



Title	コウモリの越冬生態：冬のエネルギー配分に関わる多様な行動特性と気候変動の影響について
Author(s)	佐藤, 雄大; Sato, Takahiro
Description	第二章：恒温動物（哺乳類）
Citation	低温科学, 81, 89-97
Issue Date	2023-03-20
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.81.89
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/89111
Type	departmental bulletin paper
File Information	10_p089-097_LT81.pdf



コウモリの越冬生態 —冬のエネルギー配分に関わる多様な行動特性と 気候変動の影響について—

佐藤 雄大¹⁾

2022 年 12 月 22 日受付, 2023 年 1 月 16 日受理

調査手法や解析技術の発達により, コウモリの野外個体群を対象とした生態研究が幅広く行われ, 哺乳類の中でも特異な進化をとげた生活史戦略の一端が解明されてきた. このうち越冬生態については, 種による違いだけでなく, 同種の個体群間や個体間でもバリエーションがみられている. 最近では, 冬眠の利益とコストというトレードオフの観点に基づく最適理論が導入され, 野外で観察される体温調節行動や越冬場所利用のパターンが, どのように決定されるのかについても明らかとなってきた. こうした知見は, 気候変動によってコウモリの冬眠および繁殖フェノロジーに生じる影響を予測・評価する上でも有用な情報となることが期待されている.

Hibernation ecology of bats — brief review in terms of wintering energy considerations and climate change effects —

Takahiro Sato¹

Recent advances in research methods and analytical techniques have enabled us to study a variety of ecological and behavioral aspects of bats in the field. Various studies have showed that the hibernation ecology of bats varies among species, among populations, and even among individuals in a population. Furthermore, the optimal hibernation theory, which takes into account the trade-offs between costs and benefits of hibernation, has been explained how torpor expression and hibernation site use are determined. Here, we briefly review the new aspects of hibernation ecology of bats, and also discuss about the influences of climate change on the phenology of hibernation and reproduction.

キーワード: 越冬生態, トレードオフ, 繁殖戦略, 気候変動, コウモリ目

Hibernation ecology, Trade-offs, Reproductive strategies, Climate change, Chiroptera

1. はじめに

季節変化の大きな環境下では, 気象条件とともに, 食物の利用可能性も時空間的に大きく変動する. 特に冬期は, 多くの動物が厳しい低温環境と餌不足に直面する.

哺乳類や鳥類のような恒温動物は, 高い体温を維持する仕組みを獲得したことで幅広い環境条件のもとで活動を可能にしたが, その体温を安定して維持し続けるには多くのエネルギーが必要である (Grigg et al., 2004). 体サイズの小さな種では, 体表面積あたりの熱損失率が高い

連絡先
佐藤 雄大
徳島大学大学院社会産業理工学研究部
〒770-8506 徳島県徳島市南常三島町 2-1
Tel. 088-656-9132
e-mail: satoj@tokushima-u.ac.jp

1) 徳島大学大学院社会産業理工学研究部
〒770-8506 徳島県徳島市南常三島町 2-1
Graduate School of Technology, Industrial, and Social
Sciences, Tokushima University, 2-1 Minamijosanjima-
cho, Tokushima 770-8506, Japan

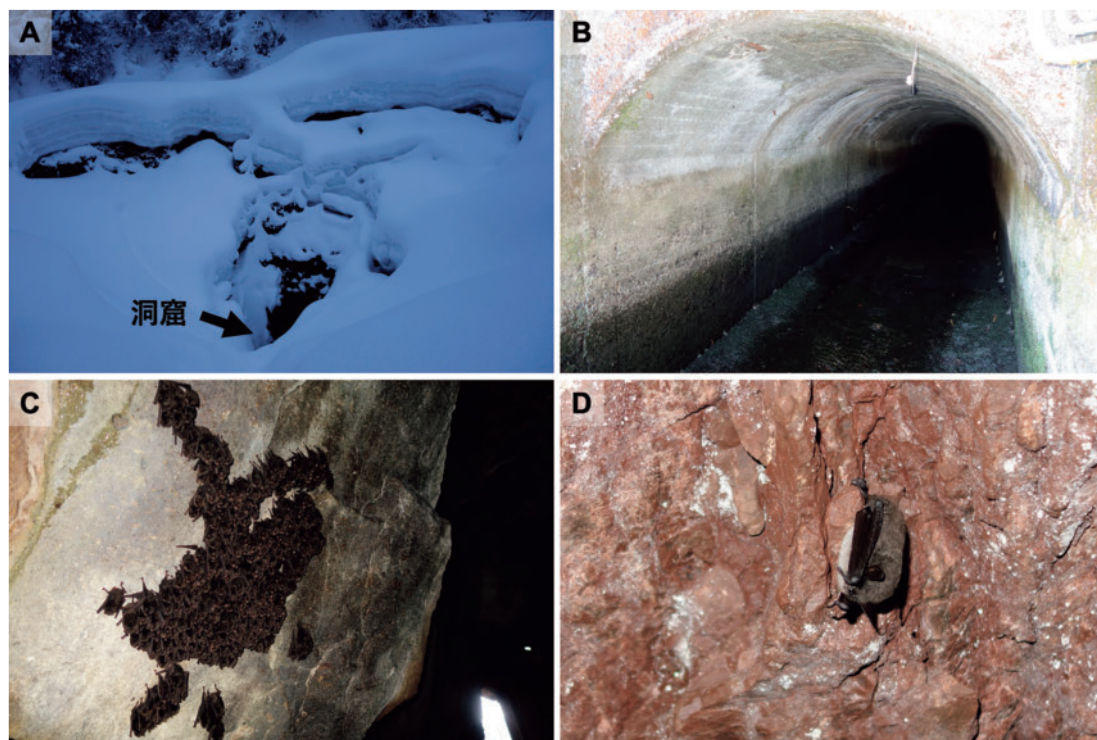


図1：コウモリの冬眠。写真はそれぞれ、積雪地域における越冬ねぐら周辺の環境 (A)、コウモリが冬眠するトンネル内部の様子 (B)、群れを形成して冬眠するユビナガコウモリ (C)、単独で冬眠するモモジロコウモリ (D) を示す。

