Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Jakub Kočí

Vliv fragmentace biotopů a urbanizace na ekologii netopýrů

Effect of habitat fragmentation and urbanization on bat ecology

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Radek Lučan, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že bakalářskou práci na téma „Vliv fragmentace biotopů na ekologii netopýrů“ jsem vypracoval samostatně a že jsem uvedl veškerou použitou literaturu a podkladové materiály, ze kterých jsem čerpal v seznamu literatury.

V Praze, 13. 5. 2016 .....

Poděkování

Děkuji svému školiteli RNDr. Radku Lučanovi, Ph.D. za ochotné vedení a rady, kterými přispěl ke zpracování této práce. Děkuji i všem ostatním, kteří mi přispěli svými připomínkami.

Abstrakt

Fragmentace biotopů představuje jednu z hlavních hrozeb biodiverzity. Letouni (Chiroptera) slouží jako důležitá bioindikační skupina organismů. Narušení biotopů u nich může vyvolat různé reakce, které mohou vést k dalekosáhlým následkům, zvláště pak v tropickém lese, kde letouni poskytují důležité ekosystémové funkce, jako je šíření semen a opylování rostlin. Rozdíl reakcí může být patrný mezi různými biomy: V tropickém lese s vysokým stupněm endemismu se dají očekávat vesměs negativní následky na diverzitu druhů, zatímco v oblastech mírného pásu s dlouhodobým vlivem člověka na krajinu (například většina Evropy) se mohli letouni částečně adaptovat na mozaikovitost krajiny a fragmentace by mohla mít lokálně pozitivní efekt. Cílem této práce je shrnutí současných znalostí o vlivu fragmentace na ekologii letounů se zaměřením na rozdíly mezi různými biomy.

Klíčová slova: Letouni, Chiroptera, fragmentace, neotropy, paleotropy, Evropa, mírný pás

Abstract

Habitat fragmentation poses one of main threats to biodiversity. Bats (Chiroptera) serve as an important group of bioindicators. Habitat disturbance can induce different answers among them, especially in a tropical forest where bats provide important ecosystem functions such as seed dispersal and plant pollination. Difference between their reactions can be seen between different biomes: Negative influence to the species richness can be expected in a tropical forest with high degree of endemism whereas in temperate zone with long-term human influence to the landscape composition bats might have partially adapted to patchiness of the landscape and fragmentation could have locally positive effect. This thesis aims to summarize current knowledge of how fragmentation influences bat ecology with special aim for the difference between various biomes.

Key words: Bats, Chiroptera, fragmentation, neotropics, paleotropics, Europe, temperate zone

