

Weniger heizen in warmen Wintern? Der Einfluss des Klimawandels auf den Energieverbrauch von Fledermäusen im Winter

Von HANNA WEISE, Potsdam u. Leipzig, und KATRIN VOHLAND, Berlin und Potsdam

Mit 13 Abbildungen

Abstract

Heat less in warm winters? The influence of climate change on the energy expenditure of bats in winter

Many aspects of hibernation are temperature sensitive, so it is likely that climate change has an impact on the energy expenditures of bats during the cold season. Since hibernation is an energetic bottleneck the distributions of temperate species will be influenced by this (HUMPHRIES et al. 2002).

The article is based on an ecophysiological model by HUMPHRIES et al. (2002). It allows to estimate winter energy expenditures and distributions of hibernators depending on physiological rules and parameters. The model was applied to four bat species which occur in Europe (*Barbastella barbastellus*, *Myotis daubentonii*, *M. myotis* and *Pipistrellus pipistrellus*). It was used on a 10' x 10' grid with observed climate data (1961-1990) and scenario data (2046-2055) for Europe.

Model results are consistent with the current northern distribution limits of *B. barbastellus*. For this species the model indicates a northward range shift of 600 km within six decades.

The ranges of the other tested species do not correspond with model results. Winter energy expenditures are calculated to increase for all species in large parts of Europe in 2046-2055. Another result is that hibernacula in Southern Europe could become unsuitable for hibernation. It is concluded that the capability of species to adapt their total hibernation durations to climatic conditions could play a key role for the impact climate change has on them.

Zusammenfassung

Der Energieverbrauch für die Überwinterung stellt für Fledermäuse eine Begrenzung dar. Viele Aspekte des Winterschlafs sind temperaturabhängig, so dass angenommen werden kann, dass der Klimawandel Auswirkungen auf die Verbreitung von Fledermäusen hat.

Grundlage dieser Arbeit ist ein ökophysiologisches Modell von HUMPHRIES et al. (2002). Es ermöglicht eine Abschätzung des Energieverbrauchs für die Überwinterung. Der Vergleich benötigter und vorhandener Fett-

reserven erlaubt Rückschlüsse auf mögliche Verbreitungsgebiete von Arten (HUMPHRIES et al. 2002). Die Anwendbarkeit des Modells auf vier in Europa vorkommende Arten wurde getestet: Mopsfledermaus, *Barbastella barbastellus*, Wasserfledermaus, *Myotis daubentonii*, (Großes) Mausohr, *M. myotis*, und Zwergfledermaus, *Pipistrellus pipistrellus*. Hierfür wurde das Modell in einem 10' x 10' Gitter mit Klimadaten (1961-1990) und Ergebnissen von Klimamodellen (2046-2055) verwendet.

Für *B. barbastellus* wird die derzeitige nördliche Verbreitungsgrenze mit dem Modell korrekt berechnet. Für diese Art wird eine Verschiebung der Verbreitungsgrenze nach Norden um etwa 600 km in den nächsten sechs Jahrzehnten vorhergesagt.

Die Verbreitungsgebiete der anderen Arten stimmen nicht mit den durch das Modell beschriebenen überein. Denkbare Gründe hierfür sind, dass das Verbreitungsgebiet der untersuchten Arten nicht durch die Durchführbarkeit von Winterschlaf begrenzt wird oder dass der Energieverbrauch zu ungenau berechnet wird. Die Anwendbarkeit des Modells auf die untersuchten Arten ist ebenfalls begrenzt, da die berechneten Temperaturminima, bei denen erfolgreiche Überwinterung möglich wäre, im Vergleich mit Literaturwerten zu hoch ausfallen. Trotzdem lassen sich Schlüsse aus den Modellergebnissen ziehen. Das Modell projiziert einen höheren Winterenergieverbrauch für alle Arten in großen Teilen Europas für den Zeitraum 2046-2055. Weitere Ergebnisse sind, dass Winterquartiere in Südeuropa teilweise zu warm zum Überwintern werden könnten. Die Fähigkeit der Arten, die Gesamtdauer ihres Winterschlafes an die aktuellen Klimabedingungen anzupassen sowie ihre unterschiedliche Quartierstreue könnten eine Schlüsselrolle für die Auswirkungen des Klimawandels auf sie spielen.

Keywords

Hibernation, ecophysiology, climate change, modelling. *Barbastella barbastellus*. *Myotis daubentonii*. *Myotis myotis*. *Pipistrellus pipistrellus*.

1 Einleitung

Seit den letzten Berichten des Weltklimarates ist es in der Wissenschaft unbestritten,

dass die globalen Temperaturen gestiegen sind – und auch in den nächsten Jahrzehnten weiter steigen werden. Die damit verbundenen Veränderungen des Klimas haben Auswirkungen auf Pflanzen und Tiere sowie deren Beziehungen im Ökosystem (PARMESAN 2006, VOHLAND 2008). Mit verschiedenen Methoden wird untersucht, wie sich der Klimawandel in Zukunft auf die Biodiversität auswirkt. Die meisten Modelle befassen sich mit Pflanzen. Für Fledermäuse (*Chiroptera*) existieren drei Studien, in denen mögliche Einflüsse des Klimawandels mithilfe von Modellen untersucht werden. Die Ansätze sind dabei sehr unterschiedlich.

SCHEEL et al. (1996) untersuchten das Vorhandensein von Habitaten bei verschiedenen Klimaszenarien. Sie analysierten die spezifischen Quartieransprüche von 26 Fledermausarten in Texas. In einem GIS wurden dann die Ergebnisse eines Vegetationsmodells für verschiedene Klimaszenarien mit Geländeinformationen (Vorhandensein von Höhlen, Relief etc.) verknüpft, um zu zeigen, wie sich die Verfügbarkeit der Habitate ändert. Ein Vergleich der momentanen Verbreitung der Arten mit der von dem Modell vorhergesagten zeigte, dass diese Verbreitung auf 84 % der Fläche korrekt wiedergegeben wurde.

Die Ergebnisse von SCHEEL et al. (1996) bei der Verwendung von Klimaszenarien deuten auf kein Aussterbeereignis bei verschiedenen Fledermausarten hin, wohl aber auf eine Verringerung des Verbreitungsgebietes für 13 Arten, unveränderte Verbreitungsgebiete für fünf Arten und eine räumliche Zunahme für acht der untersuchten Arten. Die Autoren nutzten diese Methode zur Untersuchung von vier Taxa (*Chiroptera*, *Insectivora*, *Lagomorpha* und *Rodentia*). Die Verbreitung von Fledermäusen wurde hierbei durch das gewählte Modell am besten wiedergegeben.

ADAMS & HAYES (2008) untersuchten den Wasserverbrauch laktierender *Myotis thysanodes* (Miller, 1897) im ariden Westen der USA. Sie stellten fest, dass das Vorhandensein von Wasser ein limitierender Faktor ist und

entwickelten ein Modell, um die Reproduktion dieser Art bei zunehmender Trockenheit zu prognostizieren. Mithilfe eines existierenden Modells zur Entwicklung regionaler Wasservorräte zeigten sie, dass bei einer Erwärmung um 2°C die Wasservorräte nur noch für 40 % der Weibchen ausreichen.

HUMPHRIES et al. (2002) nutzten energetische Zusammenhänge, um die Veränderung des Verbreitungsgebietes von *Myotis lucifugus* bei wärmeren Temperaturen zu betrachten. Hierfür entwarfen sie ein ökophysiologisches Modell, mit dem der Energieverbrauch während der Überwinterung berechnet wird. Er ist von der Temperatur im Winterquartier und der Winterdauer abhängig, welche im Modell von Klimadaten abgeleitet werden. Die Autoren argumentieren, dass sich das Verbreitungsgebiet von Winterschläfern durch die Möglichkeit zur erfolgreichen Überwinterung beschreiben lässt (HUMPHRIES et al. 2002, HUMPHRIES et al. 2004). Für *Myotis lucifugus* validierten die Autoren das Modell, indem sie zeigten, dass Überwinterung ausschließlich in den vorhergesagten Gebieten stattfindet. Mit den Ergebnissen eines Klimamodells sagten sie eine Verschiebung der Verbreitungsgrenzen in Richtung Norden um etwa 6 km pro Jahr innerhalb der nächsten 50 Jahre vorher.

