

Umweltveränderungen bewältigen - die Bedeutung von intraspezifischer physiologischer Flexibilität für madagassische Fledermäuse

Stephanie Reher

Fledermäuse sind wahre Meister der Thermoregulation. Als endotherme Tiere können sie ihre Körpertemperatur durch metabolische Wärmeproduktion über einen weiten Bereich von Umgebungstemperaturen stabil halten (Geiser, 2004; Heldmaier et al., 2004). Dies ermöglicht es ihnen, in verschiedensten Lebensräumen vorzukommen, und das relativ unabhängig von den jeweiligen mikroklimatischen Bedingungen (McNab, 1978). Diese Unabhängigkeit birgt jedoch auch hohe energetische Kosten (Geiser, 2004; Heldmaier et al., 2004). Fledermäuse müssen Energie aufwenden, sobald die Umgebungstemperatur unter die thermoneutrale Zone fällt oder darüber hinaus ansteigt. Dabei ist die thermoneutrale Zone ein Bereich von Umgebungstemperaturen, in dem keine weitere Energie zum Heizen oder Kühlen des Körpers erforderlich ist (Scholander et al., 1950). Dieser Bereich ist jedoch verhältnismäßig klein und in der Realität nur temporär anzutreffen.

Angesichts der hohen Kosten, die mit der endothermen Thermoregulation verbunden sind, sind effiziente Energiespar-Mechanismen der Schlüssel zum Überleben. In saisonalen oder generell unbeständigen Umgebungen hat sich eine beträchtliche Vielfalt an Merkmalen entwickelt, die mit der Aufrechterhaltung der

Körpertemperatur verbunden sind. Bei niedrigeren Temperaturen sonnen sich zum Beispiel einige Tierarten, um sich mittels Sonneneinstrahlung aufzuwärmen oder wärmen sich gegenseitig und nutzen soziale Thermoregulation (Kelley et al., 2016). Andere reduzieren den Wärmeverlust an die Umgebung, beispielsweise durch ein dichteres Fell in der kühleren Jahreszeit und/oder dem kühleren Lebensraum, oder durch den Umzug in ein besser isoliertes Versteck (Terrien et al., 2011).

Im Vergleich zu niedrigeren Temperaturen können hohe Temperaturen schneller katastrophale physiologische Auswirkungen auf endotherme Tiere haben, da der Puffer zwischen ihrer regulären (hohen) Körpertemperatur (häufig 32-38°C) und der letalen Höchsttemperatur gering ist (41-44°C; Schmidt-Nielsen, 1997; Leppock, 2003). Wenn die Umgebungstemperatur über der Körpertemperatur liegt, müssen endotherme Tiere daher versuchen, entweder die Wärme aus der Umgebung gar nicht erst aufzunehmen, beispielsweise indem sie die heißesten Stunden des Tages vermeiden, oder akkumulierte, überschüssige Wärme abgeben (Hill et al., 2016). Dies kann durch Verdunstung von Wasser geschehen und ist entsprechend vom Wasserhaushalt vorgegeben (Mitchell et al., 2018). Das

Beibehalten der akkumulierten Wärme und temporäre Aussetzen der Verdunstungskühlung spart zwar erhebliche Mengen Wasser, führt jedoch unweigerlich zu einem Anstieg der Körpertemperatur, der von einigen Arten kurzzeitig toleriert werden kann (Schmidt-Nielsen et al., 1956; Licht & Leitner, 1967; Maloney et al., 1999). Besonders in warmen und trockenen Umgebungen oder während trockenerer Jahreszeiten müssen endotherme Tiere, wie Fledermäuse, daher eine feine Balance zwischen Aktivität, Dehydrierung und Überhitzung finden (Cunningham et al., 2013; Conradie et al., 2019; McKechnie & Wolf, 2019).

Drastischere Methoden, um mit ungünstigen Bedingungen umzugehen, sind entweder die physische Flucht durch Abwanderung oder die physiologische Flucht durch Torpor. Dabei bezeichnet Torpor ein vorübergehendes, kontrolliertes Drosseln praktisch aller Stoffwechselprozesse und Körperfunktionen auf das überlebensnotwendige Minimum, was beträchtliche Mengen Energie- und Wasser einspart (Geiser, 2004; Heldmaier et al., 2004). Das wohl bekannteste Beispiel dafür ist der Winterschlaf, der eine saisonale Form des Torpors darstellt und mindestens mehrere Tage bis Wochen dauern kann. Während des Winterschlafs sinkt die Stoffwechselrate und die Körpertemperatur nähert sich der Umgebungstemperatur an, was in kalten Umgebungen einen Temperaturabfall bedeutet. Täglicher Torpor ist eine kürzere und flexiblere Form des Torpors, bei der Torpor-episoden von weniger als 24 Stunden auftreten. Das allgemeine Muster ist mit dem des Winterschlafs vergleichbar, nur etwas

gestauchter: auch hier wird die Stoffwechselrate herunterreguliert und die Körpertemperatur nähert sich der Umgebungstemperatur an.

Lange Zeit wurde angenommen, dass Torpor nur in kühleren, gemäßigten Breiten auftritt und eine adaptive Reaktion von endothermen Tieren auf saisonal-bedingten Kältestress oder Nahrungsmangel ist. Die letzten zwei Jahrzehnte haben jedoch gezeigt, dass Torpor auch in den Tropen verbreitet ist (siehe Nowack et al., 2020 für einen Überblick), und einige Arten, wie der Westliche Fettschwanzmaki (*Cheirogaleus medius*), dort sogar Winterschlaf machen (Dausmann et al., 2004). Grundsätzlich ist tropischer Torpor aber weniger bekannt und erforscht. Auf den ersten Blick sehen die Stoffwechsel- und Körpertemperaturmuster in den Tropen und temperaten Regionen ähnlich aus, sie unterscheiden sich, zumindest soweit bekannt, dahingehend, dass die Stoffwechselrate in tropischeren Regionen zwar niedrig ist und die Körpertemperatur passiv der Umgebungstemperatur folgt. Allerdings findet dies auf einem anderen Niveau statt und, je nach Isolation des Unterschlupfes, können Körpertemperaturen bis an die 30°C mitten im Winterschlaf auftreten (Dausmann et al., 2004).

Wenn wir also insgesamt einen guten Eindruck von den Mechanismen der Thermoregulation zu haben scheinen, so basiert unser Verständnis aber häufig auf Momentaufnahmen der jeweils untersuchten Populationen in bestimmten Jahreszeiten und Regionen. Dadurch wird möglicherweise nicht (immer) das gesamte Umweltspektrum und somit thermophysiologische Spektrum abgedeckt (Boyles

et al., 2011; Bozinovic et al., 2011). Insbesondere weit verbreitete Arten, wie zum Beispiel viele Fledermausarten, können verschiedenste Lebensräume besiedeln, dort auch zu unterschiedlichen Jahreszeiten vorkommen und auch noch unterschiedliche Quartiermöglichkeiten nutzen und somit variierenden Mikroklimata ausgesetzt sein. Der Grad der thermoregulatorischen Flexibilität kann dabei die Umwelttoleranz von Arten widerspiegeln und ihnen helfen, unterschiedliche mikroklimatische Belastungen physiologisch zu kompensieren (Canale & Henry, 2010; Bozinovic et al., 2011). Der Anteil der thermoregulatorischen Kosten am täglichen Energie- und Wasserhaushalt ist hoch, sodass eine flexible Thermoregulation eine wichtige Stellschraube darstellt, um Energie und auch Wasser zu sparen. Entsprechend wichtig ist es, ein umfassendes Verständnis der Anpassungsfähigkeit von Arten in verschiedenen Umgebungen zu haben.