Obsah

1. Úvod 1

2. Diverzita a role letounů v ekosystémech versus fragmentace 3

3. Neotropická oblast 6

3.1. Diverzita neotropických letounů 7

3.2. Vliv fragmentace na složení společenstev neotropických letounů 8

3.2.1. Vliv plantáží na složení společenstev letounů 9

3.2.2. Vliv přírodní fragmentace na druhové složení 10

3.2.3. Teorie ostrovní biogeografie 10

3.2.4. Vliv urbanizace na druhové složení letounů 10

3.2.5. Letouni v městské zástavbě 11

3.2.6. Negativní vliv fragmentace na druhové složení letounů 12

3.2.7. Dopad umělého osvětlení na ekologii neotropických letounů 13

3.2.8. Pozitivní dopad fragmentace 13

3.3. Vliv fragmentace na abundanci neotropických druhů letounů 16

3.4. Genetická variabilita a fitness neotropických letounů 17

4. Fragmentace biotopů v paleotropech 18

4.1. Krasové oblasti a letouni v nich 19

4.2. Vliv fragmentace biotopů na paleotropické lesní druhy 20

5. Vliv fragmentace biotopů na letouny v mírném pásu 21

5.1. Vliv lineárních struktur na ekologii letounů 24

5.2. Letouni v urbanizované krajině 24

5.3. Zemědělská krajina mírného pásu 25

6. Závěr 26

7. Reference 26

1. Úvod

Fragmentace biotopů představuje globální hrozbu pro biodiverzitu a hojnost druhů (Haddad et al. 2015). Tento problém je aktuální globálně, ovšem nejpatrnější je zřejmě u lesních biotopů, a to zejména v tropických oblastech, kde probíhá deforestace a rozvoj urbanizace v největším měřítku za účelem těžby, získání zemědělské půdy nebo pastvy pro dobytek. Fragmentací lesních biotopů vznikají oddělené ostrůvky, ve kterých přežívají různě velké populace živočichů. Jejich mobilita se značně liší mezi druhy, z nichž některé mohou brát otevřenou krajinu jako neprostupnou bariéru (Cosson et al. 1999). Populace takových druhů musí čelit celé řadě problémů, z nichž ten prvořadý je, že: malé lesní fragmenty poskytují omezené množství zdrojů, jako je potrava a úkryty, což má mnohdy za následek zmenšení či vymření populací (Presley et al. 2009). Dalším problémem je výrazné omezení či zastavení genového toku. U malých populací pak dochází k inbreedingu, což vede k hromadění negativních mutací, snižování fitness živočichů a nárůstu parazitovaných jedinců (Allan et al. 2003; Johansson et al. 2007). V neposlední řadě dochází vlivem izolace fragmentů i k narušení ekologických vazeb mezi druhy, což může mít dalekosáhlé následky na fungování ekosystému (Medellín & Gaona 1999). Dále jsou izolované fragmenty lesa stále ovlivňovány lidskou činností, ať už těžbou (dřeva či jiných surovin), tak i lovem a získáváním plochy pro pastvu nebo pěstování plodin (Hobbs 2004; Clements et al. 2006). Mnoho živočišných druhů reaguje na fragmentaci lesů negativně: nově vzniklé bezlesé prostory mezi plochami lesa vnímají jako těžko prostupnou bariéru, ztrácejí místa s vhodným výskytem úkrytů a potravy a stávají se častou obětí lidských aktivit (lov, těžba či jiné). Jejich populace pak ubývají přímo (lovem, nedostatkem potravy a míst k rozmnožování) nebo důsledkem izolace od ostatních populací. Na druhou stranu jsou některé druhy schopné se na lidskou činnost adaptovat či dokonce z rostoucí urbanizace prosperovat. Populační hustoty takových druhů pak rostou, mnohdy nahrazují původní druhy a v městském prostředí dokonce často dosahují výrazně vyšších populačních parametrů (např. hustoty, fitness atd.) než v původním přírodním prostředí (Francis & Chadwick 2012). Vliv fragmentace krajiny byl studován u celé řady modelových taxonů, jako jsou ptáci, savci, obojživelníci a plazi, přičemž nejvýznamnější efekty byly zjištěny zejména u málo mobilních organismů, jako jsou plazi a obojživelníci. U

mobilnějších skupin, jako jsou letouni a ptáci, by se dalo očekávat, že vznik menších bariér (např. bezlesí u lesních druhů) by neměl představovat problém, ovšem některé druhy ptáků nejsou schopny překonávat ani malé mezery mezi ostrovy jinak kontinuálního biotopu a jejich pohyb je fragmentací výrazně ovlivněn (Thornton et al. 2011). Také mnoho druhů letounů vykazuje neochotu překonávat bezlesé prostory a využívat antropogenních biotopů i přes to, že jiní naopak aktivně využívají lidských staveb a modifikovaných biotopů (Costa et al. 2010).

Letouni představují ekologicky významnou skupinu díky svým ekosystémovým službám, zvláště pak tropické druhy, které slouží jako opylovači mnoha druhů rostlin, šíří semena stromů (napomáhají tedy i regeneraci biotopů v odlesněných místech) a loví velká množství bezobratlých živočichů (mimo jiné i hospodářské škůdce a původce patogenních chorob) (Kunz et al. 2011). Porozumění jejich reakce na fragmentaci biotopů je tedy důležité pro zachování biodiverzity a ekosystémových služeb, které letouni poskytují. Reakce letounů na lidskou činnost jsou druhově specifické. Někteří jsou schopni využívat lidské činnosti pro svůj prospěch (různé druhy netopýrů využívají úkrytů v budovách či opuštěných dolech, loví nad rybníky a vodními kanály), jiní mají určitou toleranci vůči fragmentaci (většinou rychlí vzdušní lovci s úzkými křídly, kteří jsou schopni využívat pro lov či úkryty i modifikovaných biotopů), ostatní druhy vnímají oblasti ovlivněné lidskou činností jako silnou neprostupnou bariéru (Loayza & Loiselle 2009). Na vliv izolace na ekologii letounů se zaměřilo několik výzkumů, například v neotropické přírodní rezervaci Barro Colorado (a přilehlých ostrovech v Gatúnském jezeře) v Panamě (Meyer et al. 2008; Meyer & Kalko 2008; Meyer et al. 2009). Mimo celkově nevhodné složení krajinného pokryvu v lidských sídlech jim výrazně vadí zřejmě také nadměrné noční osvětlení (Lewanzik & Voigt 2014). Cílem této práce je shrnutí dosavadních poznatků o vlivu fragmentace biotopů na ekologii letounů v různých biomech. Zvláštní zaměření je věnováno především lesním biotopům a tropickým oblastem, kde dochází k rozsáhlé deforestaci především během posledních několik dekád, a oblastem mírného pásu (především Evropě), kde došlo k největším ztrátám lesů před několika stoletími. Zatímco v tropech se dá očekávat spíše negativní reakce letounů, v mírném pásu s dlouhodobým vlivem člověka na strukturu krajiny mohlo dojít k částečné adaptaci či lokálně pozitivnímu efektu na společenstva letounů.