In dieser Arbeit wird das Modell von HUMPHRIES et al. (2002) als Grundlage verwendet, um den Energiehaushalt im Winter und mögliche Effekte wärmerer Temperaturen hierauf für vier in Europa vorkommende Fledermausarten zu untersuchen. Mopsfledermaus (*Barbastella barbastellus*), Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*), (Großes) Mausohr (*M. myotis*) und Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*) sind obligat insektivor und überwintern vorwiegend in unterirdischen Quartieren. Dieses sind Voraussetzungen für die Schätzung von Winterquartiertemperatur und -dauer anhand von Klimadaten (HUMPHRIES et al. 2002).

Das Verbreitungsgebiet von *B. barbastellus* (Schreber, 1774) erstreckt sich über den Groß-

teil von Europa. Die Art kommt in Zentral- und Osteuropa am häufigsten vor und ist die dominierende Spezies in militärischen Befestigungsanlagen in Zentral- und Ostpolen (BARANAUSKAS 2001). In Westeuropa ist sie selten bzw. in Teilen von Westeuropa gefährdet (Großbritannien, Benelux-Länder, Norddeutschland und Dänemark). Die nördliche Verbreitungsgrenze liegt etwa bei 60° n. Br., die südlichsten Populationen des europäischen Kontinents befinden sich etwa bei 40° n. Br. in Spanien, Griechenland und Italien (SCHÖBER 2004). *B. barbastellus* jagt auch bei relativ niedrigen Temperaturen. Sie überwintert in Höhlen, Bunkern, Minen und teilweise in hohlen Bäumen. Die Art wird oft als kältetolerant beschrieben und in den kälteren Bereichen der Quartiere gefunden (KULZER 2005).

M. daubentonii (Leisler, 1819) ist über weite Teile der paläarktischen Region verbreitet (ROER & SCHÖBER 2001). Ihre nördliche Verbreitungsgrenze in Europa liegt bei etwa 63° n. Br. und die südliche bei 40° n. Br. (BOGDANOWICZ 1994, ROER & SCHÖBER 2001). Die Art kann mehr als 100 km zwischen Winter- und Sommerquartieren migrieren (ROER & SCHÖBER 2001). Sie überwintert in natürlichen Höhlen oder in Minen, aber auch Bunker, Keller und Hohlräume von Geröllhaufen werden genutzt (ROER & SCHÖBER 2001).

M. myotis (Borkhausen, 1797) kommt europaweit vor. Verbreitungsschwerpunkte liegen in den mediterranen und kontinentalen Regionen (SIMON & BOYE 2004). Die nördliche Verbreitungsgrenze scheint durch Norddeutschland zu verlaufen, obwohl schon ein winterschlafendes Tier in Südschweden bei etwa 55° n. Br. gefunden wurde (GERELL & LUNDBERG 1985). *M. myotis* überwintert in Höhlen, Minen, Bunkern, Kellern und teilweise in Felsspalten (GÜTTINGER et al. 2001).

P. pipistrellus (Schreber, 1774) ist im Westen der paläarktischen Region verbreitet. Als nördliche Verbreitungsgrenze werden sowohl die Januar-Isotherme von -2 bis -3°C genannt als auch die Grenze zwischen sommergrünem Laubwald und borealem Nadelwald in Schwe-

den (TAAKE & VIERHAUS 2004). Die Art überwintert sowohl in Spalten als auch in unterirdischen Quartieren. Wie *B. barbastellus* wird auch *P. pipistrellus* oft als kältetolerant beschrieben.

Ziel dieser Arbeit war es, die Anwendbarkeit des Modells von HUMPHRIES et al. (2002) auf die oben genannten Arten zu testen und interspezifische Unterschiede herauszuarbeiten. Das ökophysiologische Modell wird mit aktuellen, hoch auflösenden Klimadaten für Europa (BADECK et al. 2008, FRONZEK et al. 2009) betrieben, um die möglichen Verschiebungen der Verbreitungsgrenzen in einem wärmeren Klima zu untersuchen.

2 Methoden

Das von HUMPHRIES et al. (2002) konzipierte Modell zur Berechnung des Energieverbrauchs von Winterschläfern wurde für vier in Europa vorkommende Fledermausarten verwendet (*B. barbastellus*, *M. daubentonii*, *M. myotis*, *P. pipistrellus*). Es wurde mit Gnu R (R Development Core Team 2008) programmiert. Mithilfe von Klimadaten für Europa (1961-1990) wurde getestet, ob die momentanen Verbreitungsgebiete der untersuchten Arten durch das Modell wiedergegeben werden. Die Ergebnisse eines Klimamodells (2046-2055) wurden verwendet, um mögliche Auswirkungen wärmerer Temperaturen auf den Winterschlaf zu untersuchen.

3 Berechnung des Energieverbrauchs im Winter

Während des Winterschlafs wechseln sich Schlafphasen mit reduziertem Stoffwechsel, die Torporphasen, mit Wachphasen ab. Um den temperaturabhängigen Energieverbrauch im Winter abzuschätzen, werden die Dauer der Torporphasen und der Energieverbrauch in diesen berechnet. Dazu werden der Energieverbrauch für das Aufwachen und der für die Wachphase addiert.

Zuerst wird die Dauer der Torporphasen (ttor) berechnet. Winterschläfer haben neben

dem Temperatursollwert im Wachzustand auch einen niedrigen Sollwert, auf den die Körpertemperatur reguliert werden kann (T_{tormin}). Bei Temperaturen nahe T_{tormin} ist t_{tor} maximal (t_{tormax}). Die Gründe für das Aufwachen zwischen den Torporphasen sind größtenteils unbekannt, jedoch sagen alle Theorien hierzu kürzere Schlafphasen bei wärmeren Temperaturen voraus (THOMAS & GEISER 1997, SPEAKMAN & THOMAS 2003). Dementsprechend hängt die Länge der Torporphase von der Differenz zwischen der Umgebungstemperatur (T_a) und dem Torporsollwert ab.

$$t_{\text{tor}} = t_{\text{tormax}} * Q_{10}^{-0.1} * (T_a - T_{\text{tormin}}) \quad (\text{Gl. 1})$$

für $T_a > T_{\text{tormin}}$, T_a = Umgebungstemperatur im Winterquartier.

Bei Temperaturen unterhalb des Torporsollwerts nimmt die Dauer der Schlafphasen ebenfalls ab:

$$t_{\text{tor}} = t_{\text{tormax}} + (T_a - T_{\text{tormin}}) * K \quad (\text{Gl. 2})$$

für $T_a < T_{\text{tormin}}$, K = Konstante, passt die temperaturabhängige Änderung der Dauer der Torporphase an die temperaturabhängige Änderung des Energieverbrauchs im Torpor an.

Im nächsten Schritt wird der Energieverbrauch (E_{tor}) während der Torporphasen berechnet. Bei Temperaturen um T_{tormin} werden die niedrigsten Stoffwechselraten (TMR_{min}) erreicht (HOCK 1951, WEBB et al. 1996, HUMPHRIES et al. 2002, SPEAKMAN & THOMAS 2003). Sinkt die Außentemperatur unter den Sollwert, steigt der Energieverbrauch wieder an, da das Tier Energie verbrennt, um nicht zu erfrieren. Dieses lässt sich durch einen Anstieg im Sauerstoffverbrauch bei gleich bleibender Körpertemperatur messen (HOCK 1951, POHL 1961, HAYS et al. 1991, THOMAS & GEISER 1997).

$$E_{\text{tor}} = TMR_{\text{min}} + (T_{\text{tormin}} - T_a) * C_t \quad (\text{Gl. 3})$$

bei $T_a \leq T_{\text{tormin}}$, TMR_{min} = Metabolismusrate bei $T_a = T_{\text{tormin}}$, C_t = Wärmewiderstand in der Torporphase.

Auch bei Temperaturen über dem Sollwert steigt der Energieverbrauch aufgrund der RGT-Regel.

$$E_{\text{tor}} = TMR_{\text{min}} * Q_{10}^{0.1} * (T_a - T_{\text{tormin}}) \quad (\text{Gl. 4})$$

bei $T_a > T_{\text{tormin}}$.

Das Aufwachen und die Wachphasen machen den größten Teil des Winterenergieverbrauchs aus (KULZER 2005, BOYLES et al. 2008).