ため、外気温の低い環境下では体温維持のコストが極めて大きい (同サイズの外温動物の 30-100 倍) (Nagy et al., 1999; Speakman and Thomas, 2003)。そのため、多くの種が、環境条件の季節的变化に対応した生活戦略を獲得している。鳥類では、より温暖な地域へ渡りをする種が多くみられるが、哺乳類では体温・代謝率を能動的に調節する休眠によって、エネルギー消費を最小限に抑え、厳しい環境条件をやり過ごすことができる (Ruf and Geiser, 2015)。冬の間、長期間にわたって低体温・低代謝状態となる冬眠は、寒冷地に適応した小型哺乳類を特徴づける生存戦略といえるだろう (Geiser, 2013)。

コウモリは、齧歯類に次ぐ種多様性を有し (1,000-1,200 種、哺乳類全体の約 20%)、他の哺乳類にはない特異な進化を遂げた分類群である (Altringham, 2011)。その大きな特徴として、コウモリは哺乳類の中で唯一、翼によって自力飛翔できることが挙げられる。その高い移動能力により、コウモリは極地を除く全大陸に分布しており、亜寒帯から熱帯にかけて幅広い気候帯に生息する (Altringham, 2011)。食性も多様で、昆虫食を中心に、果実・花蜜食から肉食 (小鳥や魚、小型脊椎動物など)、血液食まで存在する (Kunz et al., 2011)。これらの餌資源を獲得するため、小型コウモリではエコーロケーション (反響定位) による高度な空間認識能が発達しており、

そのことが多様なニッチへの適応放散を可能にしたと考えられている (Jones and Teeling, 2006)。一方、コウモリにとって、飛翔や、飛翔中のエコーロケーションは著しいエネルギー消費を伴う行動でもある (Neuweiler, 2000; Shen et al., 2010)。コウモリは高い飛翔能力を獲得した反面、表面積の大きな翼の存在により、外気に熱を奪われやすい (Speakman and Thomas, 2003)。気温低下や餌量の減少は、他の小型哺乳類と同様、コウモリにとっても極めて過酷な状況となる。それゆえ、亜寒帯から亜熱帯までを含む幅広い環境下において、多くのコウモリが冬眠する (Webb et al., 1996; Stawski et al., 2014)。

冬眠するコウモリ (図 1) は、越冬に必要なエネルギー源のほぼすべてを、冬眠開始までに蓄えた脂肪に依存する。寒さが厳しく餌資源も枯渇する条件下では、できるだけ長く低体温・低代謝状態を維持することで脂肪消費を最小限に抑え、生存と翌シーズンの繁殖のためにエネルギーを節約することができる。しかし、他の冬眠する哺乳類と同様、すべての冬眠するコウモリが、蓄積脂肪の著しい消費を伴う中途覚醒 (Thomas et al., 1990) によって休眠を中断する。長期間におよぶ低体温・低代謝は、体内における代謝老廃物の蓄積や免疫機能の低下、さらには捕食圧や凍結リスクの増大につながるとされている (Humphries et al., 2003; Stawski et al., 2014)。それ

ゆえ、中途覚醒には、冬眠に伴うそのような生理・生態的コストを低減する役割があると考えられてきた (Humphries et al., 2003). Boyles et al (2020) によると、冬眠中におけるコウモリの体温調節は、低体温・低代謝によってエネルギー消費を抑えられる利益と、冬眠に伴う生理・生態的コストとのトレードオフに基づいて決定されると指摘している (“optimal hibernation theory”). 最近ではこのようなトレードオフの観点に基づき、多くの研究が、休眠の発現（ここでは個体が低体温・低代謝状態となることを指す）や越冬場所選択に対する様々な要因の効果を検証している（栄養状態、物理環境、餌資源、感染症など）。それらの研究には、バイオリギング技術や、動画撮影装置、解析ツールの急速な発展により（例えば、Hayman et al., 2017; Keicher et al., 2022; Meier et al., 2022）、野外個体群にも適用可能な手法が増えたことが大きく貢献している。こうした技術発展も相まって、コウモリの越冬生態には、単一個体群内の個体レベルから、個体群間、あるいは種間で様々なバリエーションがみられることがわかってきた (Stawski et al., 2014; Willis, 2017; Boyles et al., 2020)。

こうした近年の研究動向を踏まえ、本稿は、(1) コウモリの越冬生態に注目し、個体、個体群間、種間の各階層でみられる特徴について、比較的新しい研究事例を交えて解説するとともに、(2) コウモリに特有の、冬眠と繁殖機会の関係性についても考察した上で、(3) 近年顕在化しつつある気候変動が、コウモリの冬眠や繁殖のフェノロジーに及ぼし得る影響について、今後の課題も踏まえながら紹介したい。

2. 越冬生態の特徴

2.1. 個体レベル —越冬場所選択—

個体内では、栄養状態の継時的変化によって、休眠に入る長さや冬眠場所の選択性も変わってくると考えられる。越冬期間の後半になるほど、また、攪乱などで覚醒頻度が増加するほど蓄積脂肪は少なくなり、飢餓のリスクが大きくなる (Altringham, 2011)。そのような状況に直面すると、個体は脂肪消費を少なく抑えられるよう、より低温な場所を選択し、長くても深い休眠に入ることが室内実験によって明らかとなっている (Boyles et al., 2007; Wojciechowski et al., 2007)。冬眠場所の選択に関する類似の現象は野外個体群でも観察されており、その最たる例は、アメリカ東部を中心に洞窟棲コウモリの大量死を引き起こした white-nose syndrome (WNS) の感染拡大によるものである。この感染症は好冷真菌の 1 種

