



Fundación
Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

doi

Revisión: el rol del torpor y la hibernación en la supervivencia de los murciélagos

Review: The role of torpor and hibernation in bat survival

M. Daniela Miotti^{1*}, Carlos Agustín Varela Roig¹, Ana Sofía Dip^{1,2}

¹ Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.

² Centro Científico Tecnológico – Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET NOA Sur), Tucumán, Argentina.

* Autor de correspondencia: <mdmiotti@csnat.unt.edu.ar>

Resumen

Los murciélagos enfrentan un constante desafío energético debido a su pequeño tamaño corporal, el elevado costo del vuelo, la variabilidad estacional de la temperatura y la disponibilidad de alimento. El torpor y la hibernación constituyen estrategias heterotérmicas que permiten reducir la temperatura corporal, la tasa metabólica y el consumo de oxígeno, favoreciendo la conservación de energía en condiciones ambientales adversas. El presente trabajo revisa el rol de estas estrategias en la supervivencia de los murciélagos, con énfasis en sus implicancias fisiológicas, reproductivas, conductuales y morfológicas. Sintetiza evidencias que muestran que el uso del letargo no se restringe a especies de zonas templadas del hemisferio norte, sino que también ocurre en el resto de su distribución, incluyendo registros recientes en Sudamérica. También analiza la interacción entre termorregulación y reproducción, destacando que el torpor puede coexistir con la gestación y la lactancia, modular los tiempos reproductivos y favorecer la sincronización de nacimientos con períodos de mayor disponibilidad de recursos. Además, resalta la importancia de la selección de refugios, la termorregulación social y el comportamiento gregario como mecanismos complementarios de ahorro energético. Finalmente, se aborda el papel del tejido adiposo marrón en el recalentamiento posterior al letargo y sus posibles vínculos con la reproducción y la inmunidad.

► Ref. bibliográfica: Miotti, M. D.; Varela Roig, C. A.; Dip, A. S. 2026. "Revisión: el rol del torpor y la hibernación en la supervivencia de los murciélagos". *Acta Zoológica Lilloana* 70 (2): 507-526. DOI: <https://doi.org/10.30550/j.azl/2466>

► Recibido: 24 de junio 2026 – Aceptado: 21 de julio 2026.

► URL de la revista: <http://actazoologica.lillo.org.ar>

► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.



OPEN ACCESS

En conjunto, la evidencia disponible indica que el torpor y la hibernación son estrategias plásticas y multifuncionales, cuyo estudio resulta clave para comprender la ecología fisiológica de los murciélagos.

Palabras clave: Chiroptera, termorregulación, letargo, metabolismo energético, reproducción.

Abstract

Bats face a constant energy challenge due to their small body size, the high cost of flight, seasonal temperature variability, and food availability. In this context, torpor and hibernation are heterothermic strategies that allow them to reduce body temperature, metabolic rate, and oxygen consumption, thus conserving energy under adverse environmental conditions. This paper reviews the role of these strategies in bat survival, with an emphasis on their physiological, reproductive, behavioral, and morphological implications. It synthesizes evidence showing that the use of torpor is not restricted to species in temperate zones of the Northern Hemisphere, but also occurs in tropical, subtropical, and Southern Hemisphere bats, including recent records from South America. It also analyzes the interaction between thermoregulation and reproduction, highlighting that torpor can coexist with gestation and lactation, modulate reproductive timing, and promote the synchronization of births with periods of greater resource availability. Furthermore, it reviews the importance of roost selection, social thermoregulation, and gregarious behavior as complementary energy-saving mechanisms. Finally, it addresses the role of brown adipose tissue in post-dormancy rewarming and its potential links to reproduction and immunity. Overall, the available evidence indicates that torpor and hibernation are plastic and multifunctional strategies, the study of which is key to understanding the physiological ecology of bats.

Keywords: Chiroptera, thermoregulation, energy metabolism, reproduction, survival.

TORPOR E HIBERNACIÓN

Los murciélagos poseen la capacidad de modificar su temperatura corporal (T_b) de acuerdo con la temperatura ambiente (T_a), la disponibilidad de alimentos y las demandas fisiológicas como estrategia para ahorrar energía. Esta plasticidad los define como animales heterotermos, lo que les facilitó colonizar ambientes templados y fríos donde existe una marcada estacionalidad tanto en la T_a como en la abundancia de recursos (Speakman y Rowland, 1999; Stawski et al., 2014; Reusch et al., 2019; Morales et al., 2021; Ayala-Berdon et al., 2025a).

En este contexto, la T_b y el tamaño corporal constituyen factores centrales en el balance energético de los murciélagos, ya que condicionan la tasa metabólica (MR), la pérdida de calor y numerosos procesos fisiológicos (Speakman y Thomas, 2003)

El torpor y la hibernación son estrategias adaptativas de letargo, donde los animales presentan un estado de inactividad debido a una reducción controlada de la T_b , la MR y el consumo de oxígeno. Ambas estrategias les permiten a los animales enfrentar las limitaciones energéticas en condiciones ambientales adversas (Geiser y Stawski, 2011; Fjellidal et al., 2021; Fjellidal et al., 2022; Ayala-Berdon y Medina-Bello, 2023; López-Roig et al., 2024; Czenze et al., 2026). Se define torpor al letargo que ocurre durante periodos cortos de tiempo, generalmente durante las horas diurnas que son los momentos de descanso de los murciélagos. Durante esta heterotermia diaria hay una reducción controlada de la T_b , la MR y otras funciones fisiológicas. Los individuos despiertan espontáneamente mediante termogénesis endógena, independiente de las fluctuaciones de T_a (Geiser, 2004; Ruf y Geiser, 2015; Giroud et al., 2021; Currie et al., 2022; Geiser y Ruf, 2023). Por el contrario, la hibernación constituye un estado de letargo extendido en el tiempo, puede durar varios días, semanas e incluso meses, ocurre en respuesta a cambios estacionales pronunciados y requiere de la acumulación previa de reservas de tejido adiposo (Geiser, 2020; López-Roig et al., 2024). A su vez, los individuos hibernantes dependen en gran medida de la inhibición metabólica, además de los efectos de la T_b , para reducir la MR a una fracción de la observada en los heterotermos diarios (Geiser, 2004). A lo largo de la hibernación ocurren breves intervalos de activación, durante los cuales los parámetros fisiológicos regresan a sus valores normales. En estos cortos períodos, el animal permanece despierto o consciente y, por lo general, no abandona el refugio (Gür y Gür, 2015; Mohr et al., 2020) (Fig. 1). Entre los murciélagos que hibernan, se encuentran principalmente especies de la familia Vespertilionidae como *Lasiurus cinereus*, *Corynorhinus townsendii*, *C. mexicanus*, *C. townsendii*, *Eptesicus fuscus*, *Myotis velifer*, *M. evotis*, *M. lucifugus*, *Neoeptesicus brasiliensis*, *Perimyotis subflavus*, *Plecotus auritus* y algunas especies de otras familias como *Hipposideros terasensis* (Hipposideridae) y *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophidae) (Ayala-Berdon y Solís-Cárdenas, 2017; Geiser, 2020; Odon et al., 2023; Ramos et al., 2024).