Die Fledermausart, mit der wir hauptsächlich im Rahmen dieses Projekts gearbeitet haben, ist beispielsweise auf ganz Madagaskar verbreitet. Commersons Blattnasenfledermaus, *Macronycteris commersoni*, ist die größte insektenfressende Fledermaus der Insel (Abb. 1b, d) und kommt sowohl im östlichen Regenwald von Madagaskar als auch in den westlichen und südlichen Trockenebenen vor. Als Tagesquartier nutzt diese Art einerseits gut isolierte Höhlen (Abb. 1d), aber andererseits auch völlig ungepuffert die offene Vegetation (Abb. 1b) (Raharinantenaina et al., 2008; Goodman, 2011; Reher et al., 2019; Reher & Dausmann 2021). Bedenkt man, wie viel Zeit eines Tages die Fledermäuse in ihrem Tagesquartier verbringen, so wird deutlich, was für einen erheblichen Einfluss das Mikroklima des jeweiligen Tagesquartiers auf die Thermoregulation und somit auch auf das tagtägliche Energiebudget haben kann.

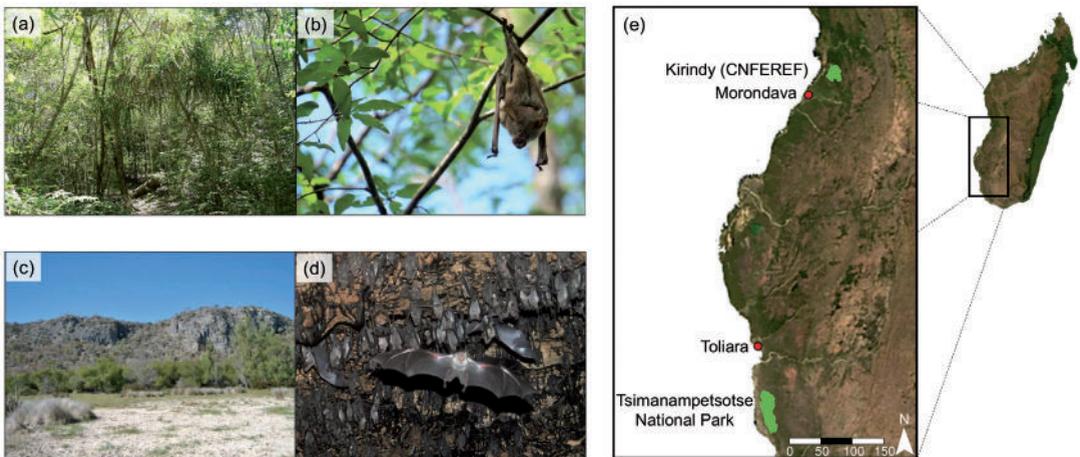


Abb. 1: Typische Habitatstruktur und Tagesquartiere von *M. commersoni* an den beiden untersuchten Standorten in Madagaskar (e): ein Laubquartier (b) im trockenen Laubwald (a) im Kirindy-Wald (CNFEREF); ein Höhlenquartier (d) im trockenen Stachelwald (c) im Nationalpark Tsimanampetsotse (aus Reher et al., 2022a).

Für unsere Forschung konzentrierten wir uns auf zwei Forschungsstandorte in den südlichen und westlichen Trockengebieten Madagaskars (Abb. 1a, c, e). Die Trockengebiete sind charakterisiert von einer ausgeprägten, bis zu neun Monate dauernden Trockenperiode mit nahezu keinem Regen und mit kühlen Nächten, in denen die Temperaturen auf bis zu 3°C fallen können, sowie warmen Tagen mit Temperaturen bis zu 38°C (Kappeler & Fichtel, 2012; Ratovonamana et al., 2013). Die Regenzeit hingegen ist kürzer und dauert nur etwa vier bis fünf Monate, in denen der Großteil des jährlichen Niederschlags fällt. In dieser Zeit sind auch die Nächte mit Temperaturen stets über 20°C deutlich wärmer und Tage, an denen die Temperatur über 40°C steigt, kommen regelmäßig vor (Kappeler & Fichtel, 2012; Ratovonamana et al., 2013).

An den Forschungsstandorten nutzt *M. commersoni* komplett gegensätzliche Versteckmöglichkeiten für den Tag. In einem trockenen Laubwald im Westen Madagaskars, dem Kirindy-Wald, hängen die Fledermäuse tagsüber einzeln in der offenen Vegetation (Abb. 1a, b, e). So sind sie einerseits Prädatoren, aber auch dem Wetter mit seinen Extremen ungeschützt ausgesetzt (Reher & Dausmann, 2021). Höhlen sind im Kirindy-Wald nicht bekannt. Der zweite Standort hingegen zeichnet sich gerade durch seine Vielzahl an Höhlen aus und liegt im trockenen Stachelwald im Tsimanampetsotse Nationalpark im äußersten Südwesten Madagaskars (Abb. 1c, e). Hier nutzen die Fledermäuse die Höhlen als Versteckmöglichkeit und sind dort oft in großen Gruppen anzutreffen, vor allem in einer unerwartet

heißen Höhle (Abb. 1d). Diese Höhle war mit ganzjährig konstanten 32°C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von etwa 98 % die heißeste und vor allem konstanteste Höhle hinsichtlich ihres Mikroklimas von insgesamt acht Höhlen, die wir im Verlauf des Projekts durchgängig beobachtet haben. In dieser spezifischen Höhle verbringen je nach Jahreszeit hunderte bis tausende Individuen von insgesamt bis zu vier Fledermausarten den Tag (Reher et al., 2018, 2019).

Unser Ziel war es zunächst zu untersuchen, wie sich die Populationen direkt vor Ort in ihrem gewohnten Umfeld verhalten, insbesondere während der Regen- und Trockenzeiten (Reher et al., 2018, 2019; Reher & Dausmann, 2021). Dabei interessierte uns natürlich auch, ob und inwiefern Torpor eine Rolle spielt. Wir untersuchten zunächst die intraspezifische physiologische Variation der Art, indem wir die Reaktionen der Populationen unter unterschiedlichen Umweltbedingungen direkt im Feld ermittelt und dann miteinander verglichen haben (Reher et al., 2022a). Weiterhin wollten wir die physiologische Flexibilität der Art hinsichtlich ihrer Thermoregulation bestimmen, und somit ihr Potenzial flexibel reagieren zu können, wenn sich die Umweltbedingungen akut ändern (Reher et al., 2022b). Um Letzteres zu erreichen, setzten wir die Populationen den jeweils entgegengesetzten Bedingungen aus. So wurden beispielsweise Fledermäuse der Höhlenpopulationen mit Waldbedingungen konfrontiert und umgekehrt. Dies ermöglichte es uns, das Anpassungsvermögen der Fledermäuse innerhalb des Spektrums der Umweltbedingungen zu untersuchen, de-

nen sie insgesamt als gesamte Art tagtäglich ausgesetzt sind.

Kurz zusammengefasst haben wir für unsere Untersuchungen Fledermäuse an verschiedenen Standorten gefangen und mit temperatursensiblen Funksendern zur Ermittlung der Hauttemperatur als Proxy für die Körpertemperatur ausgestattet. Anschließend haben wir den Sauerstoffverbrauch gemessen, um daraus die Stoffwechselrate und den Energieverbrauch zu berechnen. Diese Messungen haben wir direkt im bzw. am jeweiligen Tagesquartier (Höhle oder offene Vegetation) bei der realen Umgebungstemperatur und relativen Luftfeuchtigkeit durchgeführt. Durch den Einsatz einer tragbaren Klimakammer konnten wir dann noch die Fledermäuse den jeweils entgegengesetzten Bedingungen aussetzen und so ihre Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen untersuchen.

Im Laufe unserer Projekte haben wir interessante Muster beobachtet, wovon einige komplett überraschend und unerwartet waren. Diese spannenden Ergebnisse haben bereits dazu beigetragen, einige unserer bisher geltenden Grundannahmen über die thermische Physiologie zu erweitern und völlig neue Einsichten zu gewinnen.

