© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Das Verhalten von *Eidolon helvum* (Kerr) in Gefangenschaft

Von Erwin Kulzer

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen
Direktor: Prof. Dr. F. P. Möhres

Eingang des Ms. 2. 4. 1968

I. Einleitung

Zu den merkwürdigsten Gestalten der Tropentierwelt gehören die Flughunde *(Megachiroptera)*. Sie bewohnen mit 35 Gattungen und 220 Arten die warmen Gebiete der Alten Welt. Einige Arten bilden Kolonien, deren Individuenzahlen alle anderen Säugetiergesellschaften noch übertreffen (Zusammenfassung bei Eisentraut, 1944). Ihre Tagesquartiere sind mächtige Bäume, verschiedentlich aber auch Höhlen oder dunkle unterirdische Bauwerke. Von hier aus entfalten sie in weitem Umkreis ihre Aktivität. Die ungeheure pflanzliche Produktion des tropischen Lebensraumes bietet den Flughunden eine günstige Ernährungsbasis. Die Lebensweise und der Konsum tropischer Kulturfrüchte brachte ihnen jedoch wenig Sympathien ein; in vielen Gebieten werden sie als Plage empfunden und bekämpft (Ratcliffe, 1931, 1932). Um sie unter Kontrolle zu bringen, mußte man aber erst ihre Lebensgewohnheiten kennen. Das Interesse konzentrierte sich dabei in erster Linie auf die in gewaltigen Schwärmen auftretenden *Pteropus*-Arten. Ihre Soziologie und ihre Verhalten konnten in den letzten Jahren durch umfangreiche Freilanduntersuchungen weitgehend geklärt werden (Nelson, 1964, 1965 a, b; Neuweiler, 1968). Unsere Untersuchungen an den kleinen Nilflughunden *(Rousettus aegyptiacus)* offenbarten dagegen eine so unterschiedliche Lebensweise, daß man zunächst geneigt war, sie als eine isolierte Gruppe zu betrachten und das Verbindende mit den ganz im Hinblick auf Schallpeilung spezialisierten Kleinfledermäusen hervorzuheben (Möhres, 1953, Möhres und Kulzer, 1956, Kulzer, 1958). Eine dritte Gruppe, welche die Gattung *Pteropus* in Afrika südlich der Sahara ökologisch vertritt, bietet sich nun zum Vergleich an: die Gattung *Eidolon*. Die bekanntesten Kolonien der Art *Eidolon helvum* befinden sich zur Zeit in Ostafrika (Kampala) und an der westafrikanischen Küste bei Abbijan. Nach Mutere (1967) besteht die Ansammlung bei Kampala schon seit 1936 und zählt etwa 1/4 Million Flughunde. Ogilvie (1964) schätzte die Zahl der Tiere in 12 Schlafbäumen auf 2000—4000. Die *Eidolon*-Population an der Elfenbeinküste zählt nach Huggel-Wolf 1958, 1965) zwischen 20 000 und 100 000 Individuen. An diesen Kolonien gelang es, die verschiedenen tages- und jahreszeitlichen Phasen genauer zu erfassen. Da die Flughunde ihre Hauptaktivität jedoch erst bei Dunkelheit entfalten, sind Freilandbeobachtungen über das Verhalten besonders schwierig und geben noch kein vollständiges Bild. Die Beobachtung dieser Flughunde unter Gefangenschaftsbedingungen ist somit eine wichtige Ergänzung und ermöglicht einen interessanten Vergleich mit dem Verhalten der anderen koloniebildenden Arten der Megachiropteren.

II. Material und Methode

Im Juni 1966 erhielten wir durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. P. Kunkel, dem wir dafür herzlich danken, aus Lwiro (Kivu-Provinz, Congo), ein ♂ der Art *Eidolon*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

helvum Kerr. Wenige Monate später spielte uns der Zufall ein ♀ der gleichen Art in die Hände, das sich vor der westafrikanischen Küste auf einem Handelsschiff niedergelassen hatte. Beide sind seit über einem Jahr im Labor zusammen; sie haben sich gut in Gefangenschaft eingewöhnt und zeigen normales Verhalten. Sie lassen sich durch Beobachter nicht stören solange die kritische Distanz eingehalten wird. Aus 2 m Entfernung können alle Verhaltensäußerungen genau beobachtet werden; die wichtigsten wurden gefilmt oder durch Blitzlichtaufnahmen festgehalten. Die mannigfaltigen Lautäußerungen, die vor allem bei Nacht zu hören sind, wurden auf Tonband registriert und anschließend am Oszillographen gefilmt. Alle Beobachtungen erfolgten unter Normaltagbedingungen und bei Umgebungstemperaturen zwischen 20—26° C, selten bei höherer Temperatur. Als Nahrung erhielten die Flughunde Bananen und gewässerte Feigen. Trinkwasser stand jederzeit zur Verfügung. Seit die Tiere bei uns eintrafen, veränderte sich ihr Körpergewicht nur um wenige Gramm. Der Zustand der äußeren Geschlechtsorgane zeigt, daß es sich um zwei adulte Tiere handelt. Auf Einzelheiten der Untersuchung wird an betreffender Stelle genauer eingegangen.

III. Allgemeines Verhaltensmuster

1. Flug und Hangelklettern

Zwei Fortbewegungsweisen kennzeichnen die Aktivität: Der *Zielflug* zu den Nahrungsbäumen und wieder zurück zu den Ruhequartieren und das *Hangelklettern* in den Zweigen der Bäume. Die Flugstrecken, die dabei täglich zurückgelegt werden, sind beträchtlich. Nach Huggel-Wolf (1965) sind die Nahrungsbäume von *Eidolon* bis zu 15 km entfernt. Mit einer Geschwindigkeit von 15—20 km/Std. und in einer Höhe von 120—200 m fliegen die Tiere gruppenweise ihre Ziele an. Auf den jahreszeitlich festgelegten Wanderungen durchfliegen sie wahrscheinlich eine Strecke von der Elfenbeinküste bis zum Nigerbecken (900 km).

Durch Flugversuche im Kurssaal und in dem 30 m langen Flur des Institutes konnte nach Filmaufnahmen eine Analyse der Flug-, Start- und Landebewegungen durchgeführt werden. Dabei ergab sich, daß *Eidolon* immer frei hängend, niemals aber vom Boden startet (Abb. 1). Am Boden sind die Tiere völlig hilflos. Unmittelbar vor dem Abflug drehen sie sich in die Flugrichtung und erkunden den Weg. Kopf und Körper geraten dabei in pendelnde Bewegungen. Die Filmanalyse der Flügelbewegungen zeigte, daß der Niederschlag in völlig gestrecktem Zustand erfolgt; beim Aufschlag werden die Flügel dagegen im Unterarm- und Handgelenk eingeknickt. Der Schlagwinkel der beim Niederschlag völlig gestreckten Flügel beträgt 60 bis 80 Grad. Die Schlagfrequenz im freien Streckenflug beträgt 7/sec. Für einen vollständigen Flügelschlag werden somit etwa 150 ms benötigt, wobei der Aufschlag erheblich rascher als der Niederschlag erfolgt (Verhältnis 2 : 3). Die Flugbewegungen sind an anderer Stelle ausführlich dargestellt (Kulzer, 1968). Die höchste mit der Stoppuhr und durch die Filmaufnahmen ermittelte Fluggeschwindigkeit betrug 16,4 km/Std. Ehe der Flughund zur Landung ansetzt, wird der Flug stark gebremst; der Körper nimmt dabei Schräglage ein. Die Landung erfolgt stets mit der Bauchseite. Sobald das Tier Halt gefunden hat, nimmt es die normale Hängestellung wieder ein.

Abb. 1. Eidolon helvum ♂ und ♀: rechts in Startposition

Im dichten Astwerk der Bäume bewegen sich die Flughunde durch *Hangelklettern* mit allen vier Extremitäten. Die Bewegungen können bei Fluchtverhalten blitzschnell erfolgen, bei der Nahrungssuche und bei der Begegnung mit anderen Tieren geschehen sie bedächtig und langsam. Die Aufeinanderfolge der Einzelhandlungen wurde gefilmt und nachgezeichnet. In Abb. 2 ist eine Kletterstrecke von 50 cm dargestellt:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Die beiden ersten Bilder (a, b) zeigen die Ausgangsposition, c den Schrittbeginn mit dem Ablösen des linken Armes, der bei d und c immer noch weiter ausholt. In e findet die scharfe Daumenkralle Halt. Während dieser ersten Bewegung streckt sich das ganze Tier vorwärts; der bei a noch tief hängende Körper wird in zunehmendem Maße flach. Das Plagiopatagium erscheint dabei gestrafft (e). Sobald der linke Arm festen Halt hat, löst sich der linke Fuß (f); er wird rasch nach vorne nachgezogen. Bei h umgreift er nach einer Schrittlänge wieder den Kletterast. Nach kurzem Verharren (i, k) beginnt das Ausgreifen des rechten Armes, der nun ebenfalls so weit als möglich ausholt, während die Gegenseite sichert (l, m, n). Bei p erfaßt die Daumenkralle den Ast, während der Fuß der gleichen Seite sich ablöst und bis r ebenfalls den Schritt vollzogen hat. Die Vorwärtsbewegung ist bereits bei q beendet; hier war das Versuchstier an einem Hindernis angelangt.

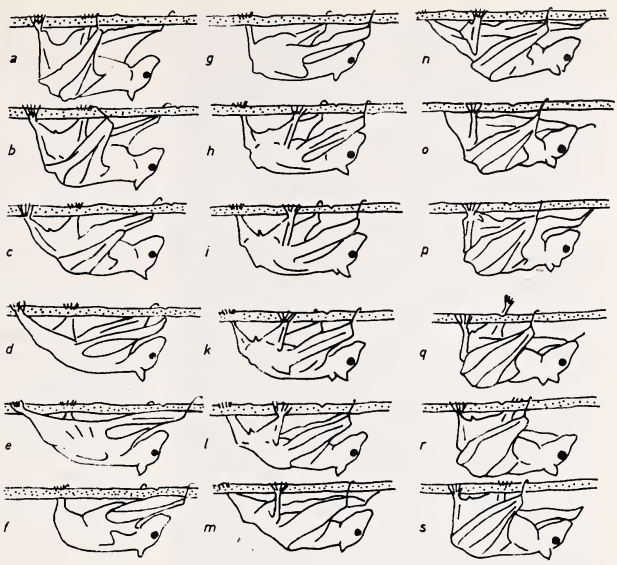

Abb. 2. Hangelklettern an waagerechtem Ast; nach fortlaufenden Filmbildern (24/sec) gezeichnet (Vergl. Text)

Die Vorwärtsbewegung beginnt somit durch Ausstrecken eines Armes bis zur maximalen Spannung des Plagiopatagiums, das die Schrittlänge begrenzt. Sobald fester Halt gefunden ist, erfolgt der Schritt des Fußes auf der gleichen Körperseite. Sind beide Extremitäten fest verankert, so wiederholt sich der gleiche Vorgang auf der anderen Körperseite, so daß die Fortbewegung schließlich zu einem *alternierenden Vorwärtshangeln* zwischen den beiden Körperseiten wird. Das Hangelklettern kann mit gleicher Sicherheit waagrecht, „kopfvoraus" senkrecht oder an schrägen Ästen ausgeführt werden. Unter Gefangenschaftsbedingungen klettern die Flughunde auf diese Weise an dem grobmaschigen Gitter der Käfige. Zusätzlich können sie sich auch noch mit den Zähnen verankern.