Desde hace aproximadamente 190 años, cuando Hall (1832) describió que los pequeños murciélagos insectívoros presentaban letargo de varios días en invierno y breves periodos de letargo en verano, el torpor y la hibernación se han estudiado en especies del hemisferio norte, principalmente de zonas templadas y, en menor medida, en zonas tropicales y subtropicales (Bernard et al., 2021; Blomberg et al., 2021; Sørås et al., 2022). En estas latitudes se han estimado periodos máximos de hibernación de hasta 165 días para *Myotis lucifugus* (140 días en laboratorio), 111 días para *Perimyotis subflavus* y 72 días para *Eptesicus fuscus* (Brack y Twente, 1985; Twente et al., 1985).

Mientras que, el registro de hibernación más meridional del murciélago arborícola *Lasiurus cinereus* en Norteamérica fue de 12,7 días (Marín et al., 2021). En contraste, en las regiones neotropicales y subtropicales el conocimiento sobre estos mecanismos sigue siendo limitado, a pesar de la marcada estacionalidad en las precipitaciones que regulan la disponibilidad de alimento. Debido a esto, se asumió que la hibernación era exclusiva de los murciélagos de zonas templadas y subárticas del hemisferio norte, y que las especies del hemisferio sur sólo entraban en torpor. Sin embargo, Czenze y Dunbar (2017) demostraron que el letargo también puede expresarse en murciélagos neotropicales, al registrar respuestas heterotérmicas en 11 especies de cuatro familias (Emballonuridae, Mormoopidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae) capturadas en Belice y expuestas experimentalmente a bajas temperaturas (7 °C). Entre ellas, los vespertiliónidos mostraron las menores T_b en reposo y las mayores reducciones de T_b , evidenciando que la conservación de energía es importante incluso en condiciones ambientales cálidas y energéticamente estables.

En años recientes, se publicaron estudios sobre torpor e hibernación en poblaciones de murciélagos del hemisferio sur. Se reporta que, tanto en el sur de Australia como en Nueva Zelanda, el letargo es utilizado por miembros de casi todas las familias de murciélagos presentes, desempeñando también un papel fundamental en el balance hídrico evitando la pérdida de agua (Turbill, 2008; Geiser y Stawski, 2011; Czenze et al., 2017; Geiser, 2020; Eghbali y Sharifi, 2023). Mientras que, en Sudamérica las investigaciones sobre termorregulación en murciélagos son más escasas y recientes. Ossa et al. (2020) estudiaron los patrones de termorregulación de dos especies de murciélagos en el sur de Chile, *Histiotus magellanicus* y *Myotis chiloensis*. Observaron que ambas entraron en torpor el 89% de los días, que duraba en promedio 11,7 horas diarias, y que el torpor era más profundo (menor T_b) y más largo en los días más fríos. Sin embargo, hasta el estudio de Odon et al. (2023) no existía evidencia de hibernación en condiciones naturales en murciélagos de Sudamérica. Estos investigadores registraron que, en el sur de Brasil, *Neoptesicus brasiliensis* emplea episodios de torpor y de hibernación en refugios naturales, permaneciendo un máximo de 13 días consecutivos en letargo durante el invierno. De este modo, representa el segundo mamífero registrado que hiberna en América del Sur, luego del marsupial *Dromiciops gliroides*, en Chile (Hadj-Moussa et al., 2016; Fontúrbel et al., 2022).

No obstante, no todos los murciélagos son heterotermos. En base a estudios llevados a cabo en Venezuela, se encontró que las especies del género *Anoura* (Phyllostomidae) son capaces de mantener la T_b constante y alta durante todo el año (homeotermos), siendo excelentes termorreguladores (Ruiz et al., 2024). En cambio, *Desmodus rotundus*, estudiado en México, aumenta su tasa metabólica basal en invierno porque si su T_b desciende demasiado, pierden la capacidad de recalentarse de forma autónoma.

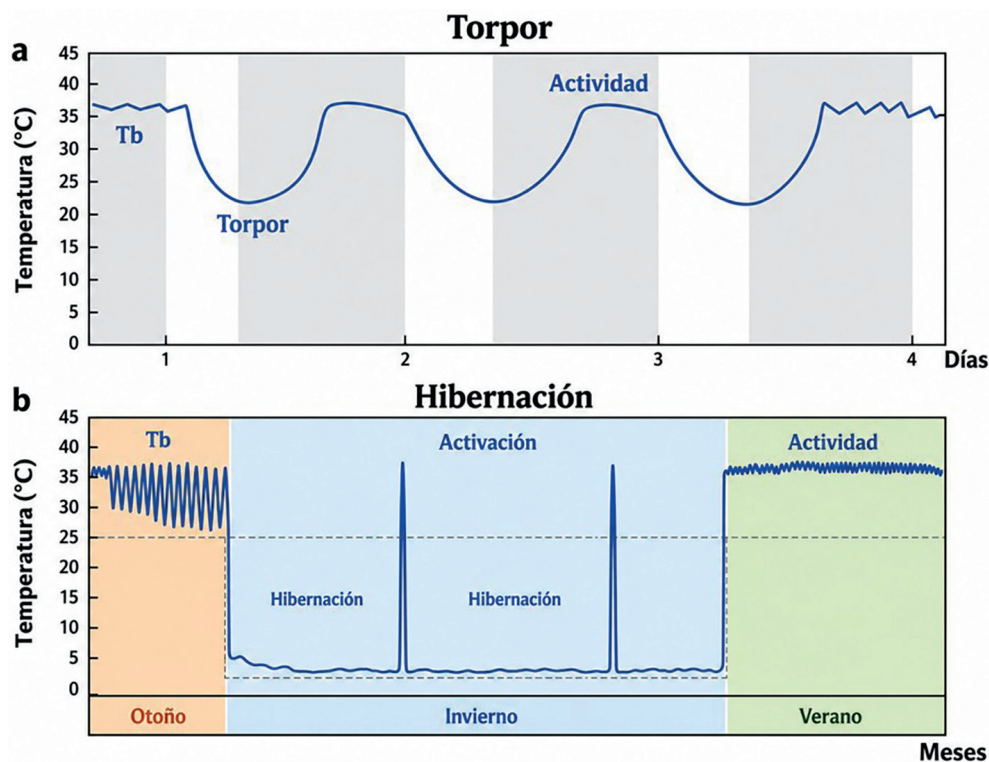


Figura 1. Diagrama esquemático de las fluctuaciones de la temperatura corporal (T_b), a durante el torpor diario y b hibernación estacional (basado en Gür y Gür, 2015 y Mohr et al., 2020).

Figure 1. Schematic diagram of body temperature (T_b) fluctuations during (a) daily torpor and (b) seasonal hibernation (based on Gür and Gür, 2015, and Mohr et al., 2020).