Ein für uns überraschendes Muster war das Auftreten von Mikrotorpor bei Wald- und Höhlenfledermäusen (Reher & Dausmann, 2021). Mikrotorpor zeichnet sich durch extrem kurze Torporphasen aus, die nur wenige Minuten bis Stunden dauern (Abb. 2A, 3A). Im Mikrotorpor zeigt sich der typische Rückgang der Stoffwechselrate. Diese bleibt dann jedoch nicht über Tage auf einem niedri-

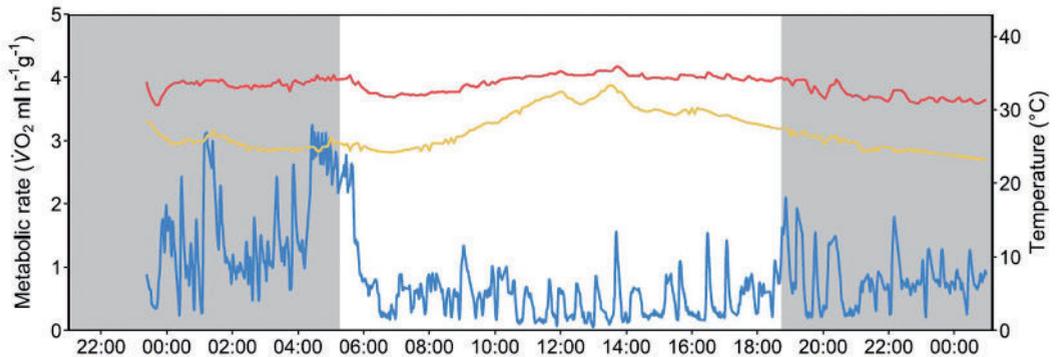
gen Niveau, sondern steigt regelmäßig wieder auf Werte, die typischerweise während regulärer Ruhephasen gemessen werden, also wenn die Tiere gerade nicht im Torpor sind (Abb. 2A). Gleichzeitig bleibt die Körpertemperatur stabil, bzw. weicht nur um wenige Grad ab, was dazu führt, dass diese Mikrotorpor-Phasen schwer bis gar nicht nur anhand von Körpertemperaturprofilen zu erkennen sind (Abb. 2A). In gemäßigten Regionen wird Torpor oft nur mittels solcher Temperaturprofile untersucht. Aufgrund der niedrigeren Umgebungstemperaturen ist hier aber auch mit einem deutlichen Abfall und somit einem deutlichen Signal der Körpertemperatur zu rechnen. Zur Identifizierung von Mikrotorpor sind jedoch Messungen der Stoffwechselrate oder Herzfrequenz erforderlich. Wir vermuten, dass Mikrotorpor einen Kompromiss darstellt. Einerseits können Energie und Wasser gespart werden (bis zu 40% bei unseren Untersuchungen; Reher et al., 2022a), andererseits bleiben die Fledermäuse reaktionsschnell und wachsam, was soziale Interaktionen weiter ermöglichen und das Prädationsrisiko minimieren kann.

Ein weiteres unerwartetes und vor allem faszinierendes Stoffwechsellmuster, das wir gefunden haben, war der hyperthermische Torpor, bei dem Überhitzung bis zu 42,9°C toleriert wird (Abb. 2B). Dieses Torpormuster ist nur dann aufgetreten, wenn die Umgebungstemperatur die normotherme Körpertemperatur der Fledermäuse überstiegen hat. Trotz des Rückgangs der Stoffwechselrate stieg die Körpertemperatur weiter an und folgte der Umgebungstemperatur. Einige Indivi-

den machten hyperthermischen Torpor zur heißesten Tageszeit und erwachten erst, wenn sich die Umgebungstemperatur wieder auf die reguläre Körpertemperatur der Fledermäuse abgekühlt hatte (Abb. 2B). Dies deutet darauf hin, dass sie durch die reduzierte interne Wärmepro-

duktion nicht nur Energie sparen konnten, sondern auch Wasser. Indem die Fledermäuse mehr Wärme aus der Umgebung akkumuliert haben, statt die körpereigene Wärme an die Umgebung abzugeben, konnten sie hohe Umgebungstemperaturen länger tolerieren, ohne bei-

A: Mikrotorpor



B: Hyperthermischer Torpor

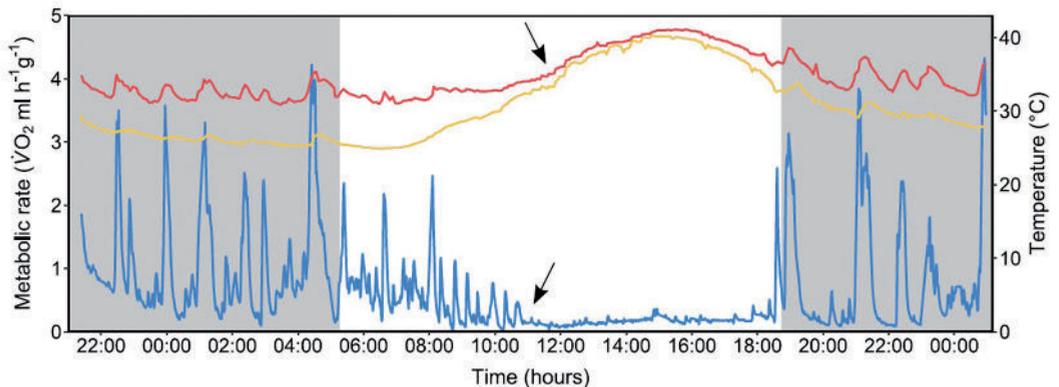


Abb. 2: Stoffwechselrate als $\dot{V}O_2$ (MR, $\text{ml h}^{-1} \text{g}^{-1}$; blau) und Hauttemperatur (T_{skin} , $^{\circ}\text{C}$; rot) von zwei männlichen Individuen der Fledermaus *Macronycteris commersoni* und die Umgebungstemperatur der Fledermäuse (T_a , $^{\circ}\text{C}$; gelb). Grau schattierte Blöcke zeigen die Nachtphase an. Teil A zeigt ein typisches physiologisches Muster an gemäßigt warmen (regnerischen oder bewölkten) Tagen. Unter diesen Bedingungen wechselten die Fledermäuse während ihrer üblichen inaktiven Phase ($\sim 05:30 - 18:30$ Uhr) zwischen regulären Ruhephasen (MR) und Mikrotorpor-Phasen ($12,4 \pm 10,5$ min) ab. Teil B zeigt das physiologische Muster der Fledermäuse an heißen Tagen. Wenn T_a die euthermische Körpertemperatur überschritt, verlängerten die Fledermäuse ihre Torpor-Phasen, die bis zum Beginn ihrer aktiven Phase am späten Nachmittag andauerten, als T_a wieder gesunken war ($293,6 \pm 101$ min). Die Pfeile heben den Rückgang von MR und den fast gleichzeitigen Anstieg von T_{skin} hervor, die passiv der T_a folgte (aus Reher & Dausmann, 2021).

spielsweise Wasser zum Hecheln oder Befeuchten ihrer Unterarme investieren zu müssen (siehe ergänzendes Video in Reher & Dausmann, 2021). Gleichzeitig vermuten wir aber, dass hyperthermischer Torpor eher eine Notfallreaktion darstellt, da er auch Risiken mit sich bringt: Wenn die Umgebungstemperatur zu stark ansteigt, könnten die Fledermäuse lebensbedrohlichen Temperaturen ausgesetzt sein, während sie im Torpor und somit recht passiv sind. In einem solchen Fall müssten sie vorzeitig aus dem Torpor erwachen und als letztes Mittel Wärme via Verdunstung loswerden. Wenn der Stoffwechsel und weitere Körperfunktionen wieder hochgefahren werden, steigt aber auch die metabolische Wärmeproduktion zwangsläufig an, was dann dazu führen kann, dass die Körpertemperatur schnell über tolerierbare Temperaturmaxima hinausschießt. Hyperthermischer Torpor ist daher ein riskantes Mittel, um Hitze zu überstehen, und darauf angewiesen, dass die Umgebungstemperatur bestimmte Grenzwerte nicht überschreitet und sich wieder abkühlt (Reher & Dausmann, 2021).