Das den Flug und das Klettern leitende Sinnesorgan ist in erster Linie das Auge (Möhres und Kulzer, 1956; Neuweiler, 1962). Aber auch dem *Ohr* kommt als einer ersten Bewertungsstufe für alle Vorgänge in der Umgebung eine große Bedeutung zu. *Eidolon*-Flughunde besitzen ein vorzügliches Hörvermögen, das sie nicht nur Tag und Nacht vor unliebsamen Angreifern warnt, es leistet bei allen Bewegungen wertvolle Orientierungshilfe. Die rasche Richtungslokalisation von Geräuschen gelingt mit Hilfe von komplizierten Bewegungen der Ohrmuscheln. Ich habe die Stellung der Ohrmuscheln unmittelbar vor dem Start seitlich und frontal gefilmt. In Abb. 3 sind Ausschnitte davon dargestellt. Von der Seite gesehen, bewegt sich die rechte Ohrmuschel in einem Sektor von rückwärts nach vorwärts, wobei sich das ganze Ohr etwas zuspitzt. Das linke Ohr ist in Ruhestellung vorwärts gerichtet und verharrt in dieser Stellung. Bei i und k schwenkt das rechte Ohr wieder in die Ausgangsposition zurück und öffnet sich dadurch wieder seitlich. Die ganze Bewegung wiederholt sich bis zu 5mal in 2 Sekunden.

Besonders kompliziert erscheint die Bewegung von der Frontalseite. In Abb. 4 sind sechs nicht unmittelbar zusammenhängende Stellungen aus den Filmaufnahmen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

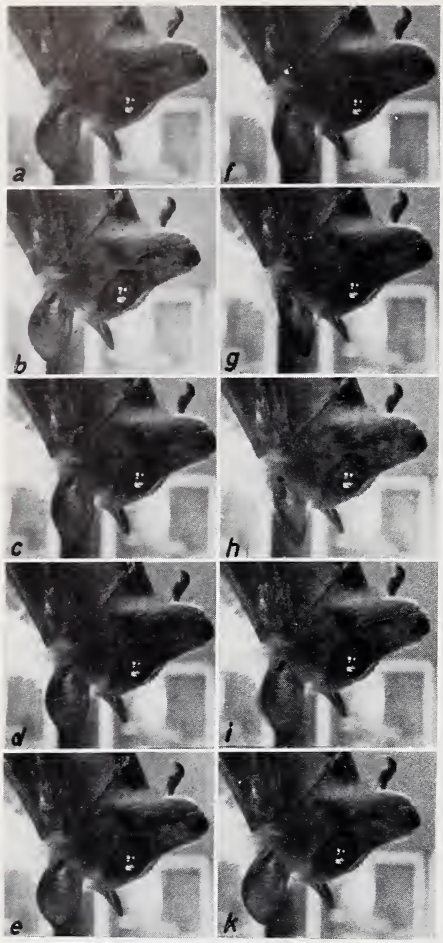

Abb. 3. Lokalisationsbewegungen der Ohrmuscheln (Filmaufnahmen 24/sec) (Vergl. Text)

ausgewählt: a zeigt eine vollkommene Frontalstellung beider Ohren unmittelbar vor dem Abflug. In der Regel folgt die Bewegung zwischen dem rechten und linken Ohr alternierend, wodurch eine Höchstzahl an Information eingeht. Eine leichte Seitwärtsdrehung des linken Ohrs zeigt b, während das rechte noch weiterhin den frontalen Bereich erfaßt. Mit fortschreitender Drehung weist die Öffnung schräg abwärts (c). Für die gesamte Drehung werden nur 160 ms benötigt. Durch die Rückbewegung kann ebenso schnell die Ausgangslage wiederhergestellt werden. Mit der nächsten Wendung hört der Flughund einen Bereich ab, der von links vorne bis weit hinter seinen Rücken reicht. Das andere Ohr kann dabei still in der Frontalstellung verharren, so daß gleichzeitig auch der Raum vor dem Tier unter Kontrolle steht. Ausschnitte aus alternierenden Bewegungen der Ohren zeigen die Bilder d—f. Das rechte Ohr wendet sich nach auswärts, das linke Ohr erscheint flach (e), horizontal nach abwärts gerichtet, so daß auch der Raum unterhalb des Tieres erfaßt wird. In dieser Stellung bewegt es sich vor- und rückwärts. Die alternierenden Bewegungen ermöglichen die Wahrnehmung von Geräuschen aus nahezu allen Richtungen. Neben dem Auge kommt somit dem Gehörsinn eine wichtige Aufgabe bei den Orientierungsbewegungen im Flug und beim Klettern zu.

2. Nahrungsaufnahme und Defäkation

Bei der Nahrungssuche fliegen die Tiere verschiedene Bäume an; sie klettern in den Zweigen herum, bis sie Früchte gefunden haben. Dabei kommt es auch zu lautstarken Auseinandersetzungen (Huggel-Wolf, 1965). Aus einer Aufstellung von Mutere (1967) kennen wir den Speisezettel der *Eidolon*-Flughunde in Kampala und Jinja (Uganda). Danach verzehren sie reife Bananen, Feigen, Mangos, Papayas, Guajaven und auch noch eine Anzahl Blüten. Eisentraut (1944) führt in seiner Zusammenfassung auch die Früchte der Delebpalme, von Corida und die Avogatobirne an. Fast alle diese Früchte duften stark und werden von den Flughunden mit der Nase aufgespürt.

Unsere beiden Tiere erhielten täglich geschnittene oder ganze Bananen und gewässerte Feigen. Sie mußten, um an die Futterschale zu gelangen, an der Käfigwand abwärts klettern. Aus einem Gemisch von verschiedenen Früchten wählten sie stets nach dem Duft aus. Niemals setzten sich die Flughunde dazu auf den Boden, sondern blieben immer in Hängestellung. Wenn die Futterschale von der Käfigwand entfernt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

steht, benützen sie die beiden Arme am Boden als Stütze, um an die Früchte zu gelangen. Ist die Wahl getroffen, so wird die Frucht mit dem Maul gepackt. Sofort klettert das Tier damit wieder an den Ruheplatz zurück und legt mit den gespreizten Zehen eines Fußes den Futterbrocken zurecht (Abb. 5). Auch der Daumen und der Unterarm können zum Festhalten der Nahrung eingesetzt werden. Mit kräftigen Kaubewegungen beginnt der Flughund die Frucht zu kneten und sie ins Maul zu befördern, bis die großen Backentaschen prall gefüllt sind (Abb. 6). Nun erst setzen die schnellen Raspelbewegungen der Zunge ein, die etwa jede Sekunde einmal vor- und rückwärts gleitet, wobei die weichen Früchte von den Hornpapillen zu Brei gerieben werden. Nach etwa 5 bis 8 Minuten bleibt von der Frucht nur noch ein Klümpchen Fasermaterial übrig, das ausgeknetet und dann ausgespuckt wird (6). Erhalten die Tiere reife, ganze Bananen, so fressen sie sich auch an Ort und Stelle in die Frucht hinein, bis eine längliche Grube im Fruchtmark entsteht, die mehr und mehr mit

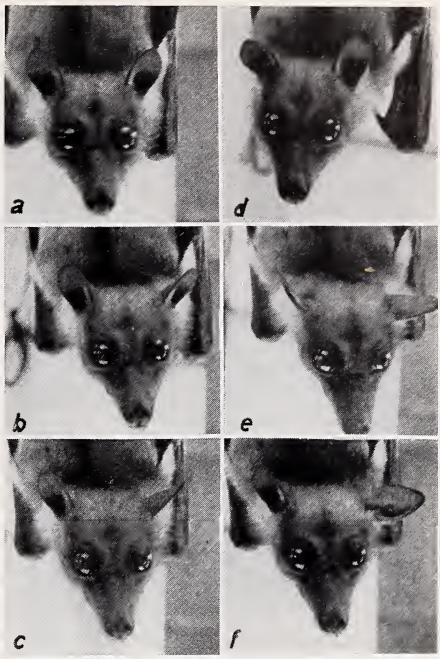

Abb. 4. Bewegungen beider Ohrmuscheln frontal nach Filmbildern (nicht zusammenhängende Einzelbilder)

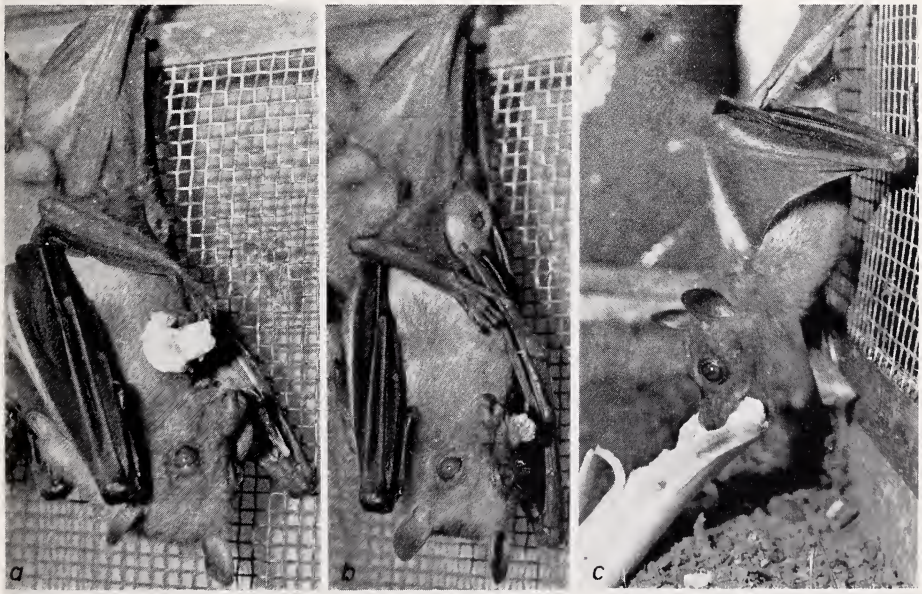

Abb. 5. Nahrungsaufnahme — *a.* Festhalten der Frucht mit dem Fuß und Füllen der Backentaschen — *b.* Ausspucken der Faserreste — *c.* Zerlegen einer Banane

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

der Zunge ausgeschabt wird. In diesem Zusammenhang sei auch eine alte Beobachtung nach EISENTRAUT (1944) angeführt: Der Naturforscher HEUGLIN konnte während seiner Ostafrikareise durch Herabschießen der kopfgroßen Früchte der Delebpalme mehrfach *Eidolon*-Flughunde fangen, die sich völlig in die Früchte hineingefressen hatten.

