

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Variabilita výletové aktivity netopýrů se zaměřením  
na urbánní prostředí**

**Bakalářská práce**

Tereza Pašková

Biologie a ekologie

Vedoucí práce: doc. Mgr. Jan Zukal PhD., MBA

Olomouc 2017

**Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením doc. Jana Zukala, a že veškeré citované zdroje uvádím v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne 21. 7. 2017

Podpis: .....

### **Poděkování**

Ráda bych poděkovala svému školiteli doc. Janu Zukalovi za trpělivost a cenné rady, které mi poskytl k napsání této práce. Taky bych chtěla poděkovat RNDr. Jirkovi Šafářovi a Mgr. Evženu Tošenovskému za poskytnutí potřebné literatury a celkově při volbě tohoto tématu. Velký dík patří i mé rodině, která mi je vždy velkou oporou.

## **Bibliografická identifikace**

**Jméno a příjmení autora:** Tereza Pašková

**Název práce:** Variabilita výletové aktivity netopýrů se zaměřením na urbánní prostředí

**Typ práce:** bakalářská práce

**Vedoucí práce:** doc. Mgr. Jan Zukal PhD., MBA

**Rok obhajoby:** 2017

### **Abstrakt:**

Přestože všichni zástupci z řádu letouni (*Chiroptera*) jsou převážně nočními živočichy, mezi jednotlivými druhy můžeme pozorovat mnoho rozdílů jak v jejich morfologii, tak v chování. Kromě rozmanitých stravovacích návyků, je patrná i odlišnost ve výletové variabilitě netopýrů. Opouštění denních úkrytů je velmi riziková část jejich aktivity, proto je správné načasování výletu rozhodující adaptací. Působí na něj mnoho vnitřních, ale také vnějších faktorů, jako reprodukční cyklus, věk, intenzita světla, dostupnost potravy, avšak pravděpodobně největší vliv má predace. Člověk zapříčiňuje rychlé přetváření krajiny, což může některé z těchto faktorů ovlivňovat a netopýři se tak vzniklým změnám museli přizpůsobit. Dopady urbanizace na život netopýrů a rozdíly v jejich výletu mezi přirozeným a městským prostředím dosud nejsou příliš prozkoumány. Nicméně z dostupné literatury, která uvádí vzorce chování při výletu v přirozeném prostředí, se dá usuzovat, že především díky zvýšené intenzitě světla a otevřenějším prostorům ve městech hrozí netopýrům vyšší nebezpečí ze strany predátorů, kteří na druhou stranu v urbánním prostředí nemusí být tak početní.

**Klíčová slova:** Chiroptera, výlet, urbanizace, predace, antipredační chování

**Bibliographical identification:****Author's first name and surname:** Tereza Pašková**Title:** Variability of bat emergence activity in urban habitats**Type of thesis:** bachelor thesis**Supervisor:** doc. Mgr. Jan Zúkal PhD., MBA**The year of presentatiton:** 2017**Abstract:**

Although all species of the order Chiroptera are predominantly nocturnal animals there are many differences in morphology and behavior among them. In addition to a various foraging strategy, there is also a difference in the variability of bat emergence activity. Leaving day roost is very dangerous part of their activity, therefore the right timing of their emergence is important adaption. Timing is affected by many endogenous, but also exogenous factors like reproductive cycle, age, intensity of light, availability of food, but probably predation has the predominant influence. People cause a rapid tranformation of the landscape which may influence some of these factors and bats have to adapt to the these changes. The impacts of urbanization on life of bats and the differences between the natural and urban enviroments have not been explored yet. However, thanks to available literature which sets out patterns of emergence behavior of bats in natural enviroment, it can be inferred that the increasing light intensity and more open areas in the cities cause higher predation risk. On the other hand, there are not so many predators in the urban area as in natural areas.

**Keywords:** Chiroptera, emergence, urbanization, predation, anti-predatory behaviour

## **Obsah**

|  |    |
|--|----|
| Úvod.....  | 7  |
| 1. Urbanizace .....                              | 8  |
| 1.1 Reakce na urbanizaci.....                    | 8  |
| 1.2 Změna aktivity živočichů ve městech .....    | 10 |
| 1.3 Netopýři v urbánním prostředí.....           | 11 |
| 2. Aktivita a výletová aktivita netopýřů .....   | 15 |
| 2.1 Změna výletové aktivity .....                | 16 |
| 2.2 Faktory ovlivňující výletovou aktivitu ..... | 17 |
| 2.2.1 Podnebí a počasí.....                      | 17 |
| 2.2.2 Reprodukční cyklus, věk, pohlaví.....      | 18 |
| 2.2.3 Světlo.....                                | 19 |
| 2.2.4 Predace .....                              | 22 |
| 2.2.5 Další faktory .....                        | 23 |
| 3. Antipredační adaptace .....                   | 25 |
| 3.1 Pozdější výlet.....                          | 26 |
| 3.2 Shlukování .....                             | 26 |
| Závěr .....                                      | 29 |
| Literatura .....                                 | 30 |

## Úvod

Netopýři jsou savci patřící do řádu letouni (*Chiroptera*), jsou charakterističtí svou převážně noční aktivitou, kdy vylétají lovit potravu a den tráví odpočinkem v úkrytech, které poskytují stabilní mikroklima, ale také ochranu před predátory (Thomas & Jacobs 2013). Řád *Chiroptera*, je také unikátní tím, že v průběhu evoluce se u jeho zástupců vyvinula schopnost aktivního letu. Noční letová aktivita je pak klíčovým faktorem jejich úspěchu (Thomas & Jacobs 2013, Zeppelini et al. 2017). Mnoho zástupců řádu *Chiroptera* a především z podřádu *Vespertilioniformes*, kam rovněž patří většina našich netopýřů, má malé tělesné proporce. S čímž také souvisí jejich velmi rychlý metabolismus a velká spotřeba energie. Aby netopýři šetřili energii, vyvinula se u nich heterotermie, která jim umožňuje regulovat svou tělesnou teplotu. Dokáží své tělo přes den uvést do torporu nebo na delší časové období, zpravidla sezónně, do hibernace (Altringham 1996). Většinu své aktivity pak stráví lovem potravy. Tato, ale i další aktivity, jako hledání partnera, migrace apod., kvůli kterým netopýři musí opustit úkryt, započnou výletem z úkrytů, což je nejrizikovější část pro jejich přežití, proto je jeho načasování velmi důležité a je řízeno podle mnoha faktorů, kdy predace je asi nejdůležitějším z nich (Thomas & Jacobs 2013). Některé faktory a s tím související výlet, mohou být ovlivněny změnami, které způsobil člověk stavbou měst, infrastruktury apod.

Cílem této práce je shrnutí dostupné literatury o variabilitě výletu netopýřů. V první části zmiňuji změny v krajině a možné dopady urbanizace na život zvířat. V druhé části se zaměřuji na faktory ovlivňující výlet netopýřů především z denních úkrytů a možné ovlivnění těchto faktorů člověkem. Na závěr píší o projevech antipredačního chování během výletové aktivity, které jsou jednou ze základních adaptací, zvyšující šanci na přežití všech organismů.

Ve své práci uvádím většinu příkladů na zástupcích z podřádu *Vespertilioniformes*, a i když jsem si vědoma, že mnohdy by bylo vhodnější toto označení nebo označení letouni (*Chiroptera*), používám souhrnně pojem „netopýř“.

## 1. Urbanizace

Urbanizace je proces změn v krajině (životním prostředí), které jsou způsobeny rozvojem měst (Luniak 2004). Jde o přetvoření venkovského prostředí na městské a to je mimo jiné spojeno s rozvojem mnoha druhů dopravy (Antrop 2004). Tento rozvoj infrastruktury a výstavba měst postupně vede ke změnám v ekologickém fungování krajiny a také k přetváření původní krajiny do nové podoby (Antrop 2000). Urbanizace je označována jako hlavní příčina zániku biotopů mnoha unikátních endemických druhů (Buczowski & Richmond 2012). McKinney (2002) tvrdí, že se jedná o mnohem trvalejší zásah člověka do krajiny, než co způsobují jiné typy poškození biotopů, a také, že je příčinou nahrazení mnoha původních druhů druhy nepůvodními, které jsou početnější v místech, kde je změna prostředí největší.

Ekosystém byl nejvíce změněn tam, kde původní biotopy byly zcela přetvořeny na jinak využívané plochy např. města. Navíc, se stále stoupající hustotou lidí přicházejících z vesnic, se zvětšují i města, což vede k ještě většímu úbytku druhové rozmanitosti (van der Ree & McCarthy 2005). Touto lidskou činností dochází také ke změně klimatu, a tím i k dalšímu ovlivnění velkého množství druhů všech biotopů. Krom toho, stále a rychle se měnícím podmínkám se mnoho specialistů není schopno přizpůsobit a jsou tak vytlačeni generalisty, kteří jsou schopnější rychlejší adaptace (Chaverri & Kunz 2011).

Urbanizace není na Zemi rovnoměrně rozptýlena, v rozvinutých zemích se urbanizace mírně zpomaluje, na druhou stranu v rozvojových zemích dochází k rychlému vývoji měst např. v rozvojových zemích Asie, Afriky, Latinské Ameriky, kdy je navíc mnoho z těchto zemí horkými místy biodiverzity (Jung & Threlfall 2016).

### 1.1 *Reakce na urbanizaci*

Na rozdíl od rychle se rozrůstajících měst, tradiční venkovská krajina se vyvíjela spíše pomalu, více či méně v souladu s přírodou (Antrop 2000). I proto je městské prostředí často vhodné pouze pro několik málo druhů schopných se rychle adaptovat, dochází tak k úbytku biodiverzity, tedy tzv. biotické homogenizaci (Buczowski & Richmond 2012). Urbanizace navíc podporuje zánik původních druhů a jejich nahrazení druhy nepůvodními, kteří se rychle rozšiřují (McKinney 2006). Na rozdíl od venkova jsou městské oblasti teplejší, jsou zde také patrné rozdílné vlastnosti půdy a vzduchu, vyšší koncentrace CO<sub>2</sub> a ozónu. Tyto změny



životního prostředí mohou měnit fyziologii i chování živočichů a rostlin (Yakub & Tiffin 2016).

Přestože vytvářející se města ničí přirozené habitaty, zároveň dávají vznik novým ekologickým nikám. Takto nově vzniklé prostředí, z počátku využívané jen několika málo druhy, začalo v posledních dekadách kolonizovat mnoho živočichů. Tento fenomén adaptace volně žijících živočichů na člověkem vytvořené podmínky se nazývá synurbanizace (Luniak 2004). Zvířata žijící v urbánním prostředí můžeme rozdělit na dvě skupiny: komenzály např. krysy, které se živí zbytky lidských potravin, a na synantropní druhy, které profitují z lidského ekotopu, ale nejsou závislí na jídle dodávané člověkem (Baker & Harris 2007).