2. Diverzita a role letounů v ekosystémech versus fragmentace

Letouni tvoří druhý nejpočetnější řád savců, tvoří přibližně 20% druhů této třídy, čítají více jak 1200 druhů (Benda, 2010). V neotropických oblastech tvoří až 40-50% druhů savců, čímž značně přispívají k biodiverzitě (A Estrada & Coates-Estrada 2001). Z ekologického hlediska je jejich význam patrný díky velké variabilitě v chování, fyziologii a morfologii. Velkou různorodost v chování můžeme vidět třeba na jejich úkrytové či potravní ekologii: některé druhy si pro své denní úkryty vybírají koruny stromů, jako například *Artibeus intermedeus* (Evelyn & Stiles 2003). Jiné druhy používají pro úkryty stany postavené z listů rostlin. Mezi tyto druhy patří například neotropická *Dermanura watsoni*, která využívá ke stavbě úkrytů 40 druhů rostlin jak z primárního, tak i sekundárního lesa (Ripperger et al. 2013). Dutinoví letouni si své úkryty vybírají podle tvaru, velikosti, typu otvoru, tloušťky stěny, výšky a mikroklimatu (Evelyn & Stiles 2003). *Artibeus jamaicensis* tvoří harémy hnízdící ve stromových dutinách, jejichž dostupnost je tedy zásadní pro rozšíření tohoto druhu a slouží jako měřítko pro vliv fragmentace na něj (Schulze et al. 2000). V sekundárních lesech se vyskytuje méně vzrostlých stromů s dutinami, které by poskytovaly úkryt netopýrům, protože jsou méně bohaté na druhové složení (Faria 2006). Jinou úkrytovou strategií letounů je přebývání v jeskyních. (Pavey et al. 2016) zjistil, že v JV Asii překonávají jeskynní netopýři dlouhé vzdálenosti mezi úkrytem a zdrojem potravy. U úkrytové ekologie je pro letouny významná sezonalita. V tropickém pásu, kde sezonalita probíhá ve formě dešťových srážek, připadá vyvádění mláďat na začátek dešťové sezóny, kdy výrazně přibývá hojnost potravy a kompenzuje vysoké energetické nároky spojené s kojením. U insektivorních netopýrů znamená zvýšená hojnost hmyzu možnost dočasně zmenšit své teritorium a tedy i výše zmíněné energetické nároky spojené s lovem. Pro animalivorní druhy je důležitá netknutost lesa během vlhké sezóny, kdy potřebují velké množství potravy pro kojení mláďat. Na druhou stranu si někteří letouni nosí svá mláďata přichycená na těle, což zvyšuje energetické nároky samice 1,5-2x (Kunz & Hood 2000). Frugivorní druhy reagují spíše na časové než prostorové změny, během času se mění jejich dieta, rozšíření a hojnost v závislosti na dostupnosti zralých plodů (cit. podle Klingbeil & Willig 2010). Dostupnost potravy a úkrytů výrazně snižuje fragmentace biotopů (Schulze et al. 2000), nicméně různé druhy (zejména v mírném pásu) jsou schopné s rostoucí fragmentací a urbanizací využívat lidských obydlí pro úkryty. Tito letouni jsou méně náchylní na fragmentaci než striktně lesní druhy (Lesinsky & Kowalsky 2007). Co do potravní specializace, dají se letouni rozdělit na karnivorní a insektivorní druhy,

frugivory, nektarivory, piscivory a sanguivory (Hill & Smith 1984). Konzumací rostlin a zvířat napomáhají recyklaci energie a živin v ekosystému, navíc rozšiřují semena na dlouhé vzdálenosti a slouží jako opylovači mnoha druhů rostlin (Heithaus et al. 1975). Obzvlášť v tropických oblastech mají různé druhy letounů zásadní vliv na sukcesi rostlin a tedy i obnovu lesa v narušených oblastech prostřednictvím šíření semen či pylu (Galindo-gonzález et al. 2000). Zároveň je jejich funkce v ekosystému těžko nahraditelná, protože pro mnoho rostlin slouží letouni jako hlavní nebo jediní opylovači (Fleming & Heithaus 2010). V neotropech zajišťuje šíření semen více než polovina druhů z čeledi *Phyllostomidae* (Galindo-gonzález et al. 2000). Celkově je zde 549 druhů (191 rodů, 62 čeledí) rostlin zahrnujících různé stupně sukcese rozšiřováno letouny (Lobova et al. 2009). Rozšiřují například rostliny rodu *Piper*, *Solanum* a *Cecropia* (Fleming 1988). Navíc, v tropických oblastech Ameriky mají letouni na šíření semen vyšší vliv než většina lesních druhů ptáků, především proto, že neotropičtí ptáci velmi často vnímají fragmentaci lesa jako silnou překážku a otevřené prostory jako bariéru (Gorchov et al. 1993). Některé druhy frugivorních letounů jsou naopak schopny překonávat dlouhé vzdálenosti i přes mozaikovitou krajinu (například *Artibeus jamaicensis* je schopen překonávat vzdálenosti až 8 km mezi úkrytem a zdrojem potravy) (Morrison 1978). Hlavní složkou potravy pro karnivorní letouny jsou bezobratlí. Insektivorní letouni zkonzumují za noc množství bezobratlých živočichů, které se vyrovná až 1,5x jejich vlastní hmotnosti, čímž značně přispívají k jejich redukci (Kunz 1982). Navíc konzumují druhy hmyzu přenášející nebezpečné choroby, jako například řád *Diptera*, kam můžeme zařadit *Phlebotomy* a komáry *Aedes* a *Anopheles* (Hutson et al. 2001). Zejména v tropických oblastech pak můžeme mezi letouny najít i predátory živící se drobnými obratlovci, jako například neotropický *Vampyrum spectrum* (Gardner et al. 1970), australská *Macroderma gigas* (Tidemann et al. 1985) nebo evropský *Nyctalus lasiopterus* (Popa-Lisseanu et al. 2007). Speciální potravní skupinou jsou sanguivorní letouni, kam patří například americký *Desmodus rotundus* živící se krví dobytka (Greenhall et al. 1983). Letouni svou funkcí šíření semen a introdukce lesních rostlin do narušených biotopů do jisté míry snižují vliv fragmentace na krajinu a jejich ochranou můžeme zajistit šíření lesa a nepřímo i zachovat druhy žijící v něm (Muscarella & Fleming 2007). V souvislosti s potravní a úkrytovou ekologií se mezi letouny dá najít mnoho morfologických a fyziologických adaptací, díky kterým mohou využívat různých nik. Jako morfologické adaptace můžeme považovat například prodloužený čenich u nektarivorních druhů, velké uši u gleanerů s nízkou

