Quartierpräferenzen waldbewohnender Fledermäuse vor dem Hintergrund ihrer Thermoregulation

Von Matthias S. Otto, Nina I. Becker und Jorge A. Encarnação

Mit 4 Abbildungen

Abstract

Due to small size and active flight bats have a high massspecific energy demand. To regulate these demands several mechanisms have evolved. Torpor, characterised by a passively lowered body temperature, is the most effective mechanism. It depends on ambient temperature as well as intrinsic and extrinsic factors. Day roosts are able to enhance this regulatory effect, as they have their own micro-climate and therefore act as a buffer against ambient temperatures. A previous study of the ecologically and morphologically similar bat species Myotis bechsteinii, M. nattereri und Plecotus auritus revealed that thermoregulatory behaviour is species-specific. Of the three species Plecotus auritus had the lowest skin temperatures. Therefore, it was hypothesized that roost characteristics might also be species-specific. To validate the hypothesis minimal roost temperatures, insulation of roosts, and environmental variables around the roost were analysed between species. The results showed species-specific differences in minimal roost temperatures and insulation. Roosts of P. auritus had the lowest roosts temperatures and insulation. This might enable P. auritus to enter torpor faster and achieve lower body temperatures, which might result in greater energy savings. Environmental variables did not contain a species-specific signal.

Zusammenfassung

Aufgrund der geringen Körpergröße und des aktiven Fluges haben Fledermäuse einen sehr hohen massen-spezifischen Energiebedarf. Dieser kann durch verschiedene Mechanismen reguliert werden. Dabei stellt der passive Mechanismus des Torpors den effektivsten dar. Durch eine kontrollierte Reduktion des Metabolismus wird die Wärmeproduktion gesenkt. Dabei nähert sich die Körpertemperatur passiv der Umgebungstemperatur an. Tagesquartiere wie Baumhöhlen können den regulatorischen Effekt verstärken, da diese ein eigenes Mikroklima besitzen. Eine Vorstudie zeigte, dass sich das Thermoregulationsverhalten der drei morphologisch und ökologisch sehr ähnlichen Fledermausarten Myotis bechsteinii, M. nattereri und Plecotus auritus voneinander unterscheidet. Plecotus auritus zeigte in dieser Studie die niedrigsten Hauttemperaturen. Daher wird vermutet, dass die Quartiereigenschaften ebenfalls artspezifisch sein sollten. Zur Überprüfung dieser Hypothese wurden die täglichen Minima der Quartiertemperaturen sowie der Isolationsindex für jedes Quartier bestimmt

und hinsichtlich artspezifischer Unterschiede untersucht. Des Weiteren wurden Quartiereigenschaften wie Höhlentyp, Volumina, Exposition, Höhe der Quartiere, Baumart, Brusthöhendurchmesser und Kronenschluss analysiert. Es ergaben sich signifikante Unterschiede in den Minima der täglichen Quartiertemperaturen sowie den Isolationsindices der ausgewählten Baumquartiere zwischen den Arten. Die Quartiere von *Plecotus auritus* besaßen den geringsten Isolationsindex und die niedrigsten Temperaturminima, wodurch sie eine schnelle und effektive Energieeinsparung durch effektiven Torpor begünstigen könnten. Die Analyse der Umgebungseigenschaften der Baumquartiere ergab keine signifikanten Unterschiede.

Keywords

Myotis bechsteinii, Myotis nattereri, Plecotus auritus, day roost, insulation, thermoregulatory behaviour, minimal roost temperature, roost characteristics.

1. Einleitung

Fledermäuse haben aufgrund des aktiven Fluges und ihrer geringen Körpergröße einen hohen massen-spezifischen Energiebedarf (Kluger & HEATH 1970; SCHMIDT-NIELSEN 1972; SPEAKMAN 1997; ALEXANDER 2002). Dieser Bedarf wird u. a. durch Änderungen des Aktivitätsmusters (SWIFT 1980; CLARK et al. 1993), der Energieaufnahme (Kunz et al. 1995; McLean & Speakman 1999), der Verdauungseffizienz (BARCLAY et al. 1991; Becker et al. 2012a), sowie der metabolischen Kompensation (Speakman & Racey 1987; Becker et al. 2012b) reguliert. Die effektivste Regulationsmaßnahme stellt jedoch die "heterotherme Reaktion" (Torpor) dar (Geiser 2004). Hierbei wird der Metabolismus des Tieres kontrolliert reduziert (HELDMAIER & RUF 1992), wodurch die Körpertemperatur passiv abgesenkt

wird. Die heterotherme Reaktion wird von intrinsischen Faktoren wie Körpergröße, soziale Organisation, Geschlecht und Reproduktionsstatus, sowie von extrinsischen Faktoren wie Nahrungsverfügbarkeit, Umgebungstemperatur und den mikroklimatischen Eigenschaften des Quartieres beeinflusst (Audet & Fenton 1988; Geiser & Ruf 1995; Lausen & Barclay 2003; Dietz & Kalko 2006; Willis & Brigham 2007; Wolciechowski et al. 2007; Dzal & Brigham 2012).