Von unseren beiden Versuchstieren war das ♀ beim Futterholen wesentlich eifriger als das ♂, das oft nur auf die Rückkehr des ♀ wartete, um ihm dann einen Teil der Nahrung aus dem Maul zu reißen. Ähnliches Verhalten zeigen auch die *Rousettus*-Flughunde in Gefangenschaft (KULZER,1958). Bei beiden führt es zu heftigen Auseinandersetzungen. Beide kreischen sich an; in der Regel stößt das ♀ das ♂ heftig zurück. Alle Lautäußerungen entsprechen den normalen Kampflauten. Es ist anzunehmen, daß die von HUGGEL-WOLF (1965) bei der Nahrungssuche angeführten Auseinandersetzungen eine ähnliche Ursache haben.

Abb. 6. Mit vollen Backentaschen beginnt das Zerraspeln der Früchte

Trinkwasser stand unseren Flughunden jederzeit zur Verfügung. Die Tiere trinken in Hängestellung, halten den Kopf über die Wasserfläche und lecken das Wasser in ähnlicher Weise wie Hunde. Kot- und Urinabgabe sind bei *Eidolon* unter natürlichen Bedingungen auf die Zeitspanne von der Rückkehr zu den Ruhebäumen bis zum Beginn der Gruppenbildung begrenzt (HUGGEL-WOLF, 1965). Unsere Beobachtungen zeigten, daß der Abbau der Früchtenahrung sehr rasch erfolgt. Bei beiden Versuchstieren wurde die Defäkation schon 3 Stunden nach der ersten Nahrungsaufnahme beobachtet. Die Körperhaltung während der Kot- und Urinabgabe entspricht genau der von anderen Flughundarten. Sie drehen sich um 90 bis 180 Grad, so daß sie kurzfristig mit dem Kopf nach oben hängen. Sicheren Halt gewähren dabei nur die Daumenkrallen. Eine Verschmutzung des Körpers durch Kot und Urin ist dabei ausgeschlossen.

3. Die Körperpflege

Ein erheblicher Teil der täglichen Aktivität entfällt bei allen Flughunden auf die Reinigung und Pflege des Körpers. Schon unmittelbar nach der Rückkehr vom Nahrungsflug beginnt *Eidolon* mit intensiver Körperpflege (HUGGEL-WOLF, 1965). Unter den natürlichen Bedingungen hält diese Periode bis gegen 11 Uhr an. Die Flughunde vermeiden während dieser Zeit den direkten Körperkontakt.

Unter Gefangenschaftsbedingungen tritt diese Verhaltensweise noch ausgeprägter in Erscheinung. Etwa die Hälfte der Gesamtaktivität entfällt auf die Körperpflege. Sie beginnt unmittelbar vor oder im Anschluß an die Nahrungsaufnahme. Das Festhalten weicher Früchte auf der Brust und das Zerquetschen der Nahrung im Maul führt fast immer zu leichter Verschmutzung des Felles und veranlaßt die Flughunde sofort nach dem Ausspucken der Nahrungsreste zu einer gründlichen Reinigung der verschiedenen Körperbezirke. Zuerst wird die Außenseite des Maules und das Gesicht abgeleckt. Mit Hilfe der Fuß- und Daumenkrallen folgt sodann die Reinigung der Zähne (Abb. 7). Die Daumenkralle wird mit großer Gewandtheit zwischen den Zähnen eingehakt, um Nahrungsreste daraus zu entfernen. Durch rasche kratzende Bewegungen mit den fünf Zehenkrallen eines Fußes kann der Flughund auch eine ganze Zahnreihe zugleich säubern. Anschließend werden die Füße und die Daumen beleckt. Das Fell der Brust- und Halsregion wird mit der Zunge gestrichen und dazwischen mit den Fußkrallen geharkt.

Besondere Aufmerksamkeit widmen die Flughunde der Reinigung und Pflege der Flügel. Dazu strecken sie die Unterarme etwas aus, ziehen den Kopf an die Schulter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

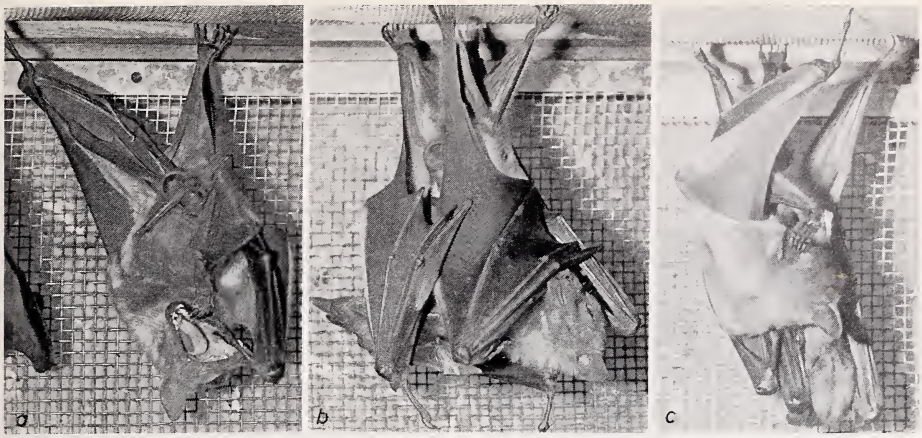

Abb. 7. Körperpflege — *a.* Reinigen der Zähne, *b.* Belecken der Flügelaußenseite, *c.* Harken der Hinterhauptsregion mit den Zehenkrallen

heran und streichen die Flughaut mit der Zunge. Die Reinigung der Flügelspitze erfordert die Mithilfe des gegenüberliegenden Armes (Abb. 8), gegen den die weiche Spitze angedrückt wird (a). Mehrmals innerhalb einer Reinigungsperiode belecken die Flughunde die Flügel, das Handgelenk und die Fingergelenke. Die elastische Flughaut wird dabei so stark gedehnt, daß die Reinigung gleichzeitig einer Massage entspricht. Auch alle übrigen Körperabschnitte säubert der Flughund täglich mehrmals. Durch rasches Kratzen mit den Zehenkrallen kämmt er das Fell. Es gibt so gut wie keine Körperstelle, die er auf diese Weise nicht erreicht. Er vollbringt geradezu akrobatische Leistungen bei der Pflege des Felles im Nacken und in der Hinterhauptregion (Abb. 7 c). Das ganze Tier krümmt sich bauchwärts, legt den Fuß über den Kopf in die Nackenregion und kämmt hier mit raschen Bewegungen. Anschließend werden immer wieder

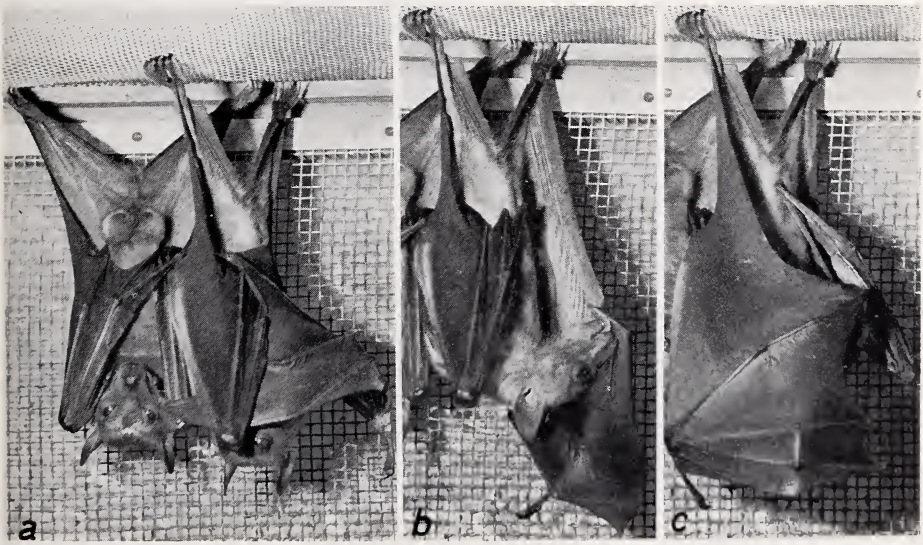

Abb. 8 a. Belecken der Flügelspitze, *b.* der Außenseite, *c.* der Innenseite der Flughäute

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

pflege miteinbezogen. Die verschiedenen Putzhandlungen verlaufen niemals in einer starren Folge. Die Flughunde können an jeder beliebigen Stelle mit der Körperpflege beginnen. Oft trennen sich die Tiere dabei einige Zentimeter. Niemals wurde beobachtet, daß sich beide Tiere gegenseitig putzen.

4. Kampfverhalten

Wenn die Flughunde von der Nahrungssuche zurückkehren und auf ihren Ruhebäumen landen, kommt es zu heftigen Kämpfen um den Ruheplatz. Dabei beißen sich die Tiere, sie sperren drohend das Maul auf und stoßen schrille Laute aus (Huggel-Wolf, 1965). Dieses innerartliche Kampfverhalten konnte auch bei den gefangenen Tieren beobachtet und ihre Lautäußerungen dabei registriert werden. Darüber hinaus zeigt das ♂ ein allgemeines Abwehrverhalten gegenüber anderen Tieren und auch gegen den Tierpfleger. Diese Abwehr läßt sich jederzeit provozieren.

