

MICHAŁ WOJCIECHOWSKI

*Zakład Fizjologii Zwierząt
Instytut Biologii Ogólnej i Molekularnej
Uniwersytet im. M. Kopernika
Gagarina 9, 87-100 Toruń
e-mail: mwojc@biol.uni.torun.pl*

ODRĘTWIENIE JAKO SPOSÓB NA ŻYCIE. O STRATEGIACH ADAPTACYJNYCH NIETOPERZY OWADOŻERNYCH

Zmienność sezonowa, czyli następce występowanie po sobie okresów sprzyjających i niesprzyjających warunków środowiska, to cecha charakterystyczna klimatu umiarkowanego. Okresem krytycznym dla niemal wszystkich organizmów żywych jest zima, kiedy temperatura otoczenia nierzadko spada poniżej 0°C, a zasoby pokarmowe osiągają poziom krytyczny. Szczególnie narażonymi na niekorzystny wpływ środowiska w tym okresie wydają się być zwierzęta stałocieplne (ptaki i ssaki), które w obliczu niskiej temperatury otoczenia zmuszone są do utrzymywania wysokiej temperatury ciała (na poziomie około 33 — 40°C) kosztem podwyższonego tempa metabolizmu, przy znacznie ograniczonym dopływie energii, w postaci pokarmu, ze środowiska. Im zaś mniejsze zwierzę, tym koszt utrzymania stałocieplności, a tym samym koszt przeżycia, wzrasta. Jest to związane ze wzrostem tzw. powierzchni względnej (stosunek powierzchni do masy ciała), przez którą tracone jest ciepło z organizmu (SCHMIDT-NIELSEN 1997). Między innymi, wskutek tego, względne tempo metabolizmu (przeliczone na jednostkę masy ciała zwierzęcia) wzrasta wraz ze spadkiem masy ciała. Koszty przeżycia zwierzęcia stałocieplnego zimą wzrastają tym bardziej, im trudniejszy staje się zdobycie pożywienia, czyli im trudniejszy jest dopływ energii do organizmu. W najtrudniejszej sytuacji wydają się być zwierzęta owadożerne, gdyż dostępność ich pokarmu (organizmy zmiennotieplne) podczas okresów długotrwałego ochłodzenia spada niemal do zera.

Wobec powyższego, logicznym staje się obniżenie, o ile to możliwe, kosztów przeżycia organizmu w obliczu niesprzyjających warunków środowiska. Istnieją trzy główne strategie adaptacyjne zwierząt stałocieplnych angażowane wobec niesprzyjających warunków środowiska. Po pierwsze, jest to zmiana środowiska życia na bardziej korzystne, gdzie koszt utrzymania stałocieplności będzie niższy (ze względu na wyższą temperaturę otoczenia oraz większą dostępność pokarmu) — czyli migracje. Po drugie, pozostanie na tym samym terenie, obniżając koszt utrzymania wysokiej, niemal niezminionej temperatury ciała, np. poprzez zwiększenie izolacji cieplnej organizmu, zmniejszenie rozmiarów ciała, gromadzenie pokarmu. Trzeci sposób to pozorne zaniechanie stałocieplności, redukcja tempa metabolizmu, a za tym obniżenie temperatury ciała oraz aktywności, czyli odrętwienie (SPEAKMAN i ROWLAND 1999). Zdolność zwierząt endotermicznych (korzystających z ciepła metabolicznego do utrzymania stałej, wysokiej temperatury ciała) do okresowego (dobowego bądź sezonowego) zapadania w stany odrętwienia nazywa się heterotermią (przemiennotieplnością).

Zwierzętami, które w sposób wyjątkowy i najbardziej efektywny korzystają z tej zdolności wydają się być nietoperze, szczególnie zaś nietoperze owadożerne klimatu umiarkowanego. Ze względu na powszechność występowania u nich stanów odrętwień, tak w cyklu dobowym, jak i sezonowym, są one niejako zwierzętami modelowymi dla badania mechanizmów odpowiedzialnych za indukcję oraz przebieg torporu dobowego oraz hibernacji.

NIETOPERZE — KRÓTKA CHARAKTERYSTYKA RZĘDU

Nietoperze (Chiroptera) są drugim pod względem zasobności w gatunki (968) i niezwykle zróżnicowanym rzędem gromady ssaków. Można wśród nich znaleźć gatunki o masie ciała nie przekraczającej 1,5 g i rozpiętości skrzydeł około 15 cm (*Craseonycteris thonglongyai*) oraz takie, których masa ciała dochodzi do 1,5 kg, zaś skrzydła mają rozpiętość około 2 m (*Pteropus giganteus*) (NOWAK 1997). Dietę gatunków klimatu umiarkowanego stanowią niemal wyłącznie owady. Również wśród gatunków tropikalnych i subtropikalnych nie brak owadożerców, jednakże zróżnicowanie ich diety jest znacznie większe. Występują tam gatunki roślinożerne o różnych specjalizacjach pokarmowych, drapieżne — polujące na drobne kręgowce oraz 3 gatunki wampirów (z rodzajów *Desmodus*, *Diaemus* i *Diphylla*) żywiących się krwią kręgowców. Mimo, iż dostępność pokarmu nietoperzy tropików i subtropików nie podlega tak drastycznym zmianom jak w przypadku diety nietoperzy klimatu umiarkowanego, mają one zdolność do zapadania w odrętwienie celem redukcji kosztów przeżycia (AUDET i THOMAS 1997, GENOUD 1993, COBURN i GEISER 1996).

Nietoperze występujące w klimacie umiarkowanym to wyłącznie przedstawiciele podrzędu Microchiroptera. Należą one do dwóch rodzin: mroczkowatych Vespertilionidae i podkowcowatych Rhinolophidae. Są one wyłącznie owadożerne, zaś ich masa ciała mieści się w granicach 4,5 – 30g, z wyjątkiem borowca ol-

brzymiego, *Nyctalus lasiopterus*, który osiąga nawet 80g (NOWAK 1997, KOWALSKI i RUPRECHT 1984, RANSOME 1990).

Jedyną formą pokarmu dostępną dla nietoperzy owadożernych, prócz nielicznych wyjątków, są aktywnie latające formy imaginalne owadów. Ponadto, w związku z wysokim kosztem energetycznym lotu nietoperza (KURTA i współaut. 1987, SPEAKMAN i RACEY 1991, THOMAS i SUTHERS 1972) i niską wartością energetyczną tego pokarmu (ALTRINGHAM 1996, McNAB 1982), dieta owadzia staje się niezwykle kosztownym sposobem na życie. Tym bardziej, iż spadek dostępności pokarmu (zmiennocieplne owady) jest skorelowany ze spadkiem temperatury otoczenia, tak w rytmie dobowym (również podczas miesięcy letnich), jak i sezonowym. W związku z niewielkimi rozmiarami nietoperzy staje się to dodatkowym czynnikiem ujemnie wpływającym na ich bilans energetyczny. Stąd też, przy ograniczonym dopływie energii (pokarmu), nieopłacalnym staje się utrzymywanie wysokiego tempa metabolizmu, a co za tym idzie, wysokiej temperatury ciała i aktywności wobec niekorzystnych warunków środowiska. Szczególnie w obliczu możliwości, jakie daje tym zwierzętom przemiennocieplność. Nietoperze są więc w szczególny sposób predestynowane do tego, by w pewnych okresach doby, bądź roku, „zaprzestać termoregulacji”, obniżyć tempo metabolizmu i w ten sposób zredukować koszty przeżycia w niesprzyjającym środowisku.

ODRĘTWIENIA — REAKCJA NA BRAK POKARMU CZY NA TEMPERATURĘ OTOCZENIA?