Der Energieverbrauch für das Aufwachen zwischen den Torporphasen (E_{ar}) hängt von der Differenz zwischen der Körpertemperatur des winterschlafenden Tieres (T_{tor}) und seinem Temperatursollwert in der Wachphase (T_{eu}) ab.

$$E_{\text{ar}} = (T_{\text{eu}} - T_{\text{tor}}) * S \quad (\text{Gl. 5})$$

S = spezifische Wärmekapazität von Gewebe.

Im wachen Zustand hängt der Energieverbrauch von der Außentemperatur ab. Mit steigenden Temperaturen nimmt dieser linear ab, bis ab der Temperatur T_{lc} die thermoneutrale Zone erreicht wird. Bei weiter steigenden Temperaturen bleibt der Verbrauch konstant. In der thermoneutralen Zone ist die Stoffwechselrate des Tieres seine RMR.

$$E_{\text{eu}} = RMR + (T_{\text{lc}} - T_a) * C_{\text{eu}} \quad (\text{Gl. 6})$$

C_{eu} = Wärmewiderstand in der Wachphase.

Der Energieverbrauch während eines Torporzyklus ist:

$$E_{\text{bout}} = E_{\text{eu}} * t_{\text{eu}} + E_{\text{tor}} * t_{\text{tor}} + E_{\text{ar}} \quad (\text{Gl. 7})$$

t_{eu} = Dauer der Wachphase.

Der Energieverbrauch für den gesamten Winter ist:

$$E_{\text{winter}} = \frac{t_{\text{winter}}}{t_{\text{bout}}} * E_{\text{bout}} \quad (\text{Gl. 8})$$

Mitwinter = Dauer des Winters, $t_{\text{bout}} = t_{\text{tor}} + t_{\text{ar}} + t_{\text{eu}}$.

4 Parameter

Die Werte der Parameter für die einzelnen Arten sind in den Tab. 1-4 aufgelistet.

Für RMR, TMRmin, Teu, Ttormin, tar und ttormax wurden Literaturwerte verwendet.

Tabelle 1. Parameter für die Mopsfledermaus (*Barbastella barbastellus*).

Parameter	Wert	Einheit	Quelle
RMR	2,08	ml O ₂ /g/Stunde	Pohl (1961)
TMRmin	0,04	ml O ₂ /g/Stunde	Pohl (1961)
Teu	37	°C	Pohl (1961)
Tlc	30,3	°C	berechnet nach Speakman und Thomas (2003)
Ttormin	4,5	°C	Pohl (1961), zitiert in Speakman et al. (1991)
Ceu	0,23	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Speakman und Thomas (2003)
Q10	s. Gleichung 9		Hock (1951)
Ct	0,08	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Bradley und Deavers (1979)
S	0,131	ml O ₂ /g/Stunde/°C	Thomas et al. (1990)
k	180	Stunde/°C	berechnet
ttormax	336	Stunden	Hanzal und Prucha (1988)
tar	0,6	Stunden	Pohl (1961)
teu	2,46	Stunden	Pohl (1961)

Tabelle 2. Parameter für die Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*).

Parameter	Wert	Einheit	Quelle
RMR	1,79	ml O ₂ /g/Stunde	Speakman et al. (1991)
TMRmin	0,04	ml O ₂ /g/Stunde	Pohl (1961)
Teu	37	°C	Dietz (2006)
Tlc	30	°C	berechnet nach Speakman und Thomas (2003)
Ttor-min	8	°C	Speakman et al. (1991)
Ceu	0,32	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Speakman und Thomas (2003)
Q10	s. Gleichung 9		Hock (1951)
Ct	0,08	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Bradley und Deavers (1979)
S	0,13	ml O ₂ /g/Stunde/°C	Thomas et al. (1990)
k	364	Stunde/°C	berechnet
Ttormax	360	Stunden	Kulzer (2005)
tar	1,46	Stunden	Kulzer (2005)
teu	3	Stunden	Kulzer (2005)

Tabelle 3. Parameter für das (Große) Mausohr (*Myotis myotis*).

Parameter	Wert	Einheit	Quelle
RMR	1,45	ml O ₂ /g/Stunde	Pohl (1961)
TMRmin	0,04	ml O ₂ /g/Stunde	Pohl (1961)
Teu	35	°C	Wojciechowski et al. (2007)
Tlc	28,9	°C	berechnet von Wojciechowski et al. (2007)
Ttormin	4,5	°C	Pohl (1961)
Ceu	0,2	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Speakman und Thomas (2003)
Q10	s. Gleichung 9		Hock (1951)
Ct	0,08	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Bradley und Deavers (1979)
S	0,13	ml O ₂ /g/Stunde/°C	Thomas et al. (1990)
k	163	Stunde/°C	berechnet
ttormax	988	Stunden	zitiert bei Kulzer (2005)
tar	1,17	Stunden	zitiert bei Kulzer (2005)
teu	2,3	Stunden	zitiert bei Kulzer (2005)

Die spezifische Wärme von Geweben ist nicht artspezifisch, so dass ein bei *M. lucifugus* gemessener Wert verwendet wurde (THOMAS et al. 1990).

berechnet, das von HUMPHRIES et al. (2002) an den Verlauf des Q10 bei *M. lucifugus* angepasst wurde.

$$Q_{10} = 1,6 + 0,26 * T_a - 0,006 * T_a^2 \quad (\text{Gl. 9})$$

Bei Winterschläfern ist der Q10 temperaturabhängig und wurde nach einem Polynom

Tabelle 4. Parameter für die Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*).

Parameter	Wert	Einheit	Quelle
RMR	2,5	ml O ₂ /g/Stunde	Speakman et al. (1993)
TMRmin	0,02	ml O ₂ /g/Stunde	zitiert in Geiser (1988)
Teu	37	°C	zitiert in Geiser (1988)
Tlc	30,29	°C	berechnet nach Speakman und Thomas (2003)
Ttormin	6	°C	zitiert in Geiser (1988)
Ceu	0,35	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Speakman und Thomas (2003)
Q10	s. Gleichung 9		Hock (1951)
Ct	0,04	ml O ₂ /g/Stunde/°C	berechnet nach Bradley und Deavers (1979)
S	0,13	ml O ₂ /g/Stunde/°C	Thomas et al. (1990)
K	149	Stunde/°C	berechnet
ttormax	317	Stunden	zitiert in Kulzer (2005)
tar	0,89	Stunden	Kayser (1964)
teu	3	Stunden	Kulzer (2005)

Der Beginn der thermoneutralen Zone (T_{lc}) korreliert bei Fledermäusen mit dem Körpergewicht (SPEAKMAN & THOMAS 2003):

$$T_{lc} = 32,58 - 1,147 * \log_e * M_b \quad (\text{Gl. 10})$$

C ist der Kehrwert des Widerstandes, der dem Hitzefluss vom Körperinneren zur Oberfläche entgegengesetzt wird (SPEAKMAN & THOMAS 2003). Bei hohen C-Werten verliert das Tier schnell Wärme, ist also schlecht isoliert. Bei Fledermäusen korreliert C bei Temperaturen unterhalb der thermoneutralen Zone mit der Körpermasse (SPEAKMAN & THOMAS 2003).

$$\log_e * C_{eu} = 0,104 + 0,53 * \log_e * M_b \quad (\text{Gl. 11})$$

Der Wärmewiderstand in der Torporphase wurde anhand der Formel von BRADLEY & DEEVERS (1979) berechnet:

$$C_t = \frac{MR}{T_b - T_a} \quad (\text{Gl. 12})$$

mit MR = Metabolismusrate = TMR , T_b = Körpertemperatur = T_{tor} .

Es wird angenommen, dass Fettreserven die einzige Energiequelle bei der Überwinterung sind, so dass der respiratorische Quotient 0,83 ist. Dann entspricht der Verbrauch von 1000 ml Sauerstoff 20,083 kJ. Der Energiegehalt von 1 mg Fett ist 39,3 J. Also wurde das Ergebnis der Berechnung mit der Körpermasse und 0,00051 multipliziert, um den Fettverbrauch der Fledermaus zu berechnen.

HUMPHRIES et al. (2002) argumentieren, dass die Verbreitung eines Winterschläfers durch die Möglichkeit zur erfolgreichen Überwinterung begrenzt wird. Die maximalen Reserven sind, insbesondere bei flugfähigen Arten, begrenzt (etwa 30 % des durchschnittlichen Körpergewichts der jeweiligen Art (KULZER 2005)). Die Abbaurate der Reserven ist von den Temperaturen im Winterquartier abhängig. Die Temperaturen von unterirdischen Quartieren können von Klimadaten abgeleitet werden, da diese in den inneren Bereichen

etwa der mittleren Jahrestemperatur entsprechen (DWYER 1971, HUMPHRIES et al. 2002).

