederum anstelle einer lebenden Maus ein totes Tier als Beute angeboten wurde, stellten die Fledermäuse ihre Erkundungsflüge ein. Die tote Beute wurde weder optisch (Dämmerlicht) noch mit Hilfe des Sonarsystems geortet.

Um ganz sicher zu sein, haben wir noch eine weitere Versuchsserie - diesmal wieder mit zwei Futterschalen - durchgeführt. Über beide

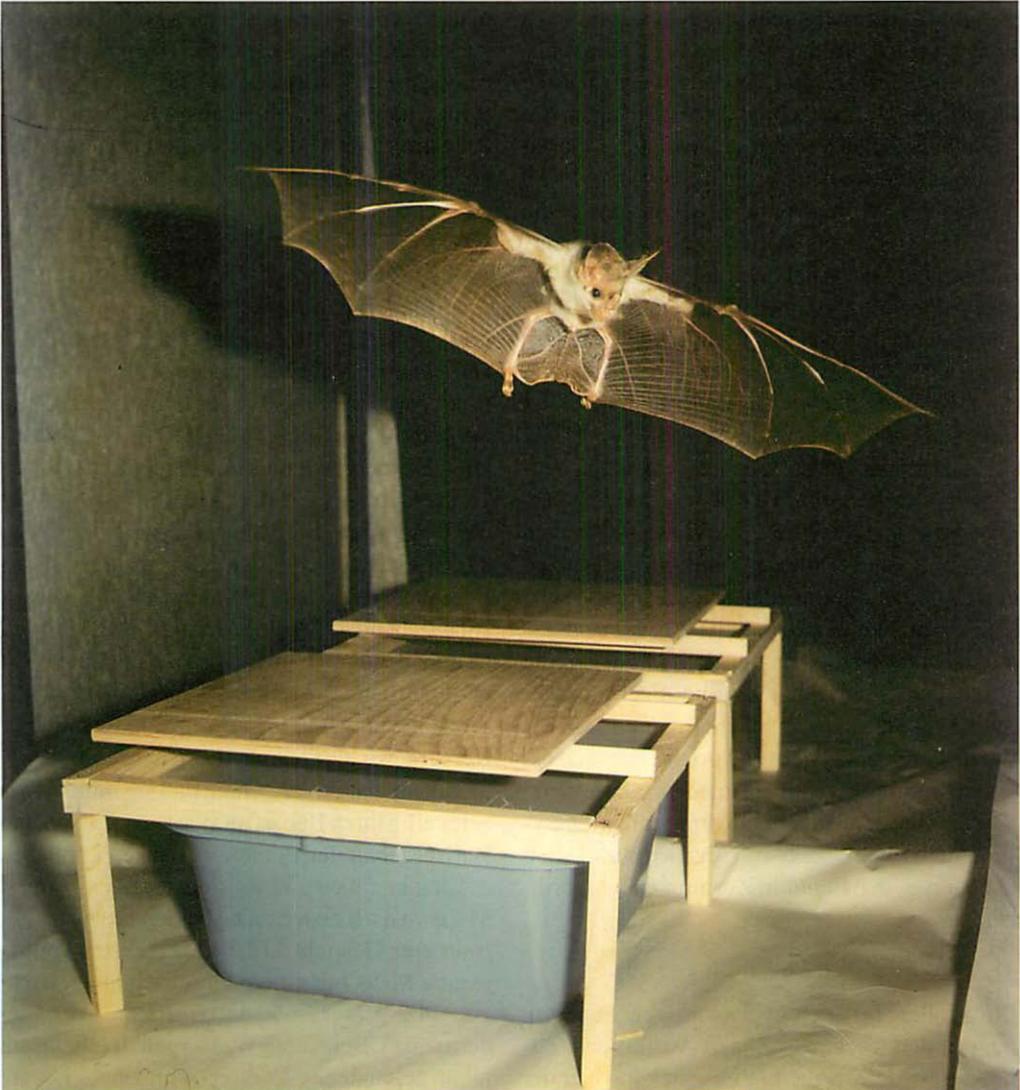


Abb. 14. Die Fledermaus hört und lokalisiert durch die Nylongaze hindurch eine Maus in der vorderen Plastikschale. Sie kann dabei ihre Beute weder sehen noch aktiv mit Ultraschall-Lauten orten.

Schalen wurde aber ein mit Nylon-Gaze bespannter Deckel gelegt. Darunter war eine „aktive“ Maus zwar immer noch zu hören, keinesfalls aber mehr zu sehen. Die Ortung über das Sonarsystem war durch das Netz zumindest behindert. Auch jetzt wurde in jedem Versuch die Position der Beute gewechselt. In 11 Versuchen wurde klar, daß die Fledermäuse auch durch das Netz hindurch ihre Beute lokalisieren können, oftmals schon nach einem Erkundungsflug. Die Fledermäuse landeten auch auf dem mit Netz bespannten Deckel wie auf einem „Sprungtuch“; sie waren danach so irritiert, daß sie sogleich an ihren Hangplatz zurückflogen. Um zuletzt jede Möglichkeit zur Echoortung zu unterbinden, wurden auf die mit Netz bespannten Deckel im Abstand von 2 cm ebenso große Deckel aus Holz angebracht (Abb. 14). Nur am Rande der Schale waren die von den Mäusen verursachten Geräusche noch zu hören. In 10 Versuchen, in denen die Position der Beute ständig gewechselt wurde, haben die Fledermäuse stets die Schale mit der Beute angefliegen. Sie benötigten aber für ihre Entscheidungen mehr Zeit als in allen vorausgehenden Versuchen. Daß der Gehörsinn bei der Lokalisation der Beutetiere die wichtigste Rolle spielt, war damit erwiesen (KULZER et al. 1984).