McKinney (2002) zmiňuje, že v suburbánních (příměstských) oblastech, kde je pouze nízká či střední úroveň lidského vývoje, je tendence výskytu většího množství druhů, než na venkově, což může být také z důvodu uměle vytvořeného vyššího počtu úkrytů a poskytnutím potravy z různých lidmi pěstovaných rostlin apod. Možnost soužití živočichů s lidskou civilizací je vidět na různých adaptacích, které se projevují chováním odlišným od jedinců stejného druhu vyskytujících se v původním prostředí. Je to např. prodloužení cirkadiální aktivity vlivem umělého osvětlení; změna stravovacích návyků, kdy jsou využívány různé zdroje vytvořené lidmi, například pro různé generalisty je i v zimě množství zdrojů k dispozici (skládka, krmítka), naopak je nižší množství bezobratlých pro hmyzožravce (Krauel & LeBuhn 2016); ztráta plachosti a zkrácení únikové vzdálenosti (Luniak 2004). Silnice a s tím spojená automobilová doprava představují hlavní bariéru pro přesun a je také příčinou úmrtnosti mnoha živočichů. Nicméně odděluje od sebe jednotlivé části města, např. zahrady, parky, hřbitovy, břehy apod., které mohou představovat rozmanité typy stanovišť (Rondinini & Doncaster 2002, Baker & Harris 2007).

Urbánní prostředí má pro život živočichů několik negativních vlivů např. chemické ošetření potravy herbicidy nebo insekticidy, které mohou způsobit i druhotnou otravu, živočicha, který požije takto ošetřené rostliny, dále riziko moderních staveb s prosklenými plochami apod. Nicméně, jiné pozitivně působící vlivy, jako vyšší teplota a vyšší úroveň srážek, využívání lidského odpadu nebo úmyslného krmení lidmi jako zdroj potravy, menší počet predátorů, což pak vede k rychlému množení některých druhů, umožňují a zlepšují živočichům život ve městech (Luniak 2004, Baker & Harris 2007).

## 1.2 Změna aktivity živočichů ve městech

Přestože vývoj životního prostředí probíhá odjakživa, s příchodem člověka a budováním měst, dochází často k mnohem rychlejším a dramatictějších změnám (Wong & Candolin 2015). Jelikož prostředí má velký vliv na všechny organismy, které v něm žijí včetně zvířat, musí se všichni přizpůsobit daným podmínkám jedním ze tří základních způsobů: rozptýlit se, pozměnit genetickou výbavu nebo využít fenotypovou plasticitu, jež umožňuje zvířeti změnu chování. A právě chování je často u mnoha zvířat první reakcí na podmínky vytvořené člověkem, umožňuje jim zvýšit šanci na přežití a také rozmnožování, mění se způsob stravování, komunikace apod. (Wong & Candolin 2015).

Příkladem změny aktivity živočichů ve městech mohou být ptáci. Pro ně je nejdůležitějším komunikačním prostředkem zpěv, používají ho nejen k nalákání partnerky, ale také pro obranu území. Avšak městské prostředí je vlivem lidské činnosti mnohem hlučnější, než prostředí venkovské. Ptáci proto byli donuceni přizpůsobit se poupravěním zpěvu, aby byli slyšet i v těchto podmínkách. Bylo zjištěno, že ptáci žijící v hlučném prostředí mají vyšší minimální frekvenci zpěvu, zatímco u ptáků v klidném prostředí, kromě nižší frekvence zpěvu, obsahovaly jejich písně více tónů (Slabbekoorn & Peet 2003). V jiné studii bylo dokázáno, že ptačí písně jsou ve městech kratší a rychlejší (Slabbekoorn & Visser 2006). Møller et al. (2015) dále zjistili, že se ptáci kromě úpravy písní adaptovali na městské prostředí delší pěveckou periodou. V průběhu roku začínají zpívat dříve, a zároveň i zpívají déle. Tato adaptace je pravděpodobně umožněna díky vyšší teplotě, kterou urbánní prostředí nabízí a tím dřívějšímu nástupu reprodukce.

Městské prostředí také produkuje čím dál více umělého osvětlení (Spoelstra et al. 2017), což může mít vliv na denní cykly a fyziologii různých druhů plazů, ptáků nebo savců. Denním cyklem je myšlena adaptace k 24 hodinové rotaci Země. Je to odpověď vnitřních reakcí organismu na cyklické signály prostředí, u živočichů tak dochází k dennímu střídání aktivity a odpočinku. Například byly zkoumány rozdíly v cirkadiánním cyklu (denním cyklu) mezi lesní a městskou populací *Turdus merula*. Bylo zjištěno, že populace žijící ve městě je během dne déle aktivní, protože zahájila svou aktivitu v průměru o 29 minut před stmíváním. Naopak lesní populace, začíná být aktivní později, protože má začátek aktivity synchronizovaný se začátkem stmívání. Zároveň městská populace večer ukončila svou aktivitu v průměru o 6 minut později, než lesní populace. Městští ptáci tak mají o cca 50 minut kratší 24-hodinový cyklus. Autoři pouze odhadují, čím mohou být tyto rozdíly

způsobeny, zmiňují možné vlivy městského hluku a také nočního umělého osvětlení (Dominoni et al. 2013). Umělé osvětlení může ovlivňovat také nástup reprodukce, např. *Cyanistes caeruleus* v městském prostředí začíná klást vejce v průměru o 1,5 dne dříve (Kempenaers et al. 2010).

Rozdílné chování, přesněji posunutí aktivity je patrné nejen u ptáků, ale i savců, ať už vlivem umělého osvětlení nebo z důvodu plachosti. Rotics et al. (2011) zjišťovali, jak jsou *Acomys cahirinus* a *Acomys russatus* ovlivněny umělým osvětlením měst. *Acomys cahirinus* je přirozeně noční živočich, ale při pouličním osvětlení došlo ke snížení její aktivity. Opak se očekával u *Acomys russatus*, která je denním živočichem, ovšem ke zvýšení aktivity nedošlo. Vznikl tak časový prostor, který není plně využíván ani jedním z druhů a to umožňuje jeho využití invazními druhy, které jsou méně citlivé na světlo.

Jiný výzkum se věnoval aktivitě *Erinaceus europaeus*, což je savec běžně aktivní již ve večerních hodinách. Bylo prokázáno, že zástupci tohoto druhu žijící ve městech jsou nejvíce aktivní po půlnoci, kdy je snížen jak silniční provoz, tak i pohyb lidí a psů. Tím se snížilo riziko úmrtí způsobené frekventovanou dopravou nebo případnou predací volně pobíhajícími psy (Dowding et al. 2010).

Podobné vzory chování byly objeveny také u jiných savců, Tigas et al. (2002) se snažili zjistit, jestli se liší aktivita *Lynx rufus* a *Canis latrans* žijících v městském prostředí od populací žijících ve volné přírodě. Z jejich výzkumu vyplývá, že soumravná aktivita těchto dvou druhů byla přibližně stejná v obou populacích, bez výrazného posunu k nočním hodinám, podstatně se ovšem snížila aktivita během denního světla, což znamenalo jistý způsob vyhýbání se lidem.

### **1.3 Netopýři v urbánním prostředí**

V posledních desetiletích se řada druhů netopýrů přesouvá do měst, kde tvoří kolonie, nejčastěji na lidských stavbách jako budovách nebo mostech. Tento přesun do městského prostředí je způsoben především ztrátou starých lesů, které poskytují dostatek úkrytů pro kolonii, a navíc, jak počet dutin ubývá, může docházet ke zvýšené konkurenci mezi ptáky a netopýry (Nad'o et al. 2011). Na druhou stranu městské prostředí často nabízí široké spektrum umělých úkrytů, kterých může být někdy k dispozici i větší množství, než se nachází v přirozeném prostředí (Krauel & LeBuhn 2016). Také se zde nachází stanoviště s velkou hojností hmyzu, který netopýrům slouží jako potrava (Bihari 2004, Ceřuch & Kaňuch 2005, Krauel & LeBuhn 2016).

Ačkoliv netopýři mají důležitou ekologickou roli, o jejich životě v městském prostředí se toho příliš neví, mnoho publikovaných prací ovšem ukazuje, že urbanizace je pro ně spíše škodlivá (Gaisler et al. 1998, Gehrt & Chelsvig 2003, Avila-Flores & Fenton 2005). Je to patrné na dramatickém poklesu rozmanitosti i početnosti netopýřů, která souvisí se ztrátou přirozených úkrytů, umělým osvětlením, změnou složení potravy a změnou mezidruhové interakce (např. predace a kompetice) (Caryl et al. 2016). Navíc jsou netopýři obzvláště náchylní k antropogenním změnám kvůli své nízké reprodukční rychlosti, dlouhověkosti a vysoké metabolické rychlosti (Voigt & Kingston 2016). Nicméně i přes tento fakt, se netopýři ve městech vyskytují, účinky urbanizace mohou být druhově specifické a mohou záviset na podmínkách prostředí a také stupni vývoje (Oprea et al. 2009). Dopad urbanizace tudíž nemusí být vždy negativní a může se lišit mezi zeměpisnými oblastmi a taxony. Netopýři jsou velmi rozmanitou skupinou savců, a to po celém světě, kdy mnoho druhů je i ve městech, kde pravděpodobně tvoří nejružnorodější skupinu savců, která se v městských oblastech vyskytuje (Jung & Threlfall 2016).

Velkou výhodou netopýřů představuje létání, a to z důvodu, že jim umožňuje relativně lehký přesun městským prostředím, kde pro jiné volně žijící živočichy vzniká mnoho překážek náročných pro překonání. Například jednou z velkých bariér pro nelétavé živočichy představují silnice, ty ovšem díky letu pravděpodobně nebrání pohybu netopýřů (Gehrt & Chelsvig 2003). Na druhou stranu v jiných studiích bylo zjištěno, že silnice, především rychlostní, mají vliv na úmrtnost netopýřů (Iković et al. 2014). Nejvíce jsou ohroženy nízko létající druhy, mezi které patří zástupci rodů *Myotis*, *Eptesicus* a *Pipistrellus*, u kterého zároveň byla zaznamenána nejvyšší úmrtnost vlivem kolize s auty (Gaisler et al. 2009). Rizikovost se liší také mezi pohlavím a věkem, kdy více umírají samci a mladí jedinci (Fensome et al. 2016). Adams (1996) zkoumal schopnost letu mladých netopýřů druhu *Myotis lucifugus* a charakterizoval je horší schopností rychlého letu a manévrování oproti dospělým jedincům. Z toho důvodu upřednostňovali mladí jedinci lov v otevřeném prostředí, které mohou představovat právě silnice. Ve srovnání s dálnicemi je doprava ve městech pomalejší, proto se domnívám, že zde může být nižší pravděpodobnost srážky netopýřů s dopravními prostředky a tudíž docházet k menším ztrátám v populaci.

Odhaduje se, že během následujících 40 let stoupne početnost lidské populace na 8-11 miliard, z čehož 70 % lidí bude žít ve městech, proto je důležité pochopit, jak města rozšiřovat, aby docházelo k co nejmenším ekologickým dopadům (Caryl et al. 2016), a také aby byla zachována biologická rozmanitost i v hustě osídlených oblastech (Krauel & LeBuhn

2016). Oprea et al. (2009) dokázali, že pro zvýšení počtu netopýrů ve městech se vyplatí sázet stromy podél silnic. Zjistili, že početnost netopýrů je na ulicích se stromy daleko vyšší, než na ulicích beze stromů. Největší hojnost a bohatost netopýrů ovšem byla v městských parcích, protože i přes velký pohyb lidí, parky obecně poskytují dostatek stromů, které slouží jako úkryty a také se tam nachází např. vodní plochy a jiné zdroje potravy.