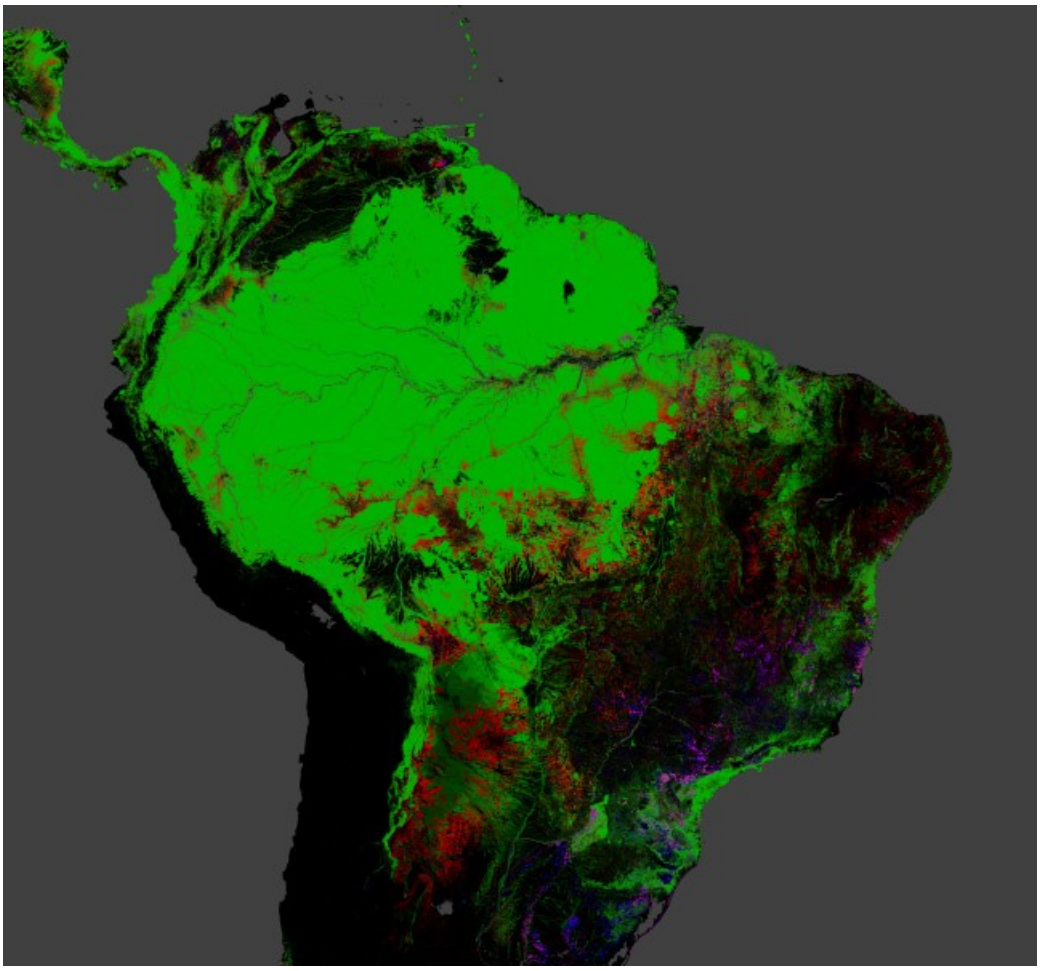
echolokační frekvencí, redukovaný počet zubů u sanguivorních druhů atd (Norberg & Rayner 987). Obecně se dá říct, že mezi letouny je mnoho specialistů. Ti mají morfologické či fyziologické vlastnosti přizpůsobené na úzké rozmezí podmínek. Jsou však velmi náchylní na fragmentaci, protože nejsou schopni využít nové biotopy či potravní zdroje, na rozdíl od generalistů, kteří dokážou aktivně využívat nových biotopů (Safi & Kerth 2004). Jedna z nejvýraznějších morfologických charakteristik, která souvisí se schopností letounů odolávat fragmentaci, je morfologie křídla (obr. 1 a 2). Různé typy křídel znamenají odlišné letové charakteristiky a energetické náročnosti letu. Tyto vlastnosti jsou vidět na velikostech areálů a doletové vzdálenosti (Kalko et al. 1999). Obecně můžeme rozlišovat 2 základní typy tvaru křídel, které odpovídají odlišným strategiím letounů. Prvním typem je krátké široké křídlo (obr. 1), které je uzpůsobené letu mezi překážkami, tedy v lesním podrostu či jinak zapojené vegetaci. Druhy vybavené tímto typem křídla zpravidla létají pomalu, na krátké vzdálenosti a dlouhé přelety přes otevřené plochy jsou pro ně náročné a riskantní. Druhý typ je dlouhé a zároveň úzké křídlo (obr. 2), které je typické pro tzv. vzdušné lovce, jejichž manévrovatelnost je podstatně nižší, než u druhů se širokým křídlem, ale rychlost letu je značně vyšší a souvisí se schopností létat na dlouhé vzdálenosti (Norberg & Rayner 1987). Druhy s dlouhým úzkým křídlem jsou méně náchylné na fragmentaci, protože mnohem snadněji překonají otevřené prostory mezi fragmenty lesa.