(*Pseudogymnoascus destructans*) によるもので、感染したコウモリは冬眠中に中途覚醒を頻発した後、衰弱死してしまう (Reeder et al., 2012; Warnecke et al., 2012)。感染影響を調べた研究によると、WNS 到来以前には、ねぐら内の比較的温暖な場所で冬眠していたコウモリが、WNS 到来以降には、同じねぐらのより寒冷な場所で冬眠するようになっていた (Loeb and Winters, 2022)。WNS の原因菌は 10℃ を下回る低温下では増殖しにくい (Blehert et al., 2009; Verant et al., 2012)、より寒冷な場所で冬眠した個体は感染による影響の顕在化を免れ、生き延びることができたと推察される。

コウモリの利用するねぐら（洞窟、樹洞、トンネル、家屋、橋梁など）は、その構造や立地によって、内部に様々な微気候（温度、湿度、大気圧、通気性など）を形成する。上述の WNS 感染による影響からもわかるように、どのような微気候を選択するかは、冬眠期を生き延びる上で重要な意味をもつ。従来は、種レベルで冬眠にもっとも適した温度範囲が存在し、個体はそのような条件の場所をねぐらとして利用すると考えられてきた (Day and Tomasi, 2014)。しかし、長期間におよぶ越冬場所利用に関する研究から、最近では、必ずしも種内のあらゆる個体が一定の温度条件を選ぶわけではないことも指摘されている (Boyles et al., 2017; De Bruyn et al., 2021)。例えば、ホオヒゲコウモリ属の 1 種である *Myotis sodalis* の野外個体群では、同じ洞窟内であっても、室内実験から推定される最適温度（エネルギー消費が最小となる温度帯：3–6℃, Day and Tomasi, 2014）よりも幅広い温度条件で冬眠することがわかっている (Boyles et al., 2017)。このことは、これまで想定されていた以上に、個体間でエネルギー事情にばらつきがあり、ねぐら内部の微気候を幅広く使い分けている可能性を示唆している。

2.2. 個体レベル —雌雄差—

冬眠中、エネルギー節約をどの程度優先するかは、個体の栄養状態だけでなく、性別によっても異なる。特に雌雄差については、興味深いことにコウモリ特有の繁殖戦略が関係している。温帯域に生息し、冬眠するコウモリの多くは受精遅延と呼ばれる特徴的な繁殖周期をもつ (Racey, 1979; Racey and Entwistle, 2000)。この繁殖周期のもとでは、繁殖へのエネルギー投資のタイミングに顕著な雌雄差が存在する (Willis, 2017) (図 2)。オスでは夏から秋にかけて、精子形成や交尾相手獲得のためにエネルギー投資が最大となる。一方、メスのエネルギー投資は、胎児の成長とそれに続く子の哺育のため、春か

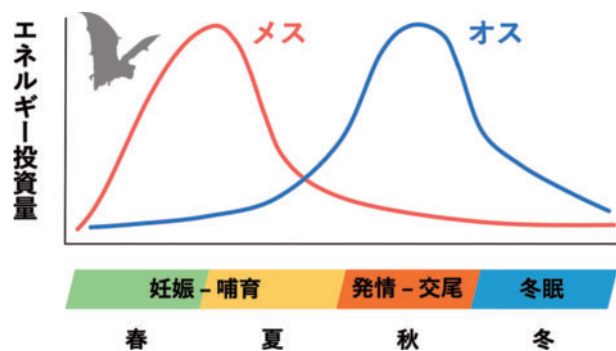


図2：雌雄による繁殖へのエネルギー投資時期の違い。

ら夏にかけてピークとなる。この場合、メスの方が、冬眠中のエネルギー消費を低く抑え、良好な栄養状態を維持して春以降の繁殖に備える必要性が高いといえる。北米内陸部に生息するトビイロホオヒゲコウモリ (*Myotis lucifugus*) の野外個体群を対象とした研究によると、メスは、冬眠に入る時点でオスよりも脂肪を多く蓄積し、その消費ペースも緩やかである (Jonasson and Willis, 2011)。同様に、冬眠中の体温調節パターンにも雌雄差がみられる。個体の体温変化を追跡すると、中途覚醒時の活動時間は、メスの方がオスよりも22%短い (Czenze et al., 2017)。また、中途覚醒中のオスの表面体温は30℃以上で安定するのにに対し、メスの表面体温は恒温状態に達した後、覚醒の合間に一時的な低下 (25℃前後) もみられる (“heterothermic arousals”, Jonasson and Willis, 2012; Czenze et al., 2017)。これらの結果から、メスは中途覚醒に係るエネルギー消費を節約することで、コンディションを維持している可能性が示唆される (“thrifty female hypothesis”, Jonasson and Willis, 2011)。越冬中におけるエネルギー消費率の雌雄差は、冬眠明けのタイミングにも影響している。冬眠明けの時期は、メスの方がオスより早く、また、メスの中でもコンディションの良い個体ほど早い傾向がみられる (Norquay and Willis, 2014; Czenze and Willis, 2015)。

2.3. 個体群レベル

同種の個体群間でも、越冬生態は緯度勾配に沿って異なる可能性が指摘されている (Boyles et al., 2020)。高緯度地域ほど冬が長く、気温も低い (例、図1A)、採餌する機会はなく (Czenze et al., 2013)、飢餓に陥るリスクも高い。それゆえ、高緯度地域に生息する個体群ほど、冬眠前に蓄えた脂肪をできるだけ消費しないよう、中途覚醒頻度を少なく抑えなければならないだろう。冬の低温が厳しいカナダ内陸部 (北緯53度) で越冬する個体群では、冬眠期間が8ヶ月間にもおよび、個体は最長