Schutz vor z. B. kalten Umweltbedingungen zu suchen ist ein weit verbreiteter Mechanismus im Tierreich (GEDEON et al. 2010). Dieser Schutz kann durch Quartiere wie z. B. Nester, Kobel, Baue oder Baumhöhlen gewährleistet werden (Casey 1981; Reichman & Smith 1990; Gedeon et al. 2010). Eine weitere Maßnahme zum Schutz gegen kalte Umgebungstemperaturen stellt die Erhöhung der Gruppengröße dar. Eine größere Gruppe erhöht die Umgebungstemperatur im Quartier schneller als eine kleine Gruppe bzw. ein einzelnes Individuum. Daher ist die Differenz der individuellen Körpertemperatur zur Umgebungstemperatur in großen Gruppen geringer als in kleinen Gruppen (HAYES et al. 1992; SPEAKMAN 2001; WILLIS & BRIGHAM 2007). Außerdem wird die Wärmeabgabe durch engen Körperkontakt reduziert (HAYES et al. 1992).

Als Tagesquartiere, in denen Fledermäuse ihre Inaktivitätsperiode verbringen, dienen im Wald hauptsächlich Spechthöhlen, ausgefaulte Astabbrüche, Baumspalten oder Hohlräume hinter abstehender Rinde (Abb. 1) (DIETZ et al. 2009). Außerdem können Fledermäuse in künstlichen Quartieren, wie Vogel- und Fledermauskästen, oder beispielsweise in Gebäudespalten und Dachböden im Siedlungsbereich angetroffen werden (Entwistle et al. 1997; Kerth et al. 2001; SMITH & RACEY 2005; DIETZ et al. 2009). Neben der Schutzfunktion trägt die Wahl des Tagesquartiers auch zur energetischen Regulation bei (Chappell 1981). Da Torpor ein passiver, von der Umgebungstemperatur abhängiger Mechanismus ist, können die Körpertemperaturen nicht unter die Umgebungstemperatur fallen.

Ein gut isoliertes Quartier bietet konstantere Temperaturbedingungen, die sich förderlich auf die Thermoregulation von Fledermäusen auswirken (Sedgeley 2001; Chruszcz & Barclay 2002; Lausen & Barclay 2003). Quartiere mit schlechter Isolation bieten allerdings den Vorteil der passiven Erwärmung durch täglich stärker ansteigende Umgebungstemperaturen. Diese passive Erwärmung ist vorteilhaft, da die Aufwärmphase des Torpors der Prozess mit dem höchsten Energieverbrauch ist (Chruszcz & Barclay 2002). So konnte Doucette et al. (2012) zeigen, dass Tiere in schlecht isolierten Quartieren durch passive Erwärmung Energie einsparen.

In einer Vorstudie wurde das Thermoregulationsverhalten von drei morphologisch und ökologisch sehr ähnlichen Fledermausarten (Myotis bechsteinii, M. nattereri und Plecotus auritus) untersucht. Dabei zeigte sich, dass die drei Arten hinsichtlich ihrer niedrigsten Hauttemperaturen signifikant variierten, wobei P. auritus die niedrigsten Minima der Hauttemperaturen zeigte (Otto et al. 2013). Auf dieser Grundlage ist zu vermuten, dass sich entsprechend der artspezifischen Thermoregulation auch die Quartierwahl von Art zu Art unterscheidet. Zudem wurde bereits beschrieben, dass die Quartiertemperaturen in künstlichen Behausungen von P. auritus und M. nattereri voneinander abweichen, wobei P. auritus das kältere Quartier nutzte (Entwist-LE et al. 1997; SMITH & RACEY 2005).

Nicht nur die mikroklimatischen, sondern auch die Umgebungseigenschaften von Fledermausquartieren können sich unterscheiden. Fledermäuse nutzen bevorzugt Quartiere in dickeren, höhlenreichen Bäumen (BENNETT et al. 1994; Lumsden et al. 2002). Außerdem wird vermutet, dass höhere Bäume aufgrund von Sonneneinstrahlung wärmer sind (Vonhof & BARCLAY 1996). Ähnlich der Isolation und der Baumgröße könnten auch andere Faktoren wie Kronenschluss, Quartiertyp, Höhe des Quartieres oder Exposition das Mikroklima im Quartier und damit auch das Thermoregulationsverhalten beeinflussen. Zur Prüfung der Hypothese, dass die Quartierpräferenzen bzw. -eigenschaften artspezifisch sind, wurden im Rahmen dieser Studie die Eigenschaften von nachgewiesenen Quartierbäumen analysiert.