Debido a este gasto energético ineficiente, los ejemplares mueren o se agotan rápidamente en entornos fríos, lo cual refleja su incapacidad para entrar en letargo (Lyman y Wimsatt, 1966). Mientras que, estudios realizados en Costa Rica y Panamá evidencian que otros miembros de esta familia sí exhibían una heterotermia pronunciada en respuesta a cambios en la disponibilidad de alimentos, las reservas de grasa y la temperatura ambiental (Kalka y Kalko, 2006; Rodríguez-Herrera, et al., 2015). Paralelamente, en cautiverio, se observó que tanto *Carollia perspicillata* como *Sturnira lilium* presentaban una marcada hipotermia frente a la reducción de la disponibilidad de alimento, pero ambas especies se mantenían homeotermas cuando la ingesta era suficiente. Esto demuestra que, existe una heterotermia facultativa en algunas especies de la familia Phyllostomidae en respuesta a otras variables adicionales a las fluctuaciones de T_a . (Audet y Thomas, 1997; Ayala-Berdon et al., 2025b).

Por otro lado, el uso del torpor no siempre está relacionado a una estación o a condiciones ambientales adversas, ya que muchas especies en zonas tropicales y subtropicales emplean el letargo durante todo el año (Nowack et al., 2020). Incluso, aquellos individuos en mejores condiciones físicas y fisiológicas entran en períodos largos y profundos de torpor, disminuyendo así el tiempo de forrajeo que los expone a predadores, por lo que se cree que el letargo no es sólo utilizado como recurso ante condiciones ambientales desfavorables (Pretzlaff et al., 2010; Fjellidal et al., 2021; Giroud et al., 2021).

TERMORREGULACIÓN Y REPRODUCCIÓN

Entre las etapas energéticamente más costosas en la vida de los murciélagos se encuentran la gestación y la lactancia que, sumadas al costo del vuelo, representan un verdadero desafío fisiológico. Tanto la hibernación como el torpor ralentizan o interrumpen la reproducción debido a una marcada disminución del metabolismo. Esta reducción metabólica altera la producción hormonal y el control endócrino, lo que en ciertos casos, puede ocasionar la supresión temporal completa de la actividad gonadal (McAllan y Geiser, 2014). En consecuencia, los eventos reproductivos que generalmente inician en otoño (cópula, fecundación, gestación) posponen su finalización hasta la primavera, periodo posterior a la hibernación (Fig. 2). Por este motivo, tradicionalmente se ha sugerido que la hibernación y la reproducción son procesos mutuamente incompatibles (Micalizzi et al., 2023). Sin embargo, otros estudios han demostrado que ambos fenómenos pueden coexistir en diversas especies de mamíferos (Bronson, 2009; Morrow y Nicol, 2009; Bieber et al., 2018; Findlay-Robinson et al., 2023). En este sentido, Dzal y Brigham (2012) demostraron que las hembras reproductivas de *Myotis lucifugus* utilizan el torpor durante la preñez y la lactancia, aunque con variaciones en la duración y profundidad de los episodios según la condición reproductiva. Encontraron que las hembras preñadas emplean episodios más breves y superficiales que las lactantes y pos-lactantes, lo que sugiere un ajuste entre el ahorro energético y los costos potenciales sobre el desarrollo de la descendencia. Otro ejemplo, es el caso de las hembras de *Lasiurus cinereus* que frecuentemente entran en letargo durante la gestación, reduciendo la tasa de desarrollo embrionario, de modo que se retrasa el parto para que los nacimientos ocurran en una época ambiental y energéticamente más favorable (Willis et al., 2006; Geiser, 2021).

En su mayoría, los episodios de letargo durante la temporada reproductiva son menos profundos y más breves que los registrados en invierno (Willis, 2006). Sin embargo, se ha observado que las hembras de algunas especies entran en un letargo profundo de varios días, lo que se ajusta a la definición general de hibernación (Willis, et al., 2006).

Así, el uso temporal del letargo durante el período reproductivo, permite a las especies evitar la hambruna causada por la escasez de alimento producto de las condiciones ambientales adversas (Jonasson y Willis, 2011; Ruf et al., 2022; Sørås et al., 2022; Ruf y Bieber, 2023; Sato et al., 2023). En los murciélagos, estos periodos de letargo durante la reproducción han sido asociados con un fenómeno denominado dilatación o asincronía reproductiva (Fleming, 1971; Oxberry, 1979; Heideman, 1988; Bernard y Hodgson, 1989; Bernard y Cumming, 1997; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno, 2020; Sato et al., 2023). A través de este mecanismo, determinados eventos reproductivos pueden interrumpirse o retrasarse temporalmente, prolongando los intervalos entre:

- Cópula y fertilización, denominado dilatación de la fertilización o fecundación retrasada, donde la hembra almacena espermatozoides desde la cópula a finales del verano y durante el otoño hasta la ovulación en la primavera. Posteriormente los murciélagos entran en hibernación, pero pueden producirse despertares intermitentes y cópulas adicionales (Fig. 2a).
- Fertilización e implantación, denominado dilatación de la implantación o implantación diferida, donde después de la cópula y la fertilización en otoño, los murciélagos entran en hibernación y el blastocito permanece libre en el útero hasta la primavera cuando ocurre la implantación (Fig 2b).
- Implantación y parto, denominado dilatación o retardo de la gestación, donde la tasa de crecimiento del embrión disminuye durante el periodo de letargo más profundo, resultando en gestaciones más largas que las registradas en verano o durante periodos de letargo más cortos en la misma especie (Racey y Entwistle, 2000).

De este modo, las interacciones entre la termorregulación y la reproducción, les permite sincronizar los nacimientos y la lactancia con los picos de mayor disponibilidad de recursos y condiciones ambientales óptimas, maximizando la probabilidad de éxito reproductivo y la supervivencia de la descendencia (Willis et al., 2006; Miotti, 2020).