Eine Untersuchung der akustischen und neuronalen Aspekte des Gehörsystems von *Macrotus gigas* (GUPPY & COLES 1988) ist in diesem Zusammenhang interessant. Danach zeigt das Audiogramm dieser Fledermäuse zwei Empfindlichkeitsmaxima (10-20 kHz und 35-43 kHz). Im Niederfrequenzbereich liegen die Schwellenwerte zudem extrem niedrig. Während das Maximum im hohen Frequenzbereich wohl dem Sonarsystem entspricht, läßt sich die hohe Empfindlichkeit im niederen Frequenzbereich mit dem sozialen Kommunikationssystem und wohl auch mit der passiven Ortung der Beute in Zusammenhang bringen.

#### 6. Wasserhaushalt

Ein großer Teil der gegenwärtigen Fundorte liegt in den trockenen Zonen Australiens. Zumindest in der warmen Jahreszeit kann hier der Zugang zum Trinkwasser erschwert oder unmöglich sein.

Auch für die Fledermäuse entsteht dann eine kritische Situation, wenn sie ihren Bedarf an Wasser nicht mit dem Wassergewinn aus der festen Nahrung decken können. Der hohe Wassergehalt der Beutetiere (v.a. der kleinen Wirbeltiere) könnte gerade in den Sommermonaten für eine ausgeglichene Wasserbilanz sorgen. Durch ihre Lebensweise (nächtliche Jagd) weichen die Fledermäuse der stärksten Hitzebelastung aus; in ihren Tagesquartieren bevorzugen sie Temperatur- und Feuchtebedingungen, die einen sparsamen Stoffwechsel und Wasserhaushalt ermöglichen. Da wir die Tiere auch nach jahrelanger Haltung in einer Voliere niemals beim Trinken beobachten konnten, lag die Vermutung nahe, daß sie bei geeigneter Nahrung ganz darauf verzichten können.

Es wurde deshalb versucht, die wichtigsten Parameter ihres Wasserhaushaltes unter den gegebenen Laborbedingungen (24 °C, 60 % rel. Feuchte, LD 12:12 h) zu erfassen (KULZER 1982).

**Mäuse diät ohne Trinkwasser:** Zwei Fledermäuse erhielten 15 Tage nur Mäuse mittlerer Größe (10-20 g) als Nahrung. Die aufgenommene Nahrungsmenge wurde ermittelt (Futterreste zurückgewogen). Im Mittel betrug die Nahrung pro Tag 14,2 g (12-13% des mittleren Körpergewichtes der Fledermäuse). Das 1. Versuchstier hielt über die 15 Tage hinweg das Körpergewicht nahezu konstant bei 117 g; das 2. Tier wog dagegen 5,3 g weniger als zu Beginn der Versuche. Dieser Gewichtsverlust entspricht nur 4,7% des Anfangsgewichtes und ist unbedeutend. Um die wertvollen Tiere nicht zu gefährden, wurde ihnen weiterhin Trinkwasser ad lib. angeboten. Die Schwankungen ihrer Körpergewichte veränderten sich dadurch kaum. Man kann davon ausgehen, daß sie mindestens zeitweilig ihren Bedarf an Wasser auch mit dem Wassergehalt der Beutetiere decken können.

**Täglicher Wassergewinn bei Mäusenahrung:** Die beiden Fledermäuse (mittleres Gewicht 112,7 g) verzehrten täglich je eine Maus mit einem Durchschnittsgewicht von 14,2 g (= 12,6% des Gewichtes der Fledermäuse). Bei einem Wassergehalt (chemisch nicht gebundenes Wasser) von 66%, könnte eine Fledermaus daraus 9,4 ml Wasser gewinnen.

Aus der Verdauung der Nahrungsstoffe (kalkuliert nach BAILEY et al. 1960) läßt sich für die Proteine ein Wassergewinn von 0,89 ml und für die Fette von 1,07 ml errechnen. Der Gesamtgewinn an Oxidationswasser beträgt demnach 1,96 ml. Zusammen mit dem „freien“ Wasser beträgt der Wassergewinn pro Tag 11,4 ml. Das entspricht 10,1% des durchschnittlichen Gewichtes einer Fledermaus.

**Tägliche Wasserverluste bei Mäuse diät:** Der Verzicht auf Trinkwasser steht möglicherweise im Zusammenhang mit einem besonders sparsamen Umgang mit dem verfügbaren Wasser. Dazu bieten sich an:

**Minimale Wasserverluste über den Urin und Kot;**

Einsparungen bei den evaporativen Wasserverlusten durch die Wahl geeigneter Habitate bzw. durch entsprechendes Verhalten.

**a) Wasserverluste über den Urin und Konzentrierungsleistung der Niere:** Die quantitative Trennung von Urin und Kot ist problematisch. Mit einiger Sicherheit gelingt dies in Stoffwechselläufigen, in denen Urin und Kot durch einen Gitterboden hindurch auf einer Glasbirne aufprallen und anschließend in getrennte Gefäße gelangen. Die abgewogenen Futtermäuse wurden in diesen Versuchen tot angeboten. Mögliche Futterreste wurden wieder zurückgewogen und danach die aufgenommene Nahrungsmenge berechnet. Die 24-Stunden-Urinmenge wurde ermittelt und die Konzentration mit Hilfe eines Osmometers gemessen.

Es gelang insgesamt siebenmal den 24-Stunden-Urin aufzufangen. Im Durchschnitt betrug die Menge 2,0 ml (Extreme 1,1-3,1 ml), die mittlere Konzentration 3476 mosmol/kg H<sub>2</sub>O (Extreme 2892-4137 mosmol/kg H<sub>2</sub>O). Bei diesen Versuchen wurden täglich durchschnittlich 15,6 g Mäuse verzehrt (Extreme 9,8-19,5 g). Das mittlere Gewicht der beiden Fledermäuse betrug 112,7 g. Die relativ hohen Konzentrierungsleistungen der Niere deuten darauf hin, daß die Fledermäuse die Wasserverluste über den Urin gering halten können. Es ist bekannt, daß die Dicke des Nierenmarkes relativ zur Nierengröße - neben anderen Faktoren - die Konzentrierungsleistung beeinflusst

(Übersicht bei BEUCHAT 1990). Mit einer bis in den Anfangsteil des Ureters hineinragenden Papillenspitze besitzt *Macroderma gigas* eine große relative Marklänge (Mittelwert von 3 Nieren = 7,6). Danach sind Urinkonzentrationen bis etwa 4500 mosmol/kg H<sub>2</sub>O zu erwarten (BEUCHAT 1990).