Torpor, jako zjawisko fizjologiczne, opisywany jest jako stan braku aktywności i zredukowanej pobudliwości na bodźce (np. w czasie hibernacji, hipotermii lub estywacji) (*Glossary of Terms for Thermal Physiology*). Związany jest on z redukcją tempa metabolizmu oraz obniżeniem temperatury ciała do wartości bliskich temperaturze otoczenia, jednakże przewyższających ją o około 1–2°C. Torpor dobowy to stan odrętwienia występujący w cyklu dobowym, zwykle poza okresem hibernacyjnym, z którego wybudzenia związane są z czasem rozpoczęcia przez nietoperze aktywności żerowiskowej (raz bądź dwa razy na dobę). Ze względu na okres występowania nazywany jest niekiedy torporem letnim (ang. summer torpor) (RANSOME 1990). Hibernacja zaś, to stan długotrwałego odrętwienia, przerywanego krótkotrwałymi okresami aktywności, podczas których temperatura ciała

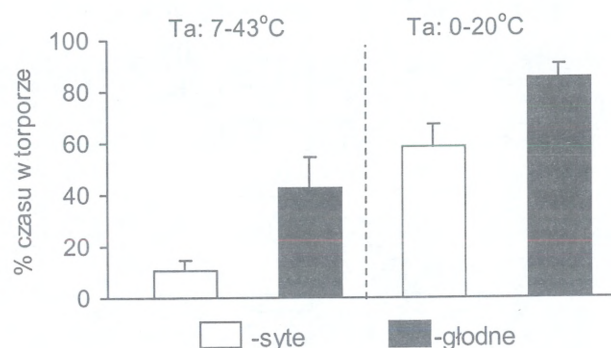
zwierzęcia powraca do poziomu eutermii. Ograniczona jest w swoim występowaniu wyłącznie do miesięcy zimowych. Ów stan odrętwienia zwany jest również torporem hibernacyjnym. Podczas jego trwania wybudzenia w cyklu dobowym są zahamowane, zaś jeden jego epizod może trwać od 2 do ponad 80 dni (BRACK i TWENTE 1985, TWENTE i współaut 1985). Od torporu dobowego, prócz długości, różni się on również stopniem zachodzących zmian. Wskutek tego, iż zachodzi on w niższej temperaturze otoczenia, tempo metabolizmu oraz temperatura ciała mogą być zredukowane do wartości niższych niż w okresie pozahibernacyjnym (GEISER i RUF 1995, RANSOME 1990). W rezultacie oszczędności, jakich dokonuje zwierzę zapadając w hibernację, są większe niż podczas torporu dobowego (BERGER 1984).

Jak już wspomniałem, nietoperze owadożerne klimatu umiarkowanego wydają się być zwierzętami, w sposób wyjątkowy i najbardziej efektywny, korzystającymi z możliwości jakie daje heterotermia. Ze względu na zdolność zapadania w stany odrętwienia, zwierzęta heterotermiczne zostały podzielone na trzy grupy (JANSKÝ 1965). W tej klasyfikacji nietoperze zostały ujęte w pierwszej grupie, czyli tych zwierząt, u których do wywołania odrętwienia wystarcza niekorzystny wpływ środowiska, bez konieczności uprzedniej aklimacji. Oznacza to, iż bez względu na porę roku zdolne są one do obniżenia tempa metabolizmu i temperatury ciała celem oszczędności energetycznych.

Wiadomym jest, iż na wystąpienie (wywołanie) stanu odrętwienia u zwierząt przemienociepnych istotny, jeśli nie zasadniczy, wpływ mają warunki środowiska. Wśród nich największe znaczenie przypisuje się obniżonej dostępności pokarmu oraz niskiej temperaturze otoczenia (RUF i współaut. 1993). Czasami jednak trudno jest jednoznacznie odpowiedzieć na pytanie, który z wymienionych czynników odgrywa większą rolę w wywołaniu odrętwienia.

Podczas badań nad występowaniem torporu dobowego oraz nad czynnikami determinującymi aktywność nietoperzy w warunkach naturalnych (AUDET i FENTON 1988, GRINEVITCH i współaut. 1995, HAMILTON i BARCLAY 1994, O'DONNELL 2000) stwierdzono, iż poniżej określonej temperatury otoczenia nietoperze bądź to całkowicie rezygnują z aktywności żerowiskowej, bądź też ograniczają ją do niezbędnego minimum. Staje się to tym bardziej oczywiste, jeśli weźmiemy pod uwagę wspomniany już fakt, iż owadożerność nietoperzy klimatu umiarkowanego w niskiej temperaturze otoczenia jest niezwykle kosztownym sposobem na życie. Stąd też, możliwości jakie daje heterotermia mają niezwykle istotne znaczenie z punktu widzenia bilansu energetycznego zwierzęcia. Obserwacje te potwierdzają również badania laboratoryjne nad zależnością występowania stanów odrętwienia od dostępności pokarmu i warunków termicznych środowiska. W trakcie przeprowadzonych w naszym laboratorium badań nad czynnikami indukującymi torpor u nietoperzy owadożernych (WOJCIECHOWSKI i współaut. 2000), stwierdziliśmy iż obniżenie temperatury otoczenia powodowało większą częstotliwość zapadania w stany odrętwienia oraz większą redukcję aktywności, niż pozbawienie pokarmu w otoczeniu o stosunkowo wysokiej temperaturze (Ryc. 1). Pozornie do nieco innego wniosku mogą prowadzić wyniki badań nad wpływem dostępności pokarmu na aktywność australijskiego nietoperza owadożernego *Nyctophilus geoffroyi* (ELLIS i

współaut. 1991). Stwierdzono w nich, iż niezależnie od obniżonej temperatury otoczenia, zapewnienie nietoperzom dostępu do pokarmu *ad libitum* sprawi, iż pozostaną one wysoce aktywne w ciągu doby, w przeciwieństwie do osobników zapadających w torpor wskutek ograniczenia pokarmu. Jednakże wyniki te nie przeczą tezie o istotnym wpływie temperatury otoczenia na wywołanie torporu u nietoperzy owadożernych. Analizując bowiem uzyskane przez tych



Ryc. 1. Zmiany w czasie spędzonym przez nietoperze z gatunku *Myotis myotis* w torporze (temperatura ciała °C) w różnych warunkach termicznych doświadczania w zależności od dostępności pokarmu.

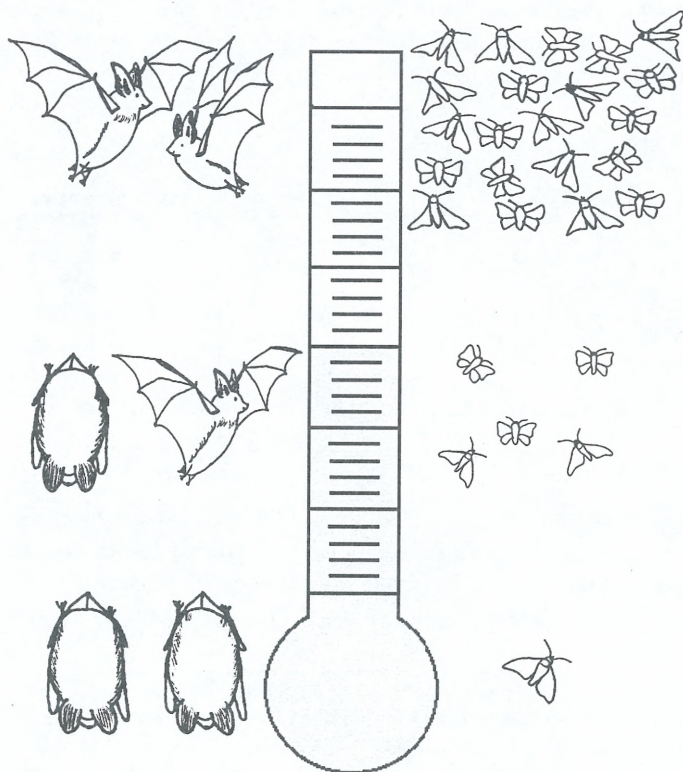
Zwraca uwagę fakt, iż nietoperze syte, znajdujące się w chłodniejszym otoczeniu spędzały więcej czasu w torporze niż osobniki pozbawione pokarmu w cieplejszym otoczeniu. (Według: WOJCIECHOWSKIEGO i współaut. 2000.)

autorów dane dotyczące rocznych zmian tempa przemiany materii (uzyskane z wykorzystaniem techniki podwójnie znakowanej wody) łatwo można zauważyć, iż w miesiącach zimowych, gdy temperatura otoczenia była niższa, również wśród nietoperzy z grupy kontrolnej (pokarm *ad lib.*) obserwowano znaczący spadek średniego dziennego tempa metabolizmu. Stąd też wydaje się wysoce prawdopodobnym, iż również te nietoperze, celem oszczędności energetycznych, wykorzystywały odrętwienia w cyklu dobowym. Podwyższona dostępność pokarmu, rekompensująca koszty termoregulacji w niskiej temperaturze otoczenia, mogła powodować wzmożoną ich aktywność żerowiskową i przez to w sposób znaczący podnosić dzienne tempo metabolizmu w stosunku do grupy eksperymentalnej jednocześnie nie wykluczając wystąpienia torporu. Podobne zjawisko obserwować można również wśród nietoperzy klimatu umiarkowanego, analizując zjawisko żerowania w okresie hibernacyjnym. Jednakże kwestia ta będzie przedmiotem dokładniejszej dyskusji przy okazji omawiania hibernacji nietoperzy.