Pro život mnoha druhů netopýrů je vhodný lesní habitat, protože poskytuje dostatek úkrytů pro kolonii, je to vhodné místo k lovu kořisti, a také je zde lepší možnost úniku před predátory (Gehrt & Chelsving 2003, Russo et al. 2007), ovšem takových habitatů většinou v urbánním prostředí nebývá mnoho. Gehrt & Chelsving (2003) zmiňují důležitost vodních ploch pro aktivitu netopýrů, také ale zjistili, že netopýři hodně využívají rozhraní mezi lesem a otevřenou plochou. Je to prostor vhodnější pro lov, a to pravděpodobně z důvodu, že se tam nachází větší množství hmyzu nebo proto, že při lovu kořisti je tam snadnější navigace než v lesích, navíc toto rozhraní netopýři používali také jako letový koridor.

Mnoho studií ukazuje, že rozmanitost netopýrů je nejnižší ve vysoce urbanizovaných oblastech (Gaisler et. al. 1998, Lesiński et al. 2000) a zároveň, že v urbánním prostředí většinou převládá několik málo druhů, které představují více než 50 % zaznamenaných netopýrů v dané oblasti (Lesiński et al. 2000, Krauel & LeBuhn 2016). Často jde o druhy, které jsou přizpůsobeny k lovu v otevřených prostorech nebo nad různými překážkami, což netopýrům umožňuje najít pro lov vhodné prostředí navzdory světlu a hluku městského prostředí (Threlfall et al. 2011).

Nicméně Hourigan et al. (2010) zjišťovali diverzitu hmyzožravých netopýrů v Austrálii ve městě Brisbane a nezjistili, že by nějaký druh početně výrazně převažoval nad ostatními. Stejný vzorec nízké dominance byl pozorován i v dalších australských městech (Sydney a Townsville), naopak ve městě Adelaide byla zaznamenána převaha jednoho druhu, což má společné s jinými městy nacházejícími se většinou v mírném pásu. Autoři také zjistili, že v Brisbane byla výrazně vyšší hustota netopýrů v obytných zónách, než v parkových oblastech, což je také v rozporu se studiemi z mírného pásu, v nichž byla bohatost netopýrů nejvyšší v „přirozenějších“ oblastech (Gaisler et. al. 1998, Lesiński et al. 2000). Proto upozorňují, že je třeba rozlišovat a blíže studovat netopýry žijící ve městech tropických a subtropických oblastí, a nelze je obecně generalizovat s městy z mírného pásma.

Není úplně jisté, proč některé druhy netopýrů využívají urbánní prostředí a jiné nikoliv. Obecně je výskyt netopýrů v dané lokalitě podmíněn přítomností vhodného stanoviště

s kořistí a vhodných úkrytů (Avila-Flores & Fenton 2005). Basham et al. (2011) ovšem shrnují, že druhy, které vyžadují otevřené biotopy, jako jsou zemědělské půdy, travnaté plochy, nebo druhy, které se nemohou rozšířit z odlehlých oblastí či jsou netolerantní k disturbanci, jsou v urbánním prostředí vzácné. Lesiński et al. (2000) sledovali početnost různých druhů netopýrů v centru města, na jeho okraji a mimo město, kde byla početnost rodu *Myotis* daleko vyšší než ve městě (tab. č. 1).

Tab. č. 1: Celkové a procentuální záznamy každého druhu pro jednotlivé oblasti n – celkový počet nezahrnující neidentifikované druhy, *Es* – *Eptesicus serotinus*, *Nn* – *Nyctalus noctula*, *Pn* – *Pipistrellus nathusii*; I – centrum, II – předměstí, III – okrajové sídliště, IV- 15-22 km od městského centra, V – více jak 22 km od městského centra (Lesiński et al. 2000)

| Zone           | n   | <i>Es</i> | <i>Nn</i> | <i>Pn</i> | <i>Myotis</i> |
|----------------|-----|-----------|-----------|-----------|---------------|
| City           |     |           |           |           |               |
| Central (I)    | 334 | 66.5      | 28.4      | 1.2       | 3.9           |
| Outskirts (II) | 247 | 53.0      | 32.8      | 2.4       | 11.8          |
| Outside city   |     |           |           |           |               |
| Suburban (III) | 233 | 46.3      | 42.1      | 7.7       | 3.9           |
| IV             | 409 | 46.2      | 34.2      | 5.4       | 14.2          |
| V              | 222 | 43.2      | 29.3      | 3.2       | 24.3          |

## 2. Aktivita a výletová aktivita netopýrů

V životním cyklu netopýrů můžeme obecně rozlišovat období odpočinku, které je různě dlouhé a období aktivity, z níž lov většinou představuje 80 % času stráveného mimo úkryt, ovšem tato doba se u jednotlivých druhů může lišit. Zpátky do úkrytu se netopýři mohou vracet v průběhu celé noci, ale většina koncentruje návrat do doby před východem slunce (Bartonička & Zukal 2003). Období odpočinku je závislé na oblasti, kde netopýři žijí, v mírném pásu, kde se střídají roční období, jsou netopýři přes zimu aktivní jen minimálně nebo vůbec (Negro et al. 1992).

Aktivita netopýrů je často přímo spojena s diverzitou hmyzu v oblastech, které jsou blízko denního úkrytu kolonie. Nicméně v urbánním prostředí mnohdy dochází ke snížené rozmanitosti a hojnosti hmyzu, to naznačuje, že netopýři ve městech mohou být limitováni přístupem k potravinovým zdrojům (Krauel & LeBuhn 2016).

Netopýři jsou noční živočichové, a jelikož jsou tak omezeni aktivitou pouze na část dne, správné načasování výletu je u všech druhů netopýrů velmi důležité pro loveckou úspěšnost jedince, tedy pro jeho přežití, ale také pro následné rozmnožování (Thomas & Jacobs 2013). Usman et al. (1980) také zmiňují, že vzhledem k predaci je pro netopýry výlet z úkrytu a následný návrat nejnebezpečnější částí jejich aktivity.

Do úkrytu netopýrů se dostává žádné nebo minimum světla, proto před začátkem lovu netopýři často z úkrytu vylétají, aby zjistili, jestli už jsou vhodné, především světelné, podmínky k bezpečnému pohybu mimo úkryt a pokud ne, zalétávají zpátky, tomuto chování se říká „light-sampling“. Může nastávat častěji během oblačných večerů (Isaac & Marimuthu 1993). Light-sampling byl pozorován v mírném pásu například u *Rhinolophus hipposideros* (McAney & Fairley 1988), *Eptesicus serotinus* (Catto et al. 1995) a v tropech př. u *Pipistrellus mimus* (Isaac & Marimuthu 1993).

Také dochází k tomu, že mnoho večerních výletů bývá iniciováno výletem jednoho netopýra, po kterém nastává delší interval před hlavním výletem ostatních jedinců kolonie (Lučan 2009), proto je lepší pro udávání časových údajů výletu uvádět medián (Bullock et al. 1987).

Výlet netopýrů je často doprovázen jejich sociálními hlasy (Petrželková & Zukal 2001), tedy různě hlasitým pískání, které je u některých druhů jako *Tadarida brasiliensis* slyšitelné i v průběhu celého dne (Gould 1961).

## 2.1 Změna výletové aktivity

Výletová aktivita netopýrů není vždy stejná. Liší se mezi jednotlivými druhy, ale také se mění sezonně, což je ovlivněno především změnami v nabídce kořisti, její kvalitě a přístupnosti. Množství hmyzu v průběhu roku silně kolísá, nejpřístupnější je během nejteplejších období roku – během rojení (Bartonička & Zukal 2003). Mimo jiné jsou některá stanoviště na hmyz bohatší a jiná chudší, od toho se také odvíjí změna užívání stanovišť během sezóny (De Jong 1994).

Nastup aktivity je v podstatě řízen endogenním rytmem synchronizovaným s externím 24-hodinovým cyklem světlo-tma (Erkert 1982). Bylo však zjištěno, že netopýři mohou přizpůsobit načasování svého výletu v závislosti jak na endogenních, tak exogenních faktorech. Oba typy faktorů spolu souvisí a navzájem se velmi prolínají, patří mezi ně intenzita světla, podnebí a přehánky, podmínky prostředí, predace, a v neposlední řadě je také zmiňován vliv sociálních a jiných biologických proměnných (Kunz & Anthony 1996, Russo et al. 2007, Thomas & Jacobs 2013).

Kromě různého načasování počátku aktivity je výletová variabilita patrná také v rozdílné rychlosti a délce výletu. Rychlost výletu se často určuje pomocí tzv. „emergence rate“, což je počet netopýrů vylétajících za určitou časovou jednotku, nejčastěji minutu. Je ovlivněna např. velikostí kolonie, kdy velké kolonie mají vyšší výletovou rychlost, než kolonie menší (Swift 1980, Kunz & Anthony 1996). Tento vliv velikosti kolonie lze pozorovat v průběhu roku, kdy se díky porodům a výletu mláďat výrazně mění počet jedinců v kolonii netopýrů. Rychlost výletu je také vyšší u kolonií s větším výletovým otvorem (Kunz & Anthony 1996). V rámci každodenního výletu vylétá nejvíce jedinců za jednotku času přibližně v půlce výletové doby (Swift 1980). Kolonie čítající více jedinců má i delší výletovou dobu, která se mění v průběhu reprodukčního cyklu. Nejkratší výlet byl zjištěn v době podzimních přeletů a nejdelší v období laktace, tedy přibližně v polovině léta u *Myotis lucifugus* (Kunz & Anthony 1996) a pozdním létě u *Rhinolophus hipposideros* (McAney & Fairley 1988). Nicméně mezi délkou výletu a velikostí kolonie nebyla nalezena žádná korelace u *Miniopterus schreibersii* (Dwyer 1964).



## 2.2 Faktory ovlivňující výletovou aktivitu

### 2.2.1 Podnebí a počasí

Podnebí i počasí ovlivňují mnoho biologických pochodů i projevů chování zvířat. A jelikož se díky člověku mění klimatické (podnebné) podmínky po celém světě, má to dopad na mnoho organismů. Pro netopýry jsou to důležité faktory ovlivňující každodenní výlet, ale i hibernaci, kdy měnící se teplota na jaře je pro netopýry signálem k probuzení z hibernace (Meyer et al. 2016). Její délka může být ovšem změněna vyššími teplotami nastupujícími dříve na začátku roku a končícími později. Tím mohou být netopýři ohroženi, protože v té době není dostatek potravy (Sherwin et al. 2013).

Frick et al. (2012) zkoumali ve své studii každodenní výlet *Tadarida brasiliensis* dokázali, že během roku se suchým podnebím netopýři vylétali dříve, i 1,5 hodiny před západem slunce, z důvodu, aby nasbírali dostatek hmyzu, kterého je v tomto období méně. Celkově je takový rok charakteristický nižší reprodukcí a nižším přežíváním netopýřů. Naopak v roce s dostatkem vody, vylétali později asi 30 minut po západu slunce. Počasí během dne také ovlivňovalo výlet. Během teplejších dnů netopýři vylétávali později a nezáleželo, jestli se jednalo o vlhké nebo suché roky (Frick et al. 2012). Reichard et al. (2009) i Lee & McCracen (2001) dospěli ke stejným výsledkům, že výlet *Tadarida brasiliensis* je ovlivněn podmínkami podnebí i počasí.