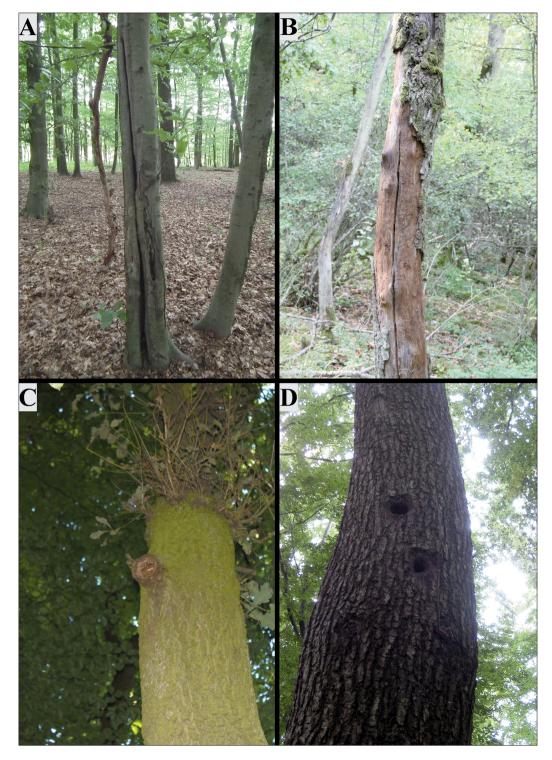


Abb. 1: Identifizierte Fledermausquartiere: $\bf A$ Spalte in Bodennähe, $\bf B$ abstehende Rinde, $\bf C$ ausgefaulter Astabbruch und $\bf D$ Spechtlöcher. (Fotos: Matthias S. Otto)

Fig. 1: Identified roosts: \mathbf{A} near-ground crevice, \mathbf{B} stand-away bark, \mathbf{C} cavities of broken-off branches and \mathbf{D} woodpecker cavities.

Im Detail wurden zwei Fragen bearbeitet:

- 1. Nutzen die drei Untersuchungsarten mikroklimatisch unterschiedliche Baumhöhlen?
- 2. Weisen die Baumquartiere artspezifische Umgebungs-, beziehungsweise Höhleneigenschaften auf?

2. Material und Methode

2.1 Studiengebiet

Diese Studie wurde in einem ca. 60 ha großen Eichen-Buchenwald in Mittelhessen durchgeführt. Der Wald wird extensiv forstwirtschaftlich genutzt, sodass alle natürlichen Altersstufen in diesem Wald vorkommen. Die vorherrschende Altersstufe ist schwaches Baumholz (31-40 cm). In diesem Wald wechseln sich Gebiete mit ausgeprägter Laubstreuschicht und vertikalen Totholzstrukturen mit Jungwuchs und großen Hallenwaldbereichen ab.

2.2 Mikroklima

Im Herbst 2011 wurden Quartiereigenschaften der drei Fledermausarten M. bechsteinii (n = 5), M. nattereri (n = 4) und P. auritus (n = 4) analysiert. Dazu wurden die zuvor nachgewiesenen Baumquartiere (Otto et al. 2013) (Abb. 2) mit Temperatur-Datenlogger (DS1921G Thermochron iButton, Maxim Integrated Products, Sunnyvale, USA, Genauigkeit ± 1 °C, Auflösung 0.5 °C) ausgestattet. Nach der saisonalen Aktivitätszeit wurden die Quartiere auf Abwesenheit der Fledermäuse überprüft (Endoskop Kamera TF 2809, Kraft Werkzeuge, Salzburg, Österreich), um eine Störung durch die Ultraschall emittierenden Datenlogger zu vermeiden (WILLIS et al. 2009). Zur Bestimmung der Quartiertemperaturen und Isolationseigenschaften wurde jeweils ein Datenlogger innen nahe der Höhlendecke und auf gleicher Höhe auf der Nordseite des Baumes installiert. Innen- und Außentemperaturen wurden an 17 Tagen (20.09.2011 – 06.10.2011) in einem

15-Minuten-Intervall registriert und aus der Differenz von Innen- und Außentemperatur der Isolationsindex (I_1) ermittelt (M. bechsteinii: n=8160, M. nattereri: n=6528, P. auritus: n=6528). Die minimale Quartiertemperatur ($T_{\rm Qmin}$) wurde täglich für jedes Quartier bestimmt (M. bechsteinii: n=85, M. nattereri: n=68, P. auritus: n=68). Als weiterer potentieller Einflussfaktor wurde das Quartiervolumen anhand der Tiefe, Höhe und Breite der Höhle und der Breite des Höhleneingangs nach Sedgeley & O'Donnell (1999a) berechnet.