Przedstawione powyżej wyniki badań terenowych oraz prac laboratoryjnych wskazują, iż

w warunkach naturalnych to temperatura otoczenia będąca czynnikiem determinującym

(Ryc. 2). Dzięki temu nietoperze mogą w znacznym stopniu redukować dobowe wydatki ener-



Ryc. 2. Temperatura otoczenia jest czynnikiem determinującym aktywność owadów a zarazem wystąpienie odrętwień u nietoperzy.

Granice temperatur otoczenia, przy których nietoperze pozostają aktywne bądź zapadają w odrętwienie, są płynne i zależą od wielu czynników, z których najważniejszym jest sezon. Zimą nietoperze potrafią być wysoce aktywne nawet przy temperaturze niewiele przekraczającej 10°C, podczas gdy latem przy tej temperaturze często rezygnują z aktywności łowieckiej. (Rysunek: M. Jefimow)

aktywność owadów, a więc dostępność pokarmu, modyfikuje aktywność nietoperzy, a tym samym indukuje wystąpienie u nich torporu

getyczne nie ponosząc tym samym kosztów nieefektywnego żerowania w obliczu znacznie obniżonej dostępności pokarmu.

TORPOR DOBOWY — CZY ZAWSZE OPŁACALNY?

Mimo niewątpliwych korzyści energetycznych jakie daje zwierzętom przemiennocieplnym wykorzystywanie stanów odrętwień, może dojść do paradoksalnej sytuacji, kiedy to torpor, w szczególności krótkotrwały (dobowy), stanie się procesem niekorzystnym, tak z energetycznego, jak i z ekologicznego punktu widzenia.

Mimo, iż podczas torporu, tak dobowego, jak i hibernacyjnego, następuje znaczne obniżenie tempa metabolizmu (w stosunku do przemiany podstawowej odpowiednio o około 70 i 95%; GEISER i RUF 1995), to koszty powrotu do stanu normalnej, eutermicznej aktywności, mogą czasem przewyższyć oszczędności poczynione podczas odrętwienia. Budzący się z odrętwienia hibernacyjnego nietoperz wydatkuje prawie trzystukrotnie więcej energii niż gdyby w tym

samym czasie pozostawał w torporze (THOMAS i współaut. 1990). Stąd też, aby odrętwienie było opłacalne, ilość energii, zaoszczędzonej podczas odrętwienia musi przewyższyć ilość energii wydatkowanej na powrót do stanu eutermii. Wskazuje to, iż czas jaki zwierzę spędzi w torporze w danej temperaturze musi być odpowiednio długi. Ponadto, im większa masa podgrzewanego obiektu (w tym przypadku, powracającego do stanu eutermii zwierzęcia), tym więcej czasu należy przeznaczyć na jego ogrzanie oraz więcej energii należy w tym celu wydatkować. Prawdopodobnie z tego powodu masa ciała zwierząt wykorzystujących jako strategię oszczędnościową krótkotrwały, dzienny torpor nie przekracza 100 g (GEISER i RUF 1995). Dlatego też, niewielka masa większości owadożernych

nietoperzy klimatu umiarkowanego (4,5–30g) stawia je w wyjątkowo korzystnym położeniu jeśli chodzi o wykorzystywanie odrętwień jako strategii adaptacyjnej w obliczu niesprzyjających warunków środowiska — tak w cyklu dobowym, jak i sezonowym.

Jednakże jak wspomniałem, nie tylko względy energetyczne mogą decydować o opłacalności odrętwień.

Wiosna oraz lato to dla nietoperzy, jak i dla wielu innych gatunków zwierząt, okres ciąży oraz wychowywania młodych. W przypadku nietoperzy klimatu umiarkowanego (gatunków hibernujących) okres reprodukcyjny wydaje się być o tyle istotnym, iż jego długość determinuje czas trwania jesiennego okresu przygotowania do hibernacji, czyli czas przedhibernacyjnego gromadzenia tłuszczu. W przypadku samic nietoperzy oraz ich potomstwa, zbyt długi okres reprodukcyjny (opóźniony poród, przedłużony okres karmienia młodych) może doprowadzić do niedostatecznego przygotowania się do hibernacji, a tym samym do znacznego obniżenia ich wartości przystosowawczej (ang. fitness) poprzez podniesienie ich śmiertelności w czasie zimy (GRINEVITCH i współaut. 1995).

Niska, wywołująca torpor temperatura otoczenia w znaczący sposób wydłuża ciążę, przez co opóźnia poród u nietoperzy owadożernych (RACEY 1982, ZAHN 1999). Należy przypuszczać, iż wskutek wystąpienia okresów torporu (obniżonego tempa metabolizmu) u karmiącej samicy, rozwój noworodka może być również znacznie wydłużony. Stąd też, Kunz, Kurta i współpracownicy zaproponowali hipotezę mówiącą, iż samice nietoperzy, o ile to możliwe, będą unikać angażowania torporu dobowego umożliwiającego znaczne, lecz krótkotrwałe, oszczędności energetyczne, jednakże podnoszące w sposób istotny ich koszty przystosowania, poprzez wydłużenie ciąży. Hipotezę tę potwierdzają wyniki serii badań przeprowadzonych przez tych autorów na północnoamerykańskim gatunku *Myotis lucifugus* (KURTA 1985, KURTA i współaut. 1987, KURTA i KUNZ 1988). Analizując zmiany w tempie metabolizmu zwierząt świeżo odłowionych ze środowiska, autorzy ci stwierdzili, iż torpor dobowy nie jest, jak dotychczas sądzono, strategią powszechnie wykorzystywaną przez nietoperze podczas dziennego spoczynku, lecz jest niejako ostatecznością, z której zwierzęta te korzystają podczas przedłużających się okresów niesprzyjającej pogody, przy znacznie zredukowanej dostępności pokarmu (KURTA 1990). Jednakże nawet w tych warunkach środowiska samice redukują koszty związane z wykorzystaniem torporu poprzez tworzenie zgrupowań oraz wykorzystanie wzrastającej w ciągu dnia

temperatury otoczenia podczas wybudzenia z torporu. Hipotezę tę potwierdza też zjawisko grupowania się samic w okresie rozrodczym w swoiste „superorganizmy termoregulacyjne”, zwane koloniami rozrodczymi, dochodzące w swych rozmiarach nawet do 20 milionów osobników, np. *Tadarida brasiliensis* (patrz: ALTRINGHAM 1996). Dzięki tworzeniu zgrupowań samice ograniczają powierzchnię utraty ciepła z organizmu do otoczenia, a przez to w znaczny sposób ograniczają koszty utrzymania stałej, wysokiej temperatury ciała (KURTA 1985).