Um den Winterenergieverbrauch in Europa zu berechnen, wurden Klimadaten des ALARM Projekts genutzt (FRONZEK et al. 2009, verändert nach MITCHELL et al. 2003). Die Auflösung des Gitters ist $10' \times 10'$. Die Daten für 2046-2055 basieren auf dem Modell HadCM3.

Die untersuchten vier Fledermausarten sind obligat insektivor. Da bei Temperaturen um den Gefrierpunkt keine Jagdmöglichkeit besteht, wird die minimale Länge des Winterschlafs anhand der Anzahl der Frosttage geschätzt (HUMPHRIES et al. 2002).

Da keine Daten über die Anzahl der Frosttage auf europäischem Level erhältlich waren, wurde die minimale Winterschlafdauer mit Hilfe einer Korrelation zwischen Winterminimumtemperaturen und Frosttagen in Deutschland abgeleitet:

$$T_{Wmin} = 0.2511 - 0.0537 * t_{winter} \quad (\text{Gl. 13})$$

mit $r^2 = 0.9917$

Da Winterschlaf ein Verhalten ist, das auch unabhängig von den Umgebungstemperaturen auftritt, wurde bei Werten von weniger als 60 Frosttagen/1450 Stunden dieser Wert angenommen. Er entspricht der Winterschlafdauer von *M. myotis* in Portugal (ZAHN et al. 2007).

5 Ergebnisse

Abb. 1-4 zeigen Modellergebnisse für die Torporphasendauer, den Energieaufwand während der Torporphase, die energetischen Kosten für das Aufwachen und den Gesamt-fettverbrauch bei einer Winterschlafdauer von 120 Tagen für Winterquartiertemperaturen von -7 bis 20°C .

In der Nähe des Torporsollwertes ist die Dauer der Torporphasen am längsten und der Energieverbrauch ist minimal (Abb. 1A, 1B). Dementsprechend wird ein minimaler Gesamtenergieverbrauch für einen 120-tägigen

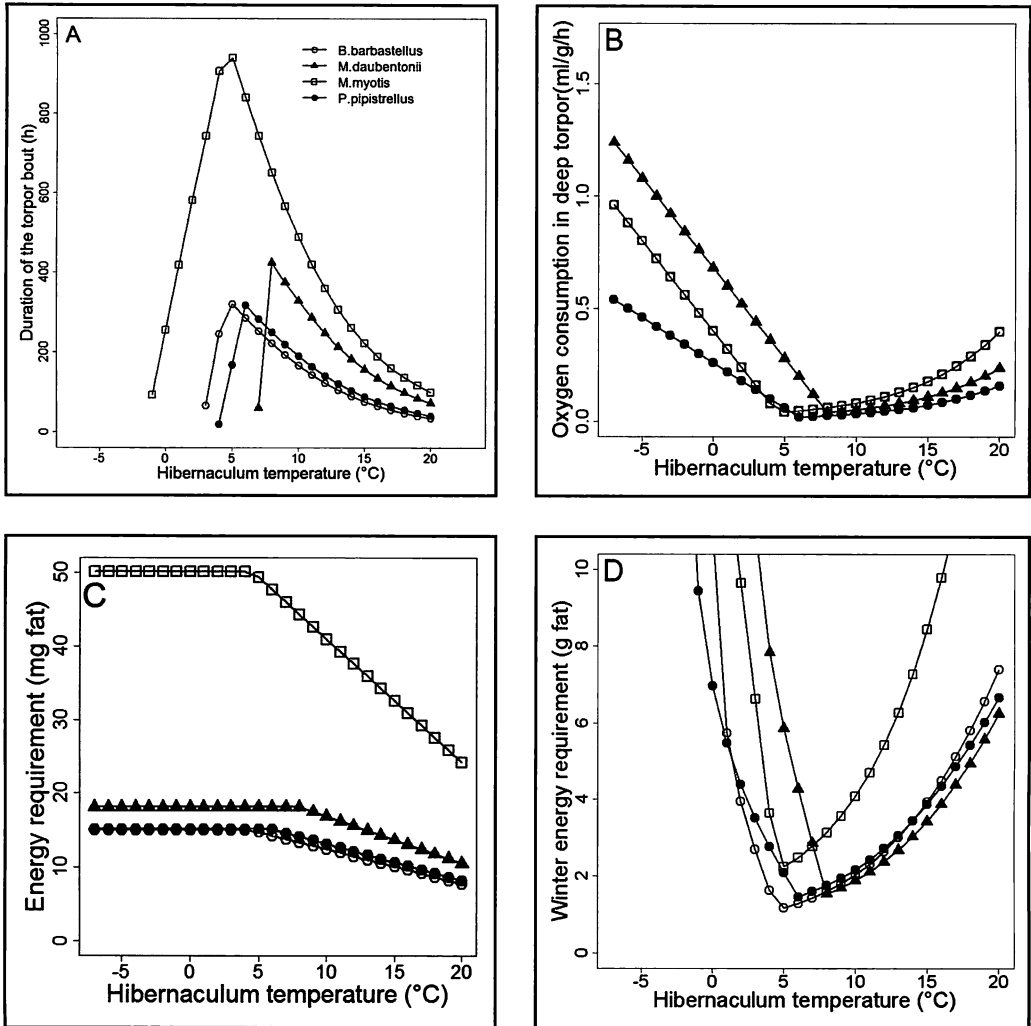


Abb. 1 A-D. Modellergebnisse für die temperaturabhängige Dauer der Torporphase (1A), den Energieverbrauch während der Torporphase (1B), den Energieverbrauch für einmaliges Aufwachen (1C) und den Fettverbrauch für 120-tägigen Winterschlaf (1D).

Winterschlaf bei Temperaturen am Ttormin berechnet (Abb. 1C, 1D). Die mindestens benötigten Fettreserven für einen 120-tägigen Winterschlaf liegen zwischen 2,3 g für *M. myotis* und 1,2 g für *B. barbastellus*.

Abb. 2-5 zeigen Kombinationen von Winterdauer und Quartiertemperaturen, bei denen eine erfolgreiche Überwinterung für die verschiedenen Arten vorhergesagt wird (Fettverbrauch < maximale Reserven). Je länger die Winter sind, desto kleiner ist die mögliche Temperaturspanne. Laut Modell kann *B. bar-*

bastellus bei Quartiertemperaturen zwischen 3,2 und 11,25°C erfolgreich überwintern (Winterdauer 105 Tage). Für eine Winterdauer von 180 Tagen benötigt die Art Temperaturen zwischen 4,8 und 7°C. Für *M. myotis* wird eine erfolgreiche Überwinterung bei Temperaturen zwischen 2,4 und 15°C bei einer Winterdauer von 105 Tagen berechnet, während die Toleranzbreite für eine Winterdauer von 180 Tagen zwischen 3,7 und 11,5°C liegt. Bei *M. daubentonii* ist die berechnete, tolerierte minimale Quartiertemperatur höher als für die anderen Arten (6,7°C).