Krom ročních změn teplot ovlivňujících hibernaci, je každodenní teplota zase potřebná pro probuzení netopýřů z torporu, do kterého během dne upadají. Pokud není v průběhu dne dostatečně vysoká pro zahřátí jejich těla, neprobudí se, a tudíž nevyletí (Kunz & Anthony 1996). Teplota také ovlivňuje aktivitu hmyzu, který je početnější během teplého počasí, ochlazení tedy může znamenat snížení jeho početnosti a netopýři jsou tak nuceni vyletět dříve, aby měli dostatečný příjem potravy (Reichard et al. 2009). Scanlon & Petit (2008) zaznamenali, že aktivita netopýřů výrazně stoupá s teplotou nad 7°C. Obecně při chladnějším počasí výlet nastává později, což může být ovlivněno hlubší úrovní torporu během dne (O'Shea & Vaughan 1977).

Netopýři svůj výlet tedy regulují nejenom podle sezónních, ale také podle denních podmínek (Frick et al. 2012). Kunz & Anthony (1996) ve svém výzkumu zjistili, že *Myotis lucifugus* vylétá dříve, když je zataženo, než během jasných nocí, což může mít souvislost s intenzitou světla (Shiel & Fairley 1999). A také dospěli k podobným výsledkům jako Gould (1961), McAney et al. (1988) a Shiel & Fairley (1999), které ukázaly, že hustý déšť může

výlet opozdit nebo mu úplně zabránit. Zatímco lehký déšť nebo mlha měla nulový nebo jen minimální efekt na výlet netopýrů (McAney et al. 1988). Zkoumali také vliv větru, ale nenašli žádný důkaz, že by vítr opožďoval nebo urychloval opouštění úkrytu netopýry. Přestože Rydell (1991) nezjišťoval přímo výlet, ale aktivitu netopýrů, při silném větru jich zaznamenal podstatně méně, než při mírném větru nebo bezvětří. Dřívější výlet může být ovlivněn také vyšším atmosférickým tlakem (Negro et al. 1992).

Ve městech bývá odlišné klima, než v jeho nejbližším okolí, většinou se jedná o vyšší teplotu vzduchu a nižší vlhkost vzduchu (Střeštík 2011). Vliv těchto změn v urbánním prostředí na výlet netopýrů zatím nebyl sledován, nicméně odhaduji, že zvýšená teplota, která v přirozeném prostředí vyvolává dřívější výlet (Maltagliati et al. 2013), by mohla vést k dřívějšímu výletu také ve městech.

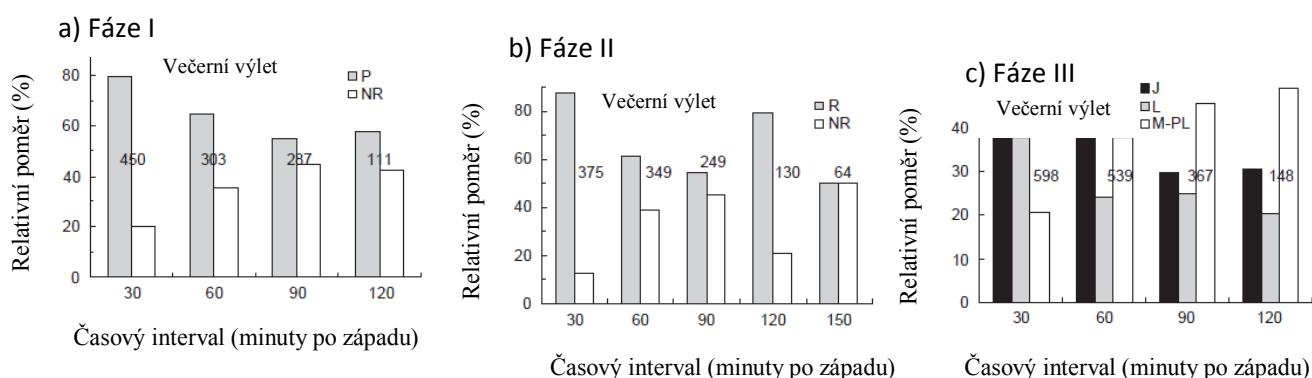
### **2.2.2 Reprodukční cyklus, věk, pohlaví**

Načasování výletu se může lišit v průběhu roku na základě reprodukčního cyklu, ve kterém se samice nachází. Reichard et al. (2009) zjistili, že samice *Tadarida brasiliensis* nejprve během březosti vylétaly dříve, než ostatní členové kolonie, v druhé polovině březosti ovšem pozorovali opak, samice opouštěly kolonii poslední. Vlivem zvýšené hmotnosti jsou samice těžší a tudíž méně agilní, čímž představují snadnější kořist pro dravce. Kojící samice mají vysoké energetické nároky, musí tedy nasbírat dostatek potravy, a proto vylétají dříve, než samci a samice bez mláďat (Lee & McCracen 2001), zároveň podstatně dřív musí vylétat samice, které mají dvě mláďata, než ty s pouze jedním potomkem (Barclay 1989). Dřívější výlet kojících samic byl zaznamenán také u druhů *Nyctalus leisleri* (Shiel & Fairley 1999), *Eptesicus nilsonii* (Duvergé et al. 2000), *Myotis daubentonii* (Lučan 2009) a *Tadarida pumila* (McWilliam 1989). Bylo pozorováno, že i když jeden rok kojící samice vylétaly dříve, než gravidní, v následujícím roce byla tato tendence opačná, to může být způsobeno rozdílnou dostupností potravy v jednotlivých letech (Petrželková & Zukal 2001).

Catto et al. (1995) zjišťovali změnu načasování výletu u evropského druhu *Eptesicus serotinus* v průběhu březosti a laktace samic. Průměrná doba výletu z denního úkrytu byla 11 minut po západu slunce a byla přibližně stejná během celého reprodukčního cyklu. To se liší od dat získaných u *Rhinolophus hipposideros*, kteří po porodu vylétali podstatně dříve, tedy blíže k západu slunce, což mohlo souviset se zvýšenými energetickými nároky. Přibližně stejné načasování výletu v průběhu celého odchovu mláďat naznačuje, že predační tlak u *Eptesicus serotinus* převažuje nad energetickými nároky (Catto et al. 1995).

O možných rozdílech ve výletu mezi samci a samicemi se toho příliš neví, protože úkryty samců je obvykle těžké lokalizovat, na rozdíl od těch samicích, které tvoří početné kolonie. Nicméně bylo zjištěno, že u *Eptesicus fuscus* není žádný rozdíl v načasování výletu mezi samci a samicemi (Wilkinson & Barclay 1997).

Mláďata představují snadnější, a také oblíbenou kořist pro predátory, protože jsou v letu pomalejší a hůře manévrují (Petrželková et al. 2004). Jejich první výlety probíhaly v době, kdy byla ještě kojena. Nejdříve vylétají později než dospělí jedinci, aby odpozorovali jejich chování a primárně zlepšovali svůj let. Nezaměřují se také tolik na lov (Reichard et al. 2009). Ovšem jakmile byli odstaveni, začali vylétat dříve, než dospělí jedinci (obr. č. 1) (Lee & McCracen 2001). To je však přesným opakem, toho, co zjistili Kunz & Anthony (1996) u *Myotis lucifugus*, kdy mladí netopýři měli tendenci vylétat později. To může být způsobeno jinou stavbou těla, která jim neumožňuje tak rychlý a agilní let.



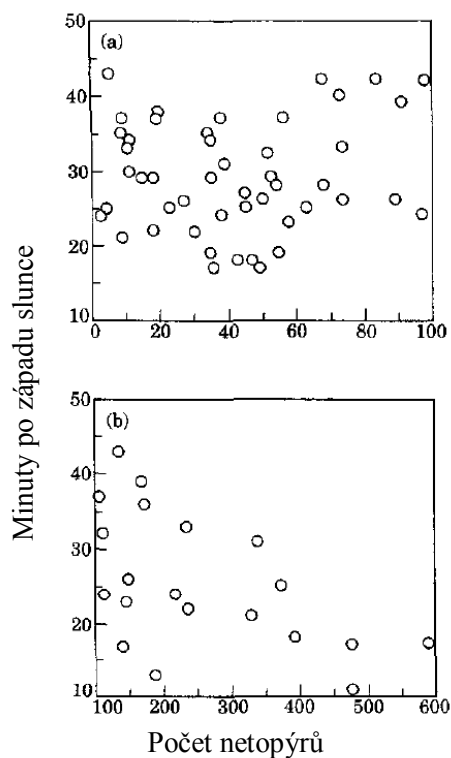
Obr. č. 1: Časové rozložení výletu různých tříd netopýrů zachycených během tří období roku a) Fáze I – jaro (n=5) b) Fáze II – brzké léto (n=5) c) Fáze III – pozdní léto (n=7); n – počet večerních pozorování; čísla u každého časového interval je celkový počet zachycených netopýrů. P: březí samice, NR: ostatní dospělí jedinci (samci a nereproduktivující samice), R: reproduktivující samice (březí a kojící), J: mladí jedinci, L: kojící samice, M-PL: zbylí dospělí (samice období kojení a samci (Převzato z Lee & McCracen 2001))

### 2.2.3 Světlo

Jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňující výlet netopýrů je světlo. Denním zdrojem světla je slunce, to hraje důležitou roli i pro netopýry, jakožto noční živočichy. Podle západu slunce totiž netopýři přizpůsobují svůj výlet z denních úkrytů (Swift 1980, Catto et al. 1995, Kunz & Anthony 1996). Naopak měsíc poskytuje světlo v noci, kdy během měsíčního cyklu dochází ke změně úplňku na nov a naopak. Bylo zjištěno, že i když u různých druhů se reakce na intenzitu světla může lišit, obecně během jasných měsíčních nocí netopýři svou aktivitu omezují, pravděpodobně z důvodu rizika predátorů, kteří se při světle lépe orientují a také

z důvodu menšího množství hmyzu. Toto chování lze označit jako měsíční fobie (Scanlon & Petit 2008, Thomas & Jacobs 2013). Naopak při novu nebo zatmění měsíce jsou mnohem aktivnější (Usman et al. 1980). Nicméně měsíční světlo v urbanizovaném prostředí pravděpodobně nemá zásadní vliv na výlet netopýrů (Scanlon & Petit 2008).