Według powyższej hipotezy zasada ta miała by również dotyczyć samców, ze względu na wysokie koszty energetyczne stosunkowo długiej, w porównaniu z innymi ssakami, spermatogenezy (KURTA i KUNZ 1988). By zapewnić sobie sukces reprodukcyjny, a tym samym podnieść swoją wartość przystosowawczą, miałyby one ograniczać występowanie odrętwień w cyklu dobowym, jak najdłużej utrzymując wysoką temperaturę ciała, również poza okresami nocnej aktywności (KURTA i KUNZ 1988). Miałyby to zapewnić ciągły, niezakłócony zredukowanym tempem metabolizmu oraz obniżoną temperaturą ciała, przebieg spermatogenezy. Istotnie, byłoby to możliwe, jednakże, w przeciwieństwie do samic, w przypadku samców nietoperzy brak jakichkolwiek dodatkowych dowodów potwierdzających taką strategię. Jedynie sporadycznie stwierdzano obecność samców pośród kolonii samic, zaś tworzenie przez nie nielicznych zgrupowań udokumentowane jest jedynie dla kilku gatunków (KOWALSKI 2000). Stąd, biorąc pod uwagę wcześniejsze doniesienia na temat powszechności występowania torporu u nietoperzy w okresie letnim (AUDET i FENTON 1988), postanowiono zweryfikować hipotezę proponowaną przez Kurtę i współpracowników, iż angażowanie torporu dobowego jest swoistą ostatecznością w obliczu drastycznych zmian w dostępności pokarmu.

Przyczyną braku torporu u badanego przez Kurtę *Myotis lucifugus* mógł być stres, jakiego doświadczały te zwierzęta w związku z przeniesieniem do warunków laboratoryjnych (GRINEVITCH i współaut. 1995). Wskazują na to badania telemetryczne (a więc niestresujące) temperatury ciała wolnożyjących nietoperzy. Stwierdzono w nich, iż wykorzystanie torporu jako strategii oszczędzania energii, tak w przypadku samic (ciężarnych oraz karmiących), jak i samców, jest zjawiskiem znacznie bardziej powszechnym, niż należałoby przypuszczać na podstawie badań i hipotezy Kurty oraz współpracowników (GRINEVITCH i współaut. 1995, HAMILTON i BARKLEY 1994, HICKEY i FENTON 1996). Jednakże istotnym jest, iż mimo tych rozbież-

ności potwierdzono, że znaczne wydatki energetyczne ponoszone przez samice *Eptesicus fuscus* w związku z reprodukcją (ciąża i laktacja), w znaczny sposób wpływają na wzorzec ich aktywności dobowej oraz na wykorzystanie przez nie torporu dobowego. Potwierdzono tym samym wcześniejsze obserwacje (AUDET i FENTON 1988), że torpor, mimo iż pozornie niekorzystny, wykorzystywany jest przez samice w znacznie większym stopniu niż twierdzili to Kurta wraz ze współpracownikami. Stwierdzono, iż samice znacznie rzadziej zapadają w odrętwienie niż samce, a obniżenie temperatury ciała w czasie torporu (będące zarazem wskaźnikiem redukcji tempa metabolizmu) jest w ich przypadku mniejsze. Ponadto, przy obniżonej temperaturze otoczenia, samice znacznie rzadziej, w porównaniu z samcami, rezygnują z aktywności łowieckiej na rzecz oszczędności energetycznych jakie daje torpor. Zaobserwowano, iż gdy temperatura otoczenia o zachodzie słońca spadała poniżej 12°C, samce całkowicie rezygnowały z żerowania zapadając w odrętwienie, podczas gdy większość samic utrzymywała aktywność łowiecką na niemal niezmiennym poziomie (GRINEVITCH i współaut. 1995). Mimo, iż zmiany temperatury ciała podczas odrętwień u samic były znacznie mniejsze niż u samców, należy sądzić iż oszczędności dokonywane podczas tych płytkich epizodów torporu są znaczne. Wynikać to może z kilku przyczyn. Po pierwsze, samice grupując się w superorganizm, jakim jest kolonia rozrodcza, znacznie obniżają koszty utrzymania wyższej temperatury ciała niezbędnej dla prawidłowego rozwoju płodu (patrz: KURTA 1985). Po drugie, wybierając na schronienie dla kolonii rozrodczej odpowiednio usytuowane i ciepłe kryjówki (w przeciwieństwie do samców wybierających raczej chłodniejsze schronienia), również zmniejszają koszty termoregulacji (HAMILTON i BARKLEY 1994). Po trzecie, oszczędności energetyczne dokonywane podczas nawet niewielkiego obniżenia różnicy między temperaturą ciała a temperaturą otoczenia mogą być znaczne (STUDIER 1981), przez co również powiększają oszczędności wynikające z nawet bardzo płytkiego torporu. Po czwarte, samice nietoperzy pasywnie podporządkowując się wzrostowi temperatury otoczenia w kolonii rozrodczej, zgodnie z jej dziennym rytmem zmian, w sposób znaczący obniżają koszty powrotu do stanu eutermii (KURTA 1990, LOVEGROVE i współaut. 1999).

Jak wynika z powyższego, oszczędności poczynione wskutek nawet niewielkiego obniżenia temperatury ciała u zapadających w odrętwienie samic mogą być dość znaczne. Te z kolei mogą zostać wykorzystane celem utrzymania

niemal niezmiennionej aktywności żerowskiej podczas nocy, co zapewniłoby stały dopływ energii koniecznej dla rozwoju płodu, bądź wykarmienia noworodka. Utrzymywanie przez ciężarne i karmiące samice wysokiej aktywności żerowskiej, nawet podczas niekorzystnych warunków środowiska, jest niewątpliwie skutkiem wymagań, jakie stawia przed nimi reprodukcja. Lecz i tu nietoperze wydają się być doskonale przystosowanymi do takiej sytuacji. Gdy dostępność pokarmu jest niższa niż normalnie, zwierzęta te zaczynają wykorzystywać większą przestrzeń celem uzyskania większej ilości owadów (HICKEY i FENTON 1996). I paradoksalnie, odbywa się to bez większych nakładów energetycznych ze strony nietoperza. Wprawdzie lot jest procesem wymagającym znacznych nakładów energetycznych w jednostce czasu (w stosunku do podstawowej przemiany materii), jednakże pozwala on na pokonywanie względnie dużych dystansów w stosunkowo krótkim czasie, a przez to, niewielkim kosztem. Stąd też zysk energetyczny z żerowania na większym obszarze może być dość znaczny, nawet przy ograniczonej dostępności pokarmu, szczególnie w przypadku aktywnej reprodukcyjnie samicy (HICKEY i FENTON 1996).

Jak wspomniałem, badania terenowe niemal całkowicie obaliły również hipotezę o unikaniu torporu dobowego przez samce, co miało być rezultatem wysokiego kosztu długotrwałej spermatogenezy. Zaobserwowano, iż samce korzystają z torporu znacznie częściej niż samice, odrętwienie w ich przypadku jest głębsze oraz, iż u samców trwa ono znacznie dłużej niż u samic (GRINEVITCH i współaut. 1995). Na podstawie tych obserwacji stwierdzono, iż to właśnie długotrwała spermatogeneza stanowi przystosowanie ewolucyjne samców nietoperzy do powszechnego wykorzystywania przez nie torporu dobowego w obliczu niesprzyjających warunków środowiska. Tym bardziej, iż samce wydają się aktywnie unikać zgrupowań oraz stosunkowo ciepłych schronień, wymuszających utrzymywanie odpowiednio wysokiego tempa metabolizmu (HICKEY i FENTON 1996). Dzięki temu, iż trwa ona znacznie dłużej niż u innych ssaków, możliwy jest prawidłowy przebieg wszystkich niezbędnych dla wytworzenia nasienia procesów, mimo okresowego ich spowolnienia wskutek zapadnięcia w torpor.

Pomimo istnienia czynników mogących decydować o nieopłacalności stanów krótkotrwałych odrętwień dla zwierząt heterotemicznych, nietoperze klimatu umiarkowanego, dzięki odpowiednim zachowaniom i adaptacjom w niekorzystnych warunkach środowiska, nie tylko są w stanie zapewnić sobie odpowiednie oszczęd-

ności energetyczne, ale również utrzymywać wysoką wartość przystosowawczą stosunkowo niskim kosztem, czym potwierdzają swoją wy-

jątkowość w wykorzystywaniu torporu dobowego.