Die beiden Torpormuster Mikrotorpor und hyperthermischer Torpor erweitern unser Verständnis der thermischen Physiologie und zeigen vor allem auch neue Facetten der Anpassungsfähigkeit von Fledermäusen in unterschiedlichen Umgebungen auf.

Ein letztes interessantes Muster, das ich erwähnen möchte, ist der Winterschlaf in einer heißen Höhle (Abb. 3C). Im Laufe unserer Projekte haben wir beobachtet, dass einige Individuen mehrere Tage lang Winterschlaf hielten, während andere

zur gleichen Zeit entweder Mikrotorpor oder mehrtägige Torporphasen zeigten, was in der Form völlig unerwartet war (Reher et al., 2018). Aufgrund der günstigen Bedingungen in warmen Höhlen, werden hier in der Regel niedrigere Ruhe-Stoffwechselraten und ein insgesamt geringerer Energieverbrauch für die Wärmeregulierung gemessen, was die Notwendigkeit von Torpor verringert (Rodríguez-Durán, 1995). Außerdem ist im Torpor die Stoffwechselrate aufgrund des Q10-Effekts abhängig von der Umgebungstemperatur, wodurch in wärmeren Umgebungen niedrigere Energieeinsparungen erzielt werden können (Heldmaier & Ruf, 1992).

Interessanterweise gibt es in der Region auch kühlere Höhlen, sodass man erwarten würde, dass die Fledermäuse für den Winterschlaf oder zur Überwinterung in diese umziehen würden. Die meisten Beispiele für den klassischen Winterschlaf stammen jedoch aus gemäßigten Regionen, so dass unsere Annahmen und Schlussfolgerungen möglicherweise voreingenommen sind. Der Winterschlaf bei höheren Umgebungstemperaturen könnte auch Vorteile bieten (Nowack et al., 2020). Zum Beispiel sind der oxidative Stress und damit verbundene Zellschäden (Carey et al., 2003; Brown and Staples, 2011; Nowack et al., 2019) sowie die Kosten für das Erwachen aus dem Torpor durch den kleineren Temperaturgradienten bei höheren Temperaturen geringer (Landes et al., 2020). Dies könnte dazu beitragen, die höheren energetischen Kosten aufgrund der höheren torpiden Stoffwechselrate auszugleichen und letztlich auch Winterschlaf, und nicht nur Tagestorpor, in einer

warmen Höhle sehr vorteilhaft zu machen.

Anschließend analysierten wir die Stoffwechselratenmuster und Körpertemperaturprofile in den verschiedenen Populationen und Jahreszeiten, um zu untersuchen, wie die Fledermäuse in ihrer jeweiligen Umgebung zurechtkommen (Reher et al., 2022a). Wir verglichen die Daten der verschiedenen Populationen und Jahreszeiten innerhalb ähnlicher

Temperaturbereiche, da es aufgrund des Zusammenhangs zwischen Stoffwechsel und Temperatur wenig Sinn macht, verschiedene Temperaturbereiche zu vergleichen. Dabei stellten wir fest, dass es keine Unterschiede in den Stoffwechselraten während der Ruhephase, des Mikrotorporors oder bei Tagestorporphasen gab (Abb. 4). Bei gleichen Umgebungstemperaturen scheint also innerhalb einer Art die Höhe der Stoffwechselrate und ihre

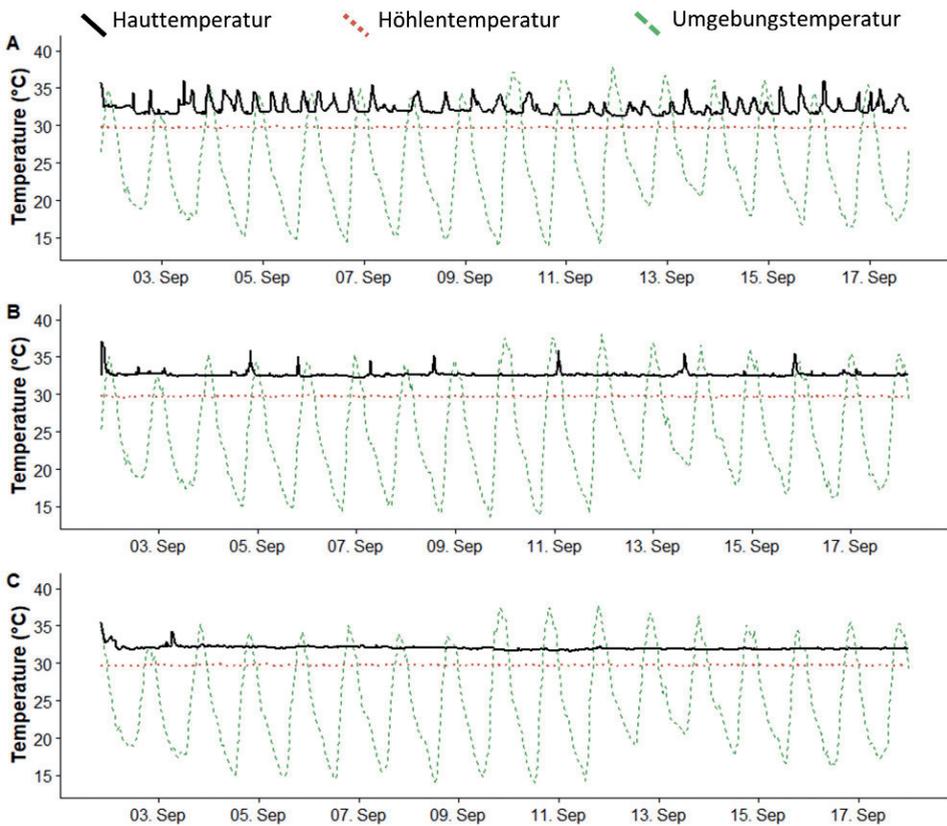


Abb. 3: Hauttemperatur (schwarze durchgezogene Linie) von drei Individuen von *Macronycteris commersoni* mit unterschiedlichen thermoregulatorischen Mustern in derselben Höhle mit sehr stabilen Quartierbedingungen (orange gepunktete Linie: Höhletemperatur; grün gestrichelte Linie: Temperatur außerhalb der Höhle) und zum exakt gleichen Zeitpunkt, in der späten Trockenzeit (September 2018). A, ein Individuum, das wiederholt kurze Torpor-Phasen macht; B, ein Individuum, das mehrere mehrtägige Torpor-Phasen macht; C, ein Individuum, das kontinuierlichen Winterschlaf macht. Zu beachten ist, dass die Höhletemperatur auf Fledermaushöhe $\sim 32^{\circ}\text{C}$ beträgt (editiert aus Reher, 2021).

Reduktion im Torpor relativ konstant zu sein.

Allerdings beobachteten wir eine große Variation in den Torpor-Mustern hinsichtlich der Häufigkeit von Torpor-Episoden, der Dauer dieser Episoden und ihres tageszeitlichen Auftretens (Reher et al., 2022a). Außerdem konnte der tägliche Ruheenergieverbrauch in Modellierungen nur durch diese Torpor-Muster erklärt werden und zwischen den Populationen gab es auch keine Unterschiede in der Körperkondition (Reher et al., 2022a). Wir vermuten, dass die extrem flexible Regulation der Stoffwechselrate, die zu diesen verschiedenen Mustern führt, wahrscheinlich dabei hilft, die unterschiedlichen Umweltbelastungen abzumildern. Physiologische Merkmale sind also nicht starr und es ist wichtig, Arten in einem breiten Umweltspektrum zu betrachten, um zu verstehen, womit sie tagtäglich umgehen und inwiefern sie sich gegebenenfalls anpassen können. Wenn

wir beispielsweise nur mit der Höhlenpopulation gearbeitet hätten, hätten wir vermutlich nur ein verzerrtes Bild davon gehabt, was Individuen derselben Art im Wald „stoffwechselphysiologisch“ leisten können.