Abb. 9. Abwehrstellung mit gespreizten Flügeln und Daumen

Das ♂ verfolgt aufmerksamer als das ♀ alle Vorgänge im Raum, es genügt schon, ihm die Hand in die Nähe zu halten, um folgende Reaktion auszulösen (Abb. 9): Sekundenschnell spreizt es die Flügel (Drohstellung); die Daumen sind dabei nach vorwärts gerichtet. Es beginnt in raschem Rhythmus mit den Flügeln zu schlagen (Drohgeste) und beantwortet jede weitere Annäherung mit gezielten Flügelschlägen und schließlich auch mit einem starken Biß. Schon zu Beginn dieser Abwehrhandlung werden krächzende Laute ausgestoßen, die immer rascher aufeinander folgen und bei höchster Erregung in langgezogene, intensive Ex- und Inspirationslaute übergehen. Sie besitzen tonhaften Charakter und sind weithin hörbar (Abb. 10). Die starke Erregung des Flughundes hält lange Zeit an. Das rhythmische Flügelschlagen ist noch 15 Minuten nach Beseitigung der eigentlichen Ursache zu beobachten, und einer erhöhte Wachsamkeit kennzeichnet das Verhalten in den nachfolgenden Stunden. Oftmals wird die Erregung durch Handlungen der Körperpflege unterbrochen oder sogar damit beendet.

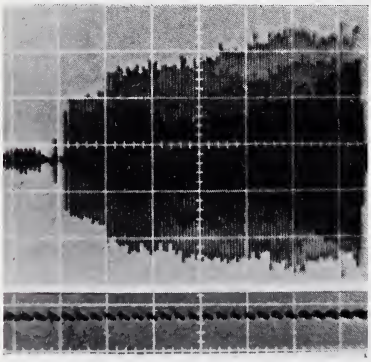

Abb. 10. Oszillogramm eines weithin hörbaren Abwehrschreies des *Eidolon* ♂ nach einer Tonbandaufnahme

Das Abwehrverhalten des ♂ kann auch durch andere Tiere verursacht werden. Es fiel uns erstmals auf, als wir zufällig einen zweiten Käfig mit Igeltenreks neben den Flughundkäfig stellten. Der Flughund wurde dadurch stark erregt und beobachtete stundenlang jede ihrer Bewegungen. Bei Annäherung setzte sofort das rhythmische Flügelschlagen ein. Die Abwehrhandlung des ♂ muß somit als eine kombinierte optische und akustische Geste aufgefaßt werden, die in dem entscheidenden Moment in gezielte Abwehrschläge übergehen kann. Besonders merkwürdig reagiert das ♂, wenn es während der Ruhestellung in Körperkontakt mit dem ♀ hängt (Abb. 11). Provoziert man es jetzt, so lehnt es sich mit dem Rücken an das ♀, spreizt die Flügel und beginnt laut zu schreien. Gleichzeitig wird

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

der Brustkorb nach vorne gewölbt, so daß der Flughund wie aufgebläht erscheint. Die Erregung kann wiederum so gesteigert werden, daß anschließend das Flügelschlagen lange Zeit anhält. Die ganze Abwehrhandlung endet mit dem Beschnüffeln des ♀, das die Annäherung duldet und dabei kurze *Knarr*-Laute hervorbringt. Eine derartige Abwehrreaktion wurde beim ♀ niemals beobachtet und läßt sich auch nicht auslösen.

Abb. 11. Abwehrstellung des ♂ in engem Kontakt mit dem ♀

Das *innerartliche* Kampfverhalten zeigt sich regelmäßig bei der Kontaktaufnahme der beiden Flughunde, vor allem nach der Fütterung, der Körperpflege und bei der Zurückweisung des ♂ durch das ♀ in der Fortpflanzungszeit. Grundsätzlich wird der gegenseitige Kontakt erst nach vorsichtigem Beschnüffeln hergestellt, wobei das ♂ stets der aktive Partner ist. Er streckt seinen Kopf gegen den Hals und den Nacken des ♀ und beriecht äußerst vorsichtig dessen Genitalregion. Die Vorsicht ist angebracht, da auch das ♀ blitzschnell zur Abwehr übergehen kann. Es vertreibt dann das ♂ mit einigen Flügelschlägen und Kopfstößen (Abb. 12). Dabei äußert es *krächzende* Laute, die von dem abgedrängten ♂ mit einem kurzen *Knarren* beantwortet werden. Beide Lauttypen sind gut voneinander zu unterscheiden. War das ♂ auf die Ablehnung nicht gefaßt oder erfolgte diese sehr heftig, so ergreift es sofort die Flucht und versucht später eine erneute Annäherung. Die Zurückweisung ist vor allem während der Nahrungsaufnahme kurz und bündig; ein Stoß und ein Drohlaut genügen schon, damit das ♂ vom ♀ abläßt. Trotzdem bleibt es aber in der Nähe, um bei nächster Gelegenheit den engen Kontakt wieder herzustellen.

Abb. 12. Das ♀ weist das ♂ mit krächzenden Lauten zurück

5. Ruhestellung

Im Gegensatz zu den Flughunden der Gattung *Pteropus*, sind die *Eidolon*-Flughunde ausgesprochene *Kontakt-Tiere*, die während der Ruhephase in dichten „Klumpen" bis zu 100 Individuen eng beisammen hängen. Erst unmittelbar vor dem abendlichen Abflug lösen sich diese Klumpen wieder auf (Huggel-Wolf, 1965, Ogilvie, 1964).

Die Schlafstellung des Einzeltieres (Abb. 13) unterscheidet sich nicht von der allgemein üblichen Hängestellung (Eisentraut, 1944). Mit den Krallen eines Fußes hält sich auch *Eidolon* an der Käfigdecke, der zweite Fuß ist gegen die Bauchseite gelegt. Die Flügel werden eingefaltet und können den umgelegten Fuß völlig verdecken. Das Kinn wird nahe an die Brust gezogen; auch die Augen sind weitgehend geschlossen. Bei anhaltendem tiefen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Schlaf liegt der Kopf ganz unter einem Flügel. Nur noch der Hinterkopf und die Ohren ragen aus dieser Verpackung hervor. Die schlafenden Flughunde sind außerordentlich geräuschempfindlich und reagieren auf leise Laute sofort mit lebhaftem Ohrspiel.

Sind ♂ *und* ♀ in einem Käfig untergebracht, so sucht das ♂ stets engen Kontakt mit dem ♀. In der Ruhephase wird eine gemeinsame Haltung eingenommen. Beide Tiere bilden eine *Schlafgemeinschaft* (Abb. 14). Dabei entfaltet das ♂ oder das ♀ einen Flügel so weit, daß auch der Partner darunter noch Platz findet. Der feste Zusammenhalt wird auf eine merkwürdige Weise gewährleistet: Beide hängen stets schräg gegeneinander mit sich überkreuzenden Beinen, so daß sie durch ihr eigenes Körpergewicht aneinandergedrückt werden. Die Körperhaltung ist dabei unterschiedlich; beide liegen entweder Bauch an Bauch oder mit den Flanken gegeneinander. Dabei bedeckt das eine Tier mit halb entfaltetem Flügel die ganze Bauch- und die Kopfseite des anderen. Nur noch die Ohren ragen von dem eingeschlossenen hervor. Ob es sich hierbei um eine Schutzstellung gegen die Abgabe von Körperwärme handelt, ist nicht mit Sicherheit zu sagen, da die gleiche Schlafstellung auch bei 29° C Umgebungstemperatur eingehalten wird.

Abb. 13. Ruhestellung von *Eidolon* (Einzeltier)

Auch in Ruhestellung wird das ♀ vom ♂ immer wieder beschnüffelt. Es reagiert darauf nur mit einem kurzen knarrenden Laut, worauf das ♂ sofort wieder von ihm abläßt und sich weiterhin ruhig verhält. Die enge Verbindung zwischen den beiden Versuchstieren zu einer Schlafgemeinschaft stellt nichts anderes als die *Klumpenbildung* unter Freilandbedingungen dar. Daß es sich hierbei um einen sehr engen sozialen Kontakt handelt, zeigt das Bestreben der Tiere stets gegen den Partner zu hängen, um dadurch das Eigengewicht zur Geltung zu bringen und den Kontakt auch noch im Schlaf fest zu gestalten. Das Einschließen des Partners unter die Flughaut verleiht den Tieren dann das Aussehen eines „Klumpens". Dieses Verhalten ist um so erstaunlicher, als alle größeren Flughundarten, die in Bäumen ruhen, ausgesprochene „*Distanztiere*" sind, die außerhalb der Fortpflanzungsperiode keinen Körperkontakt mit den Nachbartieren dulden.

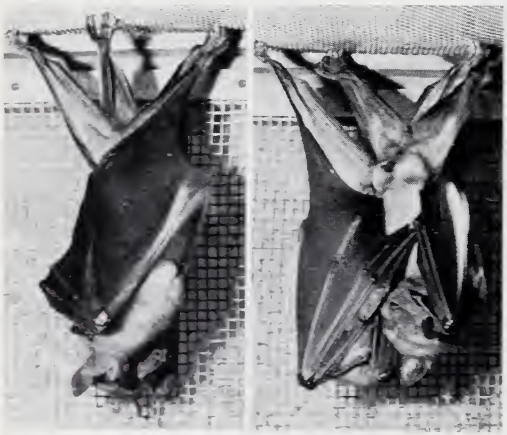

Abb. 14. Ruhestellung eines *Eidolon-Paares*

6. Paarungsverhalten

Eine völlig unerwartete Synchronisation der Fortpflanzungszeiten mit dem Maxima der Niederschläge in den äquatorialen Gebieten stellte Mutere (1967) bei den *Eidolon*-Kolonien in Kampala fest. Während die Kopulationen in den Monaten April bis Mai erfolgen, verzögert sich die Implantation der befruchteten Eier so lange, daß die Jungen erst im folgenden Februar und März zur Welt kommen. Diese Verzögerung in der Embryonalentwicklung verhindert die Geburt während der relativ trockenen und nahrungsarmen Jahreszeit.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

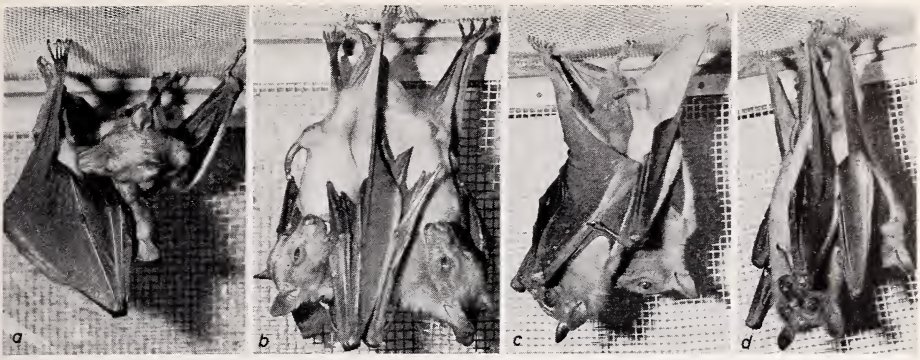

Abb. 15. Kopulation — *a.* Annäherung des ♂, *b.* Erektion des Geschlechtsorganes, *c.* Beginn der Kopulation, *d.* Begattungsstellung.