HIBERNACJA NIETOPERZY — JAK PRZETRWAĆ ZIMĘ

Jak wspomniałem, zima jest dla nietoperzy owadożernych okresem krytycznym. Dostępność pokarmu w tym czasie spada niemal do zera, zaś koszty utrzymania eutermii w okresach śródhibernacyjnej aktywności znacznie wzrastają wskutek bardzo niskiej temperatury otoczenia.

Zapasy energii zgromadzonej podczas jesiennego przygotowania do hibernacji (tzw. otluszczenia przedhibernacyjnego) muszą być więc na tyle duże, by zapewnić im przetrwanie.

Późnym latem oraz jesienią, gdy młode są już samodzielne, nietoperze rozpoczynają sezon godowy połączony z jednoczesnym gromadzeniem rezerw energetycznych na zimę (ALTRINGHAM 1996). Proces ten związany jest ze znaczną redukcją dziennych wydatków energetycznych nietoperza, coraz częściej zapadającego w torpor dobowy, przy jednoczesnym utrzymywaniu normalnej, nocnej aktywności łowieckiej. Podczas przedhibernacyjnego otluszczenia nietoperze są w stanie znacznie szybciej przybierać na wadze, niż ma to miejsce latem (KRZANOWSKI 1961). Należy przypuszczać, iż istotną rolę odgrywają w tym procesie zmiany behawioralne (SPEAKMAN i ROWLAND 1999). W okresie jesiennego otluszczenia, nietoperze przenoszą się z letnich, często niestabilnych termicznie kryjówek do schronień zapewniających im stosunkowo niską, lecz stabilną temperaturę otoczenia, w których warunki klimatyczne częstokroć przypominają miejsca hibernacji. Schronienia te nazwane zostały przez KRZANOWSKIEGO (1961) „stacjami pośrednimi” w wędrówce nietoperzy pomiędzy schronieniami letnimi a miejscami hibernacji. Dzięki panującym tam warunkom, nietoperze są w stanie znacznie obniżyć tempo metabolizmu oraz temperaturę ciała zapadając w ciągu dnia w stany głębokiego odrętwienia. Podczas badań laboratoryjnych stwierdzono, iż tendencja do wyboru chłodniejszych schronień w okresie poprzedzającym hibernację ma charakter endogenny oraz następuje w odpowiedzi na roczne zmiany długości dnia i nocy (BROWN i BERNARD 1994, SPEAKMAN i ROWLAND 1999). Prawdopodobnie, to właśnie dzięki zmianom w wyborze dziennych schronień dorosłe nietoperze owadożerne są zdolne do zwiększenia masy ciała nawet o ponad 30% w stosunku do wartości obserwowanych latem (KUNZ i współaut. 1998, KRZANOWSKI 1961, RANSOME 1990). Bada-

nia tempa metabolizmu gacka brunatnego w zależności od temperatury otoczenia, na jaką nietoperze te były eksponowane, dowiodły iż poprzez wybór schronień o temperaturze otoczenia 7°C, redukowały one energetyczny koszt przebywania w schronieniu dziennym o temperaturze 30°C o około 1/3 (SPEAKMAN i ROWLAND 1999). Jednakże szybkość akumulacji tłuszczu zależy również od temperatury powietrza i opadów w okresie jesiennym i wykazuje znaczną zmienność w poszczególnych sezonach (Łupicki i Kokurewicz informacja ustna). Średnie tempo akumulacji tłuszczu u nocków rudych w warunkach naturalnych wynosiło 161–205 mg dzień⁻¹. Wynika stąd, iż wskutek różnych warunków klimatycznych może dojść do sytuacji, gdy nietoperze rozpoczną hibernację bez koniecznych, odpowiednio wysokich zapasów tłuszczowych, które średnio powinny wynosić około 30% masy ciała w momencie rozpoczęcia hibernacji (THOMAS i współaut. 1990). Przez to może znacznie zwiększyć się ryzyko śmierci tych osobników, które rozpoczną hibernację bez dostatecznych zapasów energetycznych.

W związku z tym, iż sam proces utrzymania hibernującego organizmu przy życiu jest stosunkowo niewielki (około 190 dni = 300 mg tłuszczu dla 6,5 gramowego nietoperza; THOMAS i współaut. 1990), można odnieść wrażenie, iż obserwowana, 30% zawartość tłuszczu w organizmie rozpoczynającym hibernację, jest wartością znacznie przewyższającą wymagania zwierzęcia. Jednakże główny koszt energetyczny hibernacji (nawet aż 75%), to koszt występujących okresowo wybudzeń, nie zaś koszt pozostawania w głębokim odrętwieniu (THOMAS i współaut. 1990). Wyjaśnia to jednoznacznie tak energetyczne, jak i ekologiczne znaczenie okresu przedhibernacyjnego gromadzenia znacznych ilości zapasów energetycznych w postaci tłuszczu u nietoperzy owadożernych klimatu umiarkowanego.

Według LESIŃSKIEGO (1986), w warunkach klimatycznych środkowej Polski hibernacja nietoperzy trwa około 180 dni, czyli około 6 miesięcy. KOKUREWICZ (1999) z kolei podaje, iż okres ten jest około 2 miesiące krótszy. Skąd ta rozbieżność, tym bardziej, iż badania zlokalizowane były na tej samej szerokości geograficznej (52°N)? Wysoce prawdopodobnym jest, iż wynika to z warunków klimatycznych panujących

zimą, w okresie gdy zostały przeprowadzone badania (Lesiński — lata 1979–1982, Kokurewicz — lata 1989–1992). Jak wcześniej wspominałem, czynnikiem warunkującym wystąpienie odrętwień jest temperatura otoczenia determinująca dostępność pokarmu. Stwierdzono, że jeśli temperatura otoczenia będzie dostatecznie wysoka by umożliwić efektywne żerowanie nietoperzy (wskutek wysokiej dostępności pokarmu), pozostaną one aktywne nawet przez okres ponad 2 dni (PARK i współaut. 2000). Przypuszczać należy, iż jeśli korzystne warunki środowiska będą utrzymywać się przez dłuższy okres, również i nietoperze pozostaną aktywne, skracając w ten sposób okres hibernacji. Wynika stąd, iż czas trwania hibernacji jest wysoce względny, zależy od warunków klimatycznych determinujących dostępność pokarmu i będzie tym dłuższy, im zima będzie dłuższa i ostrzejsza.

Na okres hibernacji nietoperze wybierają schronienia zapewniające im optymalne warunki mikroklimatyczne dla niezakłóconego przebiegu hibernacji, tzn. stałą, stosunkowo niską temperaturę otoczenia oraz wysoką wilgotność. W rejonach krasowych są to głównie jaskinie, zaś przy ich braku nietoperze korzystają ze sztolni, fortów, bunkrów, piwnic, studni i tym podobnych budowli. Znane są jednakże przypadki znajdowania hibernujących nietoperzy w dziuplach drzew oraz innych miejscach nie zapewniających im tak stabilnych warunków jak schronienia jaskiniopodobne (KRZANOWSKI 1980). Temperatura otoczenia wybierana przez nietoperze podczas hibernacji jest gatunkowo specyficzna i średnio wynosi ona około 6°C dla przedstawicieli mroczkowatych oraz 11°C dla podkowcowatych (GAISLER 1970, NAGEL i NAGEL 1991, WEBB i współaut. 1996). Stwierdzono również, iż preferencje termiczne nietoperzy zmieniają się wraz z czasem hibernacji, co prowadzi do aktywnych zmian miejsc hibernacji tak w obrębie jednego schronienia (np. jaskinia), jak i pomiędzy wieloma schronieniami (FUNAKOSHI i UCHIDA 1978, RANSOME 1990). Także istotną dla prawidłowego przebiegu zimowego odrętwienia jest wysoka, niemal 100% wilgotność w miejscu hibernacji. Wynika to z faktu, iż podczas odrętwienia hibernacyjnego, straty wody z organizmu na drodze parowania wzrastają proporcjonalnie do obniżającej się względnej wilgotności powietrza. Wskutek tego, wilgotność może być też czynnikiem determinującym częstotliwość wybudzeń nietoperzy (THOMAS i CLOUTIER 1992).