Obr. 1 – Fotografie typicky krátkých a širokých křídel lesního specialisty vrápence malého (Rhinolophus hipposideros) Zdroj: www.mammals-in-ireland.ie – Lesser horseshoe bat

Obr. 2 – Fotografie dlouhého úzkého křídla netopýra rezavého (Nyctalus noctula) přizpůsobeného pro vzdušný lov (tzv. aerial hawking) Zdroj: eastyorkshirebatgroup.wordpress.com (2011)

3. Neotropická oblast

Úbytek živočišných druhů je z velké části zapříčiněn fragmentací biotopů a s ní souvisejícími jevy, jako je efekt izolace, nedostatek potravy a vhodných biotopů, lidská disturbance a s ní spojená introdukce invazních druhů (Turner & Corlett 1996). Ztráta lesních ploch a rostoucí urbanizace jsou znatelné především v tropických oblastech, kde dochází k fragmentaci alarmujícím tempem. Lidskou činností došlo ke ztrátě rozsáhlých ploch neotropických lesů (obr. 3). Navíc, každý rok jsou v Amazonii vykáceny 2 miliony ha^2 (Fearnside et al. 2005) za účelem získání dřeva, zemědělské plochy, pastvy pro dobytek či stavby měst a toto tempo se stále zrychluje se zlepšující se infrastrukturou ve vnitrozemí. Zbylé fragmenty lesa jsou pod stálým tlakem lidské činnosti: Jedná se zejména o lov, těžbu dřeva a jiných surovin (Turner & Corlett 1996).



Obr. 3 – ilustrace vykácených tropických lesů Jižní Ameriky od roku 2000 do roku 2013 (zeleně je znázorněna plocha lesa, červeně oblasti se ztrátou lesa, modře nárůst lesa a fialově úbytek i nárůst dohromady) Zdroj: earthenginepartners.appspot.com

3.1. Diverzita neotropických letounů

Tropické oblasti amerického kontinentu patří mezi druhově nejbohatší, ale zároveň člověkem silně poškozená místa na světě. Jedná se třeba o atlantický les, jehož plocha zahrnuje pouze 8% původního rozšíření (Mittermeier et al. 2005). Neotropické lesy se vyznačují vysokým stupněm endemismu (Young et al. 2004), například Mexický tropický suchý les, který nedostává zdaleka tolik ochrany, co by potřeboval: Dnes se nachází pouze na 27% plochy jeho původního výskytu (Trejo & Dirzo 2000). *Chiroptera* tvoří v neotropech 40-50% druhů savců a přispívají tak k velké druhové diverzitě (Fleming 1988). Kromě toho jsou velmi ekologicky diverzní: Najdeme mezi nimi druhy frugivorní, nektarivorní, karnivorní (insektivorní, piscivorní, ale i velké vzdušné dravce) a sanguivorní (Hill & Smith 1984). Nejvíce neotropických druhů letounů patří k čeledi *Phyllostomidae*, mezi kterými najdeme velké

množství endemitů (Kalko et al. 2008). Do čeledi *Phyllostomidae* patří ekologicky významné druhy, které slouží jako opylovači a šiřitelé semen - alespoň 549 druhů amerických rostlin má semena roznášena letouny a 360 druhů je letouny opylováno (Lobova et al. 2009). Mimo to slouží celosvětově letouni jako významná redukce bezobratlých živočichů (T. H. Kunz et al. 2011). Z těchto vztahů je patrné, že negativní vliv lidské činnosti na letouny by mohl mít dopad i na jiné organismy a fungování ekosystému. Zároveň se dá očekávat, že díky množství druhů a velké ekologické diverzitě budou mít neotropičtí letouni druhově specifické reakce, které není snadné vysledovat. Vlivu fragmentace na neotropické letouny se věnuje několik studií, v nichž dominuje několik druhů, například zástupci rodů *Artibeus* (Albrecht et al. 2007; Henry et al. 2007; Loayza & Loiselle 2009; Saldana-Vázquez et al. 2010; Ávila-gómez et al. 2015) a *Glossophaga* (Estrada & Coates-Estrada 2001; Quesada et al. 2003; Ávila-gómez et al. 2015; Montaño-Centellas et al. 2015).