**b) Wasserverluste mit dem Kot:** Bei der Verfütterung von Mäusen produziert *Macroderma gigas* längliche Kotballen, die v.a. die unverdaulichen Haare und Knochen enthalten. Der Wassergehalt von frischem Kot wurde durch Trocknen bis zur Gewichtskonstanz ermittelt. Er beträgt durchschnittlich 66% des Frischgewichtes. Die mittlere Menge an Trockenkot pro Tag betrug in den Stoffwechselläufigen 820 mg (Extreme 462-1121 mg). Der durchschnittliche Verlust an Wasser über den Kot lag somit bei 1,592 g pro Tag.

**c) Evaporative Wasserverluste:** Die Wasserverluste durch Verdunstung sind bei den Fledermäusen - den großen Oberflächen der Flügel entsprechend - sehr groß. Sie schwanken zudem erheblich im Zusammenhang mit dem thermoregulatorischen Zustand (Normothermie oder Torpor) und mit dem augenblicklichen Verhalten der Tiere (LICHT & LEITNER 1967, CARPENTER 1968, 1969, CARPENTER & GRAHAM 1967, STUDIER 1970 u. a.). Schließlich beeinflussen die Temperatur- und Feuchtebedingungen der Habitate die evaporativen Verluste (PROCTER & STUDIER 1970).

Die in den trockenheißen Zonen lebenden *Macroderma gigas* entziehen sich den klimatischen Extremen durch die Wahl geeigneter Tagesquartiere und durch ihre nächtliche Aktivität. Unter Laborbedingungen lassen sich diese Verhältnisse nur unzulänglich simulieren. Die folgenden Messungen können deshalb nur andeutungsweise den tatsächlichen Verhältnissen gerecht werden.

Anhaltspunkte über die Höhe der evaporativen Verluste erhält man durch Wägung der Tiere (auf 0,1 mg) über kurze Zeitspannen hinweg. Dies gilt jedoch nur, wenn ihr RQ-Wert zwischen 0,7-1,0 liegt, wenn sie sich dabei ruhig verhalten und weder Kot noch Urin abgeben. Aus 22 Wägungen über Zeitspannen von 3-49 Minuten ergab sich ein mittlerer Gewichtsverlust von 4,6 mg/g · h (Umgebungstemperatur

21° C, 55% rel. Feuchte). Daß die Fledermäuse sich bei den Wägungen („handling“) auch erregten, ist wahrscheinlich.

In klassischer Weise mißt man den evaporativen Wasserverlust in einem „Offenen Atmungssystem“ (Atemkammer), in dem auch der Sauerstoffverbrauch eines Tieres mit erfaßt wird. Die Temperatur- und Feuchtebedingungen in der Atemkammer sind definiert. Mit Hilfe von Feuchtefühlern, die vor und nach der Atemkammer im Luftstrom angebracht sind, läßt sich aus der Differenz des Wassergehaltes der Luft der totale evaporative Wasserverlust messen (Methode s. MÜLLER & ROST 1983). Bei einer Versuchsdauer von jeweils 4-5 Stunden konnten auf diese Weise erheblich niedrigere Wasserverluste ermittelt werden. Im Durchschnitt waren es nur 1,672 mg H<sub>2</sub>O/g · h. Die Versuche wurden am Vormittag während der Ruhephase der Tiere bei 26° C und 46% rel. Feuchte durchgeführt. Der Luftdurchsatz durch die Atemkuvette betrug 138 l/h. Kot und Urin wurden in diesen Versuchen unter Paraffinöl aufgefangen. Die Fledermäuse waren die ganze Zeit über „normotherm“. Der gleichzeitig ermittelte Sauerstoffverbrauch lag bei 2,121 ml O<sub>2</sub>/g · h STPD. Er war gegenüber dem von LEITNER & NELSON (1966) ermittelten Basalstoffwechsel (0,94 ml O<sub>2</sub>/g · h) bereits verdoppelt. Die niedrigere Umgebungstemperatur machte sich deutlich bemerkbar.

Aus einer großen Zahl von derartigen Messungen an amerikanischen Fledermäusen hat STUDIER (1970) eine Beziehung zum Körpergewicht gefunden. Danach errechnet sich der evaporative Wasserverlust

$$E_{(g \text{ H}_2\text{O}/\text{Tier und Tag})} = 0,398 \cdot W^{0,672}_{(g)}$$

Für *Macroderma gigas* (112 g) ergibt sich danach ein Erwartungswert von

$$3,53 \text{ mg H}_2\text{O/g} \cdot \text{h.}$$

Nach den Versuchsergebnissen bewegt sich der Wert bei den nicht-fliegenden Tieren zwischen 1,4-4,6 mg H<sub>2</sub>O/g · h (Umgebungstemperaturen von 21-26° C; rel. Feuchte 46-55%).

Bezogen auf das durchschnittliche Körpergewicht wäre mit einem evaporativen Wasserverlust zwischen 4,6-12,4 g/Tag zu rechnen. Da die Wasserverluste über Urin und Kot zusammen 3,5 ml betragen, könnte *Macroderma gigas*

mit etwa 7,9 ml evaporativem Wasserverlust die Einnahmen und Ausgaben auch ohne Trinkwasser ausgleichen.