2.3 Umgebungseigenschaften

Im Sommer 2011 wurden Baumquartiere der drei Fledermausarten *Myotis bechsteinii* (n = 13), *M. nattereri* (n = 8) und *Plecotus auritus* (n = 8) mittels Radio-Telemetrie lokalisiert und charakterisiert (Otto et al. 2013). Die aufgenommenen Parameter waren Baumart, Brusthöhendurchmesser (BHD, Kategorien: I: < 12 cm, II: 12 - 30 cm, III: 31– 40 cm, IV: 41 - 50 cm), Exposition (Recta DP2 Kompass, Biel, Schweiz, \pm 2°) und Höhe des Quartiereinganges (Kategorien: I: < 5 m, II: < 10 m, III: <15 m, IV: >15 m) sowie Kronenschluss (Kategorien: I: < 10 %, II: < 25 %, III: < 50 %, IV: < 75 %, V: 75 – 100 %) und Quartiertyp.

2.4 Statistik

Das tägliche Minimum der Quartiertemperaturen, der Isolationsindex, das Quartiervolumen, die Parameter Baumart, Brusthöhendurchmesser, Exposition und Höhe des Quartiereinganges sowie Kronenschluss und Quartiertyp wurden auf Normalverteilung getestet und mittels einer Kruskal-Wallis-ANOVA (KW-ANOVA) statistisch verglichen (Statistica 10, StatSoft, USA).

3. Ergebnisse

Die täglich niedrigsten Quartiertemperaturen (Tab. 1) der ausgewählten Baumquartiere unterschieden sich signifikant zwischen den

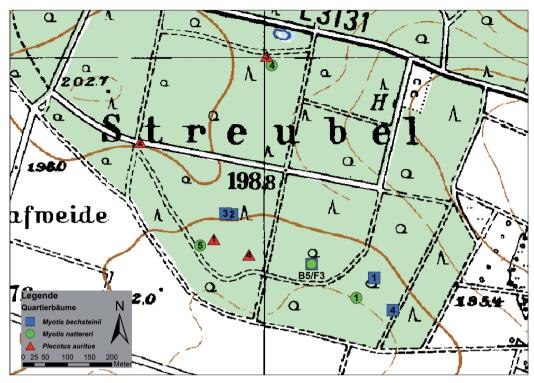


Abb. 2: Mit Datenloggern bestückte Baumquartiere der drei Fledermausarten M. bechsteinii (blaue Quadrate, n=5), M. nattereri (grüne Kreise, n=4) und P. auritus (rote Dreiecke, n=4).

Fig. 2: Tree roosts of the three bat species M. bechsteinii (blue squares, n=5), M. nattereri (green circles, n=4) and P. auritus (red triangles, n=4) that were equipped with data loggers.

Arten (KW-ANOVA, H = 22.61, d.f. = 2, P < 0.001) (Abb. 3). Die von *Plecotus auritus* (Median: 13.0 °C, Bereich: 8.0 – 16.3 °C) genutzten Quartiere wiesen im Vergleich zu *Myotis bechsteinii* (Median: 15.5 °C, Bereich: 11.0 – 17.0 °C; KW-ANOVA, H = 22.61, d.f. = 2, P < 0.001) und M. nattereri (Median: 14.8 °C, Bereich: 8.5 – 17.0 °C; KW-ANOVA, H = 22.61, d.f. = 2, P = 0.002) signifikant niedrigere Temperaturminima auf. Die Quartiertemperaturen von M. bechsteinii und M. nattereri unterschieden sich nicht signifikant voneinander (KW-ANOVA, H = 22.61, d.f. = 2, P = 0.750).

Auch hinsichtlich des Isolationsindex (Tab. 1) konnten signifikante Unterschiede zwischen den Quartieren der drei Arten festgestellt werden (KW-ANOVA, H = 70.28, d.f. = 2, P < 0.001) (Abb. 4). Quartiere mit dem geringsten Isolationsindex (Median: 2.5 °C, Bereich: 0 - 7.75 °C) wurden von P. auritus genutzt und unterschieden sich signifikant zu Quartieren von M. bech-

steinii (Median: 3 °C, Bereich: 0 – 9 °C; KW-ANOVA, H = 70.28, d.f. = 2, P < 0.001) und M. nattereri (Median: 3 °C, Bereich: 0 – 8.25 °C; KW-ANOVA, H = 70.28, d.f. = 2, P < 0.001). Die Isolationsindices zwischen den Quartieren von M. bechsteinii und M. nattereri wiesen keinen signifikanten Unterschied auf (KW-ANOVA, H = 70.28, d.f. = 2, P = 0.659).