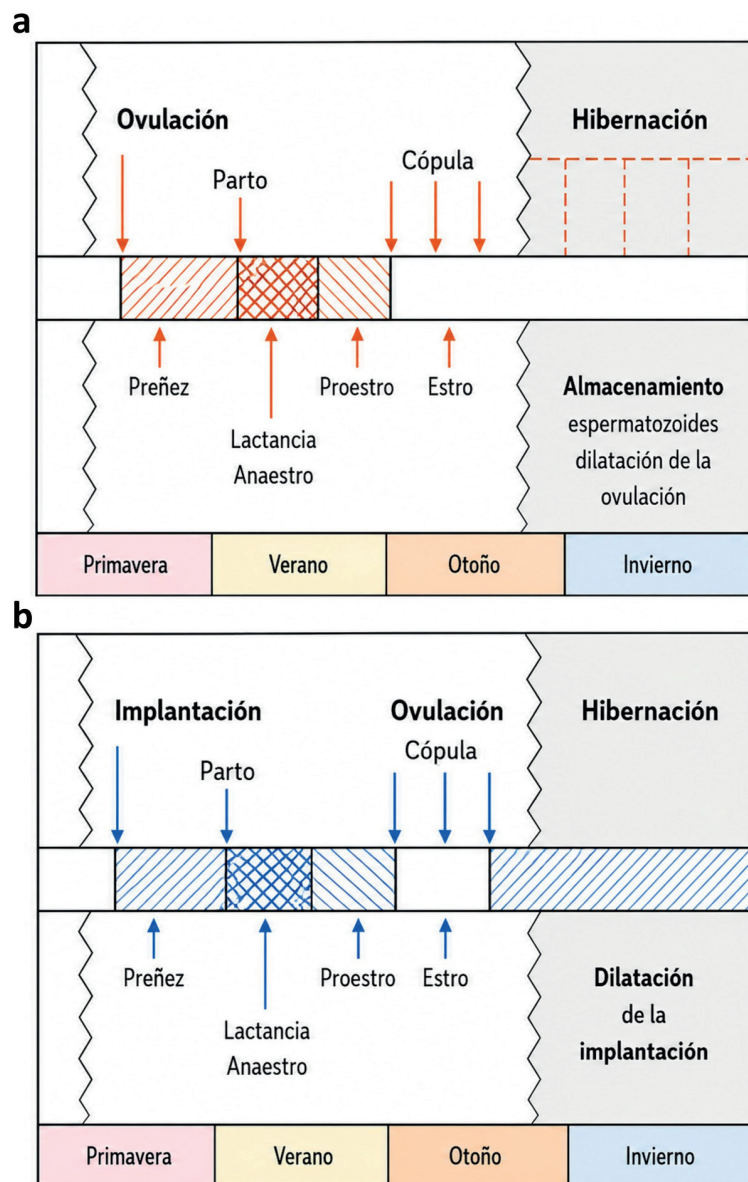


Figura 2. Representación gráfica de dos tipos de asincronías reproductivas debido a periodos prolongados de letargo. **a)** Dilatación de la fertilización o fecundación retrasada. **b)** Dilatación de la implantación o implantación diferida (modificado de Oxberry, 1979).

Figure 2. Graphical representation of two types of reproductive asynchronies due to prolonged periods of dormancy. **a)** Delayed fertilization. **b)** Delayed implantation (modified from Oxberry, 1979).

ORGANIZACIÓN SOCIAL, SELECCIÓN DE REFUGIOS Y TERMORREGULACIÓN

Las estrategias de termorregulación tienen importantes repercusiones en el comportamiento y en la organización social de los murciélagos (Pretzlaff et al., 2010; Hałat et al., 2020; Stapelfeldt et al., 2023). Así, las compensaciones conductuales como posarse en grandes grupos, ayuda a mitigar las pérdidas energéticas. En este sentido, se ha informado que *D. rotundus* es altamente gregario, agrupándose a menudo muchos congéneres en un mismo refugio y entre los cuales se observó que comparten la comida. Estos comportamientos sociales ayudarían a los individuos a garantizar la termorregulación social en el futuro (Wimsatt, 1969; Denault y McFarlane, 1995).

Por otro lado, para reducir el gasto energético asociado a la reproducción y el mantenimiento de la T_b , las hembras de algunas especies se agrupan en colonias de maternidad que reúnen a cientos o miles de individuos; lo que disminuye sensiblemente la pérdida de calor por radiación (Racey y Entwistle, 2000). En algunos casos, el microclima en los refugios generado por estas colonias permite que coexistan varias especies que se benefician mutuamente de la agregación. Incluso, algunas de ellas son incapaces de termorregular eficientemente por sí solas y dependen de las grandes colonias de otras especies para criar con éxito (Kunz, 1973; Pretzlaff et al., 2010; Hałat et al., 2020; Katsis et al., 2020; Ruczyński y Bartoń, 2020; Kelm et al., 2021). Willis y Brigham (2007) registraron que la presencia de individuos de *Eptesicus fuscus* en un refugio aumentaba hasta 7 °C la temperatura del lugar, con una correlación positiva significativa entre el número de murciélagos que ocupaban un refugio, la temperatura máxima diaria del refugio y el ahorro energético. También calcularon que, en promedio, un individuo normotérmico (temperatura corporal dentro del rango definido para la especie) ahorraría alrededor del 9 % del gasto energético diario al refugiarse en una cavidad ocupada en comparación con hacerlo solo. Este ahorro podía incrementarse hasta un 53 % si el murciélago se refugiaba en grupos de 45 individuos.

Antes de la hibernación, muchas especies de murciélagos de cavernas de zonas templadas exhiben un comportamiento de “enjambre” (*swarming*) alrededor de los refugios para aparearse y seleccionar sitios de hibernación adecuados (Montoya et al., 2022). Así, a finales del verano y principios del otoño, cientos o miles de murciélagos pueden participar de este comportamiento. Durante estos eventos, los machos suelen ser más activos que las hembras a lo largo de la noche y mantienen dicha actividad durante períodos más prolongados (Angell et al., 2013; Burns y Broders, 2015).

Los murciélagos que hibernan seleccionan sitios con T_a que les permiten reducir su MR a valores basales y mantener una diferencia térmica con el entorno de sólo unas décimas de grados Celsius. Este estado, denominado “termoconformismo”, minimiza el gasto energético de mantener una T_b alta o mayor a la T_a (Pérez-García et al., 2019; Bergeson et al., 2021; De Bruyn et al., 2021).

Para que esta estrategia sea viable es necesaria una cuidadosa selección del lugar en el que entran en hibernación, ya que la T_a debe ser lo suficientemente baja para asegurar el ahorro metabólico, pero no tanto como para que la energía requerida para el recalentamiento espontáneo o despertar (*arousals*) supere a la ahorrada (Boyles et al., 2007; Currie et al., 2018).

Durante la primavera y el verano, los murciélagos ocupan cavidades donde la diferencia entre la T_a y la T_b es mínima, optimizando el balance energético. Así, en regiones templadas con veranos cortos, las hembras preñadas y lactantes de algunas especies seleccionan preferentemente edificaciones humanas como refugios, ya que en estas estructuras las temperaturas suelen ser más altas y estables que en refugios naturales (Hamilton y Barclay, 1994; Angell et al., 2013; Micalizzi et al., 2023). A diferencia de las hembras, los machos eligen cavidades relativamente frescas durante la temporada estival, lo que les permite entrar en torpor diurno y ahorrar energía antes de forrajear al atardecer. Al llegar el invierno migran hacia otros refugios para hibernar hasta la primavera. Las diferentes estrategias de ahorro de energía empleadas por machos y hembras implican que ambos sexos se segreguen estacionalmente y sólo se reúnan para la copula y la hibernación (Angell et al., 2013; Czenze et al., 2017; Halat et al., 2020; Katsis et al., 2020).

La plasticidad en la selección de refugios durante diferentes épocas del año o a lo largo del ciclo reproductivo, también ocurre a escala geográfica. Una especie con amplio rango de distribución puede utilizar diferentes estructuras y tipos de refugios en respuesta a gradientes climáticos locales (Angell et al., 2013; Linton y McDonald, 2019). Se han registrado especies de murciélagos hibernando en diversos refugios como minas, edificaciones humanas, cuevas, huecos de árboles, follajes de arbustos, bajo la corteza de árboles, en grietas o fisuras de rocas e incluso bajo la nieve. La selección de los refugios ayuda a los murciélagos a emplear la hibernación o el torpor de acuerdo con sus requerimientos energéticos, permitiéndoles así el mayor ahorro de energía posible (Racey y Swift, 1985; Angell et al., 2013; Hirakawa y Nagasaka, 2018; Linton y McDonald, 2019).