## 7. Fortpflanzung, Ortsveränderungen und Jahreszeiten

Die Population in der Höhlenregion des **Fitzroy-Caves-Nationalpark** und um den **Mt. Etna** versammelt sich in der Sommerperiode zur Fortpflanzung und verteilt sich anschließend in den kühleren Wintermonaten über ein großes Areal (TOOP 1985). Schon zu Beginn des Frühlings (September) sammeln sich die trächtigen ♀♀ in wenigen der wärmsten Höhlen. Hier werden die Jungen ab Mitte Oktober geboren (bis ca. Ende November). DOUGLAS (1967) beobachtete Neugeborene in der **Pilbara-Region** (Westaustralien) Ende Oktober oder Anfang November. TOOP (1985) stellte fest, daß sich die Geschlechter während der Fortpflanzungsperiode nicht trennen. Im Verlauf des Südsommers wechseln ♀♀ mit ihren Jungen auch in andere Höhlen über, die sich jetzt zunehmend erwärmen. Hier werden die Jungen später bei Nacht auch allein zurückgelassen. Mit etwa 7 Wochen beginnen sie zu fliegen (Ende Januar) und werden dann zusammen mit den Müttern als sog. „doubles“ beobachtet. Bis März sind sie meist entwöhnt. Im folgenden April beginnt bereits die neue Fortpflanzungszeit mit den Kopulationen. Während der Regenzeit (Spätsommer bis Anfang Herbst) gibt es offenbar nur eine Höhle, die den Fledermäusen trockene Hangplätze bietet. Nach der Regenzeit verteilen sie sich wieder auf zahlreiche Höhlen. Im Mai kommt es zu einer Trennung der Geschlechter; ♂♂ und ♀♀ konzentrieren sich dann in je einer Höhle.

Mit Beginn des Winters versammelt sich die ganze Population für kurze Zeit in den wärmsten Höhlen, bis die Tiere sich dann im Juli über die ganze Region verteilen. V. a. die trächtigen ♀♀ verbleiben in den warmen Höhlen. Etwa 75% der Population sucht in kleinen Gruppen im gesamten Umland (bis ca. 50 km) nach Höhlen, Stollen und anderen Felsquartieren. Als Ursache kommt nach TOOP (1985) Nahrungsmangel in Betracht.

Mit Beginn des Frühlings kehrt die Populati-

on wieder in die Höhlenregion zurück; damit beginnt dann ein neuer Jahreszyklus.

Die Population ist gut überschaubar, da sie sich während der Fortpflanzungszeit und am Winteranfang an einem Ort konzentriert. Dabei wurden auch ca. 150 Fledermäuse markiert. Ihr Jahresprogramm konnte somit durch die Beobachtung von Individuen abgesichert werden. Die Größe der Population schwankt um etwa 150 Individuen (Verhältnis der Geschlechter 1:1). Pro Jahr werden etwa 45 Junge geboren. An wenigen trächtigen ♀, die in einer Voliere gehalten wurden, gelang es TOOP (1985), alle wesentlichen Daten von der Geburt der Jungen zu ermitteln. Die Entwicklung der Jungen verlief auch unter den Haltungsbedingungen normal. Sie konnten später in die Population entlassen werden und haben sich im Freiland bereits wieder fortgepflanzt.

#### 8. Status und Schutzprobleme

*Macroderma gigas* war nach den fossilen oder subfossilen Knochenfunden einst weiter verbreitet als in der Gegenwart. Heute gelten die wenigen größeren Kolonien als die bedeutendsten Vorkommen. Darüber hinaus gibt es Fundorte von kleineren Gruppen oder sogar Einzeltieren (HALL 1981). Nach den Untersuchungen von MOLNAR et al. (1984) und HAND (1987) schrumpft das Artareal. Als Ursache wird die besondere Störungsempfindlichkeit der Tiere durch zahlreiche menschliche Aktivitäten hervorgehoben (PETTIGREW et al. 1986). *Macroderma gigas* ist nicht nur nach dem Gesetz eine geschützte Fledermausart, sie wird in dem **Red Data Book** der IUCN auch unter den gefährdeten Arten geführt (HAMILTON-SMITH 1978, HALL 1989). Als wichtigste Maßnahme wird der Schutz der Fortpflanzungskolonien empfohlen (TOOP 1985). Insbesondere sollten die zur Aufzucht der Jungen benutzten Höhlen für den Publikumsverkehr geschlossen sein. Die Fledermäuse im **Fitzroy-Caves-Nationalpark** haben darauf bereits positiv reagiert: Die Mortalität unter den Jungen konnte hier um 50% vermindert werden. Die Attraktivität der Höhlen ist für die Fledermäuse erheblich gestiegen. Auch der Schutz der besonders warmen Höhlen im Winter wird empfohlen (Aufenthaltort der

trächtigen ♀♀). Nachteilig wirkt sich hier aus, daß diese Höhlen auf privatem Grund liegen. Eine möglichst genaue Kenntnis der Biologie dieser Fledermäuse ist nötig, um weitere Management-Strategien für ihren Schutz zu entwickeln.

#### 9. Zusammenfassung und Schluß

Alle 5 rezenten Arten der *Megadermatidae* leben in den tropisch-subtropischen Zonen der Alten Welt. Ihre Habitate liegen vorwiegend in den offenen Landschaften, die durch periodische Wechsel von Regen- und Trockenzeiten gekennzeichnet sind. Möglicherweise haben diese Fledermäuse die Fähigkeit, auch lange Trockenzeiten zu tolerieren (Übersichten bei BROSSET 1962, KINGDON 1974, KOCK 1969). Die Vorfahren von *Macroderma gigas* lebten bereits im australischen Tertiär; heute ist die Art in Australien endemisch (HAND 1984, 1987, KOOPMAN 1984). Ihre Fundorte liegen weit gestreut im nördlichen Hauptland, teilweise auch unter extremen Trockenbedingungen. Dies führte sogar zu der Bezeichnung „Wüstenfledermäuse“ (BUTLER 1962).

Die Fundorte nahe der Ostküste (Queensland) zeigen aber, daß diese Fledermäuse auch im Bereich von tropischen Wäldern existieren können, sofern sie hier geeignete Tagesquartiere finden (TOOP 1985).

Mit Ausnahme der afrikanischen Art *Lavia frons*, die als typische „Baumfledermaus“ bekannt ist, bewohnen alle anderen Arten Höhlen jeglicher Art (Felshöhlen, Stollen, Baumhöhlen). *Macroderma gigas* bevorzugt große Felshöhlen oder aufgelassene Bergwerksstollen.