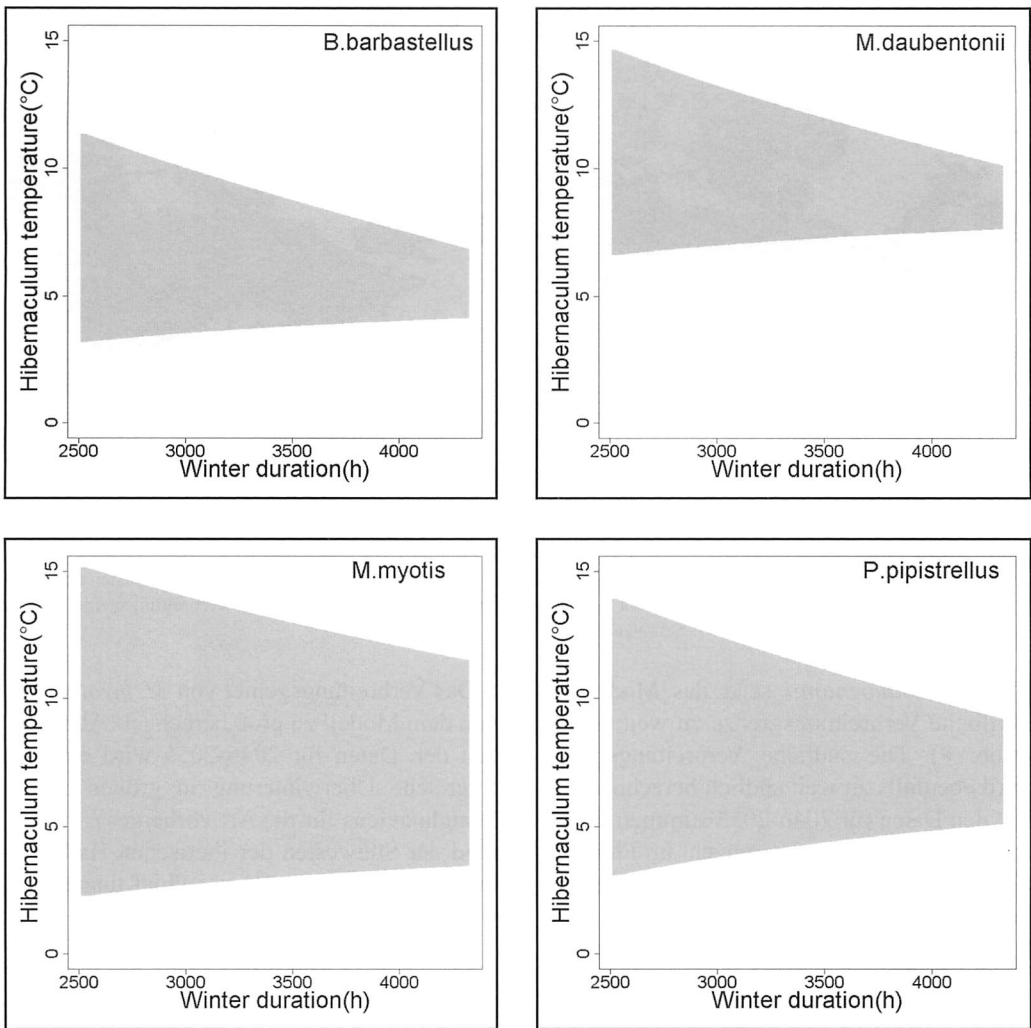


Abb. 2-5. Kombinationen von Winterdauer und Temperatur, bei denen eine erfolgreiche Überwinterung gemäß Modell möglich ist (grau schattierte Bereiche = Gesamtenergieverbrauch < maximale Fettreserven).

Klimadaten für 1961-1990 und 2046-2055 wurden verwendet, um den Winterenergieverbrauch der Arten in Europa zu berechnen (Abb. 6-13).

Für *B. barbastellus* berechnet das Modell die nördliche Verbreitungsgrenze bei 50-60° N. Dies entspricht etwa der momentanen nördlichen Verbreitungsgrenze der Art (SCHÖBER 2004) (Abb. 6). Für ein wärmeres Klima (2046-2055) könnte ihre Verbreitungsgrenze sich bis nach 65° N verschieben (Abb. 7). Allerdings gibt das Modell die Abwesenheit von *B. barbastellus* in großen Teilen Norwegens,

Dänemarks, Deutschlands und den Niederlanden sowie Schottland und Irland nicht wieder. Auch die vom Modell vorhergesagte südliche Verbreitungsgrenze dieser Art stimmt in großen Teilen mit der von SCHÖBER (2004) und IUCN (2007) genannten überein. Hier wird die Abwesenheit der Art in der Türkei und auf dem Peloponnes nicht wiedergegeben. Bei wärmeren Temperaturen sagt das Modell voraus, dass in großen Teilen von Italien und Spanien das Überwintern in den wärmeren Teilen der Quartiere unmöglich werden könnte (Abb. 7).

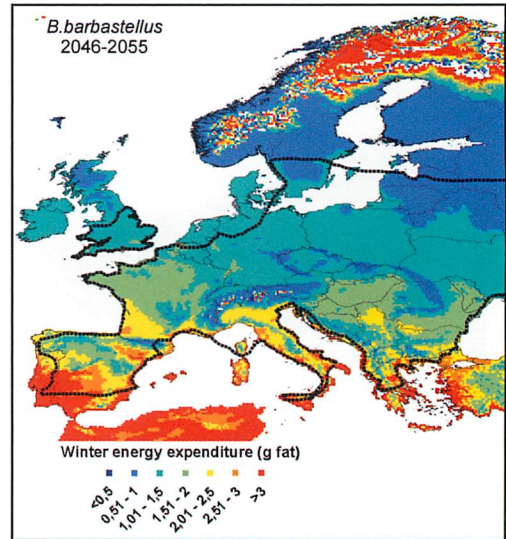
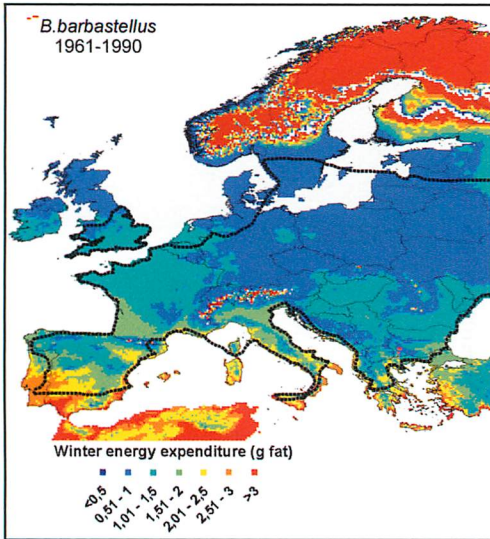


Abb. 6-7. Mopsfledermaus (*Barbastella barbastellus*): Modellergebnisse für die energetischen Kosten der Überwinterung. Maximale Fettreserven etwa 2,1 g, gepunktete schwarze Linie = aktuelles Verbreitungsgebiet der Art (RYDELL & BOGDANOWICZ 1997, SCHOBER 2004).

Für *M. daubentonii* setzt das Modell die nördliche Verbreitungsgrenze zu weit südlich (Abb. 8). Die südliche Verbreitungsgrenze wird ebenfalls zu weit südlich berechnet. Erst mit den Daten für 2046-2055 stimmen die berechneten Verbreitungsgrenzen in Finnland, Schweden und den baltischen Ländern mit den derzeitigen überein (Abb. 9).

Das Verbreitungsgebiet von *M. myotis* wird von dem Modell zu groß berechnet (Abb. 10). Mit den Daten für 2046-2055 wird eine erfolgreiche Überwinterung in großen Teilen Skandinaviens für die Art vorhergesagt, während der Südwesten der iberischen Halbinsel und Sizilien für den Winterschlaf ungeeignet werden (Abb. 11).

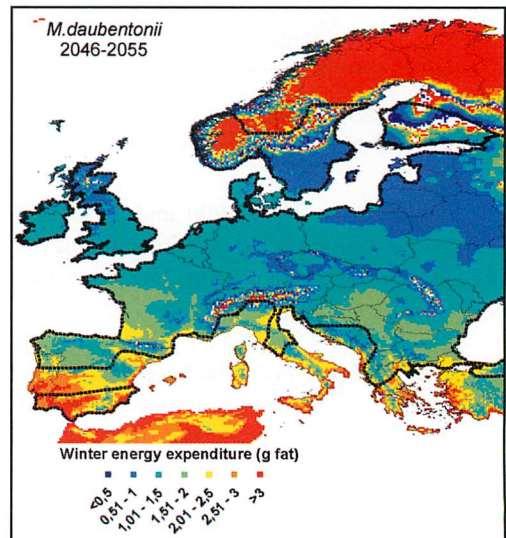
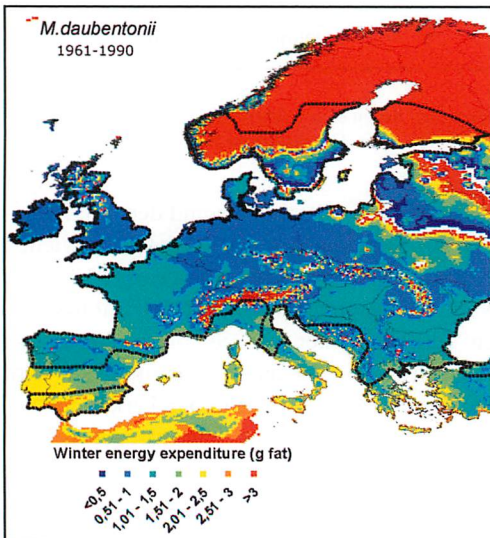


Abb. 8-9. Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*): Modellergebnisse für die energetischen Kosten der Überwinterung. Maximale Fettreserven etwa 2,9 g, gepunktete schwarze Linie = aktuelles Verbreitungsgebiet der Art (IUCN 2007).