DESPERTAR DEL LETARGO: TERMOGÉNESIS Y MECANISMOS DE RECALENTAMIENTO

El proceso de salir del letargo, torpor o hibernación, es térmicamente muy costoso y se denomina recalentamiento o *arousal* y requiere de una producción endógena rápida de calor para elevar la T_b hasta niveles normotérmicos. En algunas especies de murciélagos, este proceso requiere de una reserva previa de tejido adiposo marrón (TAM) o grasa parda, cuya función principal es la termogénesis sin tiritar. El TAM está altamente vascularizado y sus células presentan una gran concentración de la proteína mitocondrial UCP1, cuya función principal es generar calor disipando energía en lugar de producir ATP.

Este tejido se distribuye en áreas definidas del cuerpo, como en la región interescapular, supraclavicular, axilar, peri y suprarrenal. Su principal función es la de producir calor de manera local, registrándose que en la zona de TAM la temperatura es de hasta 3° C más alta que la T_b en zonas adyacentes (Smalley y Dryer, 1963; Mejsnar y Janský, 1970; Ito et al., 1991; Farias et al., 2026).

Tradicionalmente, se creía que la presencia de TAM era un rasgo exclusivo de neonatos, juveniles o de especies de mamíferos hibernantes. Sin embargo, Nedergaard et al. (2007) registraron la presencia de grasa parda activa en adultos humanos, cumpliendo un importante rol en el metabolismo de la glucosa. En murciélagos del hemisferio norte, se llevaron a cabo numerosos estudios en especies que hibernan, observándose un mayor depósito de TAM previo al invierno (Wells et al., 1965; Ewing et al., 1970; Arévalo et al., 1990). En contraste, en el hemisferio sur no había estudios sobre TAM en murciélagos, en concordancia con la hipótesis de que era exclusivo de especies hibernantes. Sin embargo, investigaciones recientes en Argentina, previas al hallazgo de una posible especie hibernante en América del Sur (Odon et al., 2023), se reportó la presencia de TAM perigonadal en adultos de *Sturnira erythromos*, *Sturnira lilium* y *Sturnira oporaphilum* (Phyllostomidae), las cuales presentan actividad reproductiva durante todo el año (Miotti et al., 2016; Miotti, 2020). En concordancia con estos antecedentes, Benedetti et al. (2026) registraron diferencias en el tipo de tejido adiposo perigonadal entre especies frugívoras e insectívoras de murciélagos de las Yungas de Tucumán. Mientras que ejemplares de *S. erythromos*, *S. lilium* y *S. oporaphilum* presentaron tejido adiposo pardo, en vespertilionidos como *Neoptesicus furinalis*, *Histiotus laephotis* y *Lasiurus blossevillii* predominó el tejido adiposo blanco unilocular, lo que sugiere una posible asociación entre el tipo de tejido adiposo, la estrategia reproductiva y los requerimientos energéticos estacionales. En este contexto, la localización alrededor de las gónadas del tejido adiposo pardo podría contribuir al mantenimiento térmico local de las gónadas, favoreciendo la continuidad de la actividad reproductiva en especies con ciclos interrumpidos. En cambio, la presencia predominante de tejido adiposo blanco en especies insectívoras con reproducción más estacional podría vincularse con el almacenamiento energético necesario para sostener la reactivación reproductiva posterior al período frío, evitando la interrupción de los ciclos reproductivos cuando los individuos entran en torpor o hibernación. Alegre et al., (2024) describen la presencia de TAM en las regiones interescapular, axilar y perigonadal de tres especies de murciélagos en la provincia de Corrientes: *Dasypterus ega* (Vespertilionidae), *Eumops patagonicus* y *Molossus rufus* (Molossidae). Este estudio postula que su presencia a lo largo de todo el año en murciélagos subtropicales, no está supeditada exclusivamente a gradientes térmicos externos, destacando un posible rol inmunitario frente a agentes patógenos, actual línea de investigación emergente que cuestiona una función exclusivamente termogénica del TAM.

En concordancia con esta perspectiva, Langguth et al. (2026) demostraron que el torpor y el despertar posterior modifican rápidamente parámetros inmunitarios en murciélagos hibernantes, con una disminución reversible de leucocitos durante el letargo y una rápida movilización de neutrófilos y monocitos tras el recalentamiento. Estos resultados refuerzan la idea de que los procesos asociados al letargo y al *arousal* no sólo cumplen funciones energéticas y termogénicas, sino que también pueden influir en la respuesta frente a patógenos. Si bien, este estudio no prueba que el TAM tenga función inmunitaria, sostiene una conexión funcional entre torpor, *arousal*, metabolismo térmico e inmunidad.

CONCLUSIÓN

Los murciélagos presentan una amplia distribución geográfica a lo largo de la cual se enfrentan a variaciones estacionales, tanto en las condiciones climáticas como en los recursos alimenticios. Sumado al vuelo y, en la mayoría, a su pequeño tamaño, afrontan un verdadero desafío para mantener el equilibrio energético durante todo el año. Para hacer frente a estas demandas, las diferentes especies han desarrollado diversas estrategias conductuales, fisiológicas y morfológicas, como agruparse, migrar, modificar la masa corporal, ajustar la termorregulación y utilizar estrategias de ahorro energético como el torpor o la hibernación.

Profundizar los estudios sobre estas adaptaciones, principalmente en murciélagos neotropicales del hemisferio sur, y comprender los mecanismos empleados en cada especie a diferentes latitudes, nos permitirá realizar predicciones sobre sus respuestas a futuros cambios climáticos.

LITERATURA CITADA

- Alegre, E. A., Ramirez, G. V., Salinas, F. M., Burguener, F., Ruiz, R. M. (2024). Identificación y descripción de la grasa parda en murciélagos de la ciudad de Corrientes. *Revista Veterinaria*, 35(2). <https://doi.org/10.30972/vet.3527863>
- Angell, R. L., Butlin, R. K., Altringham, J. D. (2013). Sexual segregation and flexible mating patterns in temperate bats. *PloS One*, 8(1), e54194. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054194>
- Arévalo, F., Burgos, M. J., Del Hoyo, N., López-Luna, P. (1990). Seasonal variations in the lipid composition of white and brown tissues in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 95(3), 535-539.
- Audet, D., Thomas, D. W. (1997). Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. *Journal of Comparative Physiology B*, 167(2), 146-152.