Unsere beiden Versuchstiere leben seit Juni 1967 beisammen. Im Gegensatz zu der unter Freilandbedingungen eingeengten Kopulationsperiode beobachteten wir seither in allen Monaten zahlreiche Begattungen, in der Regel während der Nachmittagsstunden (11.00 bis 17.30). Ein starkes Hervortreten der Hoden kündigt die Fortpflanzungsstimmung des ♂ an. Die Kopulation beginnt mit einem lange anhaltenden Beschnüffeln der Genitalregion des ♀ (Abb. 15), sofern das ♂ dabei nicht sofort wieder abgewiesen wird. Das ♂ hangelt sich dann auf die Rückseite des ♀ und beginnt seinen Penis zu belecken, der dabei erigiert wird. Anschließend umgreift es mit den beiden Flügeln das ♀ und tastet mit dem Geschlechtsorgan über das Uropatagium hinweg zum Eingang der Vagina. Tastend erfolgt sodann die Einführung. Nach mehreren Friktionsbewegungen ist der Vorgang bereits abgeschlossen. Das ♀, das bis jetzt völlig passiv blieb, beginnt nun seine Genitalöffnung mit dem Penis des ♂ zu belecken, worauf sich die Verbindung sofort löst. Das ♂ bleibt dabei ruhig und versucht später noch eine zweite Kopulation. Nach Abschluß der Begattung verharren beide Tiere wieder ruhig nebeneinander. Im Gegensatz zu den *Pteropus*- und *Rousettus*-Flughunden vollzieht sich die Begattung bei *Eidolen* ohne Lautäußerung und ohne Nackenbiß.

IV. Der Tagesablauf

Die fortlaufende Aufzeichnung aller Verhaltensäußerungen ergab auch unter den Gefangenschaftsbedingungen ein Aktivitätsmuster. Beide Tiere wurden dazu bei Tageslicht und nachts bei schwachem Rotlicht beobachtet. Die Umgebungstemperatur betrug zwischen 20 und 25° C. In insgesamt 98 Beobachtungsstunden (Oktober bis November 1967) wurden folgende Verhältnisse ermittelt:

1. Die Hauptaktivitätszeit beginnt stets mit intensiver *Körperpflege,* noch ehe irgendwelche Ortsveränderungen vorgenommen werden. Noch in engem Kontakt mit dem Partner erfolgen die ersten Putzhandlungen. An 12 verschiedenen Tagen begannen beide Versuchstiere zwischen 11.30 und 13.00 Uhr mit dem Reinigen der Flughäute und der übrigen Körperbezirke. Der Zeitraum, der dafür in Anspruch genommen wird, vergrößert sich in den ersten Nachmittagsstunden zusehends, während die dazwischenliegenden Ruhepausen immer kürzer werden. Auch nach jeder Nahrungsaufnahme folgt eine ausgedehnte Putzhandlung. Bis in die frühen Morgenstunden (etwa 4.00 Uhr) hält diese Aktivität an, ehe die Ruhepausen erneut größere Zeitspannen einnehmen. Der folgende Protokollauszug ist einer extrem langen Aktivitätsphase entnommen. Er soll die Folge der Einzelhandlungen veranschaulichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Protokollauszug

3. 10. 1967: 12.30 bis 15.20

Zeit	♀	♂
12.30	regungslos	regungslos
13.36	putzt: Flügelspitzen Flughaut Daumen Bauchregion Handgelenk Genitalregion Flughaut	regungslos
13.42	weist zurück putzt: Kopf Flügel Hals Flügel	beschnuppert Hals des ♀ regungslos
13.48	weist zurück (Geschrei) putzt: Flügel, Hals	beleckt Penis, Erektion, beschnuppert Genitalregion des ♀ beleckt erneut Penis putzt: Hals, Nacken, Fußkrallen, harkt die Zähne
13.53	weist energisch ab putzt: Flügel weist ab	beschnuppert das ♀ putzt: Fell beschnuppert ♀
13.57	putzt: Hals, Flügel bleibt ruhig	wendet auf Rückseite des ♀ und umgreift es
	Copulation	
	beleckt Penis	löst sich vom ♀
14.00	putzt: Bauchregion	putzt: Genitalregion
14.04		beschnüffelt erneut ♀ und putzt: Halskrause, Flanken
14.05	legt Flügel um ♂ löst Kontakt wehrt ab klettert zum Futter	regungslos versucht ♀ zu halten erregter Flügelschlag geht in Putzstellung über
14.08	Orientierungsbewegung	
14.12	frißt	abwartend ruhig
14.20	spuckt Rest aus putzt: Gesicht, Hals weist ab	erigiert erneut, beleckt Penis beschnüffelt ♀
14.30	holt erneut Futter zurück zum Ruheplatz	entreißt ♀ Futterbrocken frißt
14.41	frißt	regungslos
15.00	frißt	regungslos
15.09	putzt: Gesichtsregion	regungslos
15.20	regungslos	regungslos

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

2. Die Zeit der *Nahrungsaufnahme* wird sicher stark von den Gefangenschaftsbedingungen geprägt; dennoch ergaben sich auch hier Verhältnisse, die unabhängig davon waren, zu welcher Zeit das Futter gereicht wurde. Das erste Abholen der Futterstücke erfolgte in der Regel unmittelbar nach der ersten Putzperiode am Mittag (11.30 bis 14.15 Uhr) beim ♀ und in den Nachmittagsstunden (16.00 bis 17.15 Uhr) beim ♂. In den Vormittagsstunden blieben die Früchte auch in nächster Nähe der Tiere unbeachtet. Erst in den Nachmittagsstunden wiederholt sich das Futterholen stündlich. Die Nahrungsaufnahme ist zwischen 22.00 und 3.00 Uhr beendet. Da der Durchgang des Verdauungsbreies rasch erfolgt, deckt sich die Periode der *Defäkation* weitgehend mit der Zeitspanne für die Nahrungsaufnahme.
3. Ein erheblicher Teil des aktiven Verhaltens entfällt auf die *sozialen Beziehungen*, auf Annäherung, Angriff, Abwehr und auf das Fortpflanzungsverhalten. Fast alle diese Handlungsweisen sind mit Ortswechsel verbunden; sie spiegeln die Hauptaktivität am deutlichsten.
4. Die *Ruheperiode* beginnt in den frühen Morgenstunden zwischen 4.00 und 8.00 Uhr. Sie dauert, von gelegentlich kurzen Unterbrechungen abgesehen, bis zur ersten Putzperiode zwischen 11.30 und 13.00 Uhr. Während der Unterbrechungen wird oft die Hängelage gewechselt oder es werden kurze Putzperioden eingelegt. Je näher die Mittagstunde heranrückt, um so häufiger treten die kurzen Putzperioden auf.

   Als Beispiel führe ich in Abb. 16 die Verhaltensäußerungen des ♀ innerhalb von 24 Stunden an; sie entsprechen fast vollkommen dem Verhalten des ♂, das sich davon noch durch erhöhte Aggressivität unterschied.

Die Dauerbeobachtungen der beiden *Eidolon*-Flughunde ergab gegenüber den Freilandbeobachtungen (Huggel-Wolf, 1965, Ogilvie, 1964) erhebliche zeitliche Unterschiede. Am auffallendsten ist der frühe Beginn des aktiven Verhaltens bei den gefangenen Tieren. Gegenüber den natürlichen Bedingungen erscheint die Gesamtaktivität um ca. 6 Stunden vorverlegt. Da das Futter schon zwischen 7.00 und 8.00 Uhr angeboten wurde, am Vormittag aber stets unberührt blieb, ist ein Zusammenhang damit ausgeschlossen. Selbst die Ruheperiode, die unter Freilandbedingungen erst nach 11.00 Uhr beginnt, ist vorwärts verschoben. Die Zeitspanne der Nahrungsaufnahme deckt sich etwa mit den unter natürlichen Bedingungen gemachten Erfahrungen, ist aber ebenfalls weit vorverlegt. Verschiebt man in Abb. 16 die Zeitachse um 6 Stunden nach

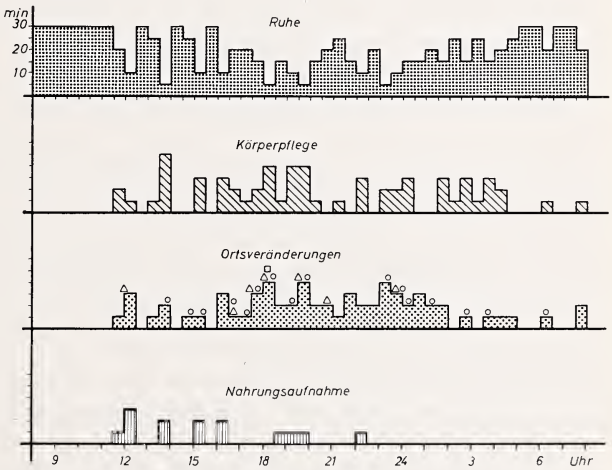

Abb. 16. Verhaltensmuster des *Eidolon* ♀, das mit dem ♂ einen Käfig bewohnt (Normaltag 29./30. 11. 1967, Helligkeit im Käfig: 9.00 Uhr, 4,5 Lux, 12.00 Uhr, 16 Lux, 16.00 Uhr, 3 Lux). Alle Verhaltensäußerungen wurden in 5-Minuten-Abständen aufgezeichnet und in Säulen bis zu 30 Minuten Dauer aufeinander dargestellt. Während das Ruhe-Verhalten nur die Zeitspannen enthält, in denen der Flughund völlig regungslos war, überschneiden sich die Aktogramme der aktiven Verhaltensweisen: Körperpflege, Ortsveränderungen und Nahrungsaufnahme können innerhalb von jeweils 5 Minuten nacheinander folgen; sie wurden in der Abbildung entsprechend eingetragen (○ = Defäkation, ∠ = Kampfverhalten, □ = Kopulation)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

links, so ergibt sich ein Aktivitätsmuster, das den Freilandbeobachtungen (ausgenommen der Flüge) sehr nahe kommt. Diese Verschiebung könnte durch die *Tageslichtverhältnisse* in unserer geographischen Breite verursacht sein. Da alle unsere Beobachtungen im natürlichen Licht-Dunkelwechsel in den Monaten Oktober-November erfolgten, war nur ein Bruchteil der in den Tropen herrschenden Lichtintensität vorhanden. Diese könnte eine wichtige Rolle bei der Steuerung des Tagesverlaufs spielen. Die Frage wird gegenwärtig untersucht.