Načasování výletu vzhledem ke světlu pravděpodobně souvisí s rizikem predace, kdy při vyšší intenzitě světla je vyšší šance ulovení predátorem (Thomas & Jacobs 2013). Doba výletu se u jednotlivých druhů liší, ale u všech je blízce spjata se západem slunce, s tím často souvisí pozdější výlet na jaře a začátkem léta a dřívější uprostřed a na konci léta (Kunz & Anthony 1996), *Antrozous pallidus* ovšem dříve vylétá během letních a později v jarních a podzimních měsících (O'Shea & Vaughan 1977). *Pipistrellus pipistrellus* vylétá 35 minut po západu slunce (15-35 lux) (Swift 1980). Zatímco *Nyctalus noctula* vylétá v průměru 11 minut po západu slunce (Kaňuch 2007) a Catto et al. (1995) uvádí průměrnou dobu výletu u *Eptesicus serotinus* také 11 minut po západu slunce. *Tadarida brasiliensis* průměrně vylétá 45 minut po západu slunce (Gould 1961), ovšem kolonie s více jak 100 jedinci vylétají dříve, už i 20 minut po západu (obr. č. 2) (Fenton et al. 1994). U některých netopýrů dochází ke kompenzaci kratšího světla v zimě, kdy vylétají i za tmy (Isaac & Marimuthu 1993).



Obr. č. 2: Doba výletu (min) a počet netopýrů pro kolonie s (a) méně, než 100 jedinci a (b) více jak 100 jedinci (Fenton et al. 1994)

Se stále se rozrůstajícími městy stoupá umělé osvětlení způsobující světelné znečištění, které je velkým problémem. Kromě snižování biodiverzity, napříč různými taxony, negativně ovlivňuje chování zvířat, a mimo jiné také výlet netopýřů. Na jednu stranu někteří netopýři mohou umělé osvětlení využívat (Blake et al. 1994) tak, že světlo láká hmyz, který je netopýři loven, na druhou stranu vnější osvětlení může opozdit výlet a také prodloužit dobu výletu některých druhů (Boldogh et al. 2007, Stone et al. 2015).

Downs et al. (2003) zkoumali vliv intenzity světla, ale také červeného a modrého světla, na načasování výletu netopýřů. Světla instalovali tak, že mířila na výletový otvor. Zjistili, že pokud červené světlo bylo při nízké intenzitě a jeho světelný zdroj byl umístěn alespoň 5 m od výletového otvoru, nedocházelo k žádným výrazným změnám oproti pokusům, kdy nebylo instalováno žádné umělé světlo. Naproti tomu modré světlo výrazně snižuje výlet netopýřů. Také zjistili, že větší vliv na výletovost má intenzita světla, než jeho barva.

Podobný výzkum prováděli také Spoelstra et al. (2017), kteří podotýkají, že vnímání světla se může lišit u jednotlivých druhů. V souvislosti s tím testovali účinky bílého, zeleného a červeného světla na několika druzích, přičemž zahrnovali také fakt, že výlet je ovlivněn morfologickou adaptací k letu a lovu daného druhu. Obecně větší a rychleji létající druhy vylétají dříve než menší a pomalejší (Jones & Rydell 1994, Rydell et al. 1996, Thomas & Jacobs 2013). Pomalu létající druhy jako zástupci rodů *Myotis* a *Plecotus* se vyhýbali zelenému a bílému světlu, agilnější *Pipistrellus* byl v zeleném a bílém spektru početnější, ale stejně jako předešlé dva rody byl hojnější v červeném spektru. U rodů *Nyctalus* a *Eptesicus* nezaznamenali žádný účinek u různých spekter.

Boldogh et al. (2007) ve svém výzkumu sledovali rozdíly mezi koloniemi několika druhů netopýřů, umístěných buď na osvětlených, nebo neosvětlených budovách. Na neosvětlených budovách téměř všichni netopýři opustili kolonii v prvních 30 minutách po západu slunce, zatímco na osvětlených budovách byl výlet značně opožděn (*Rhinolophus ferrumequinum* a *Myotis blythii*) nebo většina jedinců nevyletěla vůbec, dokud světla nezhasla (*Myotis emarginatus*). Tím, že netopýři jsou vlivem umělého světla donuceni posunout začátek výletu, přichází tak o nejvyšší hojnost hmyzu, která nastává kolem soumraku (Kunz & Anthony 1996), a také se zkracuje doba, po kterou mohou lovit, což může mít vliv na

mláďata, která byla z osvětlených budov podstatně menší a může to u nich snížit úspěch hibernace.

#### 2.2.4 Predace

V souvislosti s rizikem predace se mění mnoho aspektů chování zvířat a to prakticky u všech ekologických systémů a taxonů (Lima & O'Keefe 2013). Existují domněnky, že noční způsob života netopýrů se vyvinul právě v reakci na predáční riziko (Speakman 1995).

Predátoři lovcí netopýry jsou zástupci ze skupiny obojživelníků, plazů (Rice 1957), ptáků (Isaac & Marimuthu 1993), savců (Mumford 1969), ale i ryb (Speakman 1991). Ovšem až na tropické *Macheiramphus alcinus* a *Falco rufigularis* (Black et al. 1979) je jen velmi málo predátorů, kteří mají netopýry jako hlavní složku své stravy (Speakman 1991). Nicméně Speakman (1991) zmiňuje tři druhy sov mírného pásma, *Tyto alba*, *Strix aluco* a *Asio otus*, u kterých bylo zaznamenáno, že se živí na netopýrech častěji než jiné druhy ptáků v Británii, kteří netopýry loví příležitostně jako např. *Corvus frugilegus*, *Athene noctua* nebo *Falco tinnunculus*. U *Falco tinnunculus* bylo zjištěno, že jeho úspěšnost lovu není ani tak závislá na lovecké technice, jako spíše na vhodných světelných podmínkách při dřívějším výletu netopýrů (Negro et al. 1992). Predace ptáky je zodpovědná za 11 % roční úmrtnosti netopýrů v Británii, proto musí být brán v potaz její dopad na populační dynamiku a chování netopýrů (Speakman 1991).

Mnoho pozorování denních dravců lovcí netopýry je známých u *Tadarida brasiliensis* vylétající ve velkých skupinách často před západem slunce (Lima & O'Keefe 2013). Právě velké kolonie mohou být pro dravce atraktivnější, protože mají tendenci být stacionární a proto snadněji detekovatelné (Fenton et al. 1994) a zároveň atraktivita pro predátory stoupá předvídatelností výletů díky malým výletovým otvorům (Erkert 1982). Naopak u netopýrů žijících jednotlivě nebo v malých skupinách může být riziko predace nižší (Barclay 1989). Zároveň však život a výlet ve velkém hejnu může predáční riziko snížit. Bylo zjištěno, že někteří jedinci chyceni dravci vydávali specifické hlasy, což může souviset s varováním ostatních jedinců v kolonii. Následně totiž docházelo ke sníženému počtu vylétujících jedinců, netopýři vylétali později a také změnili výletový otvor (Fenton et al. 1994).

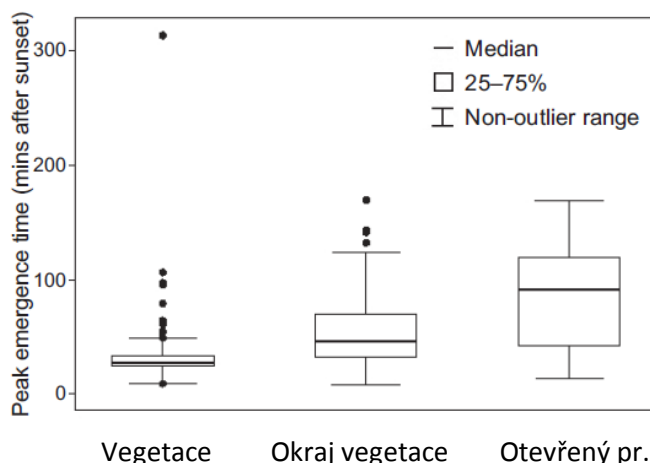
Petrželková & Zukal (2001) pro zjištění vlivu predátora na výletové chování, aplikovali vycpanou atrapu *Falco tinnunculus* nebo *Tyto alba* v blízkosti výletového otvoru kolonie *Eptesicus serotinus* a pouštěli nahrávku hlasu daného ptáka. Nedošlo ovšem k žádné

změně výletových parametrů. Podobný experiment prováděli Kalcounis & Brigham (1994), také bez rozdílů ve výletu.

Možné rozdíly ve výletu v přirozeném a urbánním prostředí, způsobených predací, byly prozatím zkoumány minimálně. Ale zjistilo se, že z důvodu otevřenějšího prostoru v urbánním prostředí, netopýři vylétají později (Jenkins et al. 1998).

### 2.2.5 Další faktory

I když hlavní vliv na výlet má světlo, klimatické faktory a riziko predace, mezi dalšími faktory patří: umístění úkrytu, strategie lovu a kořist, kterou se daný druh živí. Netopýři se snaží přiblížit době s maximální hojností dané skupiny hmyzu (Jones & Rydel 1994, Rydell et al. 1996). Thomas & Jacobs (2013) tvrdí, že dříve vylétají netopýři, kteří loví *Lepidoptera* a naopak netopýři živící se dvoukřídlým hmyzem (*Diptera*) vylétají později. Rydell et al. (1996) ovšem tvrdí přesný opak – netopýři, kteří se primárně živí malým létajícím dvoukřídlým hmyzem jako *Myotis daubentonii*, vylétají ze svých úkrytů půl hodiny po západu slunce, protože nejvyšší hojnost tohoto hmyzu je kolem setmění a druhý menší vrchol někdy nastává kolem úsvitu. Naopak druhy, které mají jako hlavní složku potravy můry, př. *Plecotus auritus*, mohou vylétat i více jak hodinu po západu slunce, protože noční motýli mají vrchol své aktivity rozdílný oproti většině hmyzu. Nastává až v pozdějších nočních hodinách, většinou kolem půlnoci (Entwistle et al. 1996, Rydell et al. 1996, Nowinszky 2007). Aby netopýři maximálně využili nejvyšší hojnost hmyzu kolem západu a před východem slunce, lze u některých druhů pozorovat bimodální aktivitu, ta se také liší v závislosti na teplotě, počasí a světle (Lino et al. 2015). U některých druhů, jako *Barbastella barbastellus* (Russo et al. 2007), *Molossus molossus* (Holland et al. 2011), byl tak pozorován i bimodální charakter výletů během noci. U jiných zase unimodální, *Pipistrellus pipistrellus* (Bullock et al. 1987).



Obr. č. 3: Vrcholová doba výletu (minuty po západu slunce) pro jednotlivé lovné strategie (Převzato z Thomas & Jacobs 2013)

Thomas & Jacobs (2013) také zjistili, že výlet netopýrů se může lišit podle toho, jakou lovnou strategií netopýři užívají. U druhů lovcích v uzavřeném prostředí, ve vegetaci, nastal výlet podstatně dříve, než u druhů lovcích na okraji vegetace a v otevřeném prostředí (obr. č. 3).

Umístění kolonie vzhledem k vegetačnímu krytu má na výlet netopýrů také velký vliv. Toto chování zkoumali Russo et al. (2007) u kolonií *Barbastella barbastellus*, které byly umístěny buď v mrtvém stromě bez olistěné koruny, nebo ve stromě chráněném hustým olistěním (obr. č. 4). Ze stromu hustě obklopeného listy, ale také jinými stromy, netopýři vylétali dříve. Pravděpodobně vlivem nižší intenzity světla a s tím spojeným menším rizikem predátorů, kteří se při horších světelných podmínkách nedokážou tak dobře orientovat. Stejně chování bylo pozorováno u kolonií netopýrů s výletovými otvory umístěnými v blízkosti vegetace. U jedinců druhu *Rhinolophus hipposideros* (Duvergé et al. 2000) nebo *Plecotus auritus* žijících v úkrytech vzdálených 50-100 m od lesa byl výlet podstatně dřívější, než u jedinců ve větší vzdálenosti od lesa, kde vylétali na méně chráněném místě (Entwistle et al. 1996). Vegetační kryt kolem úkrytu tedy může znamenat jistou ochranu proti predátorům, která umožňuje dřívější výlet (Wilkinson & Barclay 1997, Duvergé et al. 2000).