3.2. Vliv fragmentace na složení společenstev neotropických letounů

Některé druhy netopýrů jsou schopny létat přes fragmentované biotopy až 38 km za noc, zatímco jiné mají domovský okrsek mnohem menší. I to může mít za následek rozdílnou odpověď na fragmentaci. Například rod *Artibeus* vykazuje vyšší toleranci vůči fragmentaci biotopů, než ostatní zástupci čeledi *Phyllostomidae*. Tato rezistence může být dána tím, že zástupci tohoto rodu dokážou překonávat velké vzdálenosti za potravními zdroji, například ovocem, které dozrává nárazově na různých, často vzájemně vzdálených místech (Cosson et al. 1999a). Výjimkou jsou ale zástupci drobnějších druhů, např. *Artibeus watsonii*, který létá na krátké vzdálenosti a využívá pouze velké lesy nebo shluk blízkých fragmentů. Jakožto frugivorní druh pohybující se v korunách stromů však nemá velké obtíže s pohybem mezi fragmenty, pokud je mezi nimi dobrá konektivita (Albrecht et al. 2007). Největší izolační bariéru pro letouny představuje rozsáhlá vodní plocha (díky absenci krytí, potravy a míst k odpočinku), především pro druhy s malým teritoriem a pomalým letem (Cosson et al. 1999b). Jedním z důležitých aspektů rezistence letounů vůči fragmentaci je schopnost migrace, respektive obecné letové schopnosti jednotlivých druhů, které nejlépe odráží celková ekomorfologie a lovecká strategie. Druhy, které migrují na dlouhé vzdálenosti, a jsou tedy výbornými letci, jsou více rezistentní vůči fragmentaci (Cortés-Delgado & Pérez-Torres 2011). Naopak sedentární druhy, jejichž lovecká strategie by se dala nazvat gleaning, vnímají

fragmentaci a s ní spojený efekt okrajů („edge effect“) mnohem citlivěji, až negativně (Fenton et al. 1992). Letouni reagují na konfiguraci krajiny, tedy na hustotu okrajů, komplexitu tvarů a vzdálenost fragmentů (Gorresen & Willig 2004). Například pro animalivorní gleanery je důležitý hustý podrost v lesních fragmentech a malá vzdálenost mezi nimi, především kvůli pomalému letu a celkově malému teritoriu (Meyer et al. 2008).

3.2.1. Vliv plantáží na složení společenstev letounů

Frugivorní druhy neotropických letounů využívají plantáže ke shánění potravy, ale fragmenty primárního lesa jsou pro ně zásadní jako zdroj denních úkrytů (Ripperger et al. 2015). Ukazuje se, že rodu *Artibeus* vyhovují kávové plantáže, které vznikají v podrostu původního lesa. (Saldaña-Vázquez et al. 2010) zjistili při výzkumu v horách mexického státu Veracruz, že kávové plantáže poskytují zástupcům rodu *Artibeus* potravu v korunách stromů, a zároveň letové koridory pod korunami stromů, vzniklé zředěním hustého podrostu při zakládání plantáže. Zástupci rodu *Artibeus* mají totiž celkem úzká křídla, která nejsou uzpůsobena k létání v husté vegetaci (Norberg & Rayner 1987). Na druhou stranu je v podrostu kávových plantáží likvidována ostatní vegetace, takže zde chybí dostatek chiropterofilních rostlin. Proto např. druhy rodu *Sturnia*, vázané na tento typ vegetace aktivují raději ve fragmentech přirozeného lesa (Saldaña-Vázquez et al. 2010).

Jedním z člověkem vytvořených biotopů jsou také kaučukové plantáže. Ty na letouny většinou zřejmě nepůsobí jako nevhodné prostředí, protože jim poskytují vhodnou konektivitu mezi lesními fragmenty (pokud na ně samozřejmě navazují) a zároveň mohou některým druhům poskytovat i potravu (Heer et al. 2015). Výzkum v okolí peruánského města Iquitos zjistil, že druhová diverzita i abundance letounů je vyšší ve fragmentované krajině spíš než v kontinuálním lese. Takováto reakce netopýřího společenstva však vznikla v souvislosti se selektivní těžbou a tedy vznikem pestré mozaiky stanovišť, nikoliv v souvislosti s kompletní deforestací (Klingbeil & Willig 2009). V neotropických kávových plantážích se snižuje biodiverzita letounů kvůli upouštění od tradičního využívání stinných plantáží v podrostu kostry tvořené ponecháním vzrostlých stromů původního lesa. Stinné plantáže poskytovaly vhodnou konektivitu mezi lesními fragmenty (Numa et al. 2005). Nutno však zmínit, že v tropických oblastech není snadné zmapovat reakce všech letounů, neboť se zde

nachází mnoho druhů s odlišnými ekologickými strategiemi (Klingbeil & Willig 2010; Montiel et al. 2006).