V. Diskussion

Eine befriedigende Übersicht über das Verhalten der Megachiropteren ist trotz eifriger Ansätze in den letzten Jahren noch immer nicht gelungen. Für die überwiegende Zahl der Arten liegen nach der Zusammenstellung von Eisentraut (1944) nur Einzelbeobachtungen vor. Eine vergleichende Untersuchung des Verhaltens läßt sich vorerst nur bei den Flughunden der Gattung *Pteropus, Rousettus* und *Eidolon* durchführen.

1. Individualverhalten

Obwohl die drei Gattungen ökologisch unterschiedliche Gruppen bilden, ist ihre *Bewegungsweise* einheitlich. Wir unterscheiden Flug, Hangelklettern und Gehen in Hängestellung. Im Gegensatz zu dem durch große Manövrierfähigkeit ausgezeichneten Jagdflug der Kleinfledermäuse (Eisentraut, 1936) kennzeichnen große Ausdauer, hohe Geschwindigkeit und weite Strecken den Flug dieser Megachiropteren. Nach den Film- und Blitzlichtaufnahmen lassen sich *Ruderflug* (aktiver Fallschirmflug nach Böker, 1935), *Rüttelflug* und *Gleitflug* unterscheiden. Während die kleinen *Rousettus*-Flughunde auf der Suche nach Früchten sekundenlang im Rüttelflug verharren können, führen die beiden großen Flughunde *Pteropus* und *Eidolon* Streckenflüge mit beachtlicher Geschwindigkeit aus. Gleit- und Bremsflüge kündigen bei allen die Landung an.

Um rasch und sicher in den schwankenden Zweigen der Bäume voranzukommen, wenden alle drei Gattungen die Methode des *Hangelkletterns* an. Die *Rousettus*-Flughunde sind auch hierin wieder vielseitiger begabt als die beiden anderen Gruppen: Sie klettern rasch und sicher nicht nur in den Zweigen, sondern auch an Felsen und rauhem Mauerwerk. Bei allen Ortsveränderungen sind die Sinnesorgane in hierarchischer Weise eingeschaltet. Ihre Abflugabsicht lassen die Flughunde leicht an Fixierbewegungen erkennen. Freihängende Tiere pendeln dabei mit ihrem ganzen Körper. Bei allen ist vor dem Start ein lebhaftes Spiel der Ohrmuscheln zu beobachten. Während *Rousettus* sofort Ortungslaute aussendet und seine Flugbahn ständig optisch *und* akustisch kontrolliert, sind *Pteropus* und *Eidolon* dabei allein auf ihr empfindliches Auge angewiesen. Die Nahorientierung an den Futterplätzen und auch an den Schlafplätzen erfolgt bei allen drei Gattungen durch den empfindlichen Geruchssinn (Kulzer, 1958, Möhres und Kulzer, 1956, Nelson, 1965, Neuweiler, 1968).

Als *Nahrung* bevorzugen die Flughunde weiche und saftige Früchte, die, wenn sie sehr groß sind, an Ort und Stelle angefressen oder abgebrochen und zerstückelt an besonderen Futterplätzen verzehrt werden. Stets erfolgt eine eingehende geruchliche Prüfung der Nahrung. Um die Früchte auch in Hängestellung mundgerecht zu legen, benützen die Flughunde die gespreizten Zehen eines Fußes. Mit den Eckzähnen beißen sie Teile des Fruchtfleisches ab und zerraspeln es mit der Zunge. Zur Aufnahme der Früchte im Maul besitzt *Eidolon* riesige Backentaschen. Der Abbau der Nahrungsstoffe erfolgt bei allen drei Gruppen innerhalb weniger Stunden.

Etwa die Hälfte der gesamten Aktivität wenden die Tiere für die *Körperpflege* auf, wobei die Folge der verschiedenen Putzbewegungen nicht starr fixiert ist. In der Regel werden mit der langen und geschmeidigen Zunge zuerst die Gesichtsregion, dann die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Brust, die Flügel und die Abdominalregion einer gründlichen Reinigung unterzogen. Als Hilfsorgane dienen die Krallen der Füße und der Daumen. Trotz der sozialen Beziehung innerhalb der Verbände, putzt sich jedes Tier selbst, ausgenommen die Muttertiere, die ihre Jungen, solange sie noch an der Brust hängen, mit ganz besonderer Sorgfalt pflegen und säubern (KULZER, 1958, NEUWEILER, 1968).

2. Sozialverhalten

Das massenhafte Auftreten der Flughunde führte zu unterschiedlichen Beschreibungen wie — Kolonie, Camp, Schwarm, Klumpen und Gruppe (Zusammenfassung bei McCANN, 1934, ALLEN, 1939, EISENTRAUT, 1944, BROSSET, 1966). Die Frage, ob sich hinter diesen Bezeichnungen soziale Verbände mit unterschiedlicher Struktur verbergen, liegt nahe. RATCLIFFE (1931) prägte für die Tagesquartiere der australischen *Pteropus*-Arten den Begrift „Day-time Camp" und beschreibt sie als 5 bis 20 acres große Regenwaldgebiete, Mangrovezonen oder auch offenen Waldstreifen. Nach den ersten Schätzungen halten sich darin jeweils 5 000 bis 10 000, in den größeren Camps sogar über 200 000 Individuen auf. Nach den neueren Untersuchungen von NELSON (1964) sind die Camps von *Pteropus scapulatus* in Australien mit 50 bis 100 000 Tieren besetzt. Ihre Zahl schwankt jedoch im Verlaufe des Jahres. Der Zeitpunkt der stärksten Besetzung (Dezember bis Januar) deckt sich etwa mit dem größten Nahrungsangebot und mit dem Selbständigwerden der Jungtiere. Schon vor Beginn der Wintermonate (März bis April) zerfallen die Camps wieder. Die Analyse der Sozialstruktur einer Kolonie von *Pteropus giganteus* gelang NEUWEILER (1968) in Indien. Er fand, daß die Flughunde nicht nur täglich den gleichen Ruhebaum aufsuchen, sondern innerhalb der Kolonie auch stets den gleichen Platz wählen. Es bildet sich eine *Hängeordnung* in den Baumkronen, die von den ♂♂ bestimmt wird. Schwache Tiere werden hier nicht geduldet. Die Rangordnung ist vertikal ausgerichtet; auch die ♀♀ fügen sich darin ein. Alle *Pteropus*-Flughunde halten gegenüber den Nachbartieren eine bestimmte Distanz ein (RATCLIFFE, 1931, McCANN, 1934); sie wird jedoch häufig nach der Rangstellung der Tiere geändert (NEUWEILER, 1968) und beträgt im Mittel etwa 30 cm. Die *Pteropus*-Kolonien bilden Gemeinschaften aus Tieren beider Geschlechter, die sich nur vorübergehend voneinander trennen. Einen völlig anderen Typ repräsentieren die kleineren Flughunde der Gattung *Rousettus*. Ihre Tagesquartiere sind ausnahmslos unterirdische Höhlen, alte Bauwerke, Tunnel und Brandungshöhlen an der Küste. EISENTRAUT (1944) berichtete von *Rousettus angolensis* über dichte „Klumpenbildung"; auf Bali beobachtete RENSCH (1930) *R. amplexicaudatus* in solchen Massen, daß frei fliegende Tiere keinen Platz mehr bekommen konnten. *R. leachi* lebt in dichten Schwärmen in den Höhlen an der ostafrikanischen Küste (KULZER, 1959). Bei *Rousettus aegyptiacus* beobachteten wir im Niltal Kolonien, in denen die Flughunde in engem Körperkontakt hingen (MÖHRES und KULZER, 1956). Die hier gefangenen Tiere gehörten zu allen Altersklassen und Geschlechtern. Einiges Licht in diese Gesellschaftsform brachten die Untersuchungen an einer aus 20 bis 30 Tieren bestehenden Kolonie unter Laboratoriumsbedingungen (KULZER, 1958).

Auch hier gruppierten sich die Flughunde zu einem dichten Schwarm. Platzkämpfe entschieden darüber, wer an der Peripherie und wer im Kern der Gruppe hängen durfte. Eine Hierarchie wie bei *Pteropus* gibt es jedoch nicht. Erst in den Abendstunden lösen sich die Tiere wieder voneinander. An dem einmal gewählten Tagesquartier halten die *Rousettus*-Flughunde auch im Laboratorium zäh fest. Dies zeigten Versetzungsversuche mit kleineren Einzelgruppen. Bei Vertauschung der Wohnkäfige setzten die Tiere ihre Suche solange fort, bis sie ihren angestammten Platz gefunden hatten. Dabei trifft der Geruchssinn die letzte Entscheidung.

Eine weitere Variation der Gruppenstruktur und des Gruppenverhaltens zeigen nun

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

die *Eidolon*-Flughunde, deren Tagesquartiere wie bei *Pteropus* wieder hohe Baumkronen sind. In der Regel handelt es sich dabei um dicht belaubte und schattenspendende Bäume (EISENTRAUT, 1944). In einer großen Population bei Campala (Uganda) beobachtete OGILVIE (1964) einzelne „Flughundklumpen", die bis zu 50 Individuen zählten. HUGGEL-WOLF, HJ. und M. L. (1965) geben folgendes Bild: Nach der allgemeinen Putzperiode, die bis gegen 11 Uhr anhält, entstehen kleine Gruppen von 5 bis 15 Tieren, deren Individuen in engem körperlichen Kontakt zueinander stehen. Zwischen 16.00 und 17.00 Uhr vergrößern sich diese Gruppen zu mächtigen Klumpen von 50 bis 100 Tieren, die sich erst beim Abflug wieder auflösen.

Die von EISENTRAUT (1944) vertretene Ansicht, daß die größen baumbewohnenden Flughunde niemals dicht aufeinander hängen, gilt somit nur für die *Pteropus*-Gruppe, nicht dagegen für *Eidolon*. Mit Spannung erwartete ich ein entsprechendes Verhalten auch bei den gefangenen Tieren. Es ergab sich, daß *Eidolon*, solange er als Einzeltier lebt, in der Ruhestellung keinen Unterschied gegenüber den anderen Gattungen und auch nicht gegenüber der Gattung *Epomophorus* aufweist: Übereinandergeschlagene Flughäute bedecken auch bei *Eidolon* den Körper und einen Teil des Gesichtes. Sind jedoch nur zwei Flughunde dieser Art in einem Käfig untergebracht, so tritt sofort eine enge soziale Bindung ein, wie sie niemals bei einer der beiden anderen Gruppen beobachtet wurde. Die beiden Tiere hängen sich in der Ruhestellung mit dem Körpergewicht gegeneinander, eines breitet die Flughaut über den anderen Partner aus und es entsteht eine *Schlafgemeinschaft*, der Kern des größeren „Klumpens". Der enge Kontakt von *Eidolon*-Flughunden, der sich auch bei anderen Situationen zeigt, läßt im Vergleich zu *Pteropus, Rousettus* und auch *Epomophorus* (VERSCHUREN, 1957) auf verfeinerte soziale Beziehungen schließen. *Eidolon*-Flughunde sind ausgesprochene „Kontakt-Tiere" und nehmen unter den Flughunden, deren Tagesquartiere die Baumkronen sind, eine Sonderstellung ein. Eine eingehende Untersuchung der Koloniestruktur und des Gruppenverhaltens wäre hier besonders interessant.