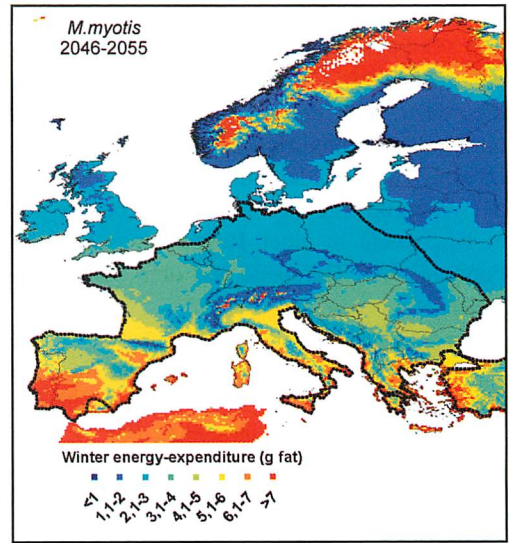
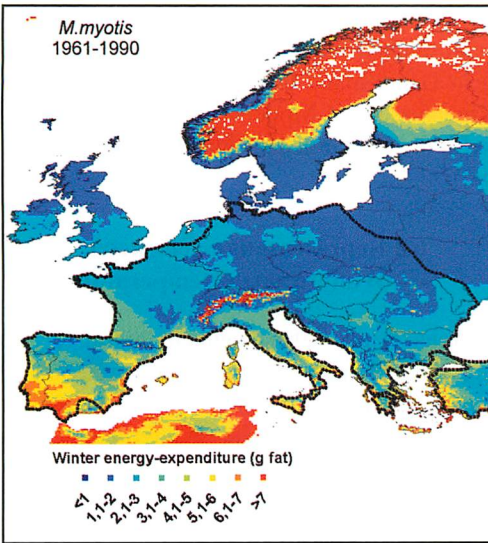


Abb. 10-11. (Großes) Mausohr (*Myotis myotis*): Modellergebnisse für die energetischen Kosten der Überwinterung. Maximale Fettreserven etwa 7 g, gepunktete schwarze Linie = aktuelles Verbreitungsgebiet der Art (IUCN 2007).

Die aktuelle Verbreitungsgrenze von *P. pipistrellus* im Norden wird von dem Modell zu weit nördlich gesetzt (Abb. 12).

Die Abwesenheit der Art auf den britischen Inseln wird nicht wiedergegeben. Mit Daten des Erwärmungsszenarios werden große Teile der iberischen Halbinsel, Italien, Grie-

chenland und der Türkei für den Winterschlaf gemäß Modell ungeeignet (Abb. 13).

In den nördlichen und südlichen Bereichen der Verbreitungsgebiete sind die energetischen Kosten der Überwinterung am höchsten (Abb. 6-13). Nimmt man eine festgesetzte minimale Winterschlafdauer an, erhöhen sich die Kosten

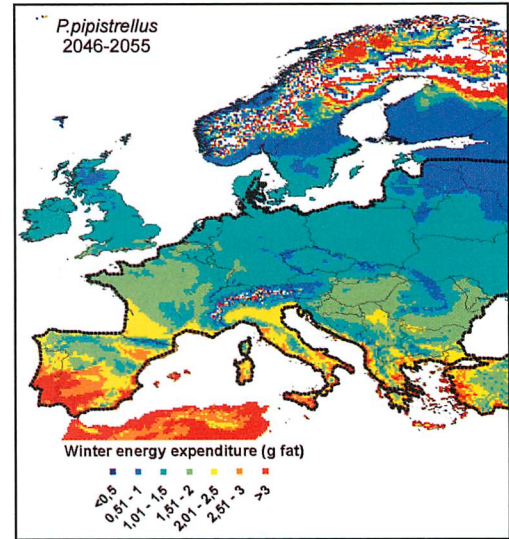
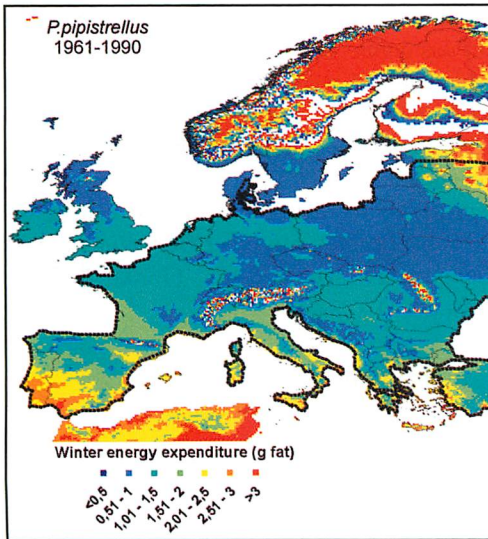


Abb. 12-13. Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*): Modellergebnisse für die energetischen Kosten der Überwinterung. Maximale Fettreserven etwa 2,3 g, gepunktete schwarze Linie = aktuelles Verbreitungsgebiet der Art (IUCN 2007).

für alle Arten um etwa 0,5 g Fett im Großteil von Mitteleuropa bei Verwendung der Klimadaten 2046-2055. In einigen Regionen führt dies dazu, dass der Fettverbrauch nur leicht unterhalb der maximalen Reserven liegt. Dies ist zum Beispiel der Fall für eine Zone von der Atlantikküste bis 4° östl. L. bei 49-46° n. Br., sowie in einer Region zwischen der Pannonischen Tiefebene und dem Schwarzen Meer.

Im südlichen Schweden, Finnland und den Alpen werden deutlich sinkende energetische Kosten für alle Arten berechnet. Für *M. daubentonii* wird ein geringerer Energieaufwand in Nordost-Polen und dem Großteil der baltischen Staaten für 2046-2055 prognostiziert. Auch für *P. pipistrellus* wird ein verringerter Energiebedarf für die baltischen Staaten vorhergesagt. Bei den anderen beiden Arten erhöht sich der Energiebedarf bzw. bleibt unverändert.

6 Diskussion

6.1 Repräsentation der energetischen Kosten durch das Modell

Im Schrifttum gibt es einige Daten zum Energieverbrauch von Fledermäusen im Winterschlaf, die mit den Modellen verglichen werden können. Für *B. barbastellus* wurde ein Gewichtsverlust von etwa 3 g für eine Überwinterung in Mitteleuropa berechnet (RYDELL & BOGDANOWICZ 1997). Gewichtsverluste von 4 g wurden in Zentralpolen gemessen (SCHÖBER 2004). Mit dem Modell werden deutlich geringere Werte für diese Region berechnet (1-1,5 g). Für *M. daubentonii* werden 2 g Fettverbrauch für einen 121-tägigen Winterschlaf bei 5,5°C angenommen (DAAN 1973, zit. in KULZER 2005). Das Modellergebnis für diese Kombination ist mit 5 g deutlich niedriger.

Der Gewichtsverlust von *M. myotis* in West-Polen wurde mit durchschnittlich 3,6 g Fett gemessen (KOTEJA et al. 2001). In diesen Regionen berechnet das Modell Gewichtsverluste von 2 g. ZAHN et al. (2007) verglichen den Winterschlaf von *M. myotis* in Deutschland

und Portugal. Sie beobachteten einen durchschnittlichen Winterenergieverbrauch von 5,5 g in Deutschland und 2,2 g in Portugal. Die Ergebnisse des Modells sind nahezu umgekehrt (1,7-2 g in Deutschland, 6-7 g in Portugal).

6.2 Repräsentation geeigneter Winterquartiertemperaturen

WEBB et al. (1996) nennen minimale und maximale Temperaturen, die in der Nähe von winterschlafenden Fledermäusen gemessen wurden. Da weder die Winterdauer noch Überlebensraten genannt werden, ist die Vergleichbarkeit mit dem Modell begrenzt. Trotzdem deutet sich an, dass das Modell die minimalen geeigneten Winterquartiertemperaturen für alle Arten zu hoch ansetzt. Für *B. barbastellus* wurden beispielsweise Überwinterungstemperaturen zwischen -3 und 6,5°C genannt mit präferierten Temperaturen von 0-6°C (SCHÖBER 2004). Diese Beobachtungen weichen von den Modellvorhersagen von 3,2-11,25°C ab. Das Modell gibt die Kältetoleranz der Art also nicht wieder.