で60日以上も中途覚醒せずに低体温 (表面体温で10℃前後) になることが知られている (Norquay and Willis, 2014; Czenze et al., 2017b)。このような地域では、冬眠中、中途覚醒のタイミングが特定の時間帯に集中しないという特徴もある (活動期には日没後2-3時間に活動量が集中) (Czenze et al., 2013)。一方、低緯度地域では冬が短く、外気温も比較的温暖になりやすい。この場合、外気温の上昇に伴って昆虫類が活動的になるため (Taylor, 1963)、コウモリが採餌できる機会も増加する。実際に、冬期気候が比較的温暖な地域 (概ね最低気温0℃以上) では、ねぐらを出て採餌することが確認されている (Whitaker et al., 1997; Bernard et al., 2021)。緯度勾配に沿って同種内の体温調節行動を比較した研究は少ないものの、冬の外気温が10℃以上になることもある地域では、概して冬眠期間が短く、休眠の最大持続日数も10-20日間と短い傾向にある (Park et al., 2000; Hope and Jones, 2012; Czenze et al., 2017a)。また、高緯度地域とは対照的に、中途覚醒のタイミングは日没前後の時間帯に集中する (Park et al., 2000; Hope and Jones, 2012)。外環境の影響をほとんど受けない洞窟内部でも、個体の覚醒タイミングに概日リズムがみられることは興味深い特徴の一つといえる。こうした特徴は、餌昆虫の出現する時間帯に活動時間を合わせることで、採餌できる機会を最大限に利用するためのものと考えられている。温帯域に生息するコウモリと同様、熱帯から亜熱帯に生息する種でも、冬期における休眠の持続日数は、低緯度地域の個体群の方が短いことも報告されている (Stawski, 2012)。採餌によって越冬に必要なエネルギーを補填できる場合、低緯度地域の個体群ほど、長期間にわたって低体温を維持する必要性は低いのだろう (冬眠時の生理・生態的コストの回避)。

冬眠研究で注目されることの多い休眠時代謝率は、その最小値や温度変化に対する反応も含め、互いに1,000 km以上離れた個体群間でもほとんど違いがみられない (McGuire et al., 2022)。飛翔能力のあるコウモリでは、越冬に適した環境条件を備える場所間 (ねぐら内・ねぐら間の両方) を移動することができるため (Kim et al., 2019; De Bruyn et al., 2021)、生理的性質に地域差が生じにくいかもしれない。

2.4. 種間レベル

同じ環境条件のもとでも、越冬生態に種間差がみられることもある。これには、群れの形成や採餌生態といった行動特性が関係していると考えられる。冬眠中に体を密に寄せ合う群れ形成 (例、図1C) は、洞窟で冬眠する

コウモリによくみられる特徴であり、数十頭から、時に数千頭を超える大規模なものになる。こうした群れ形成は、単独でいる時よりも熱損失や水分損失を低く抑える効果があるとされている (Boyles et al., 2008; Boratynski et al., 2012, 2015)。群れで冬眠する種について個体の体温変化を調べた研究によると、中途覚醒のタイミングは個体間で同調性を示し、越冬後期には日没前後の時間帯にも同調することが明らかとなっている (Czenze et al., 2013; Czenze and Willis, 2015)。このような同調性は、産熱効率を高め、体温上昇に伴うエネルギーコストを低減している可能性を示唆するものである (Boyles et al., 2008)。こうしたエネルギー節約のメリットは、体表面積あたりの熱損失率が高い、体サイズの小さな種ほど大きいと考えられる。また、冬眠時の群れサイズは種によって大きく異なり、日によって気温が変動しやすい場所ほど小さくなる傾向もある (Boyles et al., 2008)。例えば、気温変化の影響を受けやすい場所 (落葉下や樹洞、建物など) で冬眠する種は、その多くが単独から数頭の群れでみられる (Boyles and Robbins, 2006; Mormann and Robbins, 2007)。一方、大規模な群れで冬眠する種は、そのほとんどが内部環境の安定した洞窟等で確認される。ただし、このような違いについては、体温調節だけでなく、越冬場所として利用可能な空間スペースの大きさも関係しているのだろう。

採餌生態にみられる種間差も、越冬戦略に影響する要因の一つである。同所的に生息するコウモリ間でも、形態的特性やエコーロケーションの種類によって、採餌環境や捕食方法、餌の種類、サイズに違いがある (Siemers and Schnitzler, 2004)。それゆえ、同じ越冬環境のもとでは、それぞれの種の採餌生態 (特に餌の種類と捕食方法) によって、餌を得られる可能性が異なるだろう。採餌できる機会が頻繁にある場合、エネルギー節約のために休眠利用を優先する必要性は、それほど高くないかもしれない。直接的に種間の体温調節行動を比較したものではないが、興味深い例として、ドイツ西部で越冬するホオヒゲコウモリ属 2 種 (ノレンコウモリ *Myotis nattereri* とドーベントンコウモリ *M. daubentonii*) を対象とした研究が挙げられる。この 2 種は、体重が同程度で、同じねぐらで冬眠する。個体識別タグを利用した 7 シーズンに及ぶ調査の結果、ノレンコウモリの方がドーベントンコウモリよりも 2 ヶ月ほど遅れて冬眠に入ることが明らかとなった (Meier et al., 2022)。前者は、地表面からの拾い食いが可能で (Swift and Racey, 2002)、冬の間、動かない昆虫も捕食することができる。一方、後者は水辺で採餌し、発生時期に季節性のある飛翔性昆虫