Während sich die beiden afrikanischen Arten *Lavia frons* und *Cardioderma cor* im wesentlichen von großen Insekten ernähren (VAUGHAN 1976, WICKLER & UHRIG 1969), liegen über die in SO-Asien verbreitete *Megaderma lyra* zahlreiche Belege über Carnivorie vor (ADVANI 1981, ADVANI & MAKWANA 1981, BROSSET 1962). Als insektivor gilt dagegen wieder die im asiatischen Raum verbreitete *Megaderma spasma* (BROSSET 1962). Geradezu einmalig unter den Fledermäusen ist das riesige Nahrungsspektrum von *Macroderma gigas*. Es erstreckt sich - die Fische ausgenommen - über alle Wirbeltier-

gruppen und zudem noch über eine Anzahl großer Arthropoden, v. a. Käfer, Schmetterlinge, Zikaden, Heuschrecken u. a.

Wie die Untersuchungen im Freiland gezeigt haben (TIDEMANN et al. 1985, PETTIGREW et al. 1986), liegen die Jagdreviere dieser großen Fledermäuse nur in geringer Entfernung von den Tagesquartieren. Sie umfassen im Durchschnitt kaum mehr als 60 ha.

Alle 5 Arten gelten als „homiotherme“ Fledermäuse (KULZER 1965, KULZER et al. 1970, LEITNER & NELSON 1966). Sie regulieren ihre Körpertemperatur auch während der Ruhephase auf einem hohen Niveau, verhalten sich „normotherm“ und geraten nicht in Torpor. Das bedeutet, daß sie auch tagsüber einen hohen Stoffwechsel (mindestens den Basalstoffwechsel) unterhalten müssen. Die Suche nach warmen Höhlen (TOOP 1985), deren Temperaturen zumindest nahe an der unteren Grenze der Thermischen Neutralzone liegen, ist daher verständlich. Möglicherweise wählen sie die Hangplätze in den Höhlen so, daß sie die unmittelbare Umgebung auch noch durch die eigene Wärmeabgabe mit beeinflussen können. Man könnte auch umgekehrt folgern, daß die warmen Höhlen geradezu eine Voraussetzung für die Erhaltung des normothermen Zustandes sind. Eine Ähnlichkeit mit dem Verhalten der ebenfalls in warmen Höhlen lebenden Nil-Flughunde (*Rousettus aegyptiacus*) ist unverkennbar (KULZER 1979).

Für das Überleben langer Trockenperioden ist ein sparsamer Umgang mit dem verfügbaren Wasser unabdingbar. Wie die Versuche gezeigt haben, können die evaporativen Wasserverluste (trotz der großen Körperoberfläche) bei hoher Luftfeuchtigkeit in den Tagesquartieren sehr gering gehalten werden. Durch ihre nächtliche Aktivität weichen die Fledermäuse den extremen Hitze- und Trockenbedingungen des Tages aus; sie wählen aber auch noch bei Nacht besonders energiesparende Jagdmethoden. Sie vermeiden damit die hohen Kosten anhaltender Flugaktivität.

Der Schlüssel hierzu liegt in der Jagd nach Bodentieren oder nach Beute, die sich auf festem Substrat niedergelassen hat. Dazu genügt in der Regel das „Abhören“ der Umgebung, ein entsprechendes Suchverhalten

von einem Hangplatz aus, kurze Fangflüge und schließlich der Rückflug mit der Beute zum Hangplatz. Deshalb wird *Macroderma gigas* auch als „gleaner from the ground surface“ bezeichnet. TIDEMANN et al. (1985) und PETTIGREW et al. (1986) gelang es, diese Jagdmethoden mit Hilfe von Nachtsichtgeräten auch im Freiland zu beobachten.

Es fällt auf, daß *Macroderma gigas* in der Region Pine Creek gegen Ende der feuchteren Jahreszeit fast nur Heuschrecken jagt, am Ende der Trockenperiode aber - neben wenigen Insekten - Vögel und Kleinsäugetiere als Beute bevorzugt (SCHULZ 1986). Auch in den Waldgebieten der Küstenregion ändert sich das Ernährungsverhalten mit den Jahreszeiten (TOOP 1985). Die Fledermäuse holen sich hier ihre Beute von Bäumen und Büschen (a r b o r e a l e s g l e a n i n g). In den warmen Monaten sind hier v. a. die großen Insektenarten gefragt; in den kühleren Monaten steigt der Anteil an Vögeln und Säugetieren, die dann auch in Bodennähe (scrub) gejagt werden.

Ähnliche jahreszeitlich bedingte Wechsel in der Ernährung gibt es auch bei *Megaderma lyra* (ADVANI 1981, ADVANI & MAKWANA 1981); der Anteil der Vertebraten steigt auch hier in der Trockenzeit. Eine eingehende Untersuchung über das Ernährungsverhalten von *Cardioderma cor* in Ostafrika (VAUGHAN 1976) zeigte, daß diese Fledermäuse im Wechsel zwischen Regen- und Trockenzeit nicht nur verschiedene Beutetiere jagen, sie verändern dabei auch ihre Jagdstrategien. Wenn in der Regenzeit die Zahl der fliegenden Insekten steigt, jagen die Fledermäuse im Luftraum, wenn aber mit fortschreitender Trockenzeit diese Beute knapp wird, gehen sie zur Bodenjagd über (v. a. große Käfer). Sie passen sich in ihrem Jagdverhalten den Trockenbedingungen an.

Alle Megadermatiden benutzen zur Echolocation sehr kurze Laute von relativ geringer Intensität; sie geben diese durch ihre Nasenöffnungen ab (NEUWEILER & MÖHRES 1967, SCHNITZLER 1973). Ferner enthalten die Laute bis zu vier Harmonische. FIEDLER (1979) fand bei den Untersuchungen über das Fangverhalten von *Megaderma lyra*, daß fast bei der Hälfte der Flüge keine Ortungslaute produziert wurden und folgerte daraus, daß in diesen Fällen die

Beute passiv akustisch lokalisiert wurde. Die Untersuchungen an *Macroderma gigas* (KULZER et al. 1970) zeigten, daß diese Fledermäuse auch in einer Voliere beim Anflug und Fang von Mäusen Ortungslaute produzieren. Das lange „Belauschen“ der Beute deutete aber auch hier auf eine passive Lokalisation hin. *Macroderma gigas* bemerkte ihre Beutetiere um so rascher, je mehr Geräusche oder Laute von diesen kamen. Geradezu rasant machten die Fledermäuse Jagd auf nestjunge Mäuse, wenn sie deren „Verlassenheitsrufe“ hörten.