Avery (1986) zkoumal vliv tělesné hmotnosti netopýrů na čas výletu, ale nepotvrdil vliv tohoto faktoru.





Obr.č. 4 : Typy úkrytu *Barbastella barbastellus*. Stromový úkryt v: A: otevřeném lese; B: hustém lese (převzato z Russo et al. 2007)

### 3. Antipredační adaptace

Přestože antipredační adaptace jsou velmi důležité mechanismy vznikající v reakci na predatční riziko, a zvyšují šanci na přežití, o antipredaci netopýrů je publikováno poměrně málo prací. Může to být způsobeno tím, že není mnoho predátorů specializovaných na lov netopýrů. Navíc predátoři, dravci, kteří by pro ně mohli být velkou hrozbou, nejsou aktivní v noci. Nedostatek informací může být ovšem způsoben i obtížnějším pozorováním netopýrů oproti jiným obratlovcům, a je tudíž těžké plně posoudit dopad predace na jejich chování (Lima & O'Keefe 2013).

Na výlet netopýrů má velký vliv také jejich úkryt, ve kterém tráví velkou část dne. Výběr vhodného typu a umístění úkrytu tak pravděpodobně hraje důležitou roli v antipredační strategii netopýrů. Jeho poloha v blízkosti vegetace může být výhodnější z důvodu zlepšení mikroklimatu úkrytu, ale také právě proto, že může poskytnout ochranu před predátory, což umožňuje vylézt dříve a prodloužit tak dobu krmení (Jenkins et al. 1998).

Vliv predace na výběr úkrytů byl studován především na koloniích netopýrů ve stromech (Vonhof & Barclay 1996), kde jsou netopýři více ohroženi i pozemními predátory (Mumford 1969). Předpokládá se, že netopýři vylétající z umělých úkrytů na lidských stavbách, jsou loveni především vzdušnými dravci, čemuž netopýři přizpůsobují pozdější výlet, kdy je méně světla (Jenkins et al. 1998). Obecně se ale netopýři otevřenému

prostranství vyhýbají a pro přesun i lov preferují pohyb v blízkosti vegetace (Entwistle et al. 1996).

Předpokládá se, že hlavními antipredačními adaptacemi při výletu netopýrů je posunutí výletu na dobu, kdy jsou co nejoptimálnější podmínky prostředí, a také tvoření klastrů nebo velkých skupin vylétujících jedinců.

Reakcí na predaci může být také pokles počtu vylétujících netopýrů. Netopýří kolonie často mají více výletových otvorů, obvykle ovšem jeden z nich preferují nejvíce. Predace může způsobit, že netopýři alespoň dočasně upřednostní jiný výletový otvor (Petrželková & Zukal 2001).

### ***3.1 Pozdější výlet***

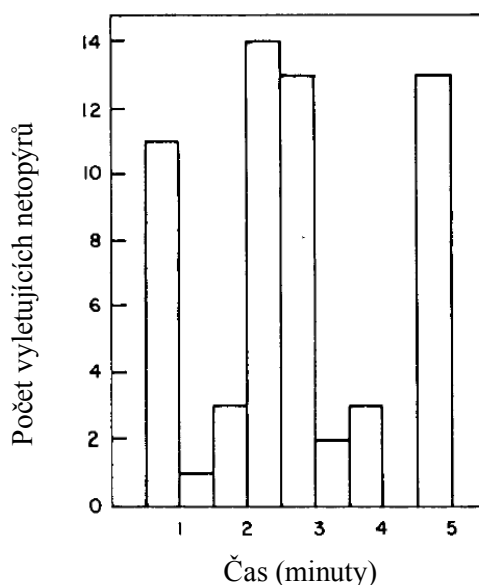
Netopýři neustále řeší kompromis mezi snížením šance, že budou uloveni predátorem a získáním, co největšího množství potravy pro zajištění všech energetických potřeb, jak svých, tak svého potomstva (Jones & Rydell 1994). Pro naplnění obou těchto potřebuje důležité správné načasování výletu. A přestože opoždění výletu může být způsobeno i jinými faktory, jako teplotou (Kunz & Anthony 1996), větrem, deštěm (Gould 1961, McAney et al. 1988), věkem nebo rozdílnou fází reprodukčního cyklu (Lee & McCracen 2001, Reichard et al. 2009), všechno většinou souvisí buď s nedostatkem potravy (Rydell et al. 1996) nebo s predací. Opoždění výletu vlivem predace je ovšem asi nejlépe zjizitelné pomocí měření intenzity světla prostředí. Předpokládá se, že netopýři preferují opouštění denních úkrytů za nižších světelných podmínek, z důvodu, že denní dravci, mají zrak lépe přizpůsobený na dostatek světla, čímž v noci představují pro netopýry menší riziko (Russo et al. 2007).

### ***3.2 Shlukování***

Netopýři vylétají z úkrytu buď jednotlivě (Barclay 1989), v klastru (Bullock et al. 1987) nebo ve velmi velkých skupinách čítajících i miliony jedinců (Betke et al. 2008). Přestože tvorba skupin, které mají mnoho jedinců, přináší i nevýhody, jako je zvýšená konkurence v hledání potravy, velkou výhodou tohoto družného chování je zvyšování šance na přežití jednotlivce (Fenton et al. 1994). Hamilton (1971) ovšem navrhuje, že tvoření skupin se udržuje pro přínos celé populace nebo druhu, tvrdí, že se jedná o tzv. „sobecké stádo“, kdy každý jedinec chce zvýšit svou vlastní šanci na přežití především tím, že se bude držet uprostřed skupiny a ne na jejím okraji, kde hrozí největší nebezpečí. Fenton et al. (1994) pozorovali, že v koloniích s méně jak 100 jedinci docházelo ke snížení predacího rizika

přesunem kolonie a úpravou času výletu. Naopak u kolonie čítající více jak 100 jedinců nebyl pozorován žádný vztah mezi její velikostí a dobou výletu.

Pojem „klastř“ (shluk) se používá pro skupinu netopýrů s různým počtem jedinců, obvykle jich je ale méně než deset, ti spolu vylétají během krátké doby, po které nastává chvíle klidu, kdy nevylétá žádný nebo velmi málo jedinců. Následuje výlet dalšího shluku jedinců, toto chování se někdy označuje také jako „outburst activity“ (obr. č. 5) (Swift 1980, Irwin & Speakman 2003). Klastrování se výrazně zvyšuje s rostoucím počtem netopýrů v kolonii (Bullock et al. 1987), naopak se neměnilo při pokusech aplikování umělé atrapy před výletovým otvorem (Speakman et al. 1992, Kalcounis & Brigham 1994, Petrželková & Zukal 2001). Kalcounis & Brigham (1994) se domnívají, že netopýři mohou umělou atrapu vnímat jako něco zcela odlišného a zmiňují, že shlukování může být způsobeno tzv. „efektem zúženého hrdla láhve“ („bottleneck effect“). Pro průkaznější vliv predátora na shlukování byl před výletový otvor nastražen živý predátor *Tyto alba*. Úroveň shlukování se za přítomnosti sovy zvýšila pouze, pokud netopýři vylétali dříve (Petrželková & Zukal 2003).



Obr. č. 5: “outburst activity” během výletu *Pipistrellus pipistrellus* (Převzato ze Swift 1980)

Klastř může vznikat z několika důvodů, nejčastěji zmiňované jsou antipredační chování, kdy shluk jedinců může kompenzovat výlet při větší intenzitě světla (Speakman et al. 1995, Petrželková & Zukal 2003), jiným důvodem je tzv. efekt zúženého hrdla láhve, kdy shlukování nemá žádný biologický význam, ale odráží jen stavbu výletového otvoru. Je to

situace, kdy se mnoho jedinců v jednom čase snaží vylétnout, ale výletový otvor je zúžen na velikost často jen jednoho jedince (Speakman et al. 1992, Kalcounis & Brigham 1994).

Jsou ovšem i další hypotézy snažící se vysvětlit shlukování netopýrů při výletu. Jednou z nich je tzv. transfer informací, který může být pasivní nebo aktivní (Wilkinson 1992). Při pasivním přenosu informací pravděpodobně dochází k tomu, že společensky žijící netopýři dokáží zjistit, jaký jedinec byl minulou noc nejméně úspěšný v lovu, a proto se ho následující noc drží, mají tak větší šanci získat více potravy (Kalcounis & Brigham 1994). Aktivní transfer informací naopak je, že netopýři mohou spolupracovat ve skupině, která má větší šanci najít nejvhodnější zdroj potravy (Irwin & Speakman 2003). Wilkinson (1992) zjistil, že u jím sledovaného *Nycticeius humeralis* se jedná spíše o pasivní transfer informací.

Zda je hypotéza o klastrování z důvodu predace správná, testovali Irwin & Speakman (2003) na endemickém druhu netopýra *Nyctalus azoreum*, který žije na Azorských ostrovech. Na těchto ostrovech se nevyskytuje žádný vzdušný dravec (kromě *Buteo buteo*, který ale netopýry neloví). *Nyctalus azoreum* často vylétává i během dne (Speakman & Webb 1993), což je v souladu s hypotézou, že noční život netopýrů vznikl v reakci na predční riziko (Speakman 1995). Irwin & Speakman (2003) zjistili, že úroveň shlukování u *Nyctalus azoreum* je stejná jako u jiných druhů (*Myotis lucifugus* (Kalcounis & Brigham 1994), *Eptesicus serotinus* (Petrželková & Zúkal 2003)), kde bylo toto chování zaznamenáno, ovšem za přítomnosti ptačích predátorů. Může to mít dvě vysvětlení: zaprvé, že hypotéza o antipredční adaptaci je špatná. Nemohli ji však zcela zamítnout, protože stále mohou mít důležitou roli pozemní predátoři jako *Rattus norvegicus* a *Felis catus* (Ancillotto et al. 2013). Druhá domněnka je, že *Nyctalus azoreum* nejsou na ostrově tak dlouho, aby u nich shlukování vymizelo, to ovšem je také nepravděpodobné, protože chování je většinou první adaptací na změnu podmínek. Navíc, pravděpodobně kvůli absenci ptačích predátorů se adaptovali z čistě nočních živočichů na částečně denní (Irwin & Speakman 2003).

## Závěr

V této práci jsem se snažila z dostupné literatury popsat výletovou variabilitu letounů (*Chiroptera*), jednotlivé faktory, které ji ovlivňují a urbánní prostředí, které může mít na tyto faktory značný vliv. Dále píší o různých antipredačních adaptacích reagujících na patrně nejdůležitější faktor měnící dobu výletu, predaci. Zaměřovala jsem se především na zástupce z řádu *Vespertilioniformes*, abych přiblížila výletové chování hlavně hmyzožravých letounů, mezi které patří všichni zástupci České republiky.