- Ayala-Berdon, J., Solís-Cárdenas, V. (2017). New record and site characterization of a hibernating colony of *Myotis velifer* in a mountain ecosystem of central Mexico. *Therya*, 8(2), 171-174. <https://doi.org/10.12933/therya-17-469>
- Ayala-Berdon, J., Medina-Bello, K. I., Carballo-Morales, J. D., Saldaña-Vázquez, R. A., Villalobos, F. (2025)a. Thermal energetics of bats of the family Vespertilionidae: an evolutionary approach. *Zoology*, 170, 126271. <https://doi.org/10.1101/2024.01.03.574072>
- Ayala-Berdon, J., Medina-Bello, K. (2023). Torpor energetics are related to the interaction between body mass and climate in bats of the family Vespertilionidae. *bioRxiv* 2023-09. <https://doi.org/10.1101/2023.09.30.560312>
- Ayala-Berdon, J., Orozco-Lugo, L., Medina-Bello, K. I. (2025)b. Coping with seasons: morphological and physiological adjustments along the year in vampire bats (*Desmodus rotundus*) from central Mexico. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-5800286/v1>
- Benedetti, P., Dip, A. S., Miotti, M. D. (2026). Rol del tejido adiposo en el ciclo reproductivo de murciélagos: un estudio comparativo entre especies frugívoras e insectívoras en Las Yungas de Tucumán. En 36 Jornadas Argentinas de Mastozoología 2025. Libro de resúmenes (p. 160). UNPA edita.
- Bergeson, S. M., Brigham, R. M., O'Keefe, J. M. (2021). Free-ranging bats alter thermoregulatory behavior in response to reproductive stage, roost type, and weather. *Journal of Mammalogy*, 102(3), 705-717. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab049>
- Bernard, R. F., Willcox, 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. *Frontiers in Zoology*, 18(1), 48. <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00434-9>
- Bernard, R. T. F., Cumming, G. S. (1997). African bats: evolution of reproductive patterns and delays. *The Quarterly Review of Biology*, 72(3), 253-274.
- Bernard, R. T. F., Hodgson, A. N. (1989). Ultrastructural changes in the seminiferous epithelium of two seasonally reproducing bats (Mammalia: Chiroptera). *Journal of morphology*, 199(3), 249-258.
- Bieber, C., Turbill, C., Ruf, T. (2018). Effects of aging on timing of hibernation and reproduction. *Scientific reports*, 8(1), 13881. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32311-7>
- Blomberg, A. S., Vasko, V., Meierhofer, M. B., Johnson, J. S., Eeva, T., Lilley, T. M. (2021). Winter activity of boreal bats. *Mammalian Biology*, 101(5), 609-618. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00111-8>
- Boyles, J. G., Dunbar, M. B., Storm, J. J., Brack Jr, V. (2007). Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *Journal of Experimental Biology*, 210(24), 4345-4350. <https://doi.org/10.1242/jeb.007294>

- Brack Jr, V., Twente, J. W. (1985). The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats. I. Field studies. *Canadian journal of Zoology*, 63(12), 2952-2954.
- Bronson, F. H. (2009). Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical transactions of the royal society B: Biological Sciences*, 364(1534), 3331-3340. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0140>
- Burns, L. E., Broders, H. G. (2015). Who swarms with whom? Group dynamics of *Myotis* bats during autumn swarming. *Behavioral ecology*, 26(3), 866-876. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv017>
- Currie, S. E., Stawski, C., Geiser, F. (2018). Cold-hearted bats: uncoupling of heart rate and metabolism during torpor at sub-zero temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 221(1). <https://doi.org/10.1242/jeb.170894>
- Currie, S. E., Körtner, G., Geiser, F. (2022). Pronounced differences in heart rate and metabolism distinguish daily torpor and short-term hibernation in two bat species. *Scientific Reports*, 12(1), 21721. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25590-8>
- Czenze, Z. J., Dunbar, M. B. (2017). Hot bats go cold: heterothermy in neotropical bats. *Canadian Journal of Zoology*, 95(12), 909-912. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0318>
- Czenze, Z. J., Brigham, R. M., Hickey, A. J., Parsons, S. (2017). Stressful summers? Torpor expression differs between high-and low-latitude populations of bats. *Journal of Mammalogy*, 98(5), 1249-1255. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx071>
- Czenze, Z. J., Parsons, S., Brigham, R. M. (2026). Do Energetic Challenges Mimicking Missed Foraging Encourage Torpor Use by a Neotropical Bat? *Biotropica*, 58(2), e70163. <https://doi.org/10.1111/btp.70163>
- De Bruyn, L., Gyselings, R., Kirkpatrick, L., Rachwald, A., Apoznański, G., Kokurewicz, T. (2021). Temperature driven hibernation site use in the Western barbastelle *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774). *Scientific Reports*, 11(1), 1464. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80720-4>
- Denault, L. K., McFarlane, D. A. (1995) Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 49:855-856. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80220-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80220-7)
- Dzal, Y. A., Brigham, R. M. (2012). The tradeoff between torpor use and reproduction in little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 183(2), 279-288. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0705-4>
- Eghbali, H., Sharifi, M. (2023). Impacts of inter-annual climate variability on reproductive phenology and postnatal development of morphological features of three sympatric bat species. *Scientific Reports*, 13(1), 8716. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-35781-6>
- Ewing, W. G., Studier, E. H., O'farrell, M. J. (1970). Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 36, 119-129.

- Farias, T. D. O., Viana, P. I. M., Kluck, G. E. G., Amaral, P. H. R., Baliza, V. A. C. G., De Paiva, V. H. S., González Pérez, J. C., Talamonio, S. A., Correa Atella, G., Jardim Costa G. M. (2026). Reproductive Importance of Brown Adipose Tissue in the Neotropical Sperm-Storing Vespertilionid Bat Yellowish *Myotis*: AI Analysis, Lipid Profile, and Androgenic Function. *Molecular Reproduction and Development*, 93(2), e70087. <https://doi.org/10.1002/mrd.70087>
- Findlay-Robinson, R., Deecke, V. B., Weatherall, A., Hill, D. L. (2023). Effects of climate change on life-history traits in hibernating mammals. *Mammal Review*, 53(2), 84-98. <https://doi.org/10.1111/mam.12308>
- Fjelldal, M. A., Sørås, R., Stawski, C. (2022). Universality of torpor expression in bats. *Physiological and Biochemical Zoology*, 95(4), 326-339. <https://doi.org/10.1086/720273>
- Fjelldal, M. A., Wright, J., Stawski, C. (2021). Nightly torpor use in response to weather conditions and individual state in an insectivorous bat. *Oecologia*, 197(1), 129-142. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/s00442-021-05022-6.pdf>
- Fleming, T. H. (1971). *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a neotropical bat. *Science*, 171(3969), 402-404.
- Fontúrbel, F. E., Franco, L. M., Bozinovic, F., Quintero-Galvis, J. F., Mejías, C., Amico, G. C., Vázquez, S., Sabat, P., Sánchez-Hernández, J. P., Watson, D. M., Sáenz-Agudelo, P., Nespolo, R. F. (2022). The ecology and evolution of the monito del monte, a relict species from the southern South America temperate forests. *Ecology and Evolution*, 12(3), e8645. <https://doi.org/10.1002/ece3.8645>
- Geiser, F. (2004). Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annual Review of Physiology*, 66(1), 239-274.
- Geiser, F. (2020). Seasonal expression of avian and mammalian daily torpor and hibernation: not a simple summer-winter affair. *Frontiers in Physiology*, 11, 436. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00436>
- Geiser, F. (2021). Ecological physiology of daily torpor and hibernation (Vol. 317). *Springer, Cham*.
- Geiser, F., Ruf, T. (2023). Long-term survival, temperature, and torpor patterns. *Scientific Reports*, 13(1), 6673. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-33646-6>
- Geiser, F., Stawski, C. (2011). Hibernation and torpor in tropical and subtropical bats in relation to energetics, extinctions, and the evolution of endothermy. *Integrative and comparative biology*, 51(3), 337-348. <https://doi.org/10.1093/icb/icr042>
- Giroud, S., Habbold, C., Nespolo, R. F., Mejías, C., Terrien, J., Logan, S. M., Henning, R. H., Storey, K. B. (2021). The torpid state: recent advances in metabolic adaptations and protective mechanisms. *Frontiers in Physiology*, 11, 623665. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.623665>