M. daubentonii bevorzugt Winterquartiertemperaturen von 3-8°C (ROER & SCHÖBER 2001), was ebenfalls nicht den Ergebnissen des Modells entspricht, insbesondere in Bezug auf das untere Toleranzlimit (Abb. 3). Winterschlafende *M. myotis* wurden zwischen -4 und 12°C angetroffen. Dies wird nur teilweise von den Modellergebnissen für diese Art wiedergegeben (2,4-15°C). Bei überwinternden *P. pipistrellus* wurden Temperaturen von -5 bis 12°C beobachtet, mit einer Bevorzugung von Temperaturen von 1,5-6°C (TAAKE & VIERHAUS 2004).

6.3 Repräsentation der Verbreitungsgebiete

Von den gegenwärtigen Verbreitungsgrenzen der untersuchten Arten wird vor allem die nördliche Grenze von *B. barbastellus* korrekt berechnet. Hier sagt das Modell eine Nordwärtsverschiebung von etwa 600 km in den nächsten sechs Jahrzehnten vorher.

Die Größe der Verbreitungsgebiete von *M. myotis* und *P. pipistrellus* wird zu groß berechnet, während die nördliche Verbreitungsgrenze von *M. daubentonii* zu weit südlich angesetzt wird. Dies liegt wahrscheinlich z. T. an Modellungenauigkeiten (s. folgender Abschnitt), aber impliziert auch, dass andere Faktoren für das Vorkommen der untersuchten Fledermausarten ausschlaggebend sind.

In Südeuropa z. B. können eher die trockenen heißen Sommermonate mit geringerer Nahrungsverfügbarkeit ein energetisch kritischer Zeitraum sein. ZAHN et al. (2007) beobachteten *M. myotis* in Deutschland und Portugal und zeigten, dass das Gewicht der Tiere in den Sommermonaten am geringsten war.

7 Diskussion des Modells und der Anwendbarkeit auf die untersuchten Arten

In dem verwendeten Modell wird der Winterschlaf sehr vereinfacht repräsentiert, was die teilweise starken Abweichungen von den Literaturwerten erklären könnte.

Zum Beispiel hängen im Modell die Längen der Torporphasen und die Stoffwechselraten im Winterschlaf ausschließlich von den Temperaturen im Winterquartier ab. In der Realität sind Torporphasen zu Beginn des Winterschlafs kürzer und flacher als im weiteren Verlauf der Überwinterung (POHL 1961, KULZER 2005). Im Modell wird außerdem keine Aktivität während der Wachphasen angenommen. In der Realität trinken, fressen und kopulieren Fledermäuse in den Wachphasen oder wechseln die Hangplätze (BOYE 2004, DIETZ & BOYE 2004, SIMON & BOYE 2004, BOYLES et al. 2006). Dieses Verhalten wurde auch bei sehr niedrigen Temperaturen beobachtet und ist vermutlich sehr energieaufwendig.

In dieser Arbeit sowie bei HUMPHRIES et al. (2002) wurde Überwinterung in den warmen geschützten Bereichen der Quartiere angenommen. Es kann jedoch eine suboptimale Strategie sein, hier zu überwintern. Individuen können zwischen verschiedenen Hangplätzen

in einem Temperaturgradienten wählen. Hangplätze nahe am Eingang sind kälter und stärker von Temperaturschwankungen betroffen als Plätze im Inneren der Quartiere. Beide Hangplätze haben Vor- und Nachteile: Bei konstant warmen Temperaturen ist der Energieverbrauch höher. In der Nähe des Einganges ist das Risiko des Erfrierens größer. Da die Torporphasen bei kälteren Umgebungstemperaturen länger dauern, sind auch die hiermit verbundenen Kosten (Dehydration, Schlafentzug, höheres Risiko, gefressen zu werden (RICHTER et al. 1993, KULZER 2005, BOYLES et al. 2006)). Bei *M. lucifugus* wurde gezeigt, dass Individuen optimale Hangplätze auswählen können: schwerere Tiere mit größeren Fettreserven wählen wärmere Plätze als leichtgewichtige Individuen (BOYLES et al. 2006). Weiterhin ändern *M. lucifugus*, *B. barbastellus*, *M. daubentonii* und *M. myotis* ihre Winterschlafpositionen als Reaktion auf Temperaturveränderungen (GÜTTINGER et al. 2001, SCHOBER 2004, KULZER 2005, WOJCIECHOWSKI et al. 2007). Auch für die wärmeren Regionen der Verbreitungsgebiete ist das Modell deshalb vermutlich nur begrenzt aussagekräftig, da es für die Individuen dort vorteilhafter sein könnte, in den kälteren Bereichen der Quartiere zu überwintern.

Obwohl die Aussagen des Modells für die Verschiebung von Verbreitungsgrenzen in den meisten Fälle wahrscheinlich nicht direkt für die Arten anzuwenden sind, können indirekte Schlüsse gezogen werden: Ob für den Winterschlaf erhöhte oder verringerte Energiekosten berechnet werden, hängt vor allem davon ab, welche Annahme für die minimale Winterschlafdauer gemacht wird. Wenn diese mit der Anzahl der Frosttage variiert, nehmen die energetischen Kosten bei wärmeren Temperaturen ab. Wird eine festgelegte Dauer angenommen, steigt der Energieaufwand für die Überwinterung. Also könnte die Fähigkeit der Arten, die Dauer ihres Winterschlafes an die Temperaturen anzupassen, eine wichtige Rolle für Folgen des Klimawandels auf sie spielen.

Bei wärmeren Temperaturen wachen Fledermäuse häufiger auf. Dabei könnten sie

warme Nächte mit Insektenflugaktivität zum Jagen nutzen. Im Inneren der Winterquartiere können die Temperaturen jedoch so stabil sein, dass besonders warme Nächte nicht von den Tieren wahrgenommen und zum Fressen genutzt werden (SPEAKMAN & RACEY 1989, BOYLES et al. 2006).

B. barbastellus und *P. pipistrellus* überwinter an thermolabileren Hangplätzen, so dass sie u. U. eher von kurzen Torporperioden profitieren als die anderen Arten. Von *P. pipistrellus* ist außerdem bekannt, dass die Art ganzjährig jagt (AVERY 1985).

Ein weiteres Modellergebnis ist, dass die Überwinterung in großen Teilen Südeuropas für alle Arten unmöglich wird. Obwohl die Anwendbarkeit des Modells auf diese Region wahrscheinlich begrenzt ist, könnten trotzdem die wärmsten Bereiche unterirdischer Quartiere für den Winterschlaf ungeeignet werden. Fledermäuse können durch zu warme Quartiere Schäden erleiden. Dies wurde z. B. bei *Myotis sodalis* (Miller & Aellen, 1928) beobachtet, als die Temperatur in einem Winterquartier durch eine bauliche Veränderung um 5°C stieg. Hierdurch stieg der Energieverbrauch der Fledermäuse, was zu einer ungewöhnlich hohen Mortalität führte (RICHTER et al. 1993). Obwohl diese Situation nicht mit der langsameren Erwärmung während des Klimawandels vergleichbar ist, deutet sie darauf hin, dass Fledermäuse nicht unbedingt in der Lage sind, optimale Winterquartiere zu finden und dass die unterschiedliche Quartier-treue verschiedener Arten von Bedeutung sein könnte.

Danksagung

Diese Arbeit resultiert aus dem vom Bundesamt für Naturschutz geförderten Projekt „Schutzgebiete Deutschlands im Klimawandel – Risiken und Handlungsoptionen“ sowie dem Projekt ALARM „ALARM: Assessing Large scale environmental risks for biodiversity with tested Methods“. Die Klimadaten wurden dankenswerterweise von Herrn GLAUER (PIK) bereit gestellt.