Faktory ovlivňující výlet netopýrů z denních úkrytů spolu těsně souvisí a navzájem se prolínají. Dřívější výlet je patrný u větších rychleji létajících druhů, dále u netopýrů živících se převážně dvoukřídlym hmyzem, který má největší hojnost kolem soumraku. Naopak druhy lovcí primárně motýly vylétají později, aby svou aktivitu soustředili kolem půlnoci, kdy je tohoto hmyzu nejvíce. Načasování se liší i v průběhu reprodukčního cyklu. Kojící samice často musí vylétat dříve kvůli vyšším energetickým nárokům.

Netopýři se svým výletovým chováním pravděpodobně nejvíce přizpůsobují predacnímu tlaku. Snaží se vylétat při co nejnižší intenzitě světla, kdy je menší šance, že budou uloveni, ale zároveň tak, aby využili maximum dostupné potravy. Výlet mnoha druhů je tak orientován kolem západu slunce. Nižší intenzitu světla může ovlivnit vegetační kryt, což následně umožňuje dřívější výlet a tedy delší dobu lovu, proto je správný výběr úkrytu velmi důležitý. Naopak otevřené prostory mohou skýtat vyšší riziko.

Urbánní prostředí je netopýry využíváno hodně, hlavně z důvodu úbytku jejich přirozených úkrytů. Ve městech se mohou nacházet místa s vyšší hojností hmyzu, př. pouliční lampy, avšak obecně je zde potravy spíše méně. Ve městech často bývá otevřenější prostředí a větší intenzita světla, což na jednu stranu může znamenat vyšší riziko predace, na druhou stranu, jelikož je urbánní prostředí obecně druhově chudší, je pravděpodobné, že je zde také méně predátorů.

Studie zabývající se rozdíly ve výletu netopýřích kolonií v urbánním prostředí je minimum, proto si myslím, že by tomuto tématu mohla být věnována větší pozornost. Zároveň bych na toto téma chtěla navázat svou diplomovou prací, protože si myslím, že hlubší znalosti o této rizikové části aktivity netopýrů, mohou vést ke zlepšení jejich ochrany a tak i k jejich přežívání.

## **Literatura**

- ADAMS, R. A. 1996. Size-specific resource use in juvenile little brown bats, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae): Is there an ontogenetic shift? *Canadian Journal of Zoology* **74**:1204-1210.
- ALTRINGHAM, J.D.HAMMOND, L., AND MCOWAT, T. 1996. Bats biology and behavior. Oxford University Press, Oxford, 262pp.
- ANCILLOTTO, L., M. T. SERANGELI, AND D. RUSSO. 2013. Curiosity killed the bat: Domestic cats as bat predators. *Mammalian Biology* **78**:369-373.
- ANTROP, M. 2000. Changing patterns in the urbanized countryside of Western Europe. *Landscape Ecology* **15**:257-270.
- ANTROP, M. 2004. Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and Urban Planning* **67**:9-26.
- AVERY, M. I. 1986. Factors affecting the emergence times of Pipistrelle bats. *Journal of Zoology* **209**:293-296.
- AVILA-FLORES, R., AND M. B. FENTON. 2005. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy* **86**:1193-1204.
- BAKER, P. J., AND S. HARRIS. 2007. Urban mammals: what does the future hold? An analysis of the factors affecting patterns of use of residential gardens in Great Britain. *Mammal Review* **37**:297-315.
- BARCLAY, R. M. R. 1989. The effect of reproductive condition on the foraging behavior of female hoary bats, *Lasiurus cinereus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24**:31-37.
- BARTONIČKA, T., AND J. ZUKAL. 2003. Flight activity and habitat use of four bat species in a small town revealed by bat detectors. *Folia Zoologica* **52**:155-166.
- BASHAM, R., B. LAW, AND P. BANKS. 2011. Microbats in a 'leafy' urban landscape: are they persisting, and what factors influence their presence? *Austral Ecology* **36**:663-678.

- BETKE, M., ET AL. 2008. Thermal imaging reveals significantly smaller Brazilian free-tailed bat colonies than previously estimated. *Journal of Mammalogy* **89**:18-24.
- BIHARI, Z. 2004. The roost preference of *Nyctalus noctula* (Chiroptera, Vespertilionidae) in summer and the ecological background of their urbanization. *Mammalia* **68**:329-336.
- BLACK, H. L., G. HOWARD, AND R. STJERNSTEDT. 1979. Observations on the Feeding-Behavior of the Bat Hawk (*Macheiramphus alcinus*). *Biotropica* **11**:18-21.
- BLAKE, D., A. M. HUTSON, P. A. RACEY, J. RYDELL, AND J. R. SPEAKMAN. 1994. Use of lamplit roads by foraging bats in southern England. *Journal of Zoology* **234**:453-462.
- BOLDOGH, S., D. DOBROSI, AND P. SAMU. 2007. The effects of the illumination of buildings on house-dwelling bats and its conservation consequences. *Acta Chiropterologica* **9**:527-534.
- BUCZKOWSKI, G., AND D. S. RICHMOND. 2012. The Effect of Urbanization on Ant Abundance and Diversity: A Temporal Examination of Factors Affecting Biodiversity. *Plos One* **7**: DOI: 10.1371/journal.pone.0041729
- BULLOCK, D. J., B. A. COMBES, L. A. EALES, AND J. S. PRITCHARD. 1987. Analysis of the timing and pattern of emergence of the pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus*). *Journal of Zoology* **211**:267-274.
- CARYL, F. M., L. F. LUMSDEN, R. VAN DER REE, AND B. A. WINTLE. 2016. Functional responses of insectivorous bats to increasing housing density support 'land-sparing' rather than 'land-sharing' urban growth strategies. *Journal of Applied Ecology* **53**:191-201.
- CATTO, C. M. C., P. A. RACEY, AND P. J. STEPHENSON. 1995. Activity patterns of the serotine bat (*Eptesicus serotinus*) at a roost in southern England. *Journal of Zoology* **235**:635-644.
- CELÚCH, M., AND KAŇUCH P. 2005. Winter activity and roosts of the noctule (*Nyctalus noctula*) in an urban area (Central Slovakia). *Lynx*, n. s.**36**:39-45.

- CHAVERRI, G., AND T. H. KUNZ. 2011. Response of a Specialist Bat to the Loss of a Critical Resource. *Plos One* **6**: DOI: 10.1371/journal.pone.0028821
- DE JONG., J. 1994. Habitat use, home-range and activity pattern of the northern bat, *Eptesicm nilssoni*, in a hemiboreal coniferous forest. *Mammalia*, **58**:535-548.
- DOMINONI, D. M., B. HELM, M. LEHMANN, H. B. DOWSE, AND J. PARTECKE. 2013. Clocks for the city: circadian differences between forest and city songbirds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **280**: DOI: 10.1098/rspb.2013.0593.
- DOWDING, C. V., S. HARRIS, S. POULTON, AND P. J. BAKER. 2010. Nocturnal ranging behaviour of urban hedgehogs, *Erinaceus europaeus*, in relation to risk and reward. *Animal Behaviour* **80**:13-21.
- DOWNS, N. C., V. BEATON, J. GUEST, J. POLANSKI, S. L. ROBINSON, AND P. A. RACEY. 2003. The effects of illuminating the roost entrance on the emergence behaviour of *Pipistrellus pygmaeus*. *Biological Conservation* **111**:247-252.
- DUVERGÉ, P. L., G. JONES, J. RYDELL, AND R. D. RANSOME. 2000. Functional significance of emergence timing in bats. *Ecography* **23**:32-40.
- DWYER, P.D. 1964. Seasonal changes in activity and weight of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Chiroptera) in north-eastern New South Wales. *Australian Journal of Zoology* **12**:52-69.
- ENTWISTLE, A. C., P. A. RACEY, AND J. R. SPEAKMAN. 1996. Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **351**: 921-931.
- ERKERT, H. G. 1982. Ecological aspects of bat activity rhythms. Pp. 201-242, in *The ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum press, New York.
- FENSOME, A. G., AND F. MATHEWS. 2016. Roads and bats: a meta-analysis and review of the evidence on vehicle collisions and barrier effects. *Mammal Review* **46**:311-323.
- FENTON, M. B., I. L. RAUTENBACH, S. E. SMITH, C. M. SWANEPOEL, J. GROSELL, AND J. VANJAARVELD. 1994. Raptors and bats: threats and opportunities. *Animal Behaviour* **48**:9-18.



- FRICK, W. F., ET AL. 2012. Climate and Weather Impact Timing of Emergence of Bats. Plos One **7**: DOI: 10.1371/journal.pone.0042737
- GAISLER, J., Z. ŘEHÁK, AND T. BARTONIČKA. 2009. Bat casualties by road traffic (Brno-Vienna). Acta Theriologica **54**:147-155.
- GAISLER, J., J. ZUKAL, Z. ŘEHÁK, AND M. HOMOLKA. 1998. Habitat preference and flight activity of bats in a city. Journal of Zoology **244**:439-445.
- GEHRT, S. D., AND J. E. CHELSVIG. 2003. Bat activity in an urban landscape: Patterns at the landscape and microhabitat scale. Ecological Applications **13**:939-950.
- GOULD, P. J. 1961. Emergence time of *Tadarida* in relation to light intensity. Journal of Mammalogy **42**: 405-407.
- HAMILTON, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. Journal of theoretical Biology **31**:295-311.
- HOLLAND, R. A., C. F. MEYER, E. K. KALKO, R. KAYS, AND M. WIKELSKI. 2011. Emergence time and foraging activity in Pallas' mastiff bat, *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae) in relation to sunset/sunrise and phase of the moon. Acta Chiropterologica, **13**:399-404.
- HOURIGAN, C. L., C. P. CATTERALL, D. JONES, AND M. RHODES. 2010. The diversity of insectivorous bat assemblages among habitats within a subtropical urban landscape. Austral Ecology **35**:849-857.
- IKOVIĆ, V., M. ĐUROVIĆ, AND P. PRESETNIK. 2014. First data on bat traffic casualties in Montenegro. Vespertilio **17**:89-94.
- IRWIN, N. R., AND J. R. SPEAKMAN. 2003. Azorean bats *Nyctalus azoreum*, cluster as they emerge from roosts, despite the lack of avian predators. Acta Chiropterologica **5**:185-192.
- ISAAC, S. S., AND G. MARIMUTHU. 1993. Early outflying and late homeflying in the indian pygmy bat under natural conditions. Oecologia **96**:426-430.