(水生昆虫の成虫) を好む傾向がある (Jones and Rayner, 1988)。このような採餌生態にみられる種間差は、晩秋から初冬にかけての活動頻度に違いを生じさせ、冬眠開始時期にも影響しているのだろう。

3. 冬眠による機会喪失

あらゆる行動戦略と同様、個体が冬眠に入ることは、必然的に他の行動をとる機会が失われることも意味する。冬眠するコウモリにとって、長期間の休眠状態に入ることによって喪失する重要な機会の一つは、交尾であると考えられる (Boyles et al., 2020)。いくつかの種では、冬の間、オスが精巣上体尾部に精子を貯蔵し (Racey and Entwistle, 2000)、冬眠中のメスに交尾することが知られている (Thomas et al., 1979; Boyles et al., 2006) (図 3)。このような行動をとるオスにとって、休眠する頻度が高くなるほど、交尾できる機会を逸してしまうリスクも大きくなる。特に受精遅延する種は、交尾から受精までの長いタイムラグと少ない産子数という特徴をもつため、より多くの交尾機会獲得が、受精成功を左右すると考えられている (Orr and Zuk, 2013; Fasel et al., 2019)。このことから、オスの越冬生態については、少なからず性選択による影響を受けている可能性がある。既存研究でも、オスは、メスに比べて冬眠入りの時期が遅いこと (Norquay and Willis, 2014; Meier et al., 2022)、中途覚醒中の活動時間が長い (Czenze et al., 2017b) ことを踏まえ、交尾機会獲得との関係性を考察している (Norquay and Willis, 2014; Willis, 2017)。ただし、高緯度地域に生息する種では、冬の間採餌する機会がほとんどないため、交尾にエネルギーを投資した場合、蓄積脂肪を消費し切ってしまうリスクも大きい。交尾機会の獲得については、採餌によってエネルギーを補填できる場合 (冬期気候が温暖な地域など) でのみ重要度が高いという可能性もある。

4. 気候変動の影響

近年、急速に進行する気候変動に伴い、冬眠する哺乳類を取り巻く環境変化と個体群に対する影響の顕在化が懸念されている (Wells et al., 2022)。既に、高緯度地域や高標高帯では、気温上昇に伴って植物の成長時期にずれが生じており (Prevey et al., 2017)、同時に昆虫類の発生時期にも影響がみられつつある (Forrest, 2016; Harvey et al., 2020)。このような変化は、コウモリのフェノロジーにも影響を及ぼし得る (Linton and



図3：冬眠期に観察される強制交尾。写真は日本に広く生息するコキクガシラコウモリ。

Macdonald, 2018). 例えば、冬の気温上昇は、休眠に入る長さや頻度を変化させ、越冬成功率を左右するかもしれない (Wells et al., 2022). また、餌となる昆虫類のフェノロジー変化は、春以降、コウモリの繁殖シーズンにおける餌の利用可能性を左右する可能性もある (Meyer et al., 2016). コウモリは概して妊娠期間が長く、出産はごく短期間に集中する (Barclay and Harder, 2005). それゆえ、昆虫の発生ピークがずれると、母子がもっともエネルギーを必要とする時期に、餌不足に陥るかもしれない。これまで、気候変動がコウモリに与える影響については、分布や多様性の変化に注目した研究が大半を占めており、冬眠や繁殖周期との関係を調べた研究はまだ少ない (Festa et al., 2022; Meier et al., 2022). このことは、Wells et al (2022) が指摘するように、依然として生活史イベント (冬眠、繁殖、渡りのタイミングなど) に関する知見が、種や地域によって偏っていることも影響しているのだろう。特に、日本を含むアジア圏では、生息する種の多様性に反して、気候変動の影響に関する知見は極めて限られている (Festa et al., 2022 によるシステムティックレビューで、日本はゼロ)。

冬眠するコウモリは、同サイズの冬眠しない哺乳類よりも少ない産子数、遅い性成熟、長い世代時間といった、slow life 型の生活史戦略を獲得している (Turbil et al., 2011). こうした生活史形質をもつ種では、ひとたび個体数が減少すると、個体群が元の状態に回復するのは極めて困難となる。気候変動に起因する生活史イベントのずれが繁殖成績を低下させるものであった場合、冬眠するコウモリの多くは、個体群縮小の危機に曝されること

になるだろう。こうした懸念から、最近では、生活史イベントのタイミングに生じた変化をモニタリングする重要性が指摘されている (Wells et al., 2022). 同様に、複数の種を対象として、冬眠にかかわる生理的性質が温度変化にどのように反応するかを調べ、気候変動に対する脆弱性を理解することも重要であろう。例えば、北米に生息する 13 種について、温度変化に対する休眠時代謝率の反応と、水分損失率を複数の地域で測定・比較した研究では、種または種群レベルで明瞭な違いがみられている (McGuire et al., 2021). 代謝速度が上昇し始める環境温度の下限値は、2℃未満から 8℃と、種によって大きな違いがある。一方、水分損失率については、損失率の高い種群と、低い種群の 2 グループに分けられた。特に、水分損失率の高いグループには、white-nose syndrome によって個体群が著しく縮小した種も含まれていた。こうした知見は、気候変動に伴う環境変化に対し、それぞれの種が潜在的にどの程度、対応できるかを予測する上で有用な知見となるだろう (McGuire et al., 2021, 2022).