Mimo iż doskonale wiadomo, że proces hibernacji składa się z długotrwałych odrętwień okresowo przerywanych epizodami eutermii

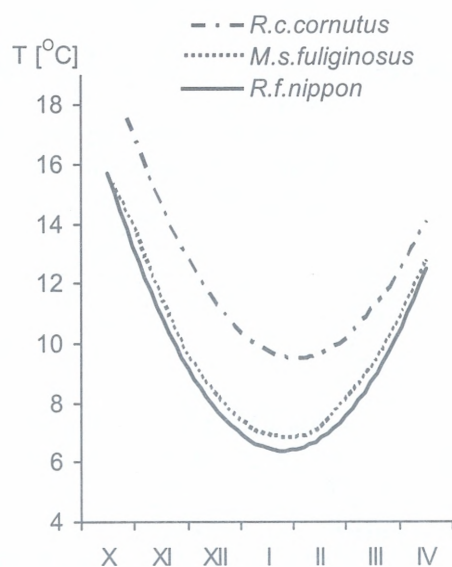
oraz poznane są ogromne koszty energetyczne jakie zwierzę ponosi w związku z tymi wybudzeniami, nikt do tej pory nie był w stanie jednoznacznie odpowiedzieć na pytanie, co jest przyczyną owych śródhibernacyjnych przebudzeń oraz jaka jest ich rola.

Jedna z hipotez, wysnuta na podstawie badań nad zapadającymi w odrętwienia gryzoniami głosi, iż wybudzenia następują wskutek narastającego podczas torporu długu sennego (DEBOER i TOBLER 1996). Inna hipoteza, oparta na badaniach laboratoryjnych nad hibernacją nietoperzy, mówi, iż wybudzenia następują wskutek oddziaływania wewnętrznego zegara biologicznego (MENAKER 1961, TWENTE i TWENTE 1987). Obserwacji tych nie potwierdzają jednak badania terenowe przeprowadzone przez THOMASA (1993). Jeszcze inna hipoteza, o której już wspominałem, zakłada, iż powodem wybudzeń może być zapobieżenie ryzyku dehydratacji nietoperza wskutek jego hibernacji w środowisku o wilgotności niższej niż optymalna. Teoria ta wydaje się być o tyle „mocną”, iż obserwacje terenowe dotyczące czasu hibernacji nietoperzy w środowisku o różnej temperaturze i wilgotności zdają się potwierdzać prowadzone w tym względzie rozważania teoretyczne oraz badania laboratoryjne (HAYS i współaut. 1992, SPEAKMAN i RACEY 1989, THOMAS i CLOUTIER 1992, THOMAS i GEISER 1997). Natomiast BRIGHAM (1987), na podstawie obserwacji nietoperzy aktywnych zimą stwierdził, iż prawdopodobnym powodem ich aktywności może być konieczność uzupełnienia nadmiernie i zbyt szybko wyczerpanych zapasów energetycznych u osobników bądź to hibernujących w zbyt wysokiej temperaturze otoczenia, bądź to rozpoczynających hibernację z niedostatecznymi rezerwami tłuszczowymi. Moim zdaniem, na podstawie analizy danych literaturowych oraz własnych obserwacji, to właśnie ta teoria mówiąca, iż powodem przebudzeń śródhibernacyjnych miałyby być odbudowanie rezerw energetycznych organizmu wydaje się najlepiej tłumaczyć zjawisko wybudzeń oraz aktywności śródhibernacyjnej nietoperzy owadożernych klimatu umiarkowanego.

Jak już wspominałem przy okazji omawiania czynników wywołujących torpor, to temperatura otoczenia, jako czynnik determinujący dostępność pokarmu (aktywność owadów), wywołuje odrętwienie u nietoperzy owadożernych (Ryc. 2). Stwierdzonym jest również, iż zima nie jest jednak okresem całkowitej redukcji aktywności owadów oraz, iż już przy temperaturach niewiele wyższych od 0°C niektóre grupy owadów nocnych mogą być aktywne. Oczywiście jest również, iż odrętwienie (dobowe, jak i hibernacyjne) nie jest stanem wyłączenia termoregu-

lacji, lecz w trakcie tego procesu temperatura ciała regulowana jest na stałym, niższym poziomie. Wskutek tego, tak nietoperze, jak i inne ssaki będą reagować na zmiany temperatury otoczenia bądź to niewielkim podniesieniem tempa metabolizmu, bądź to nawet powrotem do stanu eutermii (DAVIS i REITE 1967, SPEAKMAN i współaut. 1991). Stąd też nietoperze, które wybiorą odpowiednie miejsca hibernacji mogłyby wybudzać się w czasie, gdy temperatura otoczenia byłaby na tyle wysoka, by umożliwić im efektywne żerowanie, pozwalając w ten sposób istotnie „podreperować” budżet energetyczny organizmu. Dowody potwierdzające tę hipotezę zostały opisane w szeregu prac dotyczących ekologii i fizjologii hibernacji nietoperzy.

Pierwszymi obserwacjami zdającymi się potwierdzać tę hipotezę są wspomniane już obserwacje zmian termopreferendum nietoperzy wraz z zaawansowaniem hibernacji (FUNAKOSHI i UCHIDA 1978, RANSOME 1968, RANSOME 1971; Ryc. 3). Stwierdzono, iż nietoperze w poszczególnych fazach hibernacji (początek — środek — koniec) wybierają różne temperatury otoczenia, przez co dostosowują częstość wybudzeń śródhibernacyjnych do panujących warunków



Ryc. 3. Zmiany w temperaturze preferowanej przez 3 gatunki nietoperzy w trakcie okresu hibernacyjnego.

Istotnym jest, iż na początku i na końcu okresu hibernacyjnego nietoperze wybierają wyższe temperatury otoczenia niż w środku hibernacji. (Według: FUNAKOSHI i UCHIDA 1978.)

zewnątrznych (RANSOME 1971). Zaobserwowano również, tak podczas badań laboratoryj-

nych, jak i terenowych, iż długość epizodów torporu hibernacyjnego jest ujemnie skorelowana z temperaturą otoczenia (BRACK i TWENTE 1985, RANSOME 1971, TWENTE i współaut. 1985). Jako że prawdopodobieństwo wystąpienia stosunkowo ciepłych nocy jest większe jesienią oraz wiosną, przez to, przy stosunkowo krótszych epizodach hibernacyjnych w tym okresie, wzrasta prawdopodobieństwo wybudzenia się nietoperza, gdy aktywność owadów będzie wyższa. Również w tym czasie (jesienią oraz wiosną), poprzez wybór odpowiednich miejsc hibernacji, mniej izolowanych od temperatury zewnętrznej, nietoperze wydają się zwiększać prawdopodobieństwo obudzenia, gdy temperatura otoczenia umożliwiać będzie efektywne żerowanie (PARK i współaut. 1999, 2000; RANSOME 1971). I rzeczywiście, prawdopodobieństwo wystąpienia zimowej aktywności nietoperzy owadożernych oraz czas jej trwania wzrasta wraz ze wzrostem temperatury otoczenia na zewnątrz kwater zimowych (AVERY 1986; PARK i współaut. 1999, 2000). Do pełnego obrazu potwierdzającego rolę wybudzeń śródhibernacyjnych dla poprawienia budżetu energetycznego należałoby wykazać, iż zimą nietoperze są w stanie, przy odpowiednich warunkach środowiska, żerować na aktywnych wtedy owadach. Analizując zmiany masy ciała nietoperzy w trakcie hibernacji, zaobserwowano wiele przypadków, nawet znacznego wzrostu masy ciała w ciągu zimy (KRZANOWSKI 1961, RANSOME 1990, KOKUREWICZ 1999), które to zawsze skorelowane były z uprzednimi łagodnymi warunkami klimatycznymi. Również obserwacja defekującego nietoperza na początku stycznia, poczyniona przez KRZANOWSKIEGO (1961) jednoznacznie dowodzi żerowania zimowego. Dowodów na zimową aktywność żerowiskową dostarczyły również badania biochemiczne nad zawartością karotenoidów w tkankach nietoperzy (CZECZUGA i RUPRECHT 1982). Stwierdzono w nich, iż u trzech gatunków nietoperzy hibernujących w Międzyrzeczkim Rejonie Umocnionym, zawartość karotenoidów pochodzenia owadziego wzrastała w czasie zimy, dając tym samym świadectwo żerowania tych gatunków podczas okresu hibernacyjnego. Stwierdzenie przez PARK i współaut. (2000) wysokiej korelacji czasu wybudzenia z nastaniem zmierzchu pośrednio dowodzi również, iż prawdopodobnym celem owych wybudzeń jest żerowanie.