Sowohl der Typ (KW-ANOVA, H = 4.39, d.f. = 2, P = 0.111), die Volumina (KW-ANOVA, H = 0.185, d.f. = 2, P = 1), die Exposition (KW-ANOVA, H = 2.51, d.f. = 2, P = 0.285), als auch die Höhe der Quartiere (KW-ANOVA, H = 2.60, d.f. = 2, P = 0.272) unterschieden sich nicht zwischen den Arten. Ebenso verhält es sich für die Baumart (KW-ANOVA, H = 1.52, d.f. = 2, P = 0.468), den Brusthöhendurchmesser (KW-ANOVA, H = 1.1, d.f. = 2, P = 0.587) und den Kronenschluss (KW-ANOVA, H = 1.12, d.f. = 2, P = 0.571) der Quartierbäume (Tab. 1).

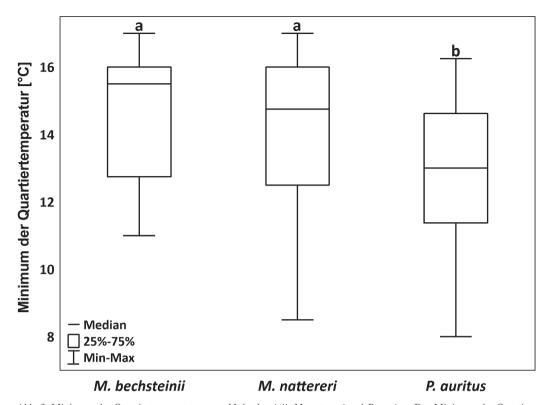


Abb. 3: Minimum der Quartiertemperaturen von M. bechsteinii, M. nattereri und P. auritus. Das Minimum der Quartiertemperaturen von P. auritus unterschieden sich signifikant zu denen von M. bechsteinii (KW-ANOVA, H = 22.61, P = 0.001) und M. nattereri (KW-ANOVA, H = 22.61, P = 0.002). Zwischen den Quartieren von M. bechsteinii und M. nattereri wurden keine Unterschiede festgestellt (KW-ANOVA, H = 22.61, P = 0.750). Unterschiede sind mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet.

Fig. 3: Minimal roost temperatures of M. bechsteinii, M. nattereri and P. auritus. The minimum roost temperatures of P. auritus differed significantly from those of M. bechsteinii (KW-ANOVA, H = 22.61, P < 0.001) and M. nattereri (KW-ANOVA, H = 22.61, P = 0.002). The temperatures of M. bechsteinii did not differ significantly to those of M. nattereri (KW-ANOVA, H = 22.61, P = 0.750). Different characters indicate significant differences.

4. Diskussion

Unsere Untersuchungen zeigen, dass sich im Gegensatz zu den Quartier- und Umgebungseigenschaften das Minimum der Quartiertemperaturen zwischen den untersuchten Arten unterscheiden. Die Quartiere von *Plecotus auritus* wiesen die kältesten Quartiertemperaturen und die schlechteste Isolation auf. Die Quartiere von *M. bechsteinii* und *M. nattereri* hingegen waren wärmer und besser isoliert. Vergleichende Studien der Gebäudequartiere von *P. auritus* und *Myotis nattereri* bestätigen unsere Ergebnisse (Entwistle et al. 1997; Smith & Racey 2005). Entsprechend konnten wir beobachten, dass *M. bechsteinii* und *M. nattereri* denselben Quartier-

baum zu unterschiedlichen Zeiten nutzten, aber *P. auritus* nie in Quartieren der anderen beiden Arten zu finden war.

Durch die geringeren Quartiertemperaturen könnte *P. auritus* in der Lage sein, tiefere Körpertemperaturen zu erreichen und somit Energie einzusparen. Die schlechte Isolation der entsprechenden Quartiere bestätigt diese Vermutung. Ein geringer Isolationswert bedeutet ebenfalls, dass sich die Quartiere schneller aufwärmen und somit Tiere auch Energiereserven durch passive Erwärmung während der energieaufwändigsten Phase des Tages schonen können (Chruszcz & Barclay 2002; Doucette et al. 2012). Wir vermuten, dass *P. auritus* auf diese

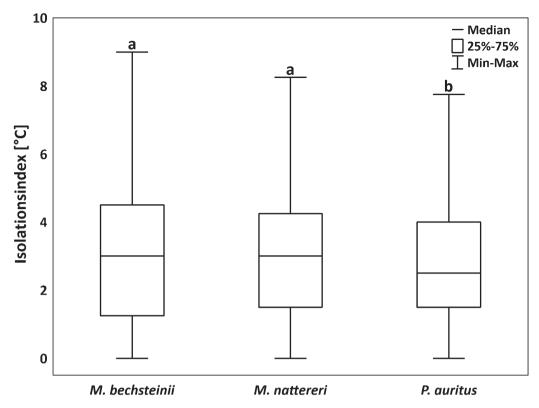


Abb. 4: Isolationsindex der Quartiere der drei Arten. Die von *P. auritus* genutzten Quartiere zeigten die geringste Isolation und unterschieden sich signifikant zu den Quartieren von *M. bechsteinii* (KW-ANOVA, H = 70.28, P < 0.001) und *M. nattereri* (KW-ANOVA, H = 19.23, P > 0.000). Der Isolationsindex der Quartiere von *M. bechsteinii* und *M. nattereri* zeigte keinen signifikanten Unterschied. Unterschiede sind mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet. Fig. 4: Insulation value of identified tree roosts for the three species. The roosts occupied by *P. auritus* showed the lowest insulation value and differed significantly from those of *M. bechsteinii* (KW-ANOVA, H = 70.28, P < 0.001), and *M. nattereri* (KW-ANOVA, H = 19.23, P > 0.000). The roosts of *M. bechsteinii* did not show significant differences to those of *M. nattereri* (KW-ANOVA, H = 70.28, P = 0.659). Different characters indicate significant differences.