「はじめに」で述べたように、近年では、野外個体群にも適用可能な調査手法 (温度感知型テレメトリー発信器、高解像度赤外線サーモグラフィー、個体識別用 PIT タグ、音声録音装置など) が充実化しつつある。これらの技術を活用し、日本でも気候変動がコウモリの越冬戦略やフェノロジーに及ぼす影響を、個体、個体群、あるいは群集レベルで定量的に予測・評価していく必要がある。

参考文献

- Altringham, J. D. (2011). Torpor and hibernation. In *Bats From Evolution to Conservation 2nd edition* (Altringham, J. D., ed) Oxford University Press, 97–112.
- Barclay, R. M. R., & Harder, L. D. (2005). Life histories of bats: Life in the slow lane. In *Bat Ecology* (Kunz, T. H. and Fenton, M. B., eds) The University of Chicago Press, 209–253.
- Bernard, R. F., Wilcox, E. V., Jackson, R. T., Brown, V. A., & McCracken, G. F. (2021). Feasting, not fasting: winter diets of cave hibernating bats in the United States. *Front Zool*, **18**, <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00434-9>
- Bleher, D. S., Hicks, A. C., Behr, M., Meteyer, C. U., Berlowski-Zier, B. M., Buckles, E. L., Coleman, J. T. H., Darling, S. R., Gargas, A., Niver, R., Okoniewski, J. C., Rudd, R. J., & Stone, W. B. (2009). Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen? *Science*, **323**(5911), 227. [10.1126/science.1163874](https://doi.org/10.1126/science.1163874)
- Boratyński, J. S., Rusiński, M., Kokurewicz, T., Bereszyński, A., & Wojciechowski, M. S. (2012). Clustering behavior in wintering greater mouse-eared bats *Myotis myotis* — the effect of micro-environmental conditions. *Acta Chiropt*, **14** (2), 417–424. <https://doi.org/10.3161/150811012X661738>
- Boratyński, J. S., Willis, C. K. R., Jefimow, M., & Wojciechowski, M. S. (2015). Huddling reduces evaporative water loss in torpid Natterer's bats, *Myotis nattereri*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*, **179**, 125–132. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.09.035>
- Boyles, J. G., & Robbins, L. W. (2006). Characteristics of summer and winter roost trees used by evening bats (*Nycticeius humeralis*) in southwestern Missouri. *Am. Midl. Nat.*, **155**, 210–220. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2006\)155\[0210:COAWR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)155[0210:COAWR]2.0.CO;2)
- Boyles, J. G., Dunbar, M. B., & Whitaker, J. O. (2006). Activity following arousal in winter North American vespertilionid bats. *Mamm Rev*, **36**(4), 267–280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00095.x>
- Boyles, J. G., Dunbar, M. B., Strom, J. J., & Brack Jr, V. (2007). Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *J. Exp. Biol.*, **210**, 4345–4350. doi:10.1242/jeb.007294
- Boyles, J. G., Storm, J. J., & Brack Jr, V. (2008). Thermal benefits of clustering during hibernation: a field test of competing hypotheses on *Myotis sodalis*. *Func. Ecol.*, **22**, 632–636. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01423.x
- Boyles, J. G., Boyles, E., Dunlap, R. K., Johnson, S. A., & Brack Jr, V. (2017). Long-term microclimate measurements add further evidence that there is no “optimal” temperature for bat hibernation. *Mamm. Biol.*, **86**, 9–16. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2017.03.003>
- Boyles, J. G., Johnson, J. S., Blomberg, A., & Lilley, T. M. (2020). Optimal hibernation theory. *Mamm Rev*, **50**, 91–100. doi: 10.1111/mam.12181
- Czenze, Z. J., Park, A. D., & Willis, C. K. R. (2013). Staying cold through dinner: cold-climate bats rewarm with conspecific but not sunset during hibernation. *J Comp Physiol B*, **183**, 859–866. DOI 10.1007/s00360-013-0753-4
- Czenze, Z. J., & Willis, C. K. R. (2015). Warming up and shipping out: arousal and emergence timing in hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *J Comp Physiol B*, **185**, 575–586. DOI 10.1007/s00360-015-0900-1
- Czenze, Z. J., Brigham, R. M., Hickey, A. J. R., & Parsons, S. (2017a). Cold and alone? Roost choice and season affect torpor patterns in lesser short-tailed bats. *Oecologia*, **183**, 1–8. DOI 10.1007/s00442-016-3707-1
- Czenze, Z. J., Jonasson, K. A., & Willis, C. K. R. (2017b). Thrifty females, frisky males: winter energetics of hibernating bats from a cold climate. *Physiol. Biochem. Zool.*, **90**(4), 502–511. DOI: 10.1086/692623
- Day, K. M., & Tomasi, T. E. (2014). Winter energetics of female Indiana bats *Myotis sodalis*. *Physiol. Biochem. Zool.*, **87**(1), 56–64. DOI: 10.1086/671563
- De Bruyn, L., Gyseling, R., Kirkpatrick, L., Rachwald, A., Apoznański, G., & Kokurewicz, T. (2021). Temperature driven hibernation site use in the Western barbastelle *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774). *Sci. Rep.*, **11**, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80720-4>
- Fasel, N. J., Kołodziej-Sobocińska, M., Komar, E., Zegarek, M., & Ruczyński, I. (2019). Penis size and sperm quality, are all bats grey in the dark? *Curr. Zool.*, **65**(6), 697–703. doi: 10.1093/cz/zoy094
- Festa, F., Ancillotto, L., Santini, L., Pacifici, M., Rocha, R., Toshkova, N., Amorim, F., Benítez-López, A., Domer, A., Hamidović, D., Kramer-Schadt, S., Mathews, F., Radchuk, V., Rebelo, H., Ruczynski, I., Solem, E., Tsoar, A., Russo, D., & Razgour, O. (2022). Bat responses to climate change: a systematic review. *Biol. Rev.*, early view, <https://doi.org/10.1111/brv.12893>
- Forrest, J. R. K. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Curr. Opin. Insect Sci.*, **17**, 49–54. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>
- Geiser, F. (2013). Hibernation. *Curr. Biol.*, **23**(5), R188–R193. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.01.062>
- Grigg, G. C., Beard, L. A., & Augée, M. L. (2004). The evolution of endothermy and its diversity in mammals and birds. *Physiol. Biochem. Zool.*, **77**(6), 982–997. <https://doi.org/10.1086/425188>
- Harvey, J. A., Heinen, R., Gols, R., & Thakur, M. P. (2020). Climate change-mediated temperature extremes and insects: From outbreaks to breakdowns. *Glob Change Biol*, **26**, 6685–6701. DOI: 10.1111/gcb.15377
- Hayman, D. T. S., Cryan, P. M., Fricker, P. D., & Dannemiller, N. G. (2017). Long-term video surveillance and automated analyses reveal arousal patterns in groups of hibernating bats. *Methods Ecol. Evol.*, **8**(12), 1813–1821. <https://doi.org/10.1111/mam.12181>