In einem letzten Teilprojekt haben wir dann die verschiedenen Populationen aus ihren gewohnten mikroklimatischen Bedingungen herausgeholt (Reher et al., 2022b). Wie bereits beschrieben, haben wir zunächst Fledermäuse aus der Waldpopulation, die an ein im täglichen und saisonalen Verlauf schwankendes Mikroklima angepasst sind, konstant warmen und feuchten Höhlenbedingungen ausgesetzt. Ein erstes überraschendes Ergebnis dabei war, dass alle Fledermäuse Torpor machten, ein deutlich höherer Anteil als bei der einheimischen Höhlenpopulation, bei der nur ca. 60% der Individuen Torpor nutzten (Reher et al., 2022b). Des Weiteren haben wir festgestellt, dass die Waldpopulation unter Höhlenbedingun-

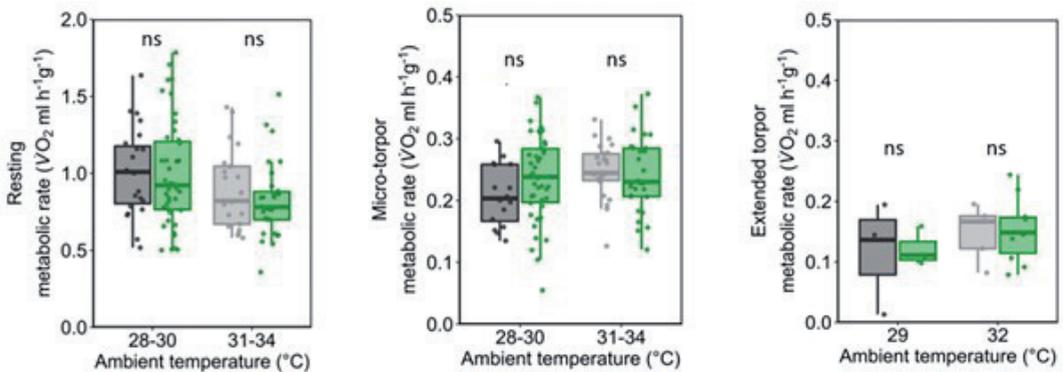


Abb. 4: Massenspezifische Stoffwechselrate ($\text{ml h}^{-1} \text{g}^{-1}$) von Fledermäusen in der Ruhephase (links), im Mikrotorpor (Mitte) und im Tagestorpor (rechts) in einer Höhle in der Trockenzeit (dunkelgrau), in derselben Höhle in der Regenzeit (hellgrau) und in einem Laubquartier in der Regenzeit (grün), nur bei überlappenden Umgebungstemperaturen (Mittellinie: Median; Kästchengrenzen: oberes und unteres Quartil; Whisker: $1,5 \times$ Interquartilsbereich; Punkte: enthaltene Daten; editiert aus Reher et al., 2022a).

gen längere Zeit im Torpor verbrachte (>70% der Messdauer; Abb. 5A) und dabei eine signifikant niedrigere Stoffwechselrate (ca. 0,18 vs. 0,30 ml O₂ h⁻¹ g⁻¹; Abb. 5A vs. 5C) mit gleichzeitig höherer Körpertemperatur hatte als die lokale Höhlenpopulation (ca. 36,2 vs. 33,6°C; Abb. 5C). Interessanterweise war die Waldpopulation unter Höhlenbedingungen seltener und kürzer eutherm und somit nicht im Torpor (je ca. 19 min; Abb. 5A) als die lokale Höhlenpopulation (ca. 26% der Zeit torpid, euthermische Perioden je ca. 320min; Abb. 5C). Dabei hatte sie eine höhere, teils hyperthermische Körpertemperatur, wobei aber die metabolische Rate während dieser euthermischen Ruheperioden populationsunabhängig auf einem ähnlichen Niveau lag

(ca. 0,95 vs. 1,01 ml O₂ h⁻¹ g⁻¹; Abb. 5A vs. 5C).

Die Waldpopulation ist normalerweise schwankenden Umgebungsbedingungen ausgesetzt. Dabei treffen tagsüber hohe Temperaturen auf niedrige Luftfeuchtigkeit und nachts ist es genau umgekehrt. Obwohl die Höhlentemperatur mit 32°C an sich innerhalb der gewohnten Umgebungstemperatur der Waldpopulation gelegen hat, hat vermutlich die Kombination aus hoher Temperatur und extrem hoher Luftfeuchtigkeit (98%) ihr thermoregulatorisches System überfordert (Cooper & Withers, 2008; Gerson et al., 2014). Viele endotherme Tiere, die in warmen und trockenen Umgebungen leben, haben sich im Laufe der Zeit entsprechend angepasst und beispielsweise eine verän-

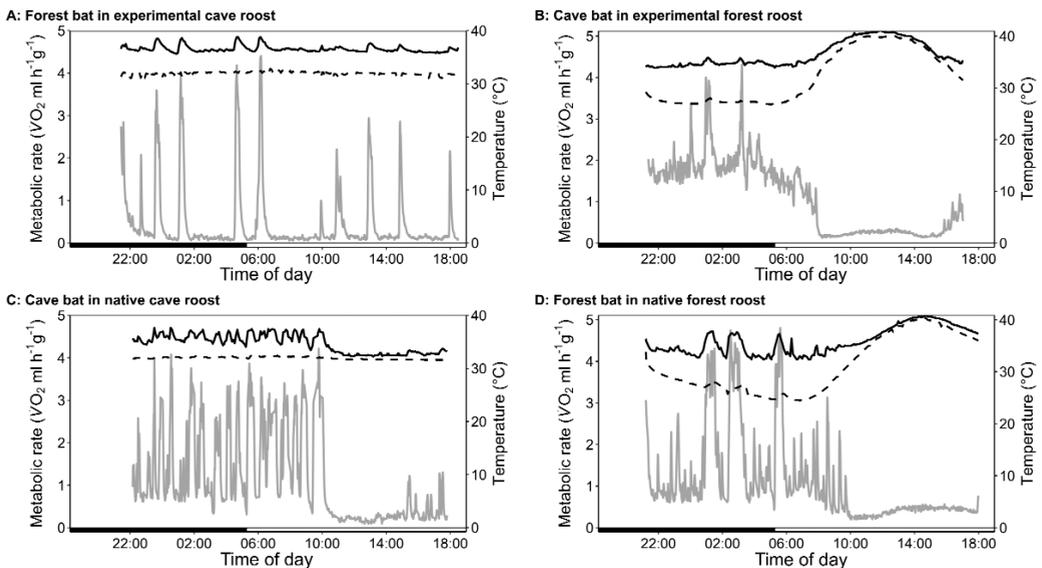


Abb. 5: Variation der Stoffwechselrate als $\dot{V}O_2$ (MR, ml h⁻¹ g⁻¹; grau; durchgezogene Linie), der Hauttemperatur (T_{skin} , °C; schwarz; durchgezogene Linie) und der Umgebungstemperatur (T_a , °C; schwarz; gestrichelte Linie) im Tagesverlauf. (A) Eine Fledermaus der Waldpopulation, die experimentellen Höhlenbedingungen ausgesetzt wurde; (C) eine Fledermaus der Höhlenpopulation in ihrem natürlichen Höhlen-Mikrohabitat; (B) eine Fledermaus der Höhlenpopulation, die experimentellen Waldbedingungen ausgesetzt wurde, und (D) Fledermaus der Waldpopulation in ihrem gewohnten Waldhabitat (aus Reher et al. 2022b)

derte Hautlipidzusammensetzung, was die Durchlässigkeit der Haut und damit die Rate des kutanen Wasserverlusts verringert (Haugen et al., 2003; Muñoz-García & Williams, 2005; Ben-Hamo et al., 2016). Außerdem verringert die hohe relative Luftfeuchtigkeit, der die Fledermäuse unter Höhlenbedingungen ausgesetzt waren, den Gradienten, der die Verdunstung über die Haut antreibt, und damit auch die Wärmemenge, die ein Tier abführen kann (Gerson et al., 2014). Die beobachteten Muster, wie die lange Zeit, die die Waldfledermäuse unter Höhlenbedingungen im Torpor verbrachten, die niedrigere Stoffwechselrate im Torpor und die hohe, teils hyperthermische Körpertemperatur während euthermischer Phasen deuten darauf hin, dass die Waldpopulation, die sich mit ihrer komplett ungeschützten Schlafplatzwahl tagsüber in sehr trockenen Bedingungen aufhält, ebenfalls über solche Anpassungen verfügt. Bei der hohen Luftfeuchtigkeit unter Höhlenbedingungen hatten die Fledermäuse der Waldpopulation daher vermutlich Hitzestress und Probleme, genügend Wärme abzugeben.