Schrifttum

- ADAMS, R. A., & HAYES, M. A. (2008): Water availability and successful lactation by bats as related to climate change in arid regions of western north America. *Journ. Anim. Ecol.* 77(6), 1115-1121.
- ASCHOFF, J. (1981): Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 69, 611-619.
- AVERY, M. I. (1985): Winter activity of pipistrelle bats. *Journ. Animal Ecology*. 54(3), 721-738.
- BADECK, F., POMPE, S., KÜHN, I., & GLAUER, A. (2008): Zeitlich hochauflösende Klimainformationen auf dem Messtischblattraster und für Schutzgebiete in Deutschland. *Naturschutz u. Landschaftsplanung* 40(10), 343-345.
- BARANAUSKAS, K. (2001): Hibernation of barbastelle (*Barbastella barbastellus*) in Seskinė bunkers in Vilnius (Lithuania). A possible population response to Climate Change. *Act. Zool. Lithuanica* 11(1), 15-19.
- BOGDANOWICZ, W. (1994): *Myotis daubentonii*. *Mammalian Species* 475, 1-9.
- BOYE, P. (2004): *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl 1817). *Schr.R. Landschaftspf. Natursch.* 69, 558-561.
- BOYLES, J. G., DUNBAR, M. B., & WHITAKER, J. O. (2006): Activity following arousal in winter in North America vespertilionid bats. *Mamm. Rev.* 36(4), 267-280.
- , STORM, J. J., & BRACK, V. (2008): Thermal benefits of clustering during hibernation: a field test of competing hypothesis on *Myotis sodalis*. *Function Ecol.* 22(4), 632-636.
- BRADLEY, R., & DEEVERS, D. R. (1980): A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 65, 465-476.
- DAAN, S. (1973): Activity during natural hibernation in three species of vespertilionid bats. *Netherl. J. Zool.* 23, 1-71.
- DIETZ, C. (2006): Influence of reproduction on thermoregulation, food intake and foraging strategies of free ranging female and male daubenton's bats, *Myotis daubentonii* (Vespertilionidae). Diss., Fak. Naturwiss. Univ. Ulm.
- DIETZ, M., & BOYE, P. (2004): *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817). *Schr.R. Landschaftspf. Natursch.* 69, 489-495.
- DWYER, P. (1971): Temperature regulation and cave dwelling in bats: an evolutionary perspective. *Mamm.* 35, 424-455.
- FRONZEK, S., CARTER, T., & JYLHAE, K. (2009): Scenarios of Climate Change for Europe. In: *Atlas of Biodiversity Risks – from Europe to the globe, from stories to maps*. Pensoft., Sofia u. Moskau.
- GEISER, F. (1988): Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds-temperature effect or physiological inhibition. *J. Comp. Physiol. B* 158(1), 25-37.
- GERELL, R., & LUNDBERG, K. (1985): Social organisation in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16, 177-184.

- GÜTTINGER, R., ZAHN, A., KRAPP, F., & SCHÖBER, W. (2001): *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) – Großes Mausohr. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 4. Teil 1. AULA-Verlag. Wiebelsheim.
- HANZAL, V., & PRUCHA, M. (1988): Seasonal dynamics of bat communities at winter shelters of Cesky kras (Central Bohemia) during 1984–1986. *Lynx* 24, 15–35 (in Czech).
- HAYS, G. C., WEBB, P. I., & SPEAKMAN, J. R. (1991): Arrhythmic breathing in torpid pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*. *Resp. Physiol.* 85(2), 185–192.
- HOCK, R. J. (1951): The metabolic rates and body temperatures of bats. *Biol. Bull.* 101(3), 289–299.
- HUMPHRIES, M. M., THOMAS, D. W., & SPEAKMAN, J. R. (2002): Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature* 418(6895), 313–316.
- , UMBANHOWAR, J., & MCCANN, K. S. (2004): Bioenergetic prediction of climate change impacts on northern mammals. *Int. Comp. Biol.* 44(2), 152–162.
- IUCN (2007): European mammal assessment. Download 04.01.2009.
- KAYSER, C. (1964): Stoffwechsel und Winterschlaf. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuchungen* 9, 158–186.
- KOTEJA, P., JURCZYŹYŹYŹ, M., & WOŁOŹYŹYŹ, B. (2001): Energy balance of hibernating mouse-eared bat *Myotis myotis*: a study with a tobex instrument. *Acta Theriol.* 46(1), 1–12.
- KULZER, E. (2005): Temperaturregulation, Torpor und Winterschlaf. In: Handbuch der Zoologie. Bd. 3. Walter de Gruyter. Berlin, New York.
- MITCHELL, T., CARTER, T., JONES, P., HULME, M., & NEW, M. (2009): A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901–2000) and 16 scenarios (2001–2100). Tyndall Centre Working Paper 55(29).
- PARMESAN, C. (2006): Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann. Rev. Ecol. System* 37, 637–669.
- POHL, H. (1961): Zur Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. *Journ. Comp. Physiol. Part A* 45(2), 109–153.
- R Development Core Team (2008): R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna.
- RICHTER, A. R., HUMPHREY, S. R., COPE, J. B., & BRACK, V. (1993): Modified cave entrances – thermal effects on body-mass and resulting decline of endangered Indiana bats (*Myotis sodalis*). *Conserv. Biol.* 7(2), 407–415.
- ROER, H., & SCHÖBER, W. (2001): *Myotis daubentonii* (Leisler, 1819) – Wasserfledermaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 4. Teil 1. AULA-Verlag. Wiebelsheim.
- RYDELL, J., & BOGDANOWICZ, W. (1997): *Barbastella barbastellus*. *Mamm. Species* 557, 1–8.
- SCHEEL, D., VINCENT, T. L. S., & CAMERON, G. N. (1996): Global Warming and the Species Richness of Bats in Texas. *Convers. Biol.* 10, 452–464.
- SCHÖBER, W. (2004): *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) – Mopsfledermaus. Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 4. Teil 2. AULA-Verlag. Wiebelsheim.
- SIMON, M., & BOYE, P. (2004): *Myotis myotis* (Borkhausen, 1997). *Schr.R. Landschaftspf. Natursch.* 69, 503–511.
- SPEAKMAN, J., WEBB, P., & RACEY, P. (1991): Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. *Journ. Appl. Ecol.* 28(3), 1087–1104.
- , & RACEY, P. A. (1989): Hibernation ecology of the pipistrelle bat: energy expenditure, water requirements and mass loss – implications for survival and the function of winter emergence flights. *Journ. Animal Ecol.* 58, 797–813.
- , & THOMAS, D. (2003): Physiological Ecology and Energetics of Bats. In: *Bat Ecology*. The University of Chicago Press. Chicago.
- TAAKE, K., & VIERHAUS, H. (2004): *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) – Zwergfledermaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 4, Teil 2. AULA-Verlag. Wiebelsheim.
- THOMAS, D. (1995): Bats are sensitive to nontactile human disturbance. *Journ. Mamm.* 76(3), 940–946.
- , DORAIS, M., & BERGERON, J. M. (1990): Winter energy budgets and cost of arousals for hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Ibid.* 71(3), 475–479.
- , & GEISER, F. (1997): Periodic arousals in hibernating mammals: is evaporative water loss involved? *Funct. Ecol.* 11(5), 585–591.
- VOHLAND, K. (2008): Impacts of climate change on biodiversity – consolidated knowledge and research gaps. *CAB Rev.* 86, 1–11.
- WEBB, P. I., SPEAKMAN, J. R., & RACEY, P. A. (1996): How hot is a hibernaculum? A review of the temperatures at which bats hibernate. *Cand. Journ. Zool.* 74(4), 761–765.
- WOJCIECHOWSKI, M., MICHAŁ, S., JEFIMOW, M., & TEGOWSKA, E. (2007): Environmental conditions, rather than season, determine torpor use and temperature selection in large mouse-eared bats (*Myotis myotis*): *Comp. Biochem. Physiol. A* 147(4), 828–840.
- ZAHN, A., RODRIGUES, L., REINHO, A., & PALMEIRIM, J. M. (2007): Critical times of the year for *Myotis myotis*, a temperate zone bat: roles of climate and food resources. *Acta Chiropterologica* 9(1), 115–125.

HANNA WEISE, Potsdam-Institut für Klimafolgenforschung (PIK), Telegraphenberg A 31, D-14473 Potsdam u. Hemholtz-Zentrum für Umweltforschung UFZ, Permoserstraße 15, D-04318 Leipzig; E-Mail: hanna.weise@ufz.de

Dr. KATRIN VOHLAND, Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung an der Humboldt-Universität zu Berlin, Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin; E-Mail: Katrin.Vohland@mf-n-berlin.de u. Potsdam-Institut für Klimafolgenforschung (PIK), s.o.