Ein Vergleich der *Aggressions-* und *Abwehrhandlungen* zeigt, daß bei allen drei Gattungen ein einheitliches Verhaltensmuster zugrunde liegt, das jedoch noch eine Reihe verschiedener Nuancen aufweist, die der jeweiligen Situation entsprechend eingesetzt werden. Die soziale Auseinandersetzung kann bei *Pteropus* im Extremfall ohne Handlung und lautlos vor sich gehen, wenn der Hängeplatz oder auch die Körperhaltung die drohende Situation bereits klären (NEUWEILER, 1968). Echtes Kampfverhalten gibt es aber bei allen drei Gruppen: Mit aufgesperrtem Maul, entfalteten Flügeln und steil aufgerichteten Daumenkrallen gehen *Rousettus*-Flughunde aufeinander los und schlagen mit lautem Kreischen und Knurren mit ihren Flügeln. Der Streit ist immer beendet, ehe es zu einer Beschädigung der Tiere kommt. Die Kämpfe um das Futter gehören mit zum täglichen Verhaltensinventar und können geradezu als Maß für die Aktivität der Tiere angesehen werden. Neben dem individuellen Kampfverhalten gibt es bei *Rousettus* noch eine gemeinsame Abwehrreaktion, wenn eine plötzliche Gefahr für den ganzen Schwarm droht (KULZER, 1958).

Über die Kampfhandlungen der australischen *Pteropus*-Arten berichtet NELSON (1964, 1965) im Zusammenhang mit einem Territoriumsverhalten. Bei *Pteropus giganteus* entscheidet eine kurze und heftige Auseinandersetzung meist über die soziale Stellung von zwei Tieren (NEUWEILER, 1966, 1968): Landet ein rangtiefes ♂ neben einem ranghöheren, so reicht schon die bloße Annäherung des letzteren, damit der Ankömmling schreiend das Feld räumt. Ranggleiche ♂♂ gehen gleichzeitig in Angriffstellung, die im Prinzip derjenigen von *Rousettus* gleicht. Alle *Pteropus*-Arten besitzen ein umfangreiches Lautinventar während des Kampfverhaltens. Abwehrschreie wirken dabei immer hemmend auf den Angreifer, was vor allem den körperlich unterlegenen ♀♀ zugute kommt.

Schrille Laute kennzeichnen das Angriffsverhalten von *Eidolon*. Zu Auseinander-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

setzungen kommt es häufig bei der Kontaktaufnahme und während der Nahrungsaufnahme. Besonders heftig reagiert das *Eidolon*-♂ bei der Annäherung fremder Tiere oder auch des Menschen. Es gerät dabei in Erregung, die stundenlang anhalten kann. Die Drohstellung gleicht weitgehend der von *Pteropus* und *Rousettus;* sie unterscheidet sich durch das anhaltende rhythmische Flügelschlagen, das plötzlich in gezielte Hiebe gegen den Angreifer übergehen kann.

Das Verhaltensmuster während der *Paarung* stimmt bei allen drei Gattungen im wesentlichen überein. Die Begattung beginnt mit vorsichtiger Annäherung der ♂♂. Bei den „Distanz-Tieren" der Gattung *Pteropus* verringert sich die sonst ängstlich gewahrte Individualdistanz, bis schließlich ein enger Körperkontakt besteht. Nach Neuweiler (1968) sind dabei verschiedene Annäherungsphasen zu unterscheiden, in denen das ablehnende Verhalten der ♀♀ nach und nach abgebaut wird. Die Flucht der ♀♀ verhindert das *Pteropus*-♂ durch weithin hörbare Protestschreie. Bei den beiden anderen Gruppen gibt es das Distanzproblem nicht. *Rousettus*-♂♂ nähern sich den ♀♀, hangeln sich auf deren Rücken und halten sie mit gespreizten Flügeln fest, was zu lautem Geschrei führt. Durch heftiges Flügelschlagen wird das ♀ sodann beschwichtigt und gegenüber den anderen ♂♂ heftig verteidigt. Völlig ruhig vollzog sich unter Gefangenschaftsbedingungen die Paarung bei *Eidolon.* Nach anfänglichem Beschnuppern der Halskrause und der Genitalregion des ♀, bezog das ♂ seinen Platz auf dem Rücken des ♀. Bei allen drei Gruppen werden die ♀♀ durch besonderes Verhalten der ♂♂ in Kopulationsstimmung gebracht (Belecken der Genitalregion oder anderer Körperbezirke). *Rousettus* und *Pteropus,* nicht dagegen *Eidolon* leiten die Begattung durch Nackenbiß ein. Der erigierte Penis wird sodann über das Uropatagium hinweg in die Vagina eingeführt. Bei allen drei Gattungen wird die Kopulation in kurzer Zeit mehrfach wiederholt. Ausgeprägte Fortpflanzungsperioden im Zusammenhang mit den Jahreszeiten zeigen die *Pteropus*-Arten in Australien (Ratcliffe, 1931, Nelson, 1964), auf den Neu Hebriden (Baker, J. R., und Baker, Z., 1936) und in Indien (Marshall und Corbett, 1947, Neuweiler, 1968) sowie *Eidolon* in Afrika (Mutere, 1967), obwohl das ganze Jahr hindurch immer wieder Kopulationen beobachtet werden. Die in Ägypten gefangenen *Rousettus*-Flughunde besitzen offenbar keine strenge Fortpflanzungsphase, da bei unseren Fängen Junge aller Altersklassen und auch trächtige Tiere waren. Auch unter Gefangenschaftsbedingungen werden Junge zu allen Jahreszeiten geboren. Eine Besonderheit von *Pteropus giganteus* ist die Massenkopulation, wobei sich innerhalb einer Kolonie mehr als 100 Paare gleichzeitig begatten.

Obwohl bei allen Flughunden der Schwerpunkt der lokomotorischen *Aktivität* in den Nachtstunden liegt, kann man nicht von ausschließlich nachtaktiven Tieren sprechen. Dies gilt im besonderen Maße für *Eidolen* und *Pteropus,* die tagsüber auch im hellsten Sonnenschein eine beachtliche Tätigkeit entfalten. Selbst die in den unterirdischen und dunklen Tagesquartieren lebenden *Rousettus* sind tagsüber nicht in völliger Ruhe. Die fortlaufende Beobachtung der Flughunde unter Freiland- und Gefangenschaftsbedingungen gab darüber Aufschluß:

Die *Flugaktivität* beginnt mit wenigen Ausnahmen unmittelbar vor, während oder nach Einbruch der Dunkelheit. Eisentraut (1944) gibt zusammenfassend für den Abflugbeginn von 5 *Pteropus*-Arten eine Zeitspanne von 17.00 (1 Std. vor Sonnenuntergang) bis zum Untergang der Sonne an. Bei den australischen Arten (Nelson, 1965) erfolgt der Aufbruch ebenfalls mit Einbruch der Dunkelheit und Neuweiler (1968) berichtet von *Pteropus giganteus,* daß 30 Min. nach Sonnenuntergang kein einziges Tier mehr am Ruheplatz hing. Die *Eidolon*-Kolonie in Kampala bricht in der Zeit zwischen 19.10 und 19.45 Uhr auf (Ogilvie, 1964). Die von Huggel-Wolf (1958, 1965) beobachteten *Eidolon*-Flughunde in Abijan verlassen ihren Ruheplatz nach 18.10 Uhr. Nilflughunde beobachteten wir (Möhres u. Kulzer, 1956) in Luxor und Aswan in den Nahrungsbäumen bereits kurz nach Sonnenuntergang. Die ganze Aktivi-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

tät der Flughunde konzentriert sich in den Nachtstunden auf die *Nahrungssuche*. Der Aktionsradius ist dabei verschieden. Einzeltiere wurden schon in unmittelbarer Nähe fressend beobachtet; in vielen Fällen erfolgt ein Zielflug zu weit entfernten Futterplätzen. Die Nahrungsaufnahme wird immer wieder von kurzen Ruhepausen unterbrochen, ehe in den frühen Morgenstunden, noch bei Dunkelheit der Rückflug zu den Tagesquartieren erfolgt. Die ersten Heimkehrer von *Pteropus giganteus* treffen um 4.00 Uhr ein. *Eidolon*-Flughunde tauchen zwischen 3 — 5 Uhr in der Nähe der Ruhebäume auf. Damit beginnt ein dritter Abschnitt im Tagesablauf: Die *Reinigungsperiode*. Das häufig beobachtete Rege-sein der Flughunde in den Morgenstunden deckt sich weitgehend mit dieser Periode, die mit nur kurzen Unterbrechungen auch mehrere Stunden dauern kann. Bei *Eidolon* folgt darauf eine verhältnismäßig ruhige *Schlafperiode* bis zum Abend. Eine völlige Ruheperiode gibt es bei *Pteropus* nicht. In unregelmäßigen Abständen wiederholen sich immer wieder Putzperioden, am Vormittag noch häufiger als am Nachmittag. In ähnlicher Weise verteilen sich Ruhe und Aktivität auch bei den unterirdisch lebenden *Rousettus*-Flughunden.

Die Beobachtungen an Flughunden aller drei Gattungen unter Gefangenschaftsbedingungen stimmen im wesentlichen mit den Ergebnissen der Freilandbeobachtungen überein. An dem Beispiel von *Eidolon* soll nochmals gezeigt werden, wie sich Ruhe und aktives Verhalten über den ganzen Tag verteilen und wie für die Bewegungsaktivität ein deutlicher Schwerpunkt entsteht (Abb. 17). Unter den im Labor herrschenden Lichtbedingungen (Normaltag) beginnt die Nahrungssuche schon in den frühen Nachmittagsstunden, gleichgültig zu welcher Tageszeit das Futter angeboten wurde. Bis zum Eintritt der völligen Dunkelheit verkürzen sich die kleineren Ruhepausen in zunehmendem Maße und die aktiven Verhaltensweisen gewinnen die Oberhand. Erst in den Morgenstunden werden die Ruhepausen erneut länger bis schließlich wieder eine mehrstündige Schlafperiode folgt. Da der Tagesgang aller Wahrscheinlichkeit nach durch die Lichtintensität gesteuert wird, ist es ratsam, auch bei den Flughunden nicht von nachtaktiven, sondern von dunkelaktiven Tieren zu reden.