- Gür, K. M., Gür, H. (2015). Age and sex differences in hibernation patterns in free-living Anatolian ground squirrels. *Mammalian Biology*, 80(4), 265-272. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2015.02.006>
- Hadj-Moussa, H., Moggridge, J. A., Luu, B. E., Quintero-Galvis, J. F., Gaitán-Espitia, J. D., Nespolo, R. F., Storey, K. B. (2016). The hibernating South American marsupial, *Dromiciops gliroides*, displays torpor-sensitive microRNA expression patterns. *Scientific Reports*, 6(1), 24627. <https://doi.org/10.1038/srep24627>
- Hałat, Z., Dechmann, D. K., Zegarek, M., Ruczyński, I. (2020). Male bats respond to adverse conditions with larger colonies and increased torpor use during sperm production. *Mammalian Biology*, 100(6), 611-620. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00071-5>
- Hall, M. (1832) Sobre la hibernación. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 122:335–360. <https://doi.org/10.1098/rstl.1832.0017>
- Hamilton, I. M., Barclay, R. M. (1994). Patterns of daily torpor and day-roost selection by male and female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Canadian Journal of Zoology*, 72(4), 744-749.
- Heideman, P. D. (1988). The timing of reproduction in the fruit bat *Haplonycteris fischeri* (Pteropodidae): geographic variation and delayed development. *Journal of Zoology*, 215(4), 577-595.
- Hernández-Aguilar, I., Santos-Moreno, A. (2020). Reproduction and population dynamics of cave-dwelling bats in Costa of Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 68(3), 785-802. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i3.41590>
- Hirakawa, H., Nagasaka, Y. (2018). Evidence for Ussurian tube-nosed bats (*Murina ussuriensis*) hibernating in snow. *Scientific Reports* 8(1), 12047. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30357-1>
- Hock, R. J. (1951). The metabolic rates and body temperatures of bats. *The Biological Bulletin*, 101(3), 289-299.
- Ito, T., Tanuma, Y., Yamada, M., Yamamoto, M. (1991). Morphological studies on brown adipose tissue in the bat and in humans of various ages. *Archives of Histology and Cytology*, 54(1), 1-39. <https://doi.org/10.1679/aohc.54.1>. PMID: 2039657.
- Jonasson, K. A., Willis, C. K. (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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.002106>
- Kalka, M., Kalko, E. K. (2006). Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22(1), 1-10. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002920>
- Katsis, L. K., Linton, D. M., Macdonald, D. W. (2020). The effect of group size, reproductive condition and time period on sexual segregation patterns in three vespertilionid bat species. *Journal of Zoology*, 313(2), 135-144. <https://doi.org/10.1111/jzo.12843>

- Kelm, D. H., Toelch, U., Jones, M. M. (2021). Mixed-species groups in bats: non-random roost associations and roost selection in neotropical understory bats. *Frontiers in Zoology*, 18(1), 53. <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00437-6>
- Kunz, T. H. (1973). Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *Journal of Mammalogy*, 54(1), 14-32.
- Langguth, A., Wu, N. C., Villada-Cadavid, T., Brannelly, L. A., Hufschmid, J., Cziriák, G. Á., Turbill, C. (2026). Emergence from torpor rapidly elevates suppressed blood immune parameters in a bat species hibernating in a moderate climate. *Journal of Experimental Biology*, 229(9), jeb251962. <https://doi.org/10.1242/jeb.251962>
- Linton, D. M., Macdonald, D. W. (2019). Roost composition and sexual segregation in a lowland population of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Acta Chiropterologica*, 21(1), 129-137. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2019.21.1.010>
- López-Roig, M., Piera, E., Serra-Cobo, J. (2024). Thinner bats to face hibernation as response to climate warming. *Scientific Reports*, 14(1), 2117. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-52459-9>
- Lyman, C. P., Wimsatt, W. A. (1966) Temperature regulation in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Physiol Zool* 39:101-109. <https://doi.org/10.1086/physzool.39.2.30152422>
- Marín, G., Ramos-H., D., Cafaggi, D., Sierra-Durán, C., Gallegos, A., Romero-Ruiz, A., Medellín, R. A. (2021). Challenging hibernation limits of hoary bats: the southernmost record of *Lasiurus cinereus* hibernating in North America. *Mammalian Biology*, 101(3), 287-291.
- McAllan, B. M., Geiser, F. (2014). Torpor during reproduction in mammals and birds: dealing with an energetic conundrum. *American Zoologist*, 54(3), 516-532. <https://doi.org/10.1093/icb/icu093>
- Mejsnar, J., Janský, L. (1970). Shivering and nonshivering thermogenesis in the bat (*Myotis myotis* Borkh.) during arousal from hibernation. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 48(2), 102-106. <https://doi.org/10.1139/y70-017>
- Micalizzi, E. W., Forshner, S. A., Low, E. B., Johnston, B., Skarsgard, S. A., Barclay, R. M. R. (2023). Female little brown bats require both building and natural roosts in a mountainous environment with short summers. *Ecosphere* 14(12):1-14. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4731>
- Miotti, M. D. (2020). Variaciones latitudinales en los patrones reproductivos de cuatro especies de murciélagos frugívoros de las yungas argentinas. Publicaciones Especiales N° 5, PIDBA (Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina).
- Miotti, M. D., M. I. Mollerach, Mangione, S. (2016). Bases morfológicas de un fenómeno: Torpor vs hibernación en murciélagos. *Revista Argentina de Ciencias del Comportamiento*, 8(2):35-36.
- Mohr, S. M., Bagriantsev, S. N., Gracheva, E. O. (2020). Cellular, molecular, and physiological adaptations of hibernation: the solution