Przedstawione powyżej dowody wydają się jednoznacznie potwierdzać, iż hibernacja nietoperzy klimatu umiarkowanego nie jest procesem biernym, lecz iż zwierzęta te zdają się w sposób wyjątkowo przemyślany minimalizować koszty energetyczne okresu, w którym z defini-

cji dostępność pokarmu spada do wartości krytycznych. Dzięki żerowaniu podczas kontrolowanych epizodów śródhibernacyjnej eutermii

zdają się poprawiać swój budżet energetyczny, w znaczny sposób nadwątlony okresowymi wybudzeniami.

NIETOPERZE — ZWIERZĘTA DOSKONAŁE HETEROTERMICZNE

Przedstawiając powyższe fakty starałem się dowiedzieć, iż nietoperze owadożerne klimatu umiarkowanego są zwierzętami, które w sposób wyjątkowy i niezwykle efektywny korzystają z możliwości jakie daje zwierzętom przmiennocielnym zapadanie w stany odrętwienia, tak w cyklu dobowym, jak i sezonowym. Mimo iż owadożerność jest wysoce kosztownym sposobem na życie, nietoperze wydają się doskonale kontrolować energetyczny bilans zysków i strat związanych z okresowymi przerwami w dostawie energii ze środowiska, w szczególności podczas niekorzystnych, z punktu widzenia termoregulacji, warunków otoczenia. Nawet w okresie rozrodu i wychowywania młodych są w stanie zapadać w odrętwienie, tym samym zapewniając sobie odpowiednie oszczędności energetyczne, utrzymując jednocześnie wysoką wartość przystosowawczą stosunkowo niskim kosztem. Również w czasie zimy, gdy dostępność pokarmu staje się niemal zerowa, dzięki kontrolowanym wybudzeniom śródhibernacyjnym połączonym z żerowaniem (gdy warunki środowiska na to pozwalają), są w stanie uzupełnić rezerwy energetyczne, by w ten sposób zmniejszyć ryzyko przedwczesnego wykorzystania zapasów tłuszczu, niezbędnych dla efektywnej hibernacji.

Jednakże nietoperze mimo zdolności doskonałego przystosowania się do przetrwania nie-

korzystnych warunków środowiska, są zwierzętami w wysokim stopniu zagrożonymi. Dzieje się tak wskutek ich znacznego uzależnienia od środowiska. Z jednej strony ze względu na pokarm, którym są zmiennocielne owady, z drugiej zaś ze względu na brak zdolności budowania własnych schronień. Stąd też konieczna jest ich ochrona. Tak poprzez ochronę ich bazy pokarmowej (np. ograniczenie wykorzystywania pestycydów), jak i przez ochronę ich siedlisk (tereny łowieckie oraz schronienia). Szczególnie istotną jest ochrona schronień nietoperzy, gdyż tylko w odpowiednich kryjówkach (dziuple drzew, strychy budynków) możliwe jest tworzenie przez samice nietoperzy kolonii rozrodczych. Także podczas hibernacji wymagają one schronień zapewniających im odpowiednie warunki (temperatura, wilgotność).

Stąd też ogłoszenie bieżącego, 2001 roku, Rokiem Nietoperzy stwarza znaczne możliwości dla czynnej i skutecznej ochrony nietoperzy.

Profesor Eugenii Tęgowskiej za zachętę do napisania tego artykułu, doktor Małgorzacie Jefimow za rysunki oraz doktorowi Tomaszowi Kokurewiczowi za nieopublikowane wyniki badań, oraz im wszystkim za cenne uwagi — dziękuję.

TORPOR AS A WAY OF LIFE. ABOUT THE ADAPTIVE STRATEGIES OF THE INSECTIVOROUS BATS

Summary

Among all heterothermic mammals, insectivorous bats of the temperate zone seem to be the best adapted to utilise lethargy states on daily, as well as on seasonal basis. The main factor that induces torpor in insectivorous bats is ambient temperature that also determines food availability. During summer, when the females give birth to their young and then feed them, torpor seems to be a very unfavourable strategy. Even then, due to proper behavioural and physi-

ological adaptations, female bats may enter a shallow daily torpor in order to reduce daily energy expenditure, without any increase in their fitness costs. During winter, in spite of very low food availability, insectivorous bats are able to restore their energy reserves by interbout feeding. Undoubtedly, this can be achieved by highly controlled arousals, which are strictly correlated with the increase in availability of insects due to higher ambient temperature.

LITERATURA

- ALTRINGHAM J. D., 1996. *Bats. Biology and Behaviour*. Oxford University Press Inc., New York.
- AUDET D., FENTON M. B. 1988. *Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study*. *Physiol. Zool.* 61, 197-204.
- AUDET D., THOMAS D. W., 1997. *Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium**. *J. Comp. Physiol. B* 167, 146-152.
- AVERY M. I., 1986. *The winter activity of Noctule bats (*Nyctalus noctula*)*. *J. Zool., Lond.* 209, 296-299.
- BERGER R. J., 1984. *Slow wave sleep, shallow torpor and hibernation: homologous states of diminished metabolism and body temperature*. *Biol. Psychol.* 19, 305-326.