Weise schneller und ausgeprägter Energie durch Torpor einsparen kann. Energiesparstrategien der anderen beiden Arten könnten Änderungen der Aktivitätsmuster, der Energieaufnahme, der Verdauungseffizienz oder ein metabolischer Ausgleich sein (BECKER et al. 2012b).

Myotis bechsteinii und M. nattereri nutzten Quartiere mit höheren Quartiertemperaturen und besseren Isolationswerten, die zu den Aktivitätszeiten wärmere Bedingungen bieten. Ob P. auritus aufgrund der kalten Quartiere kalte Hauttemperaturen zeigte, oder ob es gezielt kalte, schlecht isolierte Quartiere aufsucht, um seine Energiesparstrategie optimal nutzen zu können ist Bestandteil folgender Untersuchungen.

Einige Studien haben ihr Augenmerk auf Eigenschaften von Fledermausquartieren gelegt. Lumsden et al. (2002) konnte zeigen, dass Fledermäuse Bäume mit höherem BHD bevorzugen. Laut den Autoren weisen dicke Bäume mehr Höhlungen auf und sind aufgrund der Sonneneinstrahlung wärmer (BENNETT et al. 1994; VON-HOF & BARCLAY 1996). SEDGELEY UND O'DONNEL (1999a: 1999b) fanden Unterschiede hinsichtlich des Kronenschlusses und der Quartierhöhe zwischen zwei Fledermausarten. Sie argumentierten, dass die Höhe des genutzten Quartieres und der Kronenschluss von der Manövrierfähigkeit der Fledermausart abhängen. Fledermäuse mit geringer Manövrierfähigkeit benötigen mehr Platz zum Fliegen, welcher durch eine starke

Tab. 1: Aufgenommene Parameter der genutzten Quartierbäume. Quartiertemperatur (T_{Qmin}) und Isolationsindex (I_1) sind als Mittelwert \pm Standardabweichung angegeben.

Tab. 1: Recorded parameters of occupied roost trees. Minimal roost temperature (T_{Qmin}) and insulation value (I_I) are given as mean \pm standard d.

Art	Baum	Baumart	Höhlentyp	BHD [cm]	Höhe [m]	Aus- richtung	T _{Qmin} [°C]	I ₁ [°C]	Volumen [cm³]
M. bechsteinii	В1	Fichte	Astabbruch	52	8	NW	$15,3 \pm 2,1$	3,1 ± 1,9	12267
M. bechsteinii	В2	Eiche	Astabbruch	49	14	N	$14,9 \pm 1,8$	$3,2 \pm 2,1$	6840
M. bechsteinii	В3	Buche	Astabbruch	52	11	W	15,0 ± 1,7	3,1 ± 1,9	6920
M. bechsteinii	В4	Eiche	Astabbruch	100	9	W	14.8 ± 1.5	2,8 ± 1,9	1800
M. bechsteinii	В5	Buche	Astabbruch	63	13	so	$15,4 \pm 2,0$	2,8 ± 1,7	2590
M. nattereri	F1	Eiche	Astabbruch	33	9	W	14.8 ± 2.1	3,0 ± 1,9	2164
M. nattereri	F3	Buche	Astabbruch	63	13	so	$15,4 \pm 2,0$	2,8 ± 1,7	2590
M. nattereri	F4	Buche	Spechtloch	63	10	N	$15,8 \pm 2,2$	2,7 ± 1,6	34320
M. nattereri	F5	Ahorn	Spechtloch	36	14	SO	15,4 ± 2,4	3,4 ± 1,9	30240
P. auritus	L1	Eiche	Spalte	42	11	S	$14,5 \pm 2,0$	2,3 ± 1,5	6240
P. auritus	L2	Buche	Spalte	26	10	О	14,8 ± 2,9	2,7 ± 1,7	15300
P. auritus	L3	Buche	Spalte	44	6	S	14,7 ± 1,9	3,0 ± 1,8	3344
P. auritus	L4	Eiche	Rinde	57	7	N	15,1 ± 2,6	2,9 ± 1,6	1200

Beastung reduziert wäre. Zusätzlich verringert der größere Abstand zum Boden das Absturzrisiko beim Ausflug. Außerdem wurde der Reproduktionsstatus in Zusammenhang mit dem Mikroklima der Quartiere diskutiert. In einer Studie von Chruszcz & Barclay (2002) wurden während der Gravidität wärmere und in der Laktation kältere Quartiere von der solitären Fledermaus Myotis evotis genutzt. Dies steht im Gegensatz zu Ergebnissen von Kerth et al. (2001) die feststellten, dass sich M. bechsteinii während der Gravidität in kälteren und in der Laktation in wärmeren Quartieren aufhielt. Die Autoren vermuten, dass dies an den rauen Klimabedingungen während der Studie gelegen haben könnte. Als weitere Erklärung könnte die Lebensweise dienen. Solitäre Individuen können als Aufwärmhilfe nur die Außentemperatur nutzen, wohingegen Kolonien zusätzlich zur Außentemperatur noch durch Körperkontakt die Ausgaben zur Wärmegewinnung reduzieren bzw. den Wärmeverlust vermeiden können.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass sich Baumquartiere von drei sympatrisch vorkommenden und morphologisch bzw. ökologisch ähnlichen Arten im selben Waldgebiet hinsichtlich Höhlentyp, Volumen und Exposition nicht unterscheiden. Ebenso konnten wir keine Unterschiede hinsichtlich Baumart. Brusthöhendurchmesser und Kronenschluss feststellen. Allerdings unterscheiden sich die mikroklimatischen Eigenschaften bzw. Präferenzen der Quartiere artspezifisch, wobei Plecotus auritus kältere und weniger isolierte Baumquartiere nutzt als Myotis bechsteinii und M. nattereri. Welche Faktoren diese Artspezifität auszeichnen und welche Gründe sich dahinter verbergen ist noch ungeklärt. Bis dahin bleibt festzuhalten, dass jeder Höhlenbaum ein potentieller Quartierbaum für Fledermäuse sein kann und somit als Fortpflanzungs- und Ruhestätte eine erhebliche Bedeutung für lokale Fledermauspopulationen aufweisen kann.

5 Schrifttum

- ALEXANDER, R. M. (2002): The merits and implications of travel by swimming, flight and running for animals of different sizes. Integr. Comp. Biol. **42**(5), 1060-1064
- Audet, D., & Fenton, M. B. (1988): Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): A field study. Physiol. Zool. **61**(3), 197-204.
- Barclay, R. M. R., Dolan, M. A., & Dyck, A. (1991): The digestive efficiency of insectivorous bats. Can J Zool 69(7), 1853-1856.
- BECKER, N. I., ENCARNACAO, J. A., KALKO, E. K. V., & TSCHAPKA, M. (2012a): The effects of reproductive state on digestive efficiency in three sympatric bat species of the same guild. Comp. Biochem. Phys. A **162**(4), 386-390.
- BECKER, N. I., ENCARNACAO, J. A., TSCHAPKA, M., & KALKO, E. K. V. (2012b): Energetics and life-history of bats in comparison to small mammals. Ecol. Res.
- Bennett, A. F., Lumsden, L. F., & Nicholls, A. O. (1994): Tree Hollows as a resource for wildlife in remnant woodlands: Spatial and temporal patterns across the northern plains of Victoria, Australia. Pac. Conserv. Biol. 1(3), 222-235.
- CASEY, T. M. (1981): Nest insulation: Energy savings to brown lemmings using a winter nest. Oecologia 50(2), 199-204.
- Chappell, M. A. (1981): Standard operative temperatures and cost of thermoregulation in the arctic ground squirrel, *Spermophilus undulatus*. Oecologia **49**(3), 397-403.
- CHRUSZCZ, B. J., & BARCLAY, R. M. R. (2002): Thermoregulatory ecology of a solitary bat, *Myotis evotis*, roosting in rock crevices. Funct. Ecol. 16(1), 18-26.
- CLARK, B. S., LESLIE, D. M., & CARTER, T. S. (1993): Foraging activity of adult female Ozark Big-Eared bats (*Plecotus townsendii ingens*) in summer. Journal of Mammalogy 74(2), 422-427.
- DIETZ, C., NILL, D., & V. HELVERSEN, O. (2009): Bats of Britain, Europe and Northwest Africa. A & C Black Publishers Ltd, London, UK.
- DIETZ, M., & KALKO, E. K. V. (2006): Seasonal changes in daily torpor patterns of free-ranging female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). J Comp Physiol B 176(3), 223-231.
- Doucette, L. I., Brigham, R. M., Pavey, C. R., & Geiser, F. (2012): Prey availability affects daily torpor by free-ranging Australian owlet-nightjars (*Aegotheles cristatus*). Oecologia **169**(2), 361-372.
- Dzal, Y., & Brigham, R. M. (2012): The tradeoff between torpor use and reproduction in little brown bats (*Myotis lucifugus*). J Comp Physiol B, 1-10.
- Entwistle, A. C., Racey, P. A., & Speakman, J. R. (1997): Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. J. Appl. Ecol. **34**(2), 399-408.
- Gedeon, C. I., Markó, G., Németh, I., Nyitrai, V., & Alt-Bäcker, V. (2010): Nest material selection affects nest insulation quality for the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*). Journal of Mammalogy **91**(3), 636-641.

- GEISER, F. (2004): Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. Annu. Rev. Physiol. 66, 239-274.
- GEISER, F., & Ruf, T. (1995): Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: Physiological variables and classification of torpor patterns. Physiol. Zool. 68(6), 935-966.
- HAYES, J. P., SPEAKMAN, J. R., & RACEY, P. A. (1992): The contributions of local heating and reducing exposed surface area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). Physiol. Zool. 65(4), 742-762.
- HELDMAIER, G., & RUF, T. (1992): Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. J Comp Physiol B 162(8), 696-706.
- KERTH, G., WEISSMANN, K., & KÖNIG, B. (2001): Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*): A field experiment to determine the influence of roost temperature. Oecologia 126(1), 1-9.
- Kluger, M. J., & Heath, J. E. (1970): Vasomotion in bat wing: A thermoregulatory response to internal heating. Comp. Biochem. Phys. A 32(2), 219-226.
- KUNZ, T. H., WHITAKER, J. O., & WADANOLI, M. D. (1995): Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. Oecologia 101(4), 407-415.
- LAUSEN, C. L., & BARCLAY, R. M. R. (2003): Thermoregulation and roost selection by reproductive female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) roosting in rock crevices. Journal of Zoology 260, 235-244.
- LUMSDEN, L. F., BENNETT, A. F., & SILINS, J. E. (2002): Selection of roost sites by the lesser long-eared bat (*Nyctophilus geoffroyi*) and Gould's wattled bat (*Chalinolobus gouldii*) in south-eastern Australia. Journal of Zoology 257, 207-218.
- MCLEAN, J. A., & SPEAKMAN, J. R. (1999): Energy budgets of lactating and non-reproductive Brown Long-Eared bats (*Plecotus auritus*) suggest females use compensation in lactation. Funct. Ecol. 13(3), 360-372.
- Otto, M. S., Becker, N. I., & Encarnação, J. A. (2013): Cool gleaners: thermoregulation in sympatric bat species.

 Mamm. Biol.
- Reichman, O. J., & Smith, S. C. (1990): Burrows and burrowing behavior by mammals. In: Genoways HH (eds) *Current Mammalogy*, p. 197-244. Plenum Press,
 New York, USA, London, UK.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1972): Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running. Science **177**(4045), 222-228.
- SEDGELEY, J. A. (2001): Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand. J. Appl. Ecol. 38(2), 425-438.
- SEDGELEY, J. A., & O'DONNELL, C. F. J. (1999a): Factors influencing the selection of roost cavities by a temperate rainforest bat (Vespertilionidae: Chalinolobus tuberculatus) in New Zealand. Journal of Zoology 249, 437-446.
- SEDGELEY, J. A., & O'DONNELL, C. F. J. (1999b): Roost selection by the long-tailed bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in temperate New Zealand rainforest and its implications for the conservation of bats in managed forests. Biol. Conserv. 88(2), 261-276.

- Smith, P. G., & Racey, P. A. (2005): The itinerant Natterer: Physical and thermal characteristics of summer roosts of *Myotis nattereri* (Mammalia: Chiroptera). Journal of Zoology **266**, 171-180.
- Speakman, J. R. (1997): Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals. Proc. Nutr. Soc. **56**(3), 1119-1136.
- Speakman, J. R. (2001): Thermoregulation in Vertebrates. (eds) *Encyclopedia of Life Sciences*, p. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- Speakman, J. R., & Racey, P. A. (1987): The energetics of pregnancy and lactation in the Brown Long-Eared bat, *Plecotus auritus*. In: Fenton MB, Racey PA, Rayner JMV (eds) *Recent advances in the study of bats*, p. 367-393. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Swift, S. M. (1980): Activity patterns of Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. Journal of Zoology **190**, 285-295.

- VONHOF, M. J., & BARCLAY, R. M. R. (1996): Roost site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in southern British Columbia. Can J Zool 74(10), 1797-1805.
- WILLIS, C. K. R., & BRIGHAM, R. M. (2007): Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. Behav. Ecol. Sociobiol. 62(1), 97-108.
- WILLIS, C. K. R., JAMESON, J. W., FAURE, P. A., BOYLES, J. G., BRACK, V., & CERVONE, T. H. (2009): Thermocron iButton and iBBat temperature dataloggers emit ultrasound. J Comp Physiol B 179(7), 867-874.
- Wojciechowski, M. 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. Phys. A **147**(4), 828-840.