Durch eine Auswahl spezieller Fütterungsversuche ließ sich bei *Macroderma gigas* auch die Beteiligung der verschiedenen Sinnesorgane beim Beutefang prüfen. Es gelang uns dabei, die Beute so anzubieten, daß die Fledermäuse diese weder sehen noch mit Hilfe des Sonarsystems orten konnten. Es zeigte sich dabei, daß auch diese Fledermäuse die Beutetiere in erster Linie durch „Belauschen“ von einer nahegelegenen Warte aus entdecken. Die extrem hohe Empfindlichkeit ihres Hörsystems auch im niederfrequenten Bereich (GUPPY & COLES 1988) ist wohl die Voraussetzung für dieses Jagdverhalten. TOOP (1985) beobachtete in diesem Zusammenhang, wie die im Freiland von verschiedenen Insektenarten produzierten Laute auf die Fledermäuse in höchstem Grade attraktiv wirkten. Welche Bedeutung der Echoortung beim Beutefang zukommt, ist bis jetzt nicht klar.

Während die meisten unserer heimischen Fledermäuse im Sommer regelmäßig trinken, konnten wir bei *Macroderma gigas* auch nach jahrelanger Haltung dies niemals beobachten. An den Fundorten im Norden und Westen Australiens stellt sich für die Fledermäuse zumindest periodisch Wassermangel ein. Unter den gegebenen Bedingungen im Labor konnten unsere Versuchstiere bei ausschließlicher Ernährung mit Mäusen ihren Wasserhaushalt mindestens zwei Wochen lang ausgleichen. Trinkwasser wurde dabei nicht mehr angeboten. Wahrscheinlich hätten sie diese Bedingungen noch wesentlich längere Zeit überlebt. Als eine erste Sparmaßnahme im Wasserhaushalt läßt sich die Konzentrierung des Urins erkennen. Der Wasserverlust über den Urin bleibt damit gering. Fledermäuse, die diese Fähigkeit besit-

zen, haben einen wesentlichen Vorteil, wenn sie in Trockengebiete geraten (HAPPOLD & HAPPOLD 1988). Die Umstellung der Ernährung während der Trockenzeit auf Vögel und Säugetiere bringt *Macroderma gigas* ev. einen hohen Wassergewinn. Für den Ausgleich der Wasserbilanz ist aber v. a. eine vollständige und präzise Abstimmung zwischen den ökologischen Bedingungen und der Lebensweise der Fledermäuse entscheidend. Die physiologischen Funktionen werden dabei bis zum Äußersten genutzt.

Zumindest die große Kolonie von *Macroderma gigas* im Bereich des **Fitzroy-Caves-Nationalpark** und am **Mt. Etna** läßt ein auf die Jahreszeiten der Südhalbkugel abgestimmtes Muster in der Fortpflanzung, aber auch bei Ortsveränderungen erkennen. In der von zahlreichen Fledermäusen gewohnten Art versammeln sich auch hier die Tiere zu einer Sommer-Fortpflanzungs-Gemeinschaft; in der kühleren Jahreszeit verteilen sie sich dagegen auf ein weit größeres Gebiet im Umkreis von ca. 50 km. Von einer strengen Periodizität in der Fortpflanzung von *Megaderma lyra* berichtet BROSSET (1962) und bei *Cardioderma cor* auch VAUGHAN (1976). Der besondere Schutz der Fortpflanzungskolonien sowie der umliegenden Habitate von *Macroderma gigas* erscheint unter diesem Aspekt vorrangig (TOOP 1985, HALL 1989).

### Dank s a g u n g

Ohne die Mitarbeit von Prof. Dr. JOHN NELSON im Department of Zoology der MONASH-University in CLAYTON (Victoria) wären unsere Untersuchungen in Australien nicht möglich gewesen. Dafür sage ich ihm auch nach vielen Jahren noch Dank. Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und viele Anregungen danke ich auch meinem Kollegen Prof. Dr. E. F. MÜLLER am Zoologischen Institut der Universität Tübingen.

### S u m m a r y

*Macroderma gigas* is one of the largest species of the *Micromyotis* and is endemic in Australia. It has now a patchy distribution north of 28° S in tropical and subtropical areas with wet and dry seasons. It has apparently adapted to desert and semidesert conditions. The major habitat requirements are large caves, mines or deep rock crevices with high ambient temperatures and humidity. Seasonal movements between the caves were found. Behaviour patterns, birth and mother-young interactions were investigated. The breeding pattern may be cyclic with a correlation to the local climate.

From prey remains beneath the feeding roosts, from faecal analysis and stomach contents a great diversity in diet was found (House mice, native rodents, small *Dasyuridae*, about 20 species of birds, few reptiles and amphibians and a large number of insects).

*Macroderma gigas* catches its prey by gleaning on the ground surface or from bushes and trees. A seasonal shift in feeding locations is suggested.

Measurements of body temperature, oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss have shown that *Macroderma gigas* is a homeothermic bat ( $T_b$  35-39 °C). There is no evidence for torpor.

The prey catching behaviour has been examined under laboratory and natural conditions. *Macroderma gigas* emits short and downwardly modulated echolocation pulses of low intensity and up to four harmonics, the second and third of which are strong. The pulses are emitted either singly or in groups. Usually the bat glides from a perch toward the prey, hovers about it and then returns again to the perch. From here it listens to the sounds produced by the prey (vocalisations of mice or sounds made by movements). Only a few echolocation pulses are used. In the final attack flight the bat dives steeply to about 10 cm above the prey, where it bent its body and wings convexly and then dropped onto the prey, which was enclosed by the wings and immediately bitten. The number of echolocation pulses during the attack varies between 13-30 pulses. The captured mice were taken back to the perch to be eaten. The ultrasonic cries of infant mice produced all these responses with a minimum delay.