3.2.2. Vliv přírodní fragmentace na druhové složení

Na SZ pobřeží Yucatanu byl proveden výzkum v přírodně fragmentované krajině, která zde vzniká v důsledku vysoké heterogenity podloží v souvislosti s krasovým fenoménem a s tím spojenou přítomností strmých gradientů půdní vlhkosti. Bylo zde zjištěno středně bohaté netopýří společenstvo, což naznačuje, že některé druhy letounů mají obtíže se vypořádat i s přírodní fragmentací. Ukazuje se, že velikost lesních fragmentů nehraje nutně velkou roli pro celkové složení společenstva. V mozaikovité krajině, kde jsou malé lesní fragmenty dostatečně blízko sebe, může být stejná diverzita letounů jako ve větších fragmentech díky jejich schopnosti aktivního letu (Montiel et al. 2006).

3.2.3. Teorie ostrovní biogeografie

Teorie ostrovní biogeografie říká, že druhová diverzita koreluje s velikostí fragmentu (MacArthur & Wilson 1967). Tato teorie ale není příliš aplikovatelná v praxi, protože odpověď letounů na fragmentaci není vždy jednoznačná. Místo ostrovní biogeografie se v případě letounů lépe uplatňuje spíše koncept krajinné ekologie, která bere v úvahu kromě velikosti fragmentu také tvar, velikost, umístění, rozprostření a konektivitu mezi fragmenty (Forman & Godron 1986). V souladu s touto teorií se ukazuje, že oblasti s pestrou mozaikou plantáží, lesních fragmentů a zachovalého lesa mohou poskytnout útočiště velké diverzitě druhů, pokud je mezi fragmenty dostatečná konektivita (Bernard & Fenton 2007).

3.2.4. Vliv urbanizace na druhové složení letounů

V neotropech jsou rozsáhlé plochy pozměněny v mozaiku původní vegetace a umělé krajiny. Frugivorní druhy jsou obvykle schopné využívat sekundární vegetace pro obživu jen do určitého stupně změn oproti původnímu stavu, za jistou hranicí přeměny jejich tolerance prudce klesá. Například druhy z podčeledi *Phyllostominae* jsou striktně vázány na původní les, takže jsou fragmentací a změnami složení vegetace ovlivněny velmi negativně (Jones et al. 2001). Existují však i studie, které takový negativní vliv fragmentace na druhovou diverzitu letounů v neotropických oblastech nepotvrdily (Castro-Luna et al. 2007). Odůvodňují to

teorií, že nově vzniklá mozaika složená z původního lesa a sekundární vegetace poskytuje víc nik pro různé druhy letounů. Podle Montaño-Centellas et al. (2015) jsou reakce letounů na fragmentaci druhově specifické. Ve svém výzkumu zjistili, že některé druhy letounů mají afinitu spíše k narušeným biotopům, zatímco jiné potřebují pro svou existenci nenarušený les. Největší druhovou diverzitu zjistili překvapivě v plantážích, zatímco v primárním lese bylo množství druhů srovnatelné s oblastmi lidské zástavby. Vyšší hojnost druhů na plantážích by se dala vysvětlit pomocí hypotézy pokročilé disturbance. To znamená, že studovaná plocha je sice ovlivněna lidskou činností, ale v důsledku poměrně rychlé sukcese se pomalu vrací k původnímu stavu, ovšem celková diverzita prostředí je vyšší, než u klimaxového porostu - což umožňuje existenci více forem s rozdílnými nároky, než v případě nedotčeného porostu. Vesměs negativně vnímají letouni otevřenou krajinu, kde schází dostatek krytí, ať už před abiotickými vlivy (déšť, vítr), tak před predací. Většina druhů se takovým místům vyhýbá. V této souvislosti nelze nezmínit i jistou možnost metodické chyby při studiu netopýřích společenstev, kdy nižší počet druhů zjištěný v primárním lese by mohl být jen důsledkem horší detekovatelnosti, např. u druhů žijících v prostředí zapojených korun, zatímco v lidských sídlech je struktura prostředí, ve kterém se letouni pohybují, výrazně méně členitá a jednotlivé druhy jsou tak snáze zachytitelné, zejména pokud se jedná o studie s výlučným využitím ultrasonických detektorů. Tomu ale lze alespoň do jisté míry předejít použitím detektorů umístěných v různých úrovních (patrech) primárního lesa.

3.2.5. Letouni v městské zástavbě

Některé druhy z čeledi *Phyllostomidae* preferují antropogenní biotopy, zvláště pak zemědělské systémy (plantáže), ve kterých mohou nalézt potravu (Montaño-Centellas et al. 2015). Některé z nich dokonce využívají městských biotopů (Costa et al. 2010). Většina studií ukazuje, že ve složení společenstva netopýrů je mezi lesními a městskými biotopy výrazný rozdíl, byť celkový počet druhů ani denzita jedinců se příliš neliší. Tato odlišnost je zapříčiněna rozdílnou strategií jednotlivých druhů. Dá se tedy očekávat, že druhy profitující z fragmentace (například nektarivorní *Glossophaga soricina* vyskytující se v kontinuálním lese i mozaikovité krajině (Ávila-gómez et al. 2015)) se budou okolo měst vyskytovat ve zvýšené míře a striktně lesní druhy tam téměř nebudou. V lesních biotopech pak bude opačný trend (Montaño-Centellas et al. 2015) - méně časté budou druhy specializované na otevřenější

prostředí. Navíc, Montaño-Centellas et al. (2015) zjistili ve své studii, že ve městech letouni běžně využívají otevřených biotopů a neberou je jako bariéru. Takové chování si vysvětlují teorií, že v okolí lidských obydlí se vyskytuje málo či žádní predátoři, takže si letouni mohou dovolit využívat otevřených prostor. Takové chování by potvrzovalo teorii, že některé druhy letounů jsou schopny se adaptovat na antropogenní vlivy.