Die einzelnen Verhaltensweisen der drei Flughundgruppen, wie sie im Tagesablauf erfolgen, vollziehen sich nicht starr. Flughunde sind *„Erfahrungstiere“*. Nahezu alle Verhaltensäußerungen sind variabel und lassen höchstens eine grobe Schematisierung zu. Verhaltensweisen, die im Zusammenhang mit einmal gemachten Erfahrungen — insbesondere schlechter Art — stehen, offenbaren eine erstaunliche Lern- und Anpassungsfähigkeit der Einzelaktionen. Übereinstimmend berichten nahezu alle Beobachter, wie Flughunde Gefahrenmomente rasch erfassen und von unbedeutenden Dingen unterscheiden. Die Elastizität der Verhaltensäußerungen mag die Ursache dafür sein, daß die Flughunde nur relativ einfache Sozietäten bilden und noch mit einem Minimum sozialer Beziehungen in ihren verschiedenartigen Kolonien auskommen.

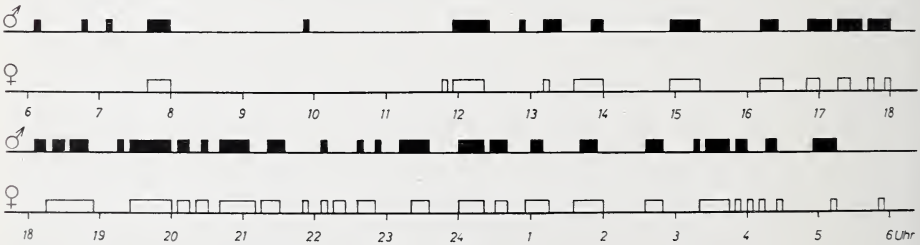

Abb. 17. Die Verteilung von Ruhe und Aktivität innerhalb von 24 Stunden (Normaltag) bei *Eidolon* ♂ und ♀: Alle aktiven Verhaltensweisen sind zeitlich zusammengefaßt und in Blöcken dargestellt; dazwischen liegen die Ruhepausen, in denen sich die beiden Flughunde regungslos verhielten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Zusammenfassung

Das Verhaltensmuster von *Eidolon helvum* wird beschrieben und mit dem Verhalten von Flughunden der Gattung *Pteropus* und *Rousettus* verglichen: Die Analyse des Bewegungsverhaltens (Flug, Hangelklettern) ergab in allen drei Gruppen Übereinstimmung. *Rousettus* unterscheidet sich durch größere Fluggewandheit und durch seine Fähigkeit zur Schallpeilung. Das Verhalten während der Nahrungsaufnahme ist ähnlich; die Früchte werden mit den Zähnen zerquetscht und mit der Zunge zu Brei geraspelt. *Eidolon* kann in seinen Backentaschen eine besonders große Nahrungsmenge unterbringen. Der Abbau der Früchtenahrung erfolgt rasch. Ein Teil der täglichen Aktivität entfällt bei allen drei Gruppen auf die Körperpflege. Die Aufgliederung von Ruhe und aktivem Verhalten im Verlaufe des Tages zeigt keinen strengen Nachtrhythmus; auch tagsüber entfalten die Flughunde eine beachtliche Aktivität. Nur ihre Nahrungsflüge erfolgen unmittelbar vor oder nach Sonnenuntergang. Alle drei Gattungen bilden soziale Verbände verschiedener Struktur; während die *Pteropus*-Arten auf strenge Einhaltung einer Individualdistanz in ihren Kolonien bedacht sind, erweisen sich *Rousettus* und *Eidolon,* obwohl sie ökologisch verschiedene Typen repräsentieren, als „Kontakt-Flughunde". *Eidolon* bildet Schlafgemeinschaften, unter natürlichen Bedingungen mächtige „Klumpen" bis zu 100 Individuen, die in engem Körperkontakt miteinander ruhen. Das Angriffs- und Abwehrverhalten gleicht sich bei den drei Gruppen. Alle besitzen ein umfangreiches Lautinventar. Während bei den Pteropus-Arten noch vor der Paarung die Individualdistanz abgebaut werden muß, beginnt das Paarungsverhalten bei *Eidolon* und *Rousettus* ohne längere Vorbereitung. Bei allen wird die Kopulation mehrfach wiederholt. Die Flughunde aller drei Gattungen zeigen keine starren Verhaltensfolgen. Sie sind in der Lage, Erfahrungen rasch auszuwerten und besitzen ein beachtliches Lernvermögen.

Summary

The behaviour pattern of *Eidolon helvum* is described and compared with behaviour of fruit bats from the genera *Pteropus* and *Rousettus.* In all of them the analysis of locomotion showed that flight and climbing were similar. Rousettus is the most skilful flyer and is able to orientate by echolocation. Feeding behaviour is similar in all genera; fruit is squashed between the teeth and rasped by rapid movements of the tongue. *Eidolon* can store a large amount of food in its mouth pouches. Digestion takes about three hours. One part of the daily activity consists in care of the body surface, especially cleaning the fur and wing membranes. The proportion of time spent between active and inactive behaviour, within 24 hours, does not show a strict nocturnal rhythm. The fruit bats also show considerable activity during the daytime. Feeding flights only begin immediately before or after sunset. All three genera form social groups but in different ways: In contrast to *Pteropus,* which carefully maintains a distance between individuals of a colony, *Rousettus* and *Eidolon* are closely packed and in contact with each other in their day-time roosts. *Eidolon* forms sleeping groups (clumps) of nearly 100 individuals. The. aggressive behaviour and fighting technique are similar in all three genera. All show extensive vocal communication. In contrast to *Eidolon* and *Rousettus* the sexual behaviour pattern in *Pteropus* begins with the reduction of the distance between the individuals. Copulation is repeated several times. The behaviour pattern of the fruit bats is influenced by several factors, especially important is learning from experience.

Literatur

Allen, G. M. (1939): Bats, Dover Publ., New York.

Baker, J. R., and Baker, Z (1936): The seasons in the tropical rainforest (New Hebrides), 3. Fruitbats (Pteropodidae). J. Linn. Soc. Lond. Zool. **40**, 123—141.

Böker, H. (1935): Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, G. Fischer, Jena.

Brosset, A. (1966): La biologie des Chiroptères, Masson, Paris.

Eisentraut, M. (1936): Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. Z. wiss. Zool. **148**, 159 bis 181.

— (1944): Biologie der Flederhunde (Megachiroptera). Biol. generalis (Wien) **18**, 327—435.

Huggel, Hj. (1958): Zum Studium der Biologie von *Eidolon helvum* (Kerr): Aktivität und Lebensrhythmus während eines ganzen Tages. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Glarus 1958, 141—144.

Huggel-Wolf, Hj., et M. L. (1965): La biologie d'*Eidolon helvum* (Kerr) (Megachiroptera). Acta Tropica, Basel 22, 1—10.

Kulzer, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. Z. Morph. Ökol. Tiere **47**, 374—402.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

— (1959): Fledermäuse aus Ostafrika. Über eine Sammlung von Chiropteren aus Kenia und Tanganyika mit ethologischen und ökologischen Beobachtungen. Zool. Jb. **87**, 13—42.
— (1968): Der Flug von *Eidolon helvum*. Natur u. Museum **98**, 181—194.
Marshall, A. J. (1947): The breeding cycle of an equatorial bat *(Pteropus giganteus* of Ceylon). Proc. Linn. Soc. Lond. **159**, 103—111.
McCann, C. (1934): Notes on the flying fox (*Pteropus giganteus*, Brünn.) J. Bombay Nat. Hist. Soc. **37**, 143—149.
Möhres, F. P. (1953): Ultraschallorientierung auch bei Flughunden (Macrochiroptera-Pteropodidae) Naturwiss. **40**, 536—537.
Möhres, F. P., und Kulzer, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera-Pteropodidae). Z. vergl. Physiol. **38**, 1—20.
Mutere, F. A. (1967): The breeding biology of equatorial vertebrates: Reproduction in the fruit bat, *Eidolon helvum*, at latiude 0°20' N. J. Zool. Lond. **153**, 153—161.
Nelson, J. E. (1964): Vocal communication in Australian flying foxes (Pteropodidae, Megachiroptera). Z. Tierpsychol. **27**, 857—870.
— (1965 a): Movements of Australian flying foxes (Pteropodidae, Megachiroptera). Aust. J. Zool. **13**, 53—73.
— (1965 b): Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachiroptera). Animal. Behav. **13**, 544—557.
Neuweiler, G. (1962): Das Verhalten indischer Flughunde, *Pteropus giganteus gig.* Brünn. Naturwiss. **49**, 614—615.
— (1962 b): Bau und Leistung des Flughundauges *(Pteropus giganteus gig.* Brünn.) Z. vergl. Physiol. **46**, 13—56.
— (1968): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie *Pteropus giganteus giganteus* Brünn.). Z. Tierpsychol. im Druck.
Ogilvie, W., and M. B. (1964): Observation of a roost of yellow or giant fruit-eating bats, *Eidolon helvum*. J. Mammal. **45**, 309—311.
Ratcliffe, F. N. (1931): The flying fox *(Pteropus)* in Australia. C. S. I. R. Bull. **53**, 1—81.
— (1932): Notes on the fruit bats *(Pteropus sp.)* of Australia. J. Anim. Ecol. **1**, 32—57.
Rensch, B. (1930): Eine biologische Reise nach den kleinen Sunda-Inseln, Berlin, 1930, 229—231.
Verschuren, J. (1957): Ecologie, Biologie et Systematique des Chiroptères; in: Exploration du Parc National de la Garamba, Mission H. De Saeger, **7**, 1—473.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Erwin Kulzer, Zoophysiologisches Institut der Universität, 74 Tübingen, Hölderlinstr. 12

Zum Einfluß der geographischen und altersbedingten Variabilität bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse

Von Udo Rempe und Paul Bühler

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrecht-Universität in Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre
und dem Zoologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule in Stuttgart-Hohenheim
Direktor: Prof. Dr. O. Pflugfelder

Eingang des Ms. 24. 5. 1968

In den letzten Jahren sind multivariate biometrische Verfahren auch in der Säugetierkunde wiederholt angewandt worden (z. B. Ashton and al. 1957, Jolicoeur 1959, Campbell 1963, Groves 1963, Bühler 1964, Seal 1964, Rempe 1965, Amtmann 1966). Mit dieser Entwicklung hat sich aber der Kreis der Zoologen, die derartige Methoden

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Kulzer Erwin

Artikel/Article: Das Verhalten von Eidolon helvum (Kerr) in Gefangenschaft 129-148