*Macroderma gigas* was able to locate live mice 1) in one of 2-8 tubs in dim light, 2) in one of two tubs covered with nylon gauze, so that the mice could not be seen and 3) in one of two tubs covered by gauze and wood, so that they could not be seen or echolocated. Silent and motionless mice were not detected. Probably passive acoustic localisation is an important part of prey catching.

*Macroderma gigas* was kept in captivity for many years (vertebrate diet). It was never observed to drink, although water was available ad lib. These bats maintain their body weight on a diet of whole mice at least for a period of 15 days without supplementary drinking water. Under these conditions (26 °C 46 % r.h.) the daily gain of free water from food was about 9,4 ml, from metabolic water about 1,96 ml (total 11,4 ml). A rough estimate of water loss per day can be made by assuming a total evaporative loss between 1,7-4,6 mg  $H_2O/g \cdot h$ , about 2 ml water from urine and 1,6 ml from feces. If the evaporative water loss is lower than 2,9 mg  $H_2O/g \cdot h$  the total water loss would not exceed the water in the diet.

The ability to conserve water by minimizing urinary water loss depends on a powerful kidney. When fed on mice the concentration of urine was at about 3476 mosmol/kg  $H_2O$  (several times up to 5000 mosmol). Although *Macroderma gigas* is able to reduce its water loss it is adapted to arid conditions mainly because it avoids the daily temperature variations in the hottest areas of the continent.

## Schrifttum

- ADVANI, R. (1981): Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian False Vampire *Megaderma lyra lyra* (*Chiroptera: Megadermatidae*) in Rajasthan, India. *Z. Säugetierkd* **46**, 90-93.
- , & MAKWANA, S. C. (1981): Composition and seasonal occurrence of animal remains in the roosting habitat of *Megaderma lyra lyra* in Rajasthan, India. *Angew. Zoologie* **68**, 175-182.
- BAILEY, C. B., KITTS, W. D., & WOOD, A. J. (1960): Changes in the gross chemical composition of the mouse during growth in relation to the assessment of physiological age. *Can. J. Anim. Sci.* **40**, 143-155.
- BEUCHAT, C. A. (1990): Bodysize, medullary thickness, and urine concentration ability in mammals. *Am. J. Physiol.* **258**, R 298-R 308.
- BUTLER, W. H. (1962): Occurrence of the Ghost Bat, *Macroderma gigas*, in the Great Victoria Desert, W. A. W. Austr. Nat. **8** (1), 42-43.
- BROSSET, A. (1962): The bats of central and western India. I. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **59**, 1-57. II. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **59**, 707-746.
- CARPENTER, R. E. (1968): Salt and water metabolism in the marine fish-eating bat, *Pizonyx vivesi*. *Comp. Biochem. Physiol.* **24**, 951-964.
- (1969): Structure and function of the kidney and the water balance of desert bats. *Physiol. Zoology* **42**, 288-302.
- , & GRAHAM, J. B. (1967): Physiological responses to temperature in the long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. *Comp. Biochem. Physiol.* **22**, 709-722.
- DOUGLAS, A. M. (1962): *Macroderma gigas saturata* (*Chiroptera, Megadermatidae*). A new subspecies from the Kimberley Division of Western Australia. *W. Austr. Nat.* **8**, 59-61.
- (1967): The natural history of the Ghost Bat, *Macroderma gigas* (*Microchiroptera, Megadermatidae*), in Western Australia. *W. Austr. Nat.* **10**, 125-137.
- FIEDLER, J. (1979): Prey catching with and without echolocation in the Indian False Vampire (*Megaderma lyra*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **6**, 155-160.
- FREEMAN, P. W. (1984): Functional cranial analysis of large animalivorous bats (*Microchiroptera*). *Biol. Journ. Linn. Soc.* **21**, 387-408.
- GUPPY, A., & COLES, R. B. (1983): Feeding behaviour of the Australian Ghost Bat, *Macroderma gigas* (*Chiroptera: Megadermatidae*) in captivity. *Austr. Mammal.* **6**, 97-99.
- , & - (1988): Acoustical and neural aspects of hearing in the Australian gleaning bats, *Macroderma gigas* and *Nyctophilus gouldi*. *J. Comp. Physiol. A* **162**, 653-668.
- , -, & PETTGREW, J. D. (1985): Echolocation and acoustic communication in the Australian Ghost Bat, *Macroderma gigas* (*Microchiroptera: Megadermatidae*). *Austr. Mammal.* **8**, 299-308.
- HALL, L. S. (1981): The biogeography of Australian bats. In: *Ecological Biogeography of Australia* (KEAST, A., Ed.). **3**, 1556-1583.
- (1989): Bat conservation in Australia. *Macroderma* **5** (1,2), S. 11.
- HAMILTON-SMITH, E. (1966): The geographical distribution of Australian cave-dwelling *Chiroptera*. *Intern. Journ. Speleol.* **2**, 91-104.
- HAPPOLD, D. C. D., & HAPPOLD, M. (1988): Renal form and function in relation to the ecology of bats (*Chiroptera*) from Malawi, Central Africa. *J. Zool., Lond.*, **215**, 629-655.