- org/10.1111/2041-210X.12823
- Hope, P. R., & Jones, G. (2012). Warming up for dinner: torpor and arousal in hibernating Natterer's bats (*Myotis nattereri*) studied by radio telemetry. *J. Comp. Physiol. B*, **182**, 569–578. DOI 10.1007/s00360-011-0631-x
- Humphries, M. M., Thomas, D. W., & Kramer, D. L. (2003). The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiol. Biochem. Zool.*, **76**(2), 165–179. <https://doi.org/10.1086/367950>
- Jonasson, K. A., & Willis, C. K. R. (2011). Changes in body condition of hibernating bats support the thrifty female hypothesis and predict consequences for populations with white-nose syndrome. *PLoS One*, **6**(6), e21061. doi:10.1371/journal.pone.0021061
- Jonasson, K. A., & Willis, C. K. (2012). Hibernation energetics of free-ranging little brown bats. *J. Exp. Biol.*, **215**(Pt 12), 2141–2149. doi:10.1242/jeb.066514
- Jones, G., & Rayner, J. M. V. (1988). Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool. Lond.*, **215**, 113–132. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb04888.x>
- Jones, G., & Teeling, E. C. (2006). The evolution of echolocation in bats. *Trends Ecol. Evol.*, **21**(3), 149–156. doi:10.1016/j.tree.2006.01.001.
- Keicher, L., Shipley, J. R., Komar, E., Ruczyński, I., Schaeffer, P. J., & Dechmann, D. K. N. (2022). Flexible energy-saving strategies in female temperate-zone bats. *J Comp Physiol B*, **192**(6), 805–814. doi:10.1007/s00360-022-01452-7
- Kim, S. S., Choi, Y. S., & Yoo, J. C. (2019). Regional differences in winter activity of hibernating greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*) from Korea. *J. Ecol. Environ.*, **43**, <https://doi.org/10.1186/s41610-018-0097-9>
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **1223**, 1–38. doi:10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x.
- Linton, D. M., & Macdonald, D. W. (2018). Spring weather conditions influence breeding phenology and reproductive success in sympatric bat populations. *J. Anim. Ecol.*, **87**(4), 1080–1090. doi:10.1111/1365-2656.12832.
- Loeb, S. C., & Winters, E. A. (2022). Changes in hibernating tricolored bat (*Perimyotis subflavus*) roosting behavior in response to white-nose syndrome. *Ecol. Evol.*, **12**(7), e9045. doi:10.1002/ece3.9045.
- McGuire, L. P., Fuller, N. W., Dzal, Y. A., Haase, C. G., Klüg-Baerwald, B. J., Silas, K. A., Plowright, R. K., Lausen, C. L., Willis, C. K. R., & Olson, S. H. (2021). Interspecific variation in evaporative water loss and temperature response, but not metabolic rate, among hibernating bats. *Sci Rep.*, **11**(1), 20759. doi:10.1038/s41598-021-00266-x.
- McGuire, L. P., Fuller, N. W., Dzal, Y. A., Haase, C. G., Silas, K. A., Willis, C. K. R., Olson, S. H., & Lausen, C. L. (2022). Similar hibernation physiology in bats across broad geographic ranges. *J Comp Physiol B*, **192**(1), 171–181. doi:10.1007/s00360-021-01400-x
- Meier, F., Grosche, L., Reusch, C., Runkel, V., van Schaik, J., & Kerth, G. (2022). Long-term individualized monitoring of sympatric bat species reveals distinct species- and demographic differences in hibernation phenology. *BMC Ecol Evol.*, **22**(1), 7. doi:10.1186/s12862-022-01962-6.
- Meyer, G. A., Senulis, J. A., Reinartz, J. A. (2016). Effects of temperature and availability of insect prey on bat emergence from hibernation in spring. *J. Mammal.*, **97**(6), 1623–1633. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw126>
- Mormann, B. M., & Robbins, L. W. (2007). Winter roosting ecology of eastern red bats in southwest Missouri. *J. Wildl. Manage.*, **71**, 213–217. <https://doi.org/10.2193/2005-622>
- Nagy, K. A., Girard, I. A., & Brown, T. K. (1999). Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annu. Rev. Nutr.*, **19**, 247–277. doi:10.1146/annurev.nutr.19.1.247
- Neuweiler, G. (2000). *The biology of bats* (Neuweiler, G., ed) Oxford University Press.
- Norquay, K. J. O., & Willis, C. K. R. (2014). Hibernation phenology of *Myotis lucifugus*. *J. Zool.*, **294**, 85–92. <https://doi.org/10.1111/jzo.12155>
- Orr, T. J. & Zuk, M. (2013). Does delayed fertilization facilitate sperm competition in bats? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **67**, 1903–1913. doi:10.1007/s00265-013-1598-2
- Park, K. J., Jones, G., & Ransome, R. D. (2000). Torpor, Arousal and Activity of Hibernating Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Funct. Ecol.*, **14**(5), 580–588. <http://www.jstor.org/stable/2656391>
- Prevéy, J., Vellend, M., Rüger, N., Hollister, R. D., Bjorkman, A. D., Myers-smith, I. H., Elmendorf, S. C., Clark, K., Cooper, E. J., Elberling, B., Fosaa, A. M., Henry, G. H. R., Høye, T. T., Jónsdóttir, I. S., Klanderud, K., Lévesque, E., Mauritz, M., Molau, U., Natali, S. M., ... Rixen, C. (2017). Greater temperature sensitivity of plant phenology at colder sites: implications for convergence across northern latitudes. *Glob. Change Biol.*, **23**, 2660–2671. <https://doi.org/10.1111/gcb.13619>
- Racey, P. A., & Entwistle, A. G. (2000). Life-history and reproductive strategies of bats. In *Reproductive Biology of Bats* (Crichton, E. G., & Krutzsch, P. H., eds) Academic Press, 363–414.
- Racey, P. A. (1979). The prolonged storage and survival of spermatozoa in Chiroptera. *J. Reprod. Fertil.*, **56**, 391–402. doi:10.1530/jrf.0.0560391
- Reeder, D. M., Frank, C. L., Turner, G. G., Meteyer, C. U., Kurta, A., Britzke, E. R., Vodzak, M. E., Darling, S. R., Stihler, C. W., Hicks, A. C., Jacob, R., Grieneisen, L. E., Brownlee, S. A., Muller, L. K., & Blehert, D. S. (2012). Frequent arousal from hibernation linked to severity of infection and mortality in bats with white-nose syndrome. *PloS one*, **7** (6), e38920. <https://doi.org/10.1371/journal>