- JENKINS, E. V., T. LAINE, S. E. MORGAN, K. R. COLE, AND J. R. SPEAKMAN. 1998. Roost selection in the pipistrelle bat, *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera : Vespertilionidae), in northeast Scotland. *Animal Behaviour* **56**:909-917.
- JONES, G., AND J. RYDELL. 1994. Foraging Strategy and Predation Risk as Factors Influencing Emergence Time in Echolocating Bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **346**:445-455.
- JUNG, K., AND C. G. THRELFALL. 2016. Urbanisation and its effects on bats—a global meta-analysis. Pp. 13-33, in *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World* (C. C. Voigt and T. Kingston). Springer International Publishing.
- KALCOUNIS, M. C., AND R. M. BRIGHAM. 1994. Impact of predation risk on emergence by little brown bats, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae), from a maternity colony. *Ethology* **98**:201-209.
- KAŇUCH, P. 2007. Evening and morning activity schedules of the noctule bat (*Nyctalus noctula*) in Western Carpathians. *Mammalia* **71**:126-130.
- KEMPENAERS, B., P. BORGSTROM, P. LOES, E. SCHLICHT, AND M. VALCU. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology* **20**:1735-1739.
- KRAUEL, J. J., AND G. LEBUHN. 2016. Patterns of Bat Distribution and Foraging Activity in a Highly Urbanized Temperate Environment. *Plos One* **11**: DOI: 10.1371/journal.pone.0168927
- KUNZ, T. H., AND E. L. P. ANTHONY. 1996. Variation in the timing of nightly emergence behavior in the little brown bat, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). Pp. 225–235, in: *Contributions in mammalogy: a memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr.* (H. H. Genoways and R. J. Baker, eds.). Museum of Texas Tech University, Lubbock.
- LEE, Y. F., AND G. F. MCCRACKEN. 2001. Timing and Variation in the Emergence and Return of Mexican Free-tailed Bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Zoological Studies* **40**:309-316.

- LESIŃSKI, G., E. FUSZARA, AND M. KOWALSKI. 2000. Foraging areas and relative density of bats (Chiroptera) in differently human transformed landscapes. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* **65**:129-137.
- LIMA, S. L., AND J. M. O'KEEFE. 2013. Do predators influence the behaviour of bats? *Biological Reviews* **88**:626-644.
- LINO, A., C. FONSECA, G. MENDES, AND M. J. R. PEREIRA. 2015. Roosting behaviour and phenology of the Lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) in a breeding colony in Sintra, Portugal. *Galemys*, 27, 1-12.
- LUČAN, R. K. 2009. Effect of colony size and reproductive period on the emergence behaviour of a maternity colony of Daubenton's Bat (*Myotis daubentonii*) occupying an artificial roost (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx*, n. s., **40**:71-81.
- LUNIAK, M. 2004. Synurbization-adaptation of animal wildlife to urban development. Pp. 50-55, in *Proceedings 4th International Urban Wildlife Symposium* (W. W. Shaw, L. K. Harris and L. Van Druff, eds.) University of Arizona, Tucson.
- MALTAGLIATI, G., P. AGNELLI, AND S. CANNICCI. 2013. Where and at What Time? Multiple Roost use and Emergence Time in Greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Acta Chiropterologica* **15**:113-120.
- MCANEY, C. M., AND J. S. FAIRLEY. 1988. Activity patterns of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* at summer roosts. *Journal of Zoology* **216**:325-338.
- MCKINNEY, M. L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *Bioscience* **52**:883-890.
- MCKINNEY, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* **127**:247-260.
- MEYER, G. A., J. A. SENULIS, AND J. A. REINARTZ. 2016. Effects of temperature and availability of insect prey on bat emergence from hibernation in spring. *Journal of Mammalogy* **97**:1623-1633.
- MØLLER, A. P., ET AL. 2015. Effects of urbanization on bird phenology: a continental study of paired urban and rural populations. *Climate Research* **66**:185-199.

- MUMFORD, R. E. 1969. Long-tailed weasel preys on big brown bats. *Journal of Mammalogy* **50**:360.
- NAĎO, L., M. CELUCH, M. ŠEVČÍK, AND KAŇUCH, P. 2011. Tree roosts and competitors of *Nyctalus noctula* in the Sihot' town park, Nitra, Slovakia. *Vespertilio* **15**:71-77.
- NEGRO, J. J., C. IBANEZ, J. L. PEREZJORDA, AND M. J. DELARIVA. 1992. Winter predation by Common Kestrel *Falco tinnunculus* on Pipistrelle Bats *Pipistrellus pipistrellus* in Southern Spain. *Bird Study* **39**:195-199.
- NOWINSZKY, L., Z. MÉSZÁROS, AND J. PUSKÁS. 2007. The hourly distribution of moth species caught by a light-trap. *Applied Ecology and Environmental Research* **5**:103-107.
- OPREA, M., P. MENDES, T. B. VIEIRA, AND A. D. DITCHFIELD. 2009. Do wooded streets provide connectivity for bats in an urban landscape? *Biodiversity and Conservation* **18**:2361-2371.
- O'SHEA, T. J., AND T. A. VAUGHAN. 1977. Nocturnal and seasonal activities of the pallid bat, *Antrozous pallidus*. *Journal of Mammalogy* **58**:269-284.
- PETRŽELKOVÁ, K., AND J. ZUKAL. 2001. Emergence behaviour of the serotine bat (*Eptesicus serotinus*) under predation risk. *Netherlands Journal of Zoology* **51**:395-414.
- PETRŽELKOVÁ, K. J., J. OBUCH, AND J. ZUKAL. 2004. Does the barn owl (*Tyto alba*) selectively predate individual great mouse-eared bats (*Myotis myotis*)? *Lynx*, n. s. **35**:123-132.
- PETRŽELKOVÁ, K. J., AND J. ZUKAL. 2003. Does a Live Barn Owl (*Tyto alba*) Affect Emergence Behavior of Serotine Bats (*Eptesicus serotinus*)? *Acta Chiropterologica* **5**:177-184.
- REICHARD, J. D., L. E. GONZALEZ, C. M. CASEY, L. C. ALLEN, N. I. HRISTOV, AND T. H. KUNZ. 2009. Evening emergence behavior and seasonal dynamics in large colonies of brazilian free-tailed bats. *Journal of Mammalogy* **90**:1478-1486.
- RICE, D. W. 1957. Life history and ecology of *Myotis austroriparius* in Florida. *Journal of Mammalogy* **38**:15-32.

- RONDININI, C., AND C. P. DONCASTER. 2002. Roads as barriers to movement for hedgehogs. *Functional Ecology* **16**:504-509.
- ROTICS, S., T. DAYAN, AND N. KRONFELD-SCHOR. 2011. Effect of artificial night lighting on temporally partitioned spiny mice. *Journal of Mammalogy* **92**:159-168.
- RUSSO, D., L. CISTRONE, AND G. JONES. 2007. Emergence time in forest bats: the influence of canopy closure. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **31**:119-126.
- RYDELL, J. 1991. Seasonal use of illuminated areas by foraging northern bats *Eptesicus nilssoni*. *Holarctic Ecology* **14**:203-207.
- RYDELL, J., A. ENTWISTLE, AND P. A. RACEY. 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos* **76**:243-252.
- SCANLON, A. T., AND S. PETIT. 2008. Effects of site, time, weather and light on urban bat activity and richness: considerations for survey effort. *Wildlife Research* **35**:821-834.
- SHERWIN, H. A., W. I. MONTGOMERY, AND M. G. LUNDY. 2013. The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review* **43**:171-182.
- SHIEL, C. B., AND J. S. FAIRLEY. 1999. Evening emergence of two nursery colonies of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in Ireland. *Journal of Zoology* **247**:439-447.
- SLABBEKOORN, H., AND A. DEN BOER-VISSER. 2006. Cities Change the Songs of Birds. *Current Biology* **16**:2326-2331.
- SLABBEKOORN, H., AND M. PEET. 2003. Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise - Great tits hit the high notes to ensure that their mating calls are heard above the city's din. *Nature* **424**:267-267.
- SPEAKMAN, J. R. 1991. The impact of predation by birds on bat populations in the British Isles. *Mammal Review* **21**:123-142.
- SPEAKMAN, J. R. 1995. Chiropteran nocturnality. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **67**: 187-201.

SPEAKMAN, J. R., D. J. BULLOCK, L. A. EALES, AND P. A. RACEY. 1992. A problem defining temporal pattern in animal behavior - clustering in the emergence behavior of bats from maternity roosts. *Animal Behaviour* **43**:491-500.

SPEAKMAN, J. R., AND P. I. WEBB. 1993. Taxonomy, status and distribution of the Azorean bat (*Nyctalus azoreum*). *Journal of Zoology* **231**:27-38.

SPOELSTRA, K., ET AL. 2017. Response of bats to light with different spectra: light-shy and agile bat presence is affected by white and green, but not red light. *Proc. R. Soc. B* **284**: DOI: 10.1098/rspb.2017.0075.

STONE, E. L., S. HARRIS, AND G. JONES. 2015. Impacts of artificial lighting on bats: a review of challenges and solutions. *Mammalian Biology* **80**:213-219.

STŘEŠTÍK, J. 2011. Změna průměrných teplot vzduchu ve městě a mimo město za posledních 65 let. In *Mikroklima a mezoklima krajinných struktur a antropogenních prostředí* (H. Středová, J. Rožnovský, T. Litschmann eds.), Geofyzikální ústav AV ČR, v.v.i., Praha.

SWIFT, S. M. 1980. Activity patterns of Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. *Journal of Zoology* **190**:285-295.

THOMAS, A. J., AND D. S. JACOBS. 2013. Factors influencing the emergence times of sympatric insectivorous bat species. *Acta Chiropterologica* **15**:121-132.

THRELFALL, C., B. LAW, T. PENMAN, AND P. B. BANKS. 2011. Ecological processes in urban landscapes: mechanisms influencing the distribution and activity of insectivorous bats. *Ecography* **34**:814-826.

TIGAS, L. A., D. H. VAN VUREN, AND R. M. SAUVAJOT. 2002. Behavioral responses of bobcats and coyotes to habitat fragmentation and corridors in an urban environment. *Biological Conservation* **108**:299-306.

USMAN, K., J. HABERSETZER, R. SUBBARAJ, G. GOPALKRISHNASWAMY, AND K. PARAMANANDAM. 1980. Behavior of Bats During a Lunar Eclipse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **7**:79-81.

VAN DER REE, R., AND M. A. MCCARTHY. 2005. Inferring persistence of indigenous mammals in response to urbanisation. *Animal Conservation* **8**:309-319.

VOIGT, C. C., AND T. KINGSTON. 2016. Bats in the Anthropocene. Pp. 1-9, in Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world (C. C. Voigt and T. Kingston). Springer International Publishing.

VONHOF, M. J., AND R. M. R. BARCLAY. 1996. Roost-site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in southern British Columbia. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie **74**:1797-1805.

WILKINSON, G.S. 1992. Information transfer at evening bat colonies. Animal Behaviour **44**:501-518.

WILKINSON, L. C., AND R. M. R. BARCLAY. 1997. Differences in the foraging behaviour of male and female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive period. Ecoscience **4**:279-285.

WONG, B. B. M., AND U. CANDOLIN. 2015. Behavioral responses to changing environments. Behavioral Ecology **26**:665-673.

YAKUB, M., AND P. TIFFIN. 2016. Living in the city: urban environments shape the evolution of a native annual plant. Global Change Biology **23**:2082-2089.

ZEPPELINI, C. G., I. JERONIMO, K. M. C. REGO, M. P. A. FRACASSO, AND L. C. S. LOPEZ. 2017. Description of whole-night activity patterns for Neotropical bat species. Acta Chiropterologica **19**:155-160.