- BRACK V., Jr., TWENTE J. W., 1985. The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats. I. Field studies. *Can. J. Zool.* 63, 2952–2954.
- BRIGHAM R. M., 1987. The significance of winter activity by the big Brown bat (*Eptesicus fuscus*): the influence of energy reserves. *Can. J. Zool.* 65, 1240–1242.
- BROWN C. R., BERNARD R. T. F., 1994. *Thermapreference of Schreiber's long-fingered (Miniopterus schreibersii) and Cape horseshoe (Rhinolophus capensis) bats.* *Comp. Biochem. Physiol.* 107A, 439–449.
- COBURN D. K., GEISER F., 1996. Daily torpor and energy savings in a subtropical blossom-bat, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). [W:] *Adaptations to the Cold: Tenth International Hibernation Symposium.* GEISER F., HULBERT A. J., NICOL S. C. (red.). University of New England Press, Armidale, 39–45.
- CZECZUGA B., RUPRECHT A. L., 1982. Carotenoid contents in mammals. II. Carotenoids of some Vespertilionidae from the seasonal variation aspect. *Acta theriol.* 27, 83–96.
- DAVIS W. H., REITE O. B., 1967. Responses of bats from temperate regions to changes in ambient temperature. *Biol. Bull.* 132, 320–328.
- DEBOER T., TOBLER I., 1996. Natural hypothermia and sleep deprivation: common effects on recovery sleep in the Djungarian hamster. *Am. J. Physiol.* 271, R1364–R1371.
- ELLIS W. A. H., MARPLES T. G., PHILLIPS W. R., 1991. The effects of a temperature-determined food supply on the annual activity cycle of the lesser long-eared bat, *Nyctophilus geoffroyi* Leach, 1821 (Microchiroptera: Vespertilionidae). *Aust. J. Zool.* 39, 263–271.
- FUNAKOSHI K., UCHIDA T. A., 1978. Studies on the physiological and ecological adaptation of temperate insectivorous bats. II. Hibernation and winter activity in some cave-dwelling bats. *Jap. J. Ecol.* 28, 237–261.
- GAISLER J., 1970. Remarks on the thermopreferendum of palearctic bats in their natural habitats. *Bijdragen tot de Dierkunde* 40, 33–35.
- GEISER F., RUF T., 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiol. Zool.* 68, 935–966.
- GLOSSARY OF TERMS FOR THERMAL PHYSIOLOGY, 1987. Wyd. 2. *Pflügers Arch.*, 410, 567–587.
- GENOUD M., 1993. Temperature regulation in subtropical tree bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 104A, 321–331.
- GRINEVITCH L., HOLROYD S. L., BARCLAY R. M. R., 1995. Sex differences in the use of daily torpor and foraging time by big Brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive season. *J. Zool., Lond.* 235, 301–309.
- HAMILTON I. M., BARCLAY M. R., 1994. Patterns of daily torpor and day-roost selection by male and female big Brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Can. J. Zool.* 72, 744–749.
- HAYS G. C., SPEAKMAN J. R., WEBB P. I., 1992. Why do Brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter? *Physiol. Zool.* 65, 554–567.
- HICKEY M. B. C., FENTON M. B., 1996. Behavioural and thermoregulatory responses of female hoary bats, *Lasius cinereus* (Chiroptera: Vespertilionidae), to variations in prey availability. *Ecoscience* 3, 414–422.
- JANSKÝ L., 1965. Adaptability of heat production mechanisms in homeotherms. *Acta Univ. Carolinae – Biologica.* 1, 1–91.
- KOKUREWICZ T., 1999. *Ekologia hibernacji nocka rudego Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819). Praca doktorska, Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- KOWALSKI K., RUPRECHT A. L., 1984. *Nietoperze Chiroptera.* [W:] *Klucz do oznaczania ssaków Polski.* Pucek Z. (red.), PWN, Warszawa, 85–138.
- KOWALSKI M., 2000. *Nietoperze Polski. Rozród.* [W:] *Poznajemy nietoperze. ABC wiedzy o nietoperzach, ich badaniu i ochronie.* KOWALSKI M., LESIŃSKI G., (red.). Ogólnopolskie Towarzystwo Ochrony Nietoperzy, Warszawa, 38–42.
- KRZANOWSKI A., 1961. Weight dynamics of bats wintering in the cave at Puławy (Poland). *Acta theriol.* 4, 249–264.
- KRZANOWSKI A., 1980. *Nietoperze.* Wiedza Powszechna, Warszawa.
- KUNZ T. H., WRAZEN J. A., BURNETT C. D., 1998. Changes in body mass and fat reserves in pre-hibernating little Brown bats (*Myotis lucifugus*). *Ecoscience* 5, 8–17.
- KURTA A., 1985. External insulation available to a non-nesting mammal, the little Brown bat (*Myotis lucifugus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 82A, 413–420.
- KURTA A., 1990. Torpor patterns in food-deprived *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) under simulated roost conditions. *Can. J. Zool.* 69, 255–257.
- KURTA A., JOHNSON K. A., KUNZ T. H., 1987. Oxygen consumption and body temperature of female little Brown bats (*Myotis lucifugus*) under simulated roost conditions. *Physiol. Zool.* 60, 386–397.
- KURTA A., KUNZ T. H., 1988. Roosting metabolic rate and body temperature of male little Brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. *J. Mamm.* 69, 645–651.
- LESIŃSKI G., 1986. Ecology of bats hibernating underground in central Poland. *Acta theriol.* 31, 507–521.
- LOVEGROVE B. G., KÖRTNER G., GEISER F., 1999. The energetic cost of arousal from torpor in the marsupial *Sminthopsis macroura*: benefits of summer ambient temperature cycles. *J. Comp. Physiol. B* 169, 11–18.
- MENAKER M., 1961. The free running period of the bat clock; seasonal variations at low body temperature. *J. Cell. Comp. Physiol.* 57, 81–86.
- MENAKER M., 1961. The free running period of the bat clock; seasonal variations at low body temperature. *J. Cell. Comp. Physiol.* 57, 81–86.
- NAGEL A., NAGEL R., 1991. How do bats choose optimal temperatures for hibernation? *Comp. Biochem. Physiol.* 99A, 323–326.
- NOWAK R. M., 1997. *Walker's Mammals of the World Online 5.1, Order Chiroptera.* John Hopkins University Press, Baltimore. http://www.press.jhu.edu/books/walkers_mammals_of_the_world/chiroptera.
- ODONNELL C. F. J., 2000. Influence of season, habitat, temperature, and invertebrate availability on nocturnal activity of the New Zealand long-tailed bat (*Chalinolobus tuberculatus*). *New Zealand J. Zool.* 27, 207–221.
- PARK K. J., JONES G., RANSOME R. D., 1999. Winter activity of a population of greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *J. Zool., Lond.* 248, 419–427.
- PARK K. J., JONES G., RANSOME R. D., 2000. Torpor, arousal and activity of hibernating Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Funct. Ecol.* 14, 580–588.
- RACEY P. A., 1982. *Ecology of Bat Reproduction.* [W:] *Ecology of bats.* KUNZ T. H., (red.). Plenum Publishing Corporation, New York, 57–104.
- RANSOME R. D., 1968. The distribution of the Greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* during hibernation, in relation to environmental factors. *J. Zool., Lond.* 154, 77–112.
- RANSOME R. D., 1971. The effect of ambient temperature on the arousal frequency of the hibernating Greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in relation to site selection and the hibernation state. *J. Zool., Lond.* 164, 353–371.
- RANSOME R. D., 1990. *The Natural History of Hibernating Bats.* Christopher Helm, London.
- RUF T., STIEGLITZ A., STEINLECHNER S., BLANK J. L., HELDMAIER G., 1993. Cold exposure and food restriction facilitate physiological responses to short photoperiod in Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus*). *J. Exp. Zool.* 267, 104–112.

- SCHMIDT-NIELSEN K., 1997. *Fizjologia zwierząt. Adaptacja do środowiska*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- SPEAKMAN J. R., RACEY P. A., 1989. *Hibernal ecology of the pipistrelle bat: energy expenditure, water requirements and mass loss, implications for survival and the function of winter emergence flights*. *J. Anim. Ecol.* 58, 797–813.
- SPEAKMAN J. R., RACEY P. A., 1991. *No cost of echolocation for bats in flight*. *Nature* 350, 421–423.
- SPEAKMAN J. R., ROWLAND A., 1999. *Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation*. *Proc. Nutr. Soc.* 58, 123–131.
- SPEAKMAN J. R., WEBB P. I., RACEY P. A., 1991. *Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats*. *J. Appl. Ecol.* 28, 1087–1104.
- STUDIER E. H., 1981. *Energetic advances of slight drops in body temperature in little Brown bats, Myotis lucifugus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 70A, 537–540.
- THOMAS D. W., 1993. *Lack of evidence for a biological alarm clock in bats (Myotis spp.) hibernating under natural conditions*. *Can. J. Zool.* 71, 1–3.
- THOMAS D. W., CLOUTIER D., 1992. *Evaporative water loss by hibernating little Brown bats, Myotis lucifugus*. *Physiol. Zool.* 65, 443–456.
- THOMAS D. W., DORAIS M., BERGERON J. M., 1990. *Winter energy budgets and cost of arousal for hibernating little Brown bats, Myotis lucifugus*. *J. Mamm.* 71, 475–479.
- THOMAS D. W., GEISER F., 1997. *Periodic arousal in hibernating mammals: is evaporative water loss involved?* *Funct. Ecol.* 11, 585–591.
- THOMAS S. P., SUTHERS R. A., 1972. *The physiology and energetics of bat flight*. *J. Exp. Biol.* 57, 317–335.
- TWENTE J. W., TWENTE J., 1987. *Biological alarm clock arouses hibernating big Brown bats, Eptesicus fuscus*. *Can. J. Zool.* 65, 1668–1674.
- TWENTE J. W., TWENTE J., BRACK V., Jr., 1985. *The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats. II. Laboratory studies*. *Can. J. Zool.* 63, 2955–2961.
- WEBB P. I., SPEAKMAN J. R., RACEY P. A., 1995. *How hot is a hibernaculum? A review of the temperatures at which bats hibernate*. *Can. J. Zool.* 74, 761–765.
- WOJCIECHOWSKI M., TEGOWSKA E., JEFIMOW M., 2000. *Konieczność czy wybór: dlaczego nietoperze hibernują?* XIV Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna, Rogów 10-12 listopada 2000. Materiały konferencyjne, 8.
- ZAHN A., 1999. *Reproductive success, colony size and roost temperature in attic-dwelling bat Myotis myotis*. *J. Zool., Lond.* 247, 275–280.