3.2.6. Negativní vliv fragmentace na druhové složení letounů

Jednou z důležitých reakcí letounů na fragmentaci je změna chování. Letem přes otevřené prostory se vystavují predaci, takže některé druhy volí jiné, mnohdy delší trasy chudší na zdroje potravy. To má za následek změnu efektivity lovu či zkrácení času dostupného na obstarání potravy a tím i zhoršení životaschopnosti populací (Presley et al. 2009). Výrazně negativní efekt má fragmentace na *Micronycteris microtis*, což je gleaner s velmi malým teritoriem, který nevylétá ven z fragmentu lesa a jeho kolonizace nových teritorií probíhá pouze natální disperzí. Jeho populace pak v malých fragmentech trpí inbreedingem (Albrecht et al. 2007). *Glossophaga soricina* a *Musonycteris harrisoni* jsou také fragmentací negativně ovlivněni (Quesada et al. 2003). Ve fragmentovaných biotopech přibývají druhy lovící v otevřených prostorách, zatímco druhy specializované na lesní biotopy ubývají. Na neotropické insektivorní letouny má fragmentace vesměs negativní dopad (Klingbeil et al. 2009). Výjimkou jsou především zástupci rodu *Molossus*, kteří nevykazují negativní reakce na fragmentaci, pravděpodobně díky úzkému tvaru křídla a schopnosti lovu v otevřeném prostoru (Estrada-Villegas et al. 2010). *Rhinophylla pumilio* je druh náchylný na fragmentaci především kvůli neschopnosti létat mezi fragmenty lesa (Henry et al. 2007). Velké karnivorní druhy se vyskytují spíše v nedotčených lesích, například *Choropterus auritus* (Gorresen & Willig 2004). Gorresen & Willig (2004) také zjistili, že druhová diverzita je vyšší v neporušeném lese, než v odlesněné krajině. Animalivorní druhy letounů jsou zvlášť náchylné na vliv fragmentace díky kombinaci specifických vlastností, mezi které patří omezená mobilita, přirozeně nízká hojnost a citlivost vůči okrajům (Meyer et al. 2008). Při srovnání chiropterofauny různě izolovaných ostrůvků a pevniny v okolí Barro Colorado zjistili, že v pevninském lese bylo složení společenstva letounů druhově nejbohatší, na přilehlých ostrovech oddělených vodou nižší a ve vzdálených ostrovech oddělných velkou plochou vody bylo druhů nejméně, přičemž nejvíce zasaženi fragmentací byli animalivorní gleaneři. Jediný

gleaner odporující tomuto pravidlu byla *Micronycteris microtis*, která se vyskytovala více na ostrovech, než v kontinuálním lese. Podobné reakce jako *Micronycteris microtis* měla i nektarivorní *Glossophaga soricina*. Vodní plochy slouží jako velká bariéra, dokonce i velký listonos *Artibeus jamaicensis* přes ně létá jen velmi neochotně (Meyer & Kalko 2008). Meyer & Kalko (2008) zjistili na Barro Colorado, že druhová bohatost čeledi *Phyllostomidae* závisí na vzdálenosti ostrovů od pevniny a množství lesního pokryvu v okolí. Dalšími druhy silně vázanými na les jsou v rámci čeledi *Phyllostomidae* i *Desmodus rotundus, Choeroniscus godmani, Mimon crenulatum*, především kvůli jejich úkrytové strategii (staré stromy, jeskyně, padlé kmeny) (Numa et al. 2005). Alespoň 24% druhů letounů je ohrožených lidskými aktivitami, jako je introdukce invazních druhů, lov, ztráta zdrojů potravy a úkrytů (Chaverri & Kunz 2011). Plodožravý *Centurio senex* byl zjištěn pouze v nenarušených biotopech, fragmentované krajině se vyhýbá, pravděpodobně kvůli nedostatku velkých plodů, kterými se živí (Schulze et al. 2000). *Platyrrhinus helleri* je schopen využívat fragmentované krajiny, ale potřebuje vhodnou konektivitu mezi fragmenty ve formě pásů vegetace, protože nerad létá přes otevřené oblasti. Jedním z příkladů negativního dopadu fragmentace může být rovněž studie provedená v okolí biologické stanice Beni v Bolívii, kde zjistili, že ve fragmentech je menší diverzita letounů, než v kontinuálním lese (Loayza & Loiselle 2009). Negