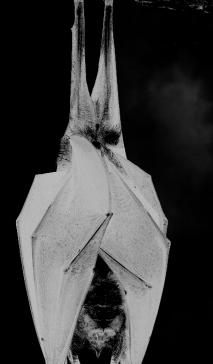
Burkard Pfeiffer Koordinationsstelle für Fledermausschutz in Nordbayern

Physiologie und Störungsempfindlichkeit überwinternder Fledermäuse

Gleichwarm und harte Zeiten - was tun?



Wasser- und Nahrungsmangel

Should 1 stay or should 1 go ...?



Winterschlaf, Torpor



Migration, Zugverhalten



Energie sparen

vom Speck zehren

Stoffwechsel reduzieren

Körpertemperatur absenken

Atem- und Herzschlagrate verringern

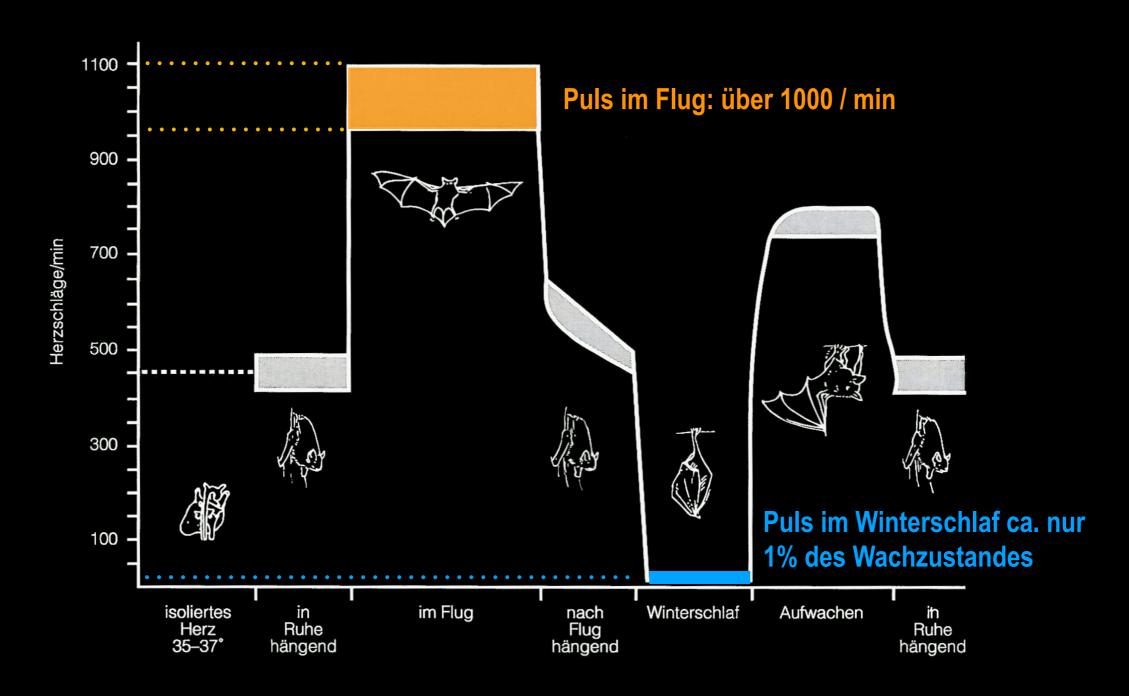








Durchschnittliche Herzschlagfrequenz von Fledermäusen während verschiedener Aktivitäten, im Winterschlaf und am isolierten Herzen. Die grauen Balken geben die Variationsbandbreite wieder.



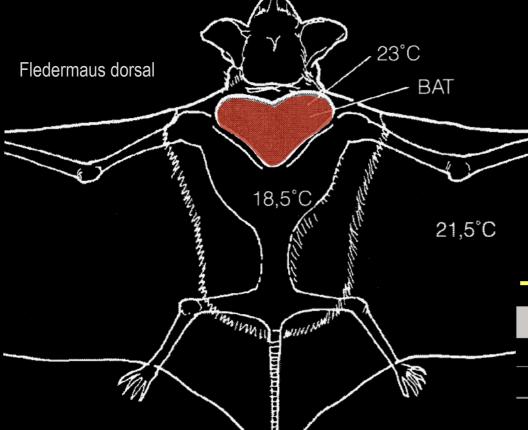
Wärmebild **\$FLIR** 14 Ohren **FOV 23** Trefl=20 Tatm=20 Rf=30% Abst=2.0 2011-03-07 16:44:13 -40 - +120 e=0.96 °C

T_{b aktiv} 40°C

T_{b torpid}
1°C über
Umgebungstemp.

Foto: Dr. C. Voigt

Braunes Fettgewebe: Die Notfall-Heizung



G. Neuweiler (1993). Biologie der Fledermäuse. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

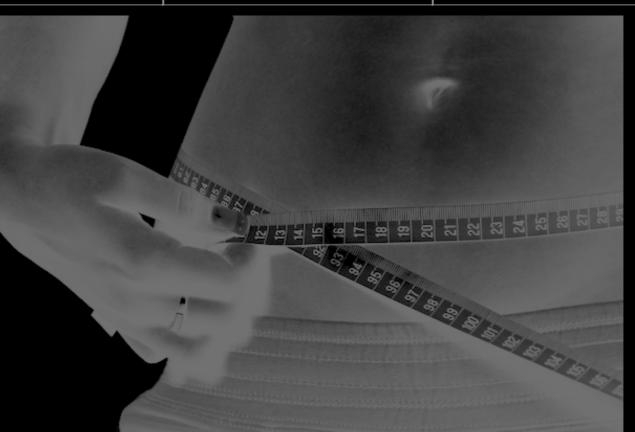
Abb. 3.10 Das Braune Fettgewebe

a) Lage des braunen Fettgewebes (BAT) im Nacken und seine Temperatur im Vergleich zur übrigen Körpertemperatur während des Aufwachvorgangs. Aus C. H. Lyman et al. 1982.

	Weißes Fett	Braunes Fett
Funktion	Energiespeicher	Wärmeerzeugung
Menge	6–50 % der Körpermasse	0–600 g (<1 % der Körpermasse)
Lokalisation	vor allem subkutan und im Bauchraum	Hals, Schlüsselbein, Wirbelsäule, Mediastinum, Bauch

Zellen des Braunen Fettgewebes produzieren durch Oxidation Wärme => Thermogenese

20 - 30 % des Körpergewichts besteht aus Braunem Fettgewebe vor dem Eintritt in den Winterschlaf



Als Torpor = physiologischer Schlafzustand mit einer Lethargie vergleichbar

Stoffwechsel- und Energieumsatzprozesse auf ein Minimum gesenkt Alle Körperfunktionen "auf Sparflamme"

"Tages"-Lethargie ===> Winterschlaf

Winterschlaf: tiefes Absenken von T_b u. Stoffwechsel über längeren Zeitraum o. längere Perioden (jahresperiodisch)

Winterruhe: Überdauern mit nur geringer Herabsetzung der T_b (z. B. Bären)

Winterstarre bei poikilothermen Organismen

Daily Torpor versus Hibernation

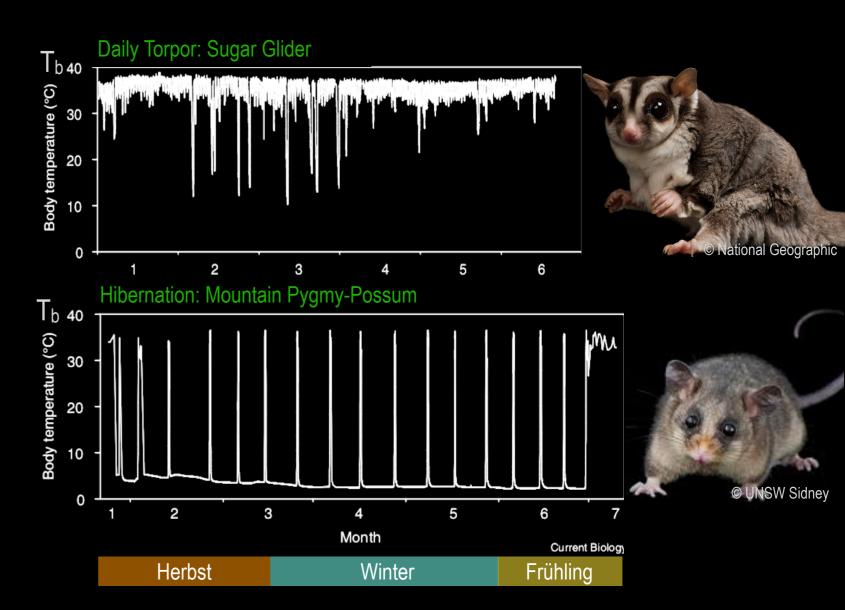


Figure 2. Patterns of daily torpor and hibernation.

Patterns of daily torpor and hibernation in free-ranging mammals over several months in the cold season (autumn months, 1–2; winter months, 3–5; and spring months, 6–7). The species are sugar gliders (*Petaurus breviceps*) for daily torpor and mountain pygmy-possums (*Burramys parvus*) for hibernation. Body temperatures were measured using temperature telemetry.

Schlafstörung bei Fledermäusen?

Warum schlafen Fledermäuse nicht den Winter einfach durch?

Vermeidung von neurologischen Schäden bei zu langer Phase niedriger Körpertemperatur

Immunsystem würde durch zu lange Schlafphasen völlig zum Erliegen kommen => Immunsystem muss periodisch "angekurbelt" werden, um mit Pathogenen fertig zu werden (Burton & Reichmann 1999)

Dehydrierung => Durst! => Wasseraufnahme

Nahrungsaufnahme

Exkretion: Urinieren (Koten)

Hangplatz- u./o. Quartierwechsel aufgrund natürlicher Störung (z. B. durch Räuber) o. Temperaturveränderung

Paarung (bei Männchen gewollt, bei Weibchen eher nicht)

Kaskadeneffekt* besonders bei Gruppen (Cluster)

Eckdaten

Länge des Winterschlafs (hibernation period) der gemäßigten Klimazone Europas: Range: 165 bis 195 Tage, artspezifische Unterschiede, Abhängigkeit geographische Breite und Witterung.

Schlafphase (torpor bout) kann bis zu 355 Stunden andauern (entspr. fast 15 Tage) (Geiser & Ruf 1995)

Periodisches Aufwachen (periodic arousal) ca. alle zwei Wochen (z. B.: Daan & Wichers 1968; Brack & Twente 1985; Harmata 1985, 1987; Jurczyszyn & Bajaczyk 1996)

 \sum_{t} (Nat. Aufwachen) < 1% der Winterperiode, kostet aber > 75 % der Energie des Winterschlafs (z. B.: Speakman & Thomas 2003; Geiser & Ruf 1995; Lyman & Chatfield 1955; French 1985)

Natürliche Aufwachhäufigkeit (arousal frequency); Länge der Schlafphasen (torpor bouts) und Wachphasen:

Niederlande: Bartfldm (*M. mystacinus*), Wasserfldm. (*M. daubentonii*), Teichfldm. (*M. dasycneme*): ø 9,0 - 13,3 / Winter (Daan 1973)

Polen: Großes Mausohr (M. myotis): Ø Zeit zw. Aufwachen 12 Tage. In 165 Tage Winterschlaf ca. 14x (Jurczyszyn & Bajaczyk 1996)

Kanada: Eastern Red Bat (Lasiurus borealis): max. 39 nat. Aufwachereignisse / Winter (Dubar & Tomasi 2006)

England (sw): Große Hufi (*R. ferrumequinum*): Schlafphasen ø 1,3 - 7,4 Tage (max: 12 Tage), aktive Phasen zwischen 37 min und 55 Std. (Park et al. 2000)

England (s): Fransenfldm. (M. nattereri): Ø Schlafzeit 0,9-8,9 Tage (0,06-20,4 Tage). (Hope & Jones)

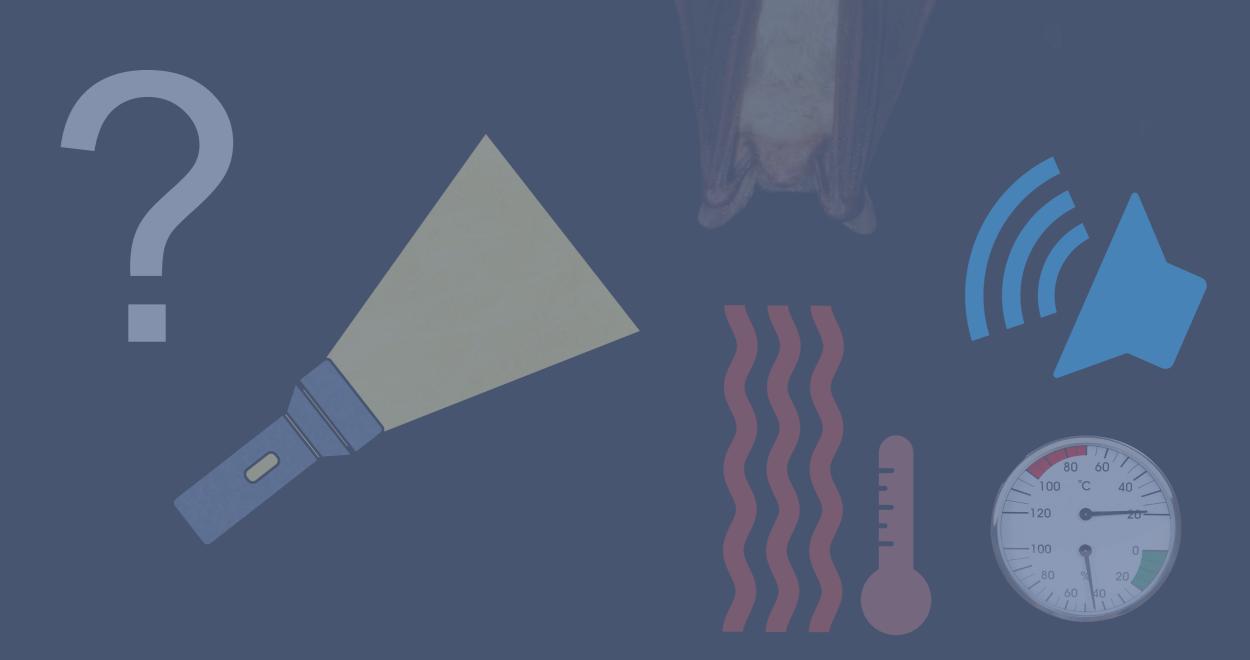
England (Cambridge): Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*): Winterliche Flugaktivität, sobald Nahrungssuche möglich, i. d. R. bei T > 8°C; Männchen aktiver als Weibchen (Avery 1985, 1991)

Dtschland: Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*): Temperaturbedingt in milden Winterphasen hohe tägliche Flugaktivität, die eine Winterschlafperiode nicht erkennen lässt (Simon & Kugelschafter 1999)

Quelle: Youtube



"Von wegen Fledermausschutz. Die interessieren sich kein bisschen, wenn ich hier lang laufe"







Etho-ökologische Untersuchungen an winterschlafenden Wasserfledermäusen (Myotis daubentoni)



Von Carsten Harrje, Heikendorf

Luftschutzbunker Kiel, Lichtschranke, Wasserfledermäuse individuell markiert (Ringe)
Kontrollen im 5-Tages-Rhytmus, Ablesen der Ringe, Dokumentation Hangplatz
Gewichtsermittlung abfangen in Schwärmphasen und bei Ein- u. Ausflug
Gewichtsermittlung in Winterschlafperiode an wachen Tieren

Wertvolle Ergebnisse: Grundlagendaten

mittlere Anzahl Tage Winterschlaf: 177 - 194

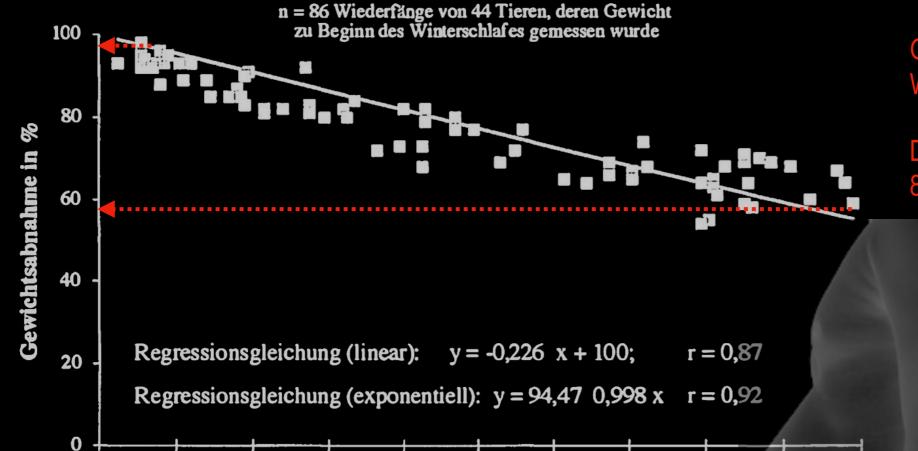
Dauer der Schlafperioden nahmen bis Feb zu und danach, in den Mrz hinein rapide ab

==> bis zu 18x natürliche Aufwach-Ereignisse

Etho-ökologische Untersuchungen an winterschlafenden Wasserfledermäusen (Myotis daubentoni)

Von Carsten Harrie, Heikendorf





Tage seit Winterschlafbeginn

Gewichtsverlust zum Ende des Winterschlafs bis zu 40 %

Durchschn. männl. Europäer: 85 kg =====> 51 kg

14

Overwinter Weight Loss of Indiana Bats (Myotis sodalis) from Hibernacula Subject to Human Visitation

SCOTT A. JOHNSON

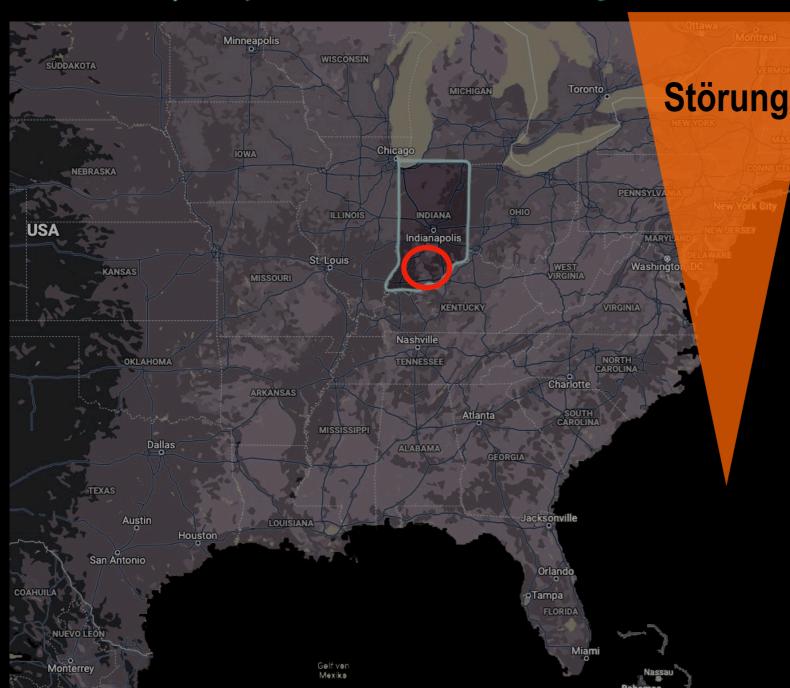
Indiana Department of Natural Resources, 553 East Miller Drive, Bloomington 47401

VIRGIL BRACK, JR.

3D/Environmental, 781 Neeb Road, Cincinnati, Ohio 45233

ROBERT E. ROLLEY¹

Indiana Department of Natural Resources, 300 West First Street, Bloomington 47403



Wyandotte Cave, Crawford County

Schauhöhle: Ø 2,8 Touren / Tag

Ray's Cave, Green County

in Privatbesitz, Hinweisschilder dennoch leicht zugänglich

in den zwei Studienjahren 5 bzw. 6 unauthorisierte Befahrungen (Lichtsensoren)

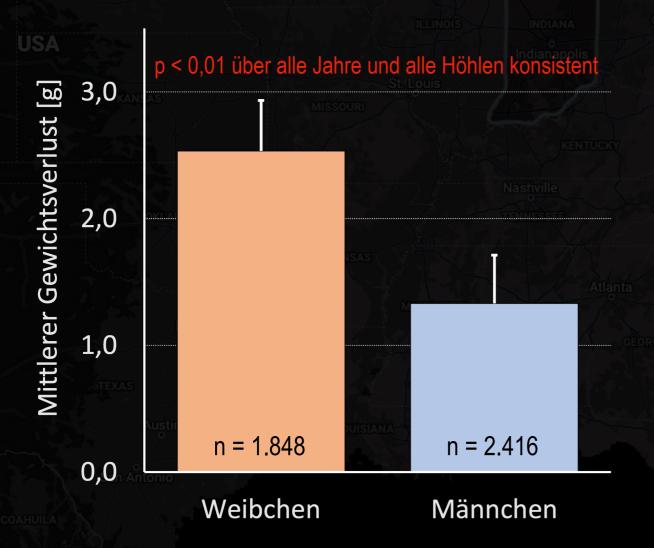
Batwing Cave, Crawford County

kein "Publikumsverkehr", Stahlgitter

Overwinter Weight Loss of Indiana Bats (Myotis sodalis) from Hibernacula Subject to Human Visitation

Weibchen verlieren mehr Gewicht?

Gewichtsverlust (MW+SD)



Weibchen kommen zum Schwärm-/Winterquartier und beginnen kurz darauf Torpor

Männchen bleiben länger aktiv, um Paarungsmöglichkeiten mit später eintreffenden Weibchen auszuschöpfen

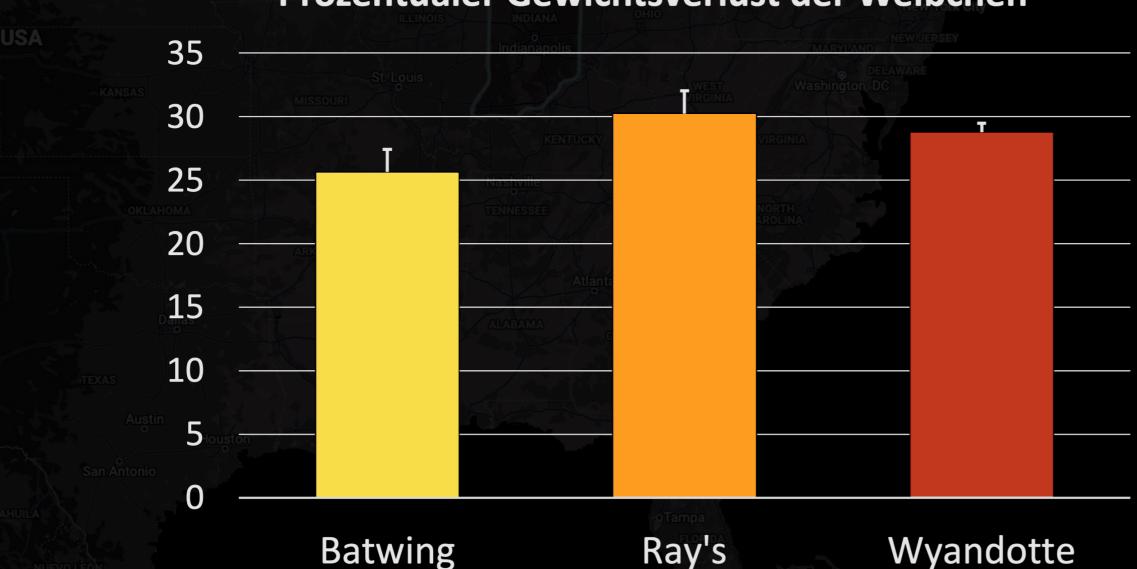
und evtl. torpide Weibchen zu begatten

Männchen können sich daher noch etwas mehr Speck anfressen

Overwinter Weight Loss of Indiana Bats (Myotis sodalis) from Hibernacula Subject to Human Visitation



Prozentualer Gewichtsverlust der Weibchen



Overwinter Weight Loss of Indiana Bats (Myotis sodalis) from Hibernacula Subject to Human Visitation



Wyandotte Cave, Crawford County

Schauhöhle: Ø 2,8 Touren / Tag

Riesiges Höhlensystem

Überwinterung in zwei Haupthallen:

- 1) Washington's Avenue: 86 % of pop., Besucher Durchgang
- 2) Rugged Mountain: 12,8 % of pop., geschlossen

Höhlendecken/Hallen 10-19 m

Ray's Cave, Green County

in den zwei Studienjahren 5 bzw. 6 unauthorisierte Befahrungen (Lichtsensoren)

90% der Pop. überwin ert in 3m hohem Eingangsbereich

Batwing Cave, Crawford County

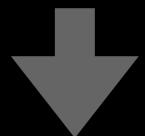
kein "Publikumsverkehr", Stahlgitter

Besuchertouren finden kontrolliert statt

Keine längeren und laute Aufenthalte unter den Hangplätzen

Kontrolliertes, gedämpftes Lichtregime

Unauthorisierte, unkontrollierte Besuche



"fewer visits to Ray's Cave have greater impact to hibernal bats than the more frequent, lowerintensity visits at Wyandotte Cave"

HIBERNATING BATS ARE SENSITIVE TO NONTACTILE HUMAN DISTURBANCE

DONALD W. THOMAS

1995 - Journal of Mammalogy 76(3), 940-946.



Verlassene Mine in Québec (Kanada) mit ca. 1.300 Myotis sodalis und Myotis lucifugus

150 m langer Gang

Bewegungsmelder im gesamten Gang, Infrarot: Zählung von Flugbewegungen

Sechs Besuche zw. Jan und Apr mit zwei Personen

Stimlampen (3-Watt), leises Reden, stetiges Gehen, Spalten kurz ausleuchten

Besuche 1 - 2 Stunden lang, tagsüber

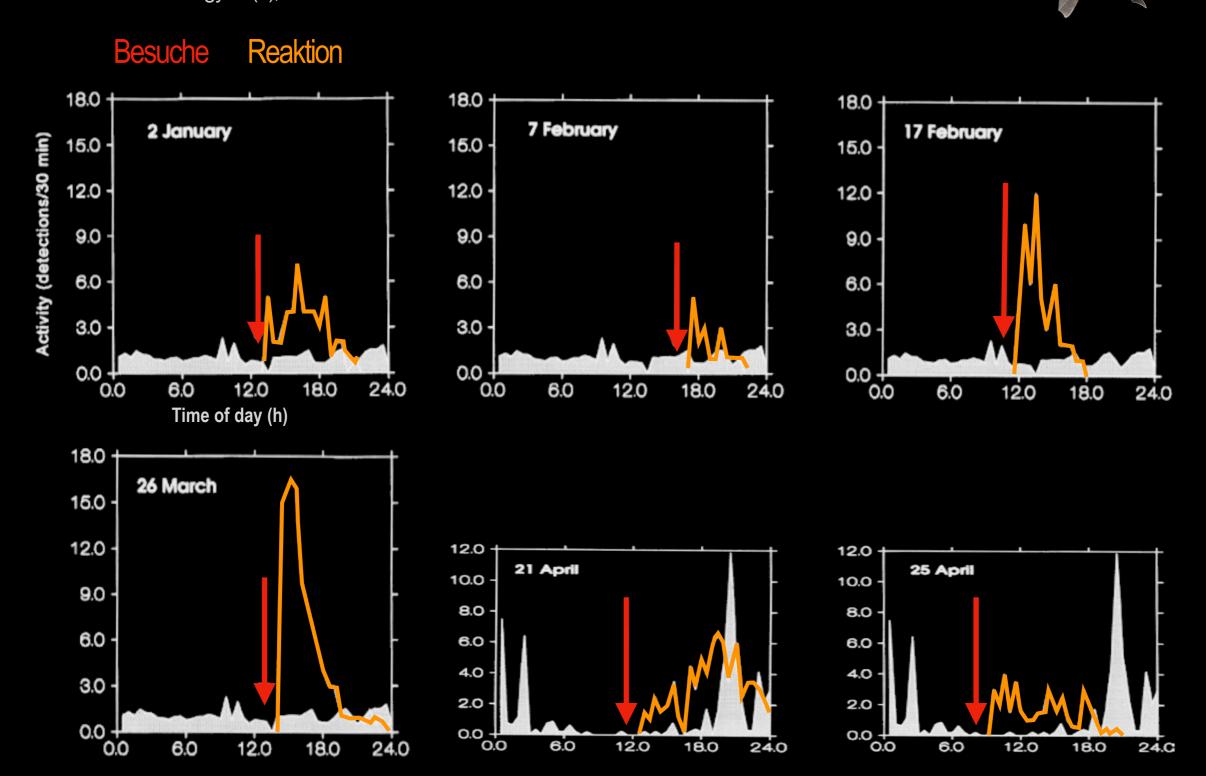
Vergleich der natürlichen Flugaktivität (baseline act) vs. induzierter Flugaktivität im Winterquartier



HIBERNATING BATS ARE SENSITIVE TO NONTACTILE HUMAN DISTURBANCE

DONALD W. THOMAS

1995 - Journal of Mammalogy 76(3), 940-946.



HIBERNATING BATS ARE SENSITIVE TO NONTACTILE HUMAN DISTURBANCE

DONALD W. THOMAS

1995 - Journal of Mammalogy 76(3), 940-946.

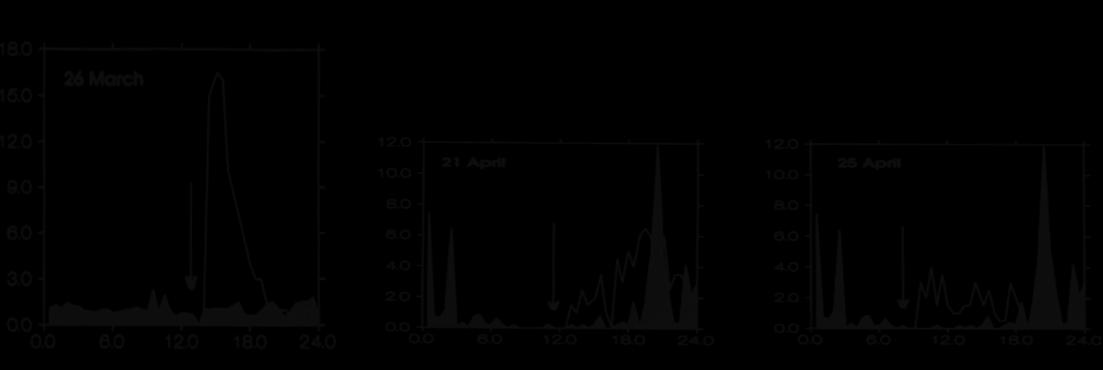


Beginn erhöhter Flugaktivität <u>ab 30 Minuten</u> nach Besuch ~ Dauer des Aufwachprozess

Absoluter Höhepunkt der Flugaktivität nach 1,0 bis 7,5 Stunden

Signifikant erhöhte Flugaktivität hielt 4,8 ± 1,7 Stunden an (Bandbreite 2,5 bis 8,0 Stunden)

=> Kaskaden-Effekt besonders für Cluster/Gruppen relevant



Im Labor: Kontrollierte Bedingungen



Tiere werden in Klimakammer in den Torpor versetzt

Respirometrie (Messung des Gasaustausches)

Überwachung der Körpertemperatur (Sensoren)

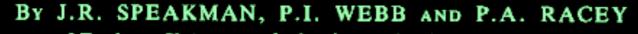
EFFECTS OF DISTURBANCE ON THE ENERGY EXPENDITURE OF HIBERNATING BATS

Journal of Applied Ecology (1991), 28, 1087-1104

BY J.R. SPEAKMAN, P.I. WEBB AND P.A. RACEY

Department of Zoology, University of Aberdeen, Aberdeen, AB9 2TN Scotland, U.K.

Journal of Applied Ecology (1991), 28, 1087-1104



Department of Zoology, University of Aberdeen, Aberdeen, AB9 2TN Scotland, U.K.



Messung des Energieverbrauchs nach berührungsloser Störung (*non-tactile*) und nach Berührung (*tactile*) unter Laborbedingung in Klimakammer:

Non-tactile:

Stimlampe: 15 W Petzl, 30 cm, 1/5/10/60/90/500 s

Kamerablitz: 6 V-Blitz, 30 cm, Einzelblitz & Blitzabfolge

Geräusche: 5 s, 91 Hz bis 30 kHz, 90 dB

Sprechen: 60 s

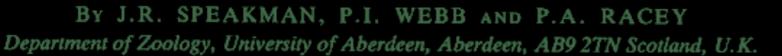
Temperaturerhöhung: möglichst schnell, Δ T = 3 - 5 °C, 7 - 10 min

Tactile:

Handberührung, Handling

Fransenfledermaus (3), Wasserfledermaus (4), Braunes Langohr (4), Großer Abendsegler (1), Breitflügelfledermaus (1); insges. 206 Stimuli

Journal of Applied Ecology (1991), 28, 1087-1104





Ergebnis:

Non-tactile:

Erhöhung des Energieumsatzes war immer zu erkennen

Allerdings statistisch nicht signifikant

größte Reaktion bei Temperaturerhöhung

Tactile:

Erhöhung in allen Fällen hoch-signifikant

Journal of Applied Ecology (1991), 28, 1087-1104



Department of Zoology, University of Aberdeen, Aberdeen, AB9 2TN Scotland, U.K.



- Betrachtet wurden nur die 20 Minuten nach Stimulus, Aufwachprozess dauert aber selber schon mind. 30 Minuten. Außerdem keine Langzeitwirkung!
- Störung wurde zu früh simuliert: Nämlich sobald Energieumsatz nach Transfer in die Klimakammer wieder gesunken war (i. d. R. schon nach 30 bis 60 Minuten), <u>aber</u>
- Sensitivität nimmt aber im Laufe der Torporphase (v. a. nach der Hälfte) immer weiter zu... ... und erreicht Höhepunkt zum Ende der natürlichen "Schlafphase", also bis zum natürlich induzierten Aufwachen.
- im WQ sind die Schlafzyklen der Tiere weitgehend asynchron, d. h.
- => Das Risiko sensitive Tiere im WQ zu "erwischen" ist hoch
- Summationswirkung von Störungen wurde nicht simuliert, sondern nur die einzelnen Stressfaktoren isoliert getestet

Kein Kaskaden-Effekt

Speakman et al. 1991 zeigten jedoch gut:



Artspezifische Optima der Umgebungstemperatur, bei denen im Torpor am wenigsten Energie verbraucht wird

Schwelle bei Erhöhung der Umgebungstemperatur, ab der der Aufwachvorgang eingeleitet wird (z. B. bei Fransen- und Wasserfledermaus bei ca. $\Delta T = 4$ °C)

MopsFledermaus ca. 0 - 4 °C

Bartfledermaus ca. 2 - 4°C

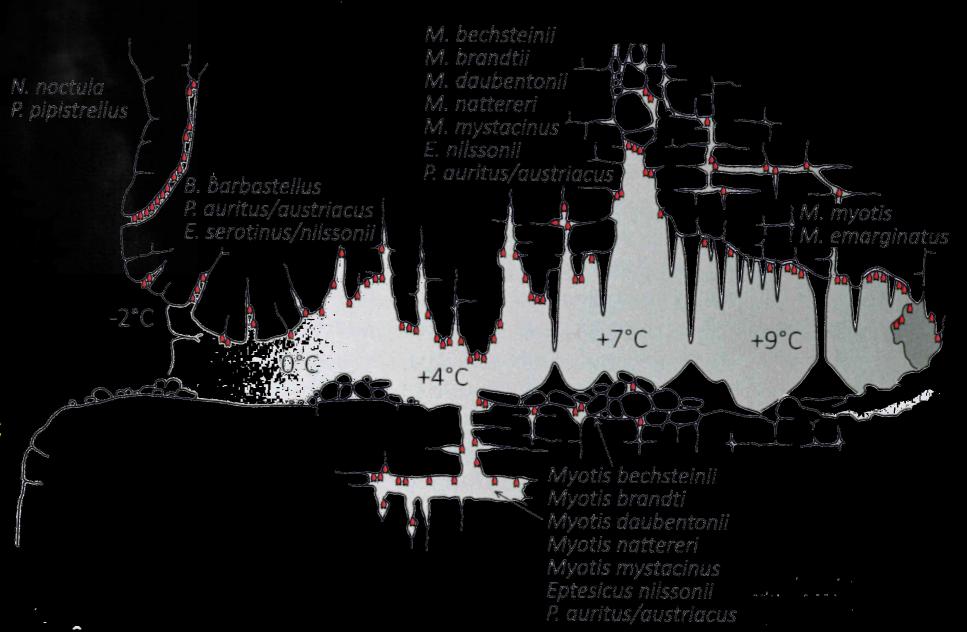
Nordfledermaus 0 - 5,5°C

Braunes Langohr 0 - 7°C

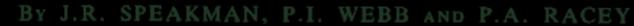
Großes Mausohr 2 - 7°C

Wimperfledermaus 7 - 8°C

Kleine Hufeisennase 6 - 8,3°C



Journal of Applied Ecology (1991), 28, 1087-1104



Department of Zoology, University of Aberdeen, Aberdeen, AB9 2TN Scotland, U.K.



wichtige Erkenntnis:

Zusammenhang zwischen Grad der Störung und Aufwachen des Tieres aus dem Schlaf ist nicht linear

z. B. Schwelle bei Temperaturerhöhung, ab der ein Aufwachvorgang einsetzt

Solche Schwellen sind auch bei anderen Stimuli und deren Zusammenwirken zu erwarten

Wenn mehrere Faktoren zusammenwirken und eine erhöhte Aktivität (Flugaktivität im Quartier) nach sich ziehen, wiegen *non-tactile stimuli* genauso schwer wie *tactile*!

WINTER ENERGY BUDGETS AND COST OF AROUSALS FOR HIBERNATING LITTLE BROWN BATS, MYOTIS LUCIFUGUS



Donald W. Thomas, Martin Dorais, and Jean-Marie Bergeron J. Mamm., 71(3):475–479, 1990

Wie viel Fett verbrennt eine einzeln hängende Myotis lucifugus bei einem Aufwachen?

13 Individuen wurden aus dem WQ entnommen (Quebec, Kanada) und bis 4 Wo lang im Kühlschrank bei 4°C und 95 % LF im Winterschlaf belassen, bevor Experiment begonnen wurde

Schneller Transfer in Klimakammer (gleiche T und LF); Respirometrie => Messung des O₂-Verbrauchs

Aufwecken durch Schütteln der Klimakammer (T und LF blieb konstant)

O₂-Verbrauch => Berechnung der Fettverbrennung während drei Phasen:

Aufwachen/Aufheizen: 44,1 ± 2,2 min, T_{b:} 5°C auf 37°C

Homeothermische Phase

Abkühlphase

WINTER ENERGY BUDGETS AND COST OF AROUSALS FOR HIBERNATING LITTLE BROWN BATS, MYOTIS LUCIFUGUS

Donald W. Thomas, Martin Dorais, and Jean-Marie Bergeron J. Mamm., 71(3):475–479, 1990

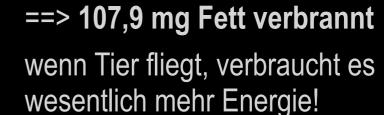




Aufwärmen aus dem Torpor: 14,5 mg

Aufrechterhaltung der Körperwärme für 3 Stunden: 83,7 mg

Wieder Abkühlen in den Torpor: 9,7 mg





Mittlere Winterschlafzeit: 193 Tage

Mittlere Schlafdauer: 13 Tage

=> ca. 15x natürl. Aufwachen

aktiven Phasen zw. 3 bis 5 Stunden

→ 15x 108 mg Fett = 1.620 mg Fett = 24,5 % des Körpergewichts

O2-Verbrauch / Fettverbrauch während Schlafphase ist auch bekannt *

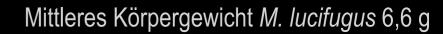
Fettverbrauch Schlafen und natürliches Aufwachen = 308 mg während 193 Tage Winterschlaf

Eine 6,6 g schwere M. lucifus benötigt mind. 1.928 mg Fett für erfolgreiches Überwintern (= 29,3 % des Körpergewichts)

29

WINTER ENERGY BUDGETS AND COST OF AROUSALS FOR HIBERNATING LITTLE BROWN BATS, **MYOTIS LUCIFUGUS**

DONALD W. THOMAS, MARTIN DORAIS, AND JEAN-MARIE BERGERON J. Mamm., 71(3):475-479, 1990





Aufwärmen aus dem Torpor: 14,5 mg

Aufrechterhaltung der Körperwärme für 3 Stunden: 83,7 mg ==> 107,9 mg Fett verbrannt

Wieder Abkühlen in den Torpor: 9,7 mg



wenn Tier fliegt, verbraucht es wesentlich mehr Energie!



→ 15x 108 mg Fett = 1.620 mg Fett = 24,5 % des Körpergewichts

bis 14 Stunden Wachphase nach vollständigem Erwachen durch massive Störung

414,8 mg Fett verbrannt = fast 4x natürlich Aufwachen entspricht 21 % des nötigen Fettvorrats für den ganzen Winter

Keeping bats cool in the winter: hibernating bats and their exposure to 'hot' incandescent lamplight



Anne-Jifke Haarsma & Eva de Hullu

Wildl. Biol. 18: 14-23 (2012) DOI: 10.2981/10-067

© Wildlife Biology, NKV www.wildlifebiology.com

Spalten wurden mit "heißer Lampe" (klassische MagLight, halogen) und "kalter" LED-Lampe ausgeleuchtet Messung des Temperaturanstiegs in Spalte: Luft & Oberfläche



Besonders in engen Spalten kann Temperatur schon nach 10, spätestens nach 30 Sekunden ansteigen

LED: Oberflächen- und Lufttemperatur stiegen um bis zu 1,0 °C an

Halogen: Oberflächen- und Lufttemperatur stiegen um bis zu 8,3 °C an => Schwelle!

RESEARCH ARTICLE

Are torpid bats immune to anthropogenic noise?

Jinhong Luo^{1,2,*}, B.-Markus Clarin¹, Ivailo M. Borissov¹ and Björn M. Siemers^{1,†}

Beschallung im Labor mit verschiedenen Geräuschen => Messung der Haut-Temperatur



Torpide Fledermäuse reagierten am meisten auf Vegetations- und Koloniegeräusche, wenig auf Verkehrsgeräusche

Sensitivität stieg im Laufe des Tages bis zum Abend kontinuierlich an

Tiere gewöhnten sich rasch an wiederholte und anhaltende Geräusche

Rückschlüsse



Voraussetzungen:

möglichst nicht mehr als 1x pro Winter zählen; möglichst im gleichen Zeitraum über die Jahre hinweg

Lautstärke und Licht auf das nötige Mindestmaß beschränken

LED besser als Halogen; Spalten nicht zu lange ausleuchten

Nicht mehr Personen als nötig, leise sein

Es kommt auf die Art und Intensität der Störung an. Summationseffekte sind zu bedenken.

Es kommt auf das Winterquartier an, z. B. Entfernung zu Hangplätzen (=> Wärmestrahlung) usw.

Artspezifische Unterschiede

Jedes komplette Aufwachereignis schmälert die Chance für das Individuum, den Winter zu überstehen

Literatur

- Avery, M. I. (1985). Winter activity of pipistrelle bats. J. Anim. Ecol. 54(3), 721-738.
- Avery, M. I.: Pipistrelle (Pipistrellus pipistrellus). In: Corbet, G. B., Harris, ST. (eds.): The handbook of British mammals. 3rd ed. Blackwell Schi. Pbl., Oxford 1991, 124-128.
- Brack, V. & J. W. Twente (1985). The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats: 1. Field studies. Can. J. Zool. 63(12), 2952-2954.
- Burton, R. S. & O. J. Reichmann (1999). Does immune challenge affect torpor duration. Funct. Ecol. 13, 232-237.
- Daan, S. (1973). Activity during natural hibernation in three species of Vespertilionid bats. Netherlands J. Zool. 23(1), 1-71.
- Daan, S. & H. J. Wichers (1968). Habitat selection of bats hibernating in a limestone cave. Zeitschrift f. Säugetierkunde 33, 262-287.
- Dunbar, M. B. & T. E. Tomasi (2006). Arousal Patterns, Metabolic Rate, and an Energy Budget of Eastern Red Bats (*Lasiurus borealis*) in Winter. *J. Mamm.* 87(6), 1096-1102. Geiser, F. & T. Ruf (1995). Hibernation versus Daily Torpor in Mammals and Birds: Physiological Variables and Classification of Torpor Patterns. *Physiol. Zool.* 68(6), 935-966.
- Geiser F. (2013). Hibernation. Current Biology 23, R188-R193.
- Haarsma, A.-J. & E. Hullu (2012). Keeping bats cool in the winter: hibernating bats and their exposure to "hot" incandescent lamplight. Wildl. Biol. 18, 14-23.
- Harmata, W. (1985). The length of awakening time from hibernation of three species of bats. Acta Theologica 30(20), 321-323.
- Harmata, W. (1987). The frequency of winter sleep interruptions in two species of bats hibernating in limestone tunnels. Acta Theologica 32(21), 331-332.
- Hope, P. R. & G. Jones (2012). Warming up for Dinner: torpor and arousal in hibernating Natter's bats (*Myotis nattereri*) studied by radio telemetry. *J. Comp. Physiol. B* 182, 569-578.
- Jurczyszyn, M. & R. Bajaczyk (1996). Arousal frequency large of large mouse-eared bat, Myotis myotis (Borkhousen, 1797) (Chiroptera, Mammalia) hibernating in fort 1 in Poznań. Bandania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią, Seria C, Zoologia 43, 67-72.
- G. Neuweiler (1993). Biologie der Fledermäuse. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Luo, J., Clarin, B.-M., Borissov, I. M. & B. M. Siemers (2014). Are torpid bats immune to anthropogenic noise? J. Exp. Biol. 217, 1072-1078.
- Lyman, C. P. & P. O. Chatfield (1955). Physiology of hibernation in mammals. *Physiol. Rev.* 35, 403-425.
- Park, K. J., Jones, G. & R. D. Ransome (2000). Torpor, arousal and activity of hibernating greater horseshoe bats. Functional Ecol. 14, 580-588.
- Simon, M. & K. Kugelschafter (1999). Die Ansprüche der Zwergfledermaus (Pipistrellus pipistrellus) an ihr Winterquartier. Nyctalus (N. F.) 7(1), 102-111.
- Speakman, J. R. & D. W. Thomas: Physiological Ecology and Energetics in Bats. In: Kunz, T. H. & M. B. Fenton (eds.): Bat Ecology. The University of Chicago Press, 2003, 430-490.
- Thomas, D. W., Cloutier, D. & D. Gangé (1990). Arrythmic breathing, apnea, and non-steady-state oxygen uptake in hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). J. Exp. Biol. 149, 395-406.
- Thomas, D. W., Dorais, M. & J.-M. Bergeron (1990). Winter energy budgets and cost of arousal for hibernating Little Brown Bats, *Myotis lucifugus*. *J. Mammal*. 71(3), 475-479.: 233-244.
- Thomas, D. W. (1995). The physiological ecology of hibernation in vespertilionid bats. Symposia of the Zoological Society of London, no. 67: 233-244.