- to environmental challenges. *Annual review of cell and developmental biology*, 36(1), 315-338. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-012820-095945>
- Montoya, J., Lee, Y., Salles, A. (2022). Social communication in big brown bats. *Frontiers in ecology and evolution*, 10, 903107. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.903107>
- Morales, J. O., Walker, N., Warne, R. W., Boyles, J. G. (2021). Heterothermy as a mechanism to offset energetic costs of environmental and homeostatic perturbations. *Scientific reports*, 11(1), 19038. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96828-0>
- Morrow, G., Nicol, S. C. (2009). Cool sex? Hibernation and reproduction overlap in the echidna. *PLoS One*, 4(6), e6070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006070>
- Muthersbaugh, M. S., Ford, W. M., Silvis, A., Powers K. E. (2019). Activity patterns of cave-dwelling bat species during pre-hibernation swarming and post-hibernation emergence in the central Appalachians. *Diversity* 11(9):159. <https://doi.org/10.3390/d11090159>
- Nedergaard, J., Bengtsson, T., Cannon, B. (2007). Unexpected evidence for active brown adipose tissue in adult humans. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism*, 293(2), E444-E452. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.00691.2006>
- Nowack, J., Levesque, D. L., Reher, S., Dausmann, K. H. (2020). Variable climates lead to varying phenotypes: “Weird” mammalian torpor and lessons from non-holarctic species. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 60. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00060>
- Odon, A., Freire, C. A., Brigham, R. M., Bordignon, M. O., Monteiro-Filho, E. L. (2023). Brazilian sleeping beauty: First evidence of hibernation by a bat in South America. *Biotropica*, 55(3), 573-578. <https://doi.org/10.1111/btp.13224>
- Ossa, G., Lilley, T. M., Waag, A. G., Meierhofer, M. B., Johnson, J. S. (2020). Roosting ecology of the southernmost bats, *Myotis chiloensis* and *Histiotus magellanicus*, in southern Tierra del Fuego, Chile. *Austral Ecology*, 45(8), 1169-1178. <https://doi.org/10.1111/aec.12950>
- Oxberry, B. A. (1979). Female reproductive patterns in hibernating bats. *Reproduction*, 56(1), 359-367.
- Pérez-García, C., Bernal-Contreras, K., Ramírez-Castellanos, D. M., Buitrago-Valenzuela, D. C., Ceballos-Ladino, L. A. Sánchez-Barrera, F. (2019). Predios usados como abrigos de morcegos no campus universitario nos contrafortes orientais da Colômbia. *Orinoquia*, 23(2), 109-120. <https://doi.org/10.22579/20112629.574>
- Pretzlaff, I., Kerth, G., Dausmann, K. H. (2010). Communally breeding bats use physiological and behavioural adjustments to optimise daily energy expenditure. *Naturwissenschaften*, 97(4), 353-363. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0647-1>

- Racey, P. A., Entwistle, A. C. (2000). Life- history and reproductive strategies of bats. En E. G. Grichton y P. H. Kruttsch (Eds.), *Reproductive Biology of Bats* (pp.363-414). Academic Press.
- Racey, P. A., Swift, S. M. (1985). Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera:Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *The Journal of Animal Ecology*, 205-215.
- Ramos-H, D., Marín, G., Cafaggi, D., Sierra-Durán, C., Romero-Ruíz, A., Medellín, R. A. (2024). Hibernacula of bats in Mexico, the southernmost records of hibernation in North America. *Journal of Mammalogy*, 105(4), 823-837. [https://doi.org/ 10.1093/jmammal/gyae027](https://doi.org/10.1093/jmammal/gyae027)
- Reusch, C., Gampe, J., Scheuerlein, A., Meier, F., Grosche, L., Kerth, G. (2019). Differences in seasonal survival suggest species-specific reactions to climate change in two sympatric bat species. *Ecology and Evolution*, 9(14), 7957-7965.
- Rodríguez-Herrera, B., Viquez-R, L., Cordero-Schmidt, E., Sandoval, J. M., Rodríguez-Durán, A. (2015). Energetics of tent roosting in bats: the case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 97(1), 246–252. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv173>
- Ruczyński, I., Bartoń, K. A. (2020). Seasonal changes and the influence of tree species and ambient temperature on the fission-fusion dynamics of tree-roosting bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(5), 63. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02840-1>
- Ruf, T., Bieber, C. (2023). Why hibernate? Predator avoidance in the edible dormouse. *Mammal Research*, 68(1), 1-11. <https://doi.org/10.1007/s13364-022-00652-4>
- Ruf, T., Geiser, F. (2015). Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biological Reviews*, 90(3), 891-926. [https://doi/pdfdirect/10.1111/brv.12137?](https://doi.org/10.1111/brv.12137)
- Ruf, T., Giroud, S., Geiser, F. (2022). Hypothesis and theory: a two-process model of torpor-arousal regulation in hibernators. *Frontiers in Physiology*, 13, 901270. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.901270>
- Ruiz, A., Soriano, P. J., Machado, M. (2024). Termorregulación y tasas metabólicas de murciélagos nectarívoros del género *Anoura* (Chiroptera:Phyllostomidae) en una selva nublada de Los Andes Venezolanos. *Ecotropicos*, 35. <https://doi.org/10.53157/ecotropicos.682a-rbtc>
- Sato, T., Sugiyama, T., Sekijima, T. (2023). Mating in the cold. Prolonged sperm storage provides opportunities for forced copulation by male bats during winter. *Frontiers in Physiology*, 14, 1241470. <https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1241470>
- Smalley, R. L., Dryer, R. L. (1963). Brown fat: thermogenic effect during arousal from hibernation in the bat. *Science*, 140(3573), 1333-1334. <https://doi.org/10.1126/science.140.3573.1333>

- Sørås, R., Fjellidal, M. A., Bech, C., van der Kooij, J., Skåra, K. H., Eldegard, K., Stawski, C. (2022). State dependence of arousal from torpor in brown long-eared bats (*Plecotus auritus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 192(6), 815-827. <https://doi.org/10.1007/s00360-022-01451-8>
- Speakman, J. R., Rowland, A. (1999). Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proceedings of the Nutrition Society*, 58(1), 123-131.
- Speakman, J. R., Thomas, D. W. (2003). Physiological ecology and energetics of bats. En T. H. Kunz y M. B. Fenton (Eds.), *Bat ecology* (pp. 430-490). University of Chicago Press.
- Stapelfeldt, B., Tress, C., Koch, R., Tress, J., Kerth, G., Scheuerlein, A. (2023). Long-term field study reveals that warmer summers lead to larger and longer-lived females only in northern populations of Natterer's bats. *Oecologia*, 201(3), 853-861. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05318-9>
- Stawski, C., Willis, C. K. R., Geiser, F. (2014). The importance of temporal heterothermy in bats. *Journal of Zoology*, 292(2), 86-100. <https://doi.org/doi/pdf/10.1111/jzo.12105>
- Turbill, C. (2008). Winter activity of Australian tree-roosting bats: Influence of temperature and climatic patterns. *Journal of Zoology*, 276(3), 285-290. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00487.x>
- Twente, J. W., Twente, J., Brack Jr, V. (1985). The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats. II. Laboratory studies. *Canadian Journal of Zoology*, 63(12), 2955-2961.
- Wells, H. J., Makita, M., Wells, W. T., Krutzsch, P. H. (1965). A comparison of the lipid composition of brown adipose tissue from male and female bats (*Myotis lucifugus*) during hibernating and non-hibernating seasons. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Lipids and Lipid Metabolism*, 98(2), 269-277.
- Willis, C. K. (2006). Daily heterothermy by temperate bats using natural roosts. *Functional and evolutionary ecology of bats*. Oxford University Press, New York.
- Willis, C. K., Brigham, R. M., Geiser, F. (2006). Deep, prolonged torpor by pregnant, free-ranging bats. *Naturwissenschaften*, 93: 80-83.
- Willis, C. K., Brigham, R. M. (2007). Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62:97-108. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0442-y>
- Wimsatt, W. A. (1969) Transient behavior, nocturnal activity patterns, and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under natural conditions. *Journal of Mammalogy*, 50: 233-244.