- pone.0038920
- Ruf, T., & Geiser, F. (2015). Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biol. Rev.*, **90**(3), 891–926. <https://doi.org/10.1111/brv.12137>
- Shen, Y. Y., Liang, L., Zhu, Z. H., Zhou, W. P., Irwin, D. M., & Zhang, Y. P. (2010). Adaptive evolution of energy metabolism genes and the origin of flight in bats. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **107**(19), 8666–8671. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912613107>
- Siemers, B. M., & Schnitzler, H. U. (2004). Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature*, **429**(6992), 657–661. <https://doi.org/10.1038/nature02547>
- Speakman, J. R., & Thomas, D. W. (2003). Physiological ecology and energetics of bats. In *Bat Ecology* (Kunz, T. H., & Fenton, M. B., eds), University of Chicago Press, 430–490.
- Stawski, C. (2012). Comparison of Variables of Torpor Between Populations of a Hibernating Subtropical/Tropical Bat at Different Latitudes. In *Living in a Seasonal World* (Ruf, T., Bieber, C., Arnold, W., & Millesi, E. eds), Springer, 99–108.
- Stawski, C., Willis, C. K. R., & Geiser, F. (2014). The importance of heterothermy in bats. *J. Zool.*, **292**, 86–100. <https://doi.org/10.1111/jzo.12105>
- Swift, S., & Racey, P. (2002). Gleaning as a foraging strategy in Natterer's bat *Myotis nattereri*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **52**, 408–416. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0531-x>
- Taylor, L. R. (1963). Analysis of the Effect of Temperature on Insects in Flight. *J. Anim. Ecol.*, **32**(1), 99–117. <https://doi.org/10.2307/2520>
- Thomas, D. W., Fenton, M. B., & Robert M. R. Barclay. (1979). Social Behavior of the Little Brown Bat, *Myotis lucifugus*: I. Mating Behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6** (2), 129–136. <http://www.jstor.org/stable/4599268>
- Thomas, D. W., Dorais, M., & Bergeron, J.-M. (1990). Winter Energy Budgets and Cost of Arousals for Hibernating Little Brown Bats, *Myotis lucifugus*. *J. Mammal.*, **71** (3), 475–479. <https://doi.org/10.2307/1381967>
- Turbill, C., Bieber, C., & Ruf, T. (2011). Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. *Proc. Biol. Sci.*, **278** (1723), 3355–3363. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0190>
- Verant, M. L., Boyles, J. G., Waldrep, W., Jr, Wibbelt, G., & Blehert, D. S. (2012). Temperature-dependent growth of *Geomyces destructans*, the fungus that causes bat white-nose syndrome. *PloS one*, **7**(9), e46280. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046280>
- Warnecke, L., Turner, J. M., Bollinger, T. K., Lorch, J. M., Misra, V., Cryan, P. M., Wibbelt, G., Blehert, D. S., & Willis, C. K. (2012). Inoculation of bats with European *Geomyces destructans* supports the novel pathogen hypothesis for the origin of white-nose syndrome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **109** (18), 6999–7003. <https://doi.org/10.1073/pnas.1200374109>
- Webb, P. I., Speakman, J. R., & Racey, P. A. (1996). How hot is a hibernaculum? A review of the temperatures at which bats hibernate. *Can. J. Zool.*, **74**(4), 761–765. <https://doi.org/10.1139/z96-087>
- Wells, C. P., Barbier, R., Nelson, S., Kanaziz, R. and Aubry, L. M. (2022). Life history consequences of climate change in hibernating mammals: a review. *Ecography*, **2022**, e06056. <https://doi.org/10.1111/ecog.06056>
- Whitaker, J. O., Rose, R. K., & Padgett, T. M. (1997). Food of the Red Bat *Lasiurus borealis* in Winter in the Great Dismal Swamp, North Carolina and Virginia. *Am. Mid. Nat.*, **137**(2), 408–411. <https://doi.org/10.2307/2426862>
- Willis, C. K. R. (2017). Trade-offs Influencing the Physiological Ecology of Hibernation in Temperate-Zone Bats. *Integr. Comp. Biol.*, **57** (6), 1214–1224. <https://doi.org/10.1093/icb/ixc087>
- 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. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.*, **1047**(4), 828–840. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.06.039>