- HAND, S. (1984): New miocene megadermatids (*Chiroptera: Megadermatidae*) from Australia with comments on megadermatid phylogenetics. *Austr. Mammal.* **8**, 5-43.
- (1987): Phylogenetic studies of Australian tertiary bats. *Macroderma* **3** (1), 9-12.
- KINGDON, J. (1974): *East African Mammals*. Vol. II. Part A. Insectivores and bats. Acad. Press, London.
- KOCK, D. (1969): Die Fledermausfauna des Sudan (*Mammalia, Chiroptera*). *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.* **521**, 1-238.
- KOOPMAN, K. F. (1984): Taxonomic and distributional notes on tropical Australian bats. *American Mus. Novitates (Amer. Mus. Nat. Hist., New York) No.* **2778**, 1-48
- KULZER, E. (1965): Temperaturregulation bei Fledermäusen aus verschiedenen Klimazonen. *Z. vergl. Physiol.* **50**, 1-34.
- (1979): Physiological ecology and geographic range in the fruit-eating cave bat genus *Rousettus* Gray 1821. A review. *Bonn. zool. Beitr.* **30**, 233-275.
- (1982): Ernährung und Wasserhaushalt frugivorer, karnivorer und insektivorer Chiropteren. *Abstr. Deutsche Ges. Säugetierkd.*, **56**. Hauptvers. (Salzburg) S. 15.
- , NELSON, J. E., MCKEAN, J. L., & MÖHRES, F. P. (1970): Untersuchungen über die Temperaturregulation australischer Fledermäuse (*Microchiroptera*). *Z. vergl. Physiol.* **69**, 426-451.
- , –, –, & – (1984): Prey-catching behaviour and echolocation in the Australian Ghost Bat, *Macroderma gigas* (*Microchiroptera: Megadermatidae*). *Austr. Mammal.* **7**, 37-50.
- LEITNER, P., & NELSON, J. E. (1966): Body temperature, oxygen consumption and heart rate in the Australian False Vampire Bat, *Macroderma gigas*. *Comp. Biochem. Physiol.* **21**, 65-74.
- LICHT, P., & LEITNER, P. (1967): Physiological responses to high environmental temperatures in three species of microchiropteran bats. *Comp. Biochem. Physiol.* **22**, 371-387.
- MCKEAN, J. L., & PRICE, W. J. (1967): Notes on some *Chiroptera* from Queensland, Australia. *Mammalia* **31**, 101-119.
- MOLNAR, R. E., HALL, L. S., & MAHONEY, J. H. (1984): New fossil localities for *Macroderma* Miller, 1906 (*Chiroptera: Megadermatidae*) in New South Wales and its past and present distribution in Australia. *Austr. Mammal.* **7**, 63-73.
- MÜLLER, E. F., & ROST, H. (1983): Respiratory frequency, total evaporative water loss and heart rate in the kinkajou (*Potos flavus* Schreber). *Z. Säugetierkd.* **48**, 217-226.
- NELSON, J. E. (1989): *Megadermatidae*. In: *Fauna of Australia* (WALTON, D. W., & RICHARDSON, B. J., Eds.) - Canberra, Austr. Gov. Publ. Service Vol. 1 B (*Mammalia*), 852-856.
- NEUWEILER, G., & MÖHRES, F. P. (1967): Ultraschallorientierung der Großblatffledermäuse (*Chiroptera - Megadermatidae*). *Z. vergl. Physiol.* **53**, 195-227.
- NORBERG, U. M., & RAYNER, J. M. V. (1987): Ecological morphology and flight in bats (*Mammalia; Chiroptera*): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **316**, 335-427.
- PETTIGREW, J. D., COLES, R. B., & GUPPY, A. (1983a): Spatial selectivity in the auditory and visual system of *Macroderma gigas*. *Austr. Mammal Society Bulletin* **8** (1), S. 33.
- , –, –, BROWN, M., & NELSON, J. (1983 b): Sensory abilities of the Australian Ghost Bat, *Macroderma gigas*. *Neuroscience Letters* suppl. **11**, S. 68.
- , BAKER, G. B., BAKER-GABB, D., BAVERSTOCK, G., COLES, R., CANOLE, L., CHURCHILL, S., FITZHERBERT, K., GUPPY, A., HALL, L., HELMAN, P., NELSON, J., PRIDDEL, D., PULSFORD, L., RICHARDS, G., SCHULZ, M., & TIDEMANN, C. R. (1986): The Australian Ghost Bat, *Macroderma gigas*, at Pine Creek, Northern Territory. *Macroderma* **2** (1), 8-19.
- PROCTER, J. W., & STUDIER, E. H. (1970): Effects of ambient temperature and water vapor pressure on evaporative water loss in *Myotis lucifugus*. *J. Mammal.* **51**, 799-804.
- SALES, G. D., & SMITH, J. C. (1978): Comparative studies of the ultrasonic calls of infant murid rodents. *Developmental Psychobiol.* **11**, 595-619.
- SCHNITZLER, H.-U. (1973): Die Echoortung der Fledermäuse und ihre hörphysiologischen Grundlagen. *Fortschr. Zool.* **21**, 136-189.
- SCHULZ, M. (1986): Vertebrate prey of the Ghost Bat, *Macroderma gigas*, at Pine Creek, Northern Territory. *Macroderma* **2** (2), 59-62.
- , & MENKHORST, K. (1986): Roost preferences of cave-dwelling bats at Pine Creek, Northern Territory. *Macroderma* **2** (1), 2-7.
- STRICKLER, T. L. (1977): Functional osteology and myology of the shoulder in the *Chiroptera*. In: *Contributions to vertebrate evolution* (HECHT, M. K., & SZALAY, F. S., Eds.), Basel, S. Karger.
- STUDIER, E. H. (1970): Evaporative water loss in bats. *Comp. Biochem. Physiol.* **35**, 935-943.
- TIDEMANN, C., R., PRIDDEL, D. M., NELSON, J. E., & PETTIGREW, J. D. (1985): Foraging behaviour of the Australian Ghost Bat, *Macroderma gigas* (*Microchiroptera: Megadermatidae*). *Austr. J. Zool.* **33**, 705-713.
- TOOP, J. (1985): Habitat requirements, survival strategies and ecology of the Ghost Bat *Macroderma gigas* Dobson (*Microchiroptera, Megadermatidae*) in central coastal Queensland. *Macroderma* **1** (2), 37-41.
- VAUGHAN, T. A. (1976): Nocturnal behaviour of the African False Vampire Bat (*Cardioderma cor*). *J. Mammal.* **57**, 227-248.
- VESTJENS, W. J. M., & HALL, L. S. (1977): Stomach contents of forty-two species of bats from the Australian region. *Austr. Wildl. Res.* **4**, 25-35.
- WICKLER, W., & UHRIG, D. (1969): Verhalten und ökologische Nische der Gelblügel-Fledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy). (*Chiroptera, Megadermatidae*). *Z. Tierpsychol.* **26**, 726-736.