Als wir die Fledermäuse der Höhlenpopulation schwankenden Waldbedingungen ausgesetzt haben, die typischerweise in der Regenzeit vorzufinden sind und somit tendenziell eher wärmeren Bedingungen, als die Tiere in ihrer Höhle vorfinden, machten auch hier alle Fledermäuse Torpor. Interessanterweise waren sie torpid, als die Umgebungstemperaturen höher waren als die üblicherweise in der Höhle herrschenden Temperaturen (Abb. 5B vs. D). Dabei haben wir auch hyperthermischen Torpor beobachten

können, der durch den typischen Abfall der Stoffwechselrate und den steilen Anstieg der Hauttemperatur, bedingt durch die die Umgebungstemperaturen, zu erkennen war (Abb. 5B vs. D). Dass die Fledermäuse hyperthermischen Torpor genutzt haben, war überraschend, da dies ein physiologisches Muster ist, das sie normalerweise in ihrer Höhle nicht zeigen und das, da sie tagsüber stets in dieser Höhle hängen, vermutlich grundsätzlich in dieser Höhlenpopulation selten bis nie vorkommt. Sie können also stoffwechselphysiologisch etwas abrufen, was Individuen derselben Art, jedoch einer anderen Population knapp 380 km entfernt nutzen (Reher et al., 2018; Reher et al., 2022a; Reher et al., 2022b).

Als wir die Fledermäuse der einheimischen Höhlenpopulation niedrigeren Umgebungsbedingungen in der Trockenzeit aussetzten, reagierten ebenfalls wieder alle Individuen mit Torpor (Reher et al., 2022b). Dabei waren einige Individuen hypothermisch (ca. 15°C) und hatten Schwierigkeiten, eine konstant-hohe Körpertemperatur aufrechtzuerhalten (durchschnittlich 29°C), obwohl sie ihre Stoffwechselrate um das Sechsfache über den Ruhestoffwechsel erhöht hatten - was hoch ist. Dennoch sank ihre Körpertemperatur mit einer Neigung vergleichbar mit der Körpertemperatur von Fledermäusen im Torpor, die zu dem Zeitpunkt gar nicht aktiv thermoregulieren. *M. comersoni* konnte zwar durch den hyperthermischen Torpor unerwartete Hitze flexibel kompensieren, allerdings deuten die Ergebnisse aus der kühleren Trockenzeit darauf hin, dass zumindest die Höhlenpopulation Bedingungen außerhalb ih-

res typischerweise besetzten Mikroklimas nur begrenzt kompensieren konnte - vermutlich aufgrund lokaler Anpassung und/oder Akklimatisierung (Reher et al., 2022b).

In unseren Projekten haben wir eine Vielzahl von Mustern beobachtet, darunter Hitzestress bis hin zur Hyperthermie und Kältestress bis hin zur Hypothermie, die alle physiologische Schäden verursachen und potenziell lebensbedrohlich sein können. Interessanterweise reagierten alle Fledermäuse auf die neuen Bedingungen mit Torpor, vermutlich als Notfallreaktion (Doucette et al., 2012; Bondarenco et al., 2014; Nowack et al., 2015, 2016; Stawski et al., 2015; Barak et al., 2019). Die Möglichkeit, spontan Torpor nutzen zu können, scheint somit ein großer Vorteil für heterotherme Arten zu sein, die auf extreme oder unvorteilhafte Bedingungen auf diese Weise reagieren können. Torpor bei hohen Umgebungstemperaturen und entsprechend hohen Körpertemperaturen kann dabei äußerst vorteilhaft sein. Wir haben Stoffwechselreduktionen von bis zu 94% bei Umgebungs- und Körpertemperaturen von mehr als 33°C beobachtet (Reher et al., 2022a), vergleichbar mit winterschlafenden Arten bei 4°C. Diese Art von Torpor könnte eher mit Wassereinsparung als mit Energieengpässen zusammenhängen und ist möglicherweise ein Weg, um mit akuter Hitze umzugehen (Reher & Dausmann, 2021), bei der es bereits regelmäßig zu einem massenhaften Sterben von Fledermäusen und Vögeln kommt (Welbergen et al., 2008; Ratnayake et al., 2019).

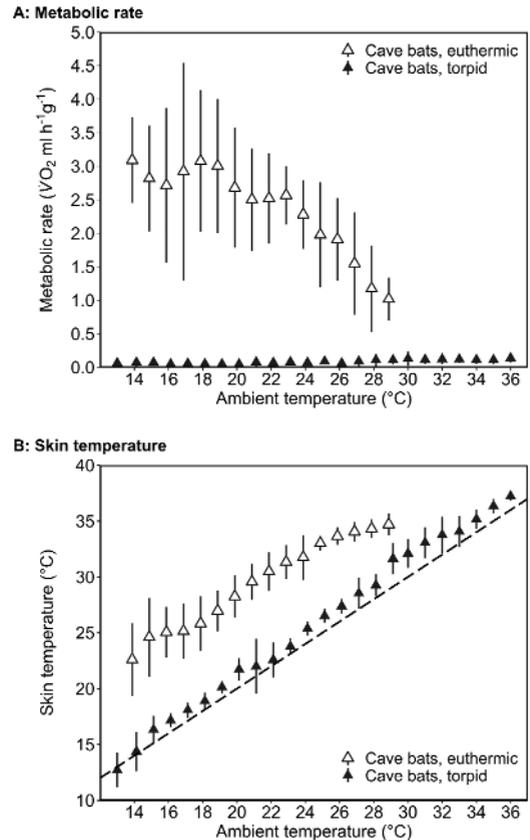


Abb. 6: Massenspezifische Stoffwechselrate (A; MR; ml h⁻¹ g⁻¹) und Hauttemperatur (B; T_{skin}, °C) als Funktion der Umgebungstemperatur (T_a, °C) von Fledermäusen der Höhlenpopulation, wenn sie Euthermie aufrechterhalten (d. h. maximale MR; offene Dreiecke) und im Torpor (gefüllte Dreiecke) in der Trockenzeit in experimenteller Waldbedingung. Die gestrichelte Linie in B veranschaulicht T_{skin} = T_a. Die Fehlerbalken stellen die Standardabweichung dar (aus Reher et al. 2022b).

Unsere Beobachtungen legen zudem nahe, dass ein großes Verbreitungsgebiet und eine gewisse Variation thermophysiologischer Merkmale auch irreführend sein können (Reher et al., 2022b). Während die Art insgesamt möglicherweise in der Lage ist, mit verschiedenen Um-

weltbedingungen und -veränderungen umzugehen, könnten einzelne Populationen damit Schwierigkeiten haben, zumindest mit sehr akuten Veränderungen zurechtzukommen. Daher ist es wichtig, den eigentlichen Mechanismus dieser Variation zu verstehen, die auf phänotypische Flexibilität, Plastizität, lokale Anpassung oder sogar beginnende Artbildung zurückzuführen sein könnte (Violle et al., 2012; Richardson et al., 2014). Dabei wirken diese verschiedenen Mechanismen auf unterschiedlichen Zeitskalen (Heldmaier & Hoffmann, 1974; Noakes & McKechnie, 2020), was zu berücksichtigen ist, um letztendlich einordnen und gegebenenfalls auch vorhersagen zu können, wie einzelne Populationen mit bereits vorhandenen Bedrohungen wie Jagd oder Habitatzerstörung (Goodman, 2006; Jenkins et al., 2011; Zinner et al., 2014) und auch zukünftigen Bedrohungen wie den Klimawandel umgehen können – sei es beispielsweise in einer speziellen, heißen Höhle oder im Wald.

Festzuhalten ist, dass physiologische Merkmale nicht unbedingt starr sind; es gibt eine gewisse intraspezifische Variation (z. B.: Stawski & Geiser, 2010; Noakes et al., 2016; van Jaarsveld et al., 2021). Eine flexible Regulierung der Stoffwechselrate kann dazu beitragen, gegensätzliche Umweltbelastungen abzumildern. Daher ist es entscheidend, Arten über verschiedene Umweltebenen und jahreszeitliche Größenordnungen hinweg zu untersuchen, also in ihrer kompletten ökologischen Realität zu betrachten, um ein umfassendes Verständnis für ihre physiologischen Kapazitäten zu entwickeln und mögliche ökologische Grenzen aufzuzei-

gen. Dieses Verständnis ist besonders in Regionen wie Madagaskar von großer Bedeutung, wo bereits mehr als 90 % des natürlichen Lebensraums anthropogen verändert wurde und knapp 20% der endemischen Wirbeltierfauna gefährdet oder vom Aussterben bedroht sind (IUCN 2021). Die anhaltenden negativen Eingriffe des Menschen in natürliche Lebensräume werden außerdem zunehmend von der globalen Erwärmung und häufigeren, extremen Wetterereignissen überlagert (IPCC 2014), wobei physiologische Flexibilität den Arten helfen kann, gewisse Umweltschwankungen zu tolerieren. Es gibt jedoch auch Grenzen der Variation. Während Arten insgesamt sehr flexibel sein können, sind einzelne Populationen möglicherweise weniger anpassungsfähig (Boyles et al., 2011; Bozinovic et al., 2011; Reher et al., 2022b). Daher ist es von großer Bedeutung, Feldmethoden mit experimentellen Verfahren zu kombinieren, um einerseits zu erforschen, wie endotherme Tiere in ihrer derzeitigen Umwelt physiologisch funktionieren und andererseits, ob und inwieweit sie flexibel mit Veränderungen in dieser Umwelt zurechtkommen. Dies ist ein dringendes Thema der aktuellen biologischen Forschung, um den Schutz und die Erhaltung bedrohter Arten in ihrem natürlichen Lebensraum zu gewährleisten.

Zum Abschluss möchte ich mich noch ganz herzlich bei der DZG für den Horst-Wiehe-Preis bedanken. Das war eine große Überraschung und ich habe mich wahnsinnig gefreut. Leider konnte ich den Vortrag zu diesem Artikel aus gesundheitlichen Gründen nicht live auf der DZG-Jahresversammlung halten, was die

Organisatoren jedoch hervorragend und kurzfristig gelöst haben. Auch dafür: Danke! Außerdem möchte ich noch einige Leute erwähnen, die an diesem Projekt beteiligt waren und ohne die viele der oben beschriebenen Ergebnisse nicht zustande gekommen wären. Zuallererst möchte ich mich bei Kathrin Dausmann, meiner ehemaligen Betreuerin, bedanken, die von Anfang an begeistert dabei war. Ein herzliches Dankeschön geht auch an alle Beteiligten von der Universität Hamburg, insbesondere Jörg Ganzhorn, Yedidya Ratovonamana, Jacques Rakotondranary, sowie an unsere Kooperationspartner des German Primate Centre, Peter Kappeler und Claudia Fichtel. Ebenso möchte ich allen danken, die uns finanzielle Mittel (DFG und Idea-Wild), Genehmigungen (Madagascar National Parks (MNP), Ministère de l'Environnement, de l'Ecologie et des Forêts) und logistische Hilfe zur Verfügung gestellt haben (WWF, MNP). Besonders möchte ich noch Hajatiana Rabarison, Sina Remmer, Marie Schoroth und Arne Wulff von der Universität Hamburg sowie Robert Jean Nirry und Claude Jean Randrianasolo vom Centre National de Formation d'Etude et de Recherche en Environnement et Foresterie und dem gesamten Team der Association Analasoa für ihre unermüdliche Hilfe vor Ort danken. Ohne sie wäre es nicht möglich gewesen, über den langen Zeitraum überall dort zu arbeiten, wo sich die Fledermäuse je nach Gebiet am liebsten aufgehalten haben. Dieses Projekt lebte einfach von seinem fantastischen Team.

Literaturliste

- Barak O, Geiser F, Kronfeld-Schor N (2019) Flood-induced multiday torpor in golden spiny mice (*Acomys russatus*). *Aust J Zool* 66:401–405.
- Ben-Hamo M, Muñoz-Garcia A, Larrain P, et al (2016) The cutaneous lipid composition of bat wing and tail membranes: a case of convergent evolution with birds. *Proc R Soc B* 283:20160636.
- Bondarenc A, Körtner G, Geiser F (2014) Hot bats: extreme thermal tolerance in a desert heat wave. *Sci Nat* 101:679–685.
- Boyles JG, Seebacher F, Smit B, McKechnie AE (2011) Adaptive thermoregulation in endotherms may alter responses to climate change. *Integr Comp Biol* 51:676–690.
- Bozinovic F, Calosi P, Spicer JI (2011) Physiological correlates of geographic range in animals. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42: 155–179.
- Brown JCL, Staples JF (2011) Mitochondrial metabolic suppression in fasting and daily torpor: consequences for reactive oxygen species production. *Physiol Biochem Zool* 84:467–480.
- Canale C, Henry P (2010) Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Clim Res* 43:135–147.
- Carey HV, Andrews MT, Martin SL (2003) Mammalian hibernation: cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature. *Physiol Rev* 83:1153–1181.
- Conradie SR, Woodborne SM, Cunningham SJ, McKechnie AE (2019) Chronic, sublethal effects of high temperatures will cause severe declines in southern African arid-zone birds during the 21st century. *Proc Natl Acad Sci USA* 116:14065–14070.
- Cooper CE, Withers PC (2008) Allometry of evaporative water loss in marsupials: implications of the effect of ambient relative humidity on the physiology of brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*). *J Exp Biol* 211:2759–2766.
- Cunningham SJ, Kruger AC, Nxumalo MP, Hockey PAR (2013) Identifying biologically meaningful hot-weather events using threshold temperatures that affect life-history. *PLOS ONE* 8:e82492.
- Dausmann KH, Glos J, Ganzhorn JU, Heldmaier G (2004) Hibernation in a tropical primate. *Nature* 429:825–826.
- Doucette LI, Brigham RM, Pavey CR, Geiser F (2012) Prey availability affects daily torpor by free-ranging Australian owl-nightjars (*Aegotheles cristatus*). *Oecologia* 169:361–372.

- Ganzhorn JU, Lowry PP, Schatz GE, Sommer S (2001) The biodiversity of Madagascar: one of the world's hottest hotspots on its way out. *Oryx* 35:346–348.
- Geiser F (2004) Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu Rev Physiol* 66:239–274.
- Gerson AR, Krabbe Smith E, Smit B, McKechnie AE, Wolf BO (2014) The impact of humidity on evaporative cooling in small desert birds exposed to high air temperatures. *Physiol Biochem Zool* 87:782–795.
- Goodman SM (2006) Hunting of microchiroptera in south-western Madagascar. *Oryx* 40:225–228.
- Goodman SM (2011) Les chauves-souris de Madagascar: guide de leur distribution, biologie et identification. Association Vahatra, Antananarivo
- Haugen MJ, Tieleman BI, Williams JB (2003) Phenotypic flexibility in cutaneous water loss and lipids of the stratum corneum. *J Exp Biol* 206:3581–3588.
- Heldmaier G, Hoffmann K (1974) Melatonin stimulates growth of brown adipose tissue. *Nature* 247:224–225.
- Heldmaier G, Ruf T (1992) Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. *J Comp Physiol B* 162:696–706.
- Heldmaier G, Ortman S, Elvert R (2004) Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respir Physiol Neurobiol* 141:317–329.
- Hill R, Wyse GA, Anderson M (2016) *Animal Physiology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts
- IPCC (2014) *Climate change 2014: Synthesis Report*. In: Core Writing Team, Pachauri RK, Meyer LA (eds) *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland, p 151
- IUCN (2021) *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2021-1. <https://www.iucn-redlist.org>
- Jenkins RKB, Keane A, Rakotoarivelo AR, et al (2011) Analysis of patterns of bushmeat consumption reveals extensive exploitation of protected species in eastern Madagascar. *PLoS ONE* 6:e27570.
- Kappeler PM, Fichtel C (2012) A 15-Year perspective on the social organization and life history of sifaka in Kirindy Forest. In: Kappeler PM, Watts DP (eds) *Long-term field studies of primates*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 101–121
- Kelley EA, Jablonski NG, Chaplin G, et al (2016) Behavioral thermoregulation in Lemur catta: The significance of sunning and huddling behaviors. *Am J Primatol* 78:745–754.
- Landes J, Pavard S, Henry P-Y, Terrien J (2020) Flexibility is costly: hidden physiological damage from seasonal phenotypic transitions in heterothermic species. *Front Physiol* 11:985.
- Lepock JR (2003) Cellular effects of hyperthermia: relevance to the minimum dose for thermal damage. *Int J Hyperthermia* 19:252–266.
- Licht P, Leitner P (1967) Physiological responses to high environmental temperatures in three species of microchiropteran bats. *Comp Biochem Physiol* 22:371–387.
- Maloney SK, Bronner GN, Buffenstein R (1999) Thermoregulation in the Angolan free-tailed bat *Mops condylurus*: a small mammal that uses hot roosts. *Physiol Biochem Zool* 72:385–396.
- McKechnie AE, Wolf BO (2019) The physiology of heat tolerance in small endotherms. *Physiology* 34:302–313.
- McNab BK (1978) The evolution of endothermy in the phylogeny of mammals. *Am Nat* 112:1–21.
- Mitchell D, Snelling EP, Hetem RS, et al (2018) Revisiting concepts of thermal physiology: predicting responses of mammals to climate change. *J Anim Ecol* 87:956–973.
- Muñoz-García A, Williams JB (2005) Cutaneous water loss and lipids of the stratum corneum in house sparrows *Passer domesticus* from arid and mesic environments. *J Exp Biol* 208:3689–3700.
- Noakes MJ, McKechnie AE (2020) Phenotypic flexibility of metabolic rate and evaporative water loss does not vary across a climatic gradient in an Afrotropical passerine bird. *J Exp Biol* jeb.220137
- Noakes MJ, Wolf BO, McKechnie AE (2016) Seasonal and geographical variation in heat tolerance and evaporative cooling capacity in a passerine bird. *J Exp Biol* jeb.132001.
- Nowack J, Levesque DL, Reher S, Dausmann KH (2020) Variable climates lead to varying phenotypes: 'weird' mammalian torpor and lessons from non-Holarctic species. *Front Ecol Evol* 8:60.
- Nowack J, Tarmann I, Hoelzl F, et al (2019) Always a price to pay: hibernation at low temperatures comes with a trade-off between energy savings and telomere damage. *Biol Lett* 15:20190466
- Nowack J, Cooper CE, Geiser F (2016) Cool echidnas survive the fire. *Proc R Soc B* 283:20160382.

- Nowack J, Rojas AD, Körtner G, Geiser F (2015) Snoozing through the storm: torpor use during a natural disaster. *Sci Rep* 5:11243.
- Raharinantenaina IMO, Kofoky AF, Mbohoahy T, et al (2008) *Hipposideros commersoni* (E. Geofory, 1813, Hipposideridae) roosting in trees in littoral forest, south-eastern Madagascar. *African Bat Conserv News* 15:2–3.
- Ratnayake HU, Kearney MR, Govekar P, Karoly D, Welbergen JA (2019) Forecasting wildlife die-offs from extreme heat events. *Anim Conserv* 22:386–395.
- Ratovonamana RY, Rajeriarison C, Roger E, et al (2013) Impact of livestock grazing on forest structure, plant species composition and biomass in southwestern Madagascar. *Scr Bot Belgica* 50:82–92
- Reher S (2021) Coping with environmental change-The importance of intraspecific physiological flexibility in Malagasy bats. Doctoral dissertation, Staats-und Universitätsbibliothek Hamburg Carl von Ossietzky.
- Reher S, Dausmann KH (2021) Tropical bats counter heat by combining torpor with adaptive hyperthermia. *Proc R Soc B* 288:20202059.
- Reher S, Ehlers J, Rabarison H, Dausmann KH (2018) Short and hyperthermic torpor responses in the Malagasy bat *Macronycteris commersoni* reveal a broader hypometabolic scope in heterotherms. *J Comp Physiol B* 188:1015–1027.
- Reher S, Rabarison H, Dausmann KH (2019) Seasonal movements of insectivorous bat species in southwestern Madagascar. *Malagasy Nature* 13:117–124.
- Reher S, Rabarison H, Montero BK, Turner JM, Dausmann KH (2022a) Disparate roost sites drive intraspecific physiological variation in a Malagasy bat. *Oecologia* 198:35–52.
- Reher S, Rabarison H, Nowack J, Dausmann KH (2022b) Limited physiological compensation in response to an acute microclimate change in a Malagasy bat. *Front Ecol Evol* 10:779381.
- Richardson JL, Urban MC, Bolnick DI, Skelly DK (2014) Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution. *Trends Ecol Evol* 29:165–176.
- Rodríguez-Durán A (1995) Metabolic rates and thermal conductance in four species of neotropical bats roosting in hot caves. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 110:347–355.
- Schmidt-Nielsen K (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press
- Schmidt-Nielsen K, Schmidt-Nielsen B, Jarnum SA, Houpt TR (1956) Body temperature of the camel and its relation to water economy. *Am J Physiol* 188:103–112.
- Scholander PF, Hock R, Walters V, et al (1950) Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol Bull* 99:237–258.
- Stawski C, Geiser F (2010) Seasonality of torpor patterns and physiological variables of a free-ranging subtropical bat. *J Exp Biol* 213:393–399.
- Stawski C, Körtner G, Nowack J, Geiser F (2015) The importance of mammalian torpor for survival in a post-fire landscape. *Biol Lett* 11:20150134.
- Terrien J, Perret M, Aujard F (2011) Behavioral thermoregulation in mammals: a review. *Front Biosci* 16:1428.
- van Jaarsveld B, Bennett NC, Kemp R, et al (2021) Heat tolerance in desert rodents is correlated with microclimate at inter- and intraspecific levels. *J Comp Physiol B* 191:575–588.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol Evol* 27:244–252.
- Welbergen JA, Klose SM, Markus N, Eby P (2008) Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. *Proc R Soc B* 275:419–425.
- Zinner D, Wygoda C, Razafimanantsoa L, et al (2014) Analysis of deforestation patterns in the central Menabe, Madagascar, between 1973 and 2010. *Reg Environ Change* 14:157–166.

Dr. Stephanie Reher, Functional Ecology
 Institute of Cell and Systems Biology of Animals
 Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3
 20146 Hamburg, Germany
 stephie.reher@posteo.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologie - Mitteilungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2024

Band/Volume: [2024](#)

Autor(en)/Author(s): Reher Stephanie

Artikel/Article: [Umweltveränderungen bewältigen - die Bedeutung von intraspezifischer physiologischer Flexibilität für madagassische Fledermäuse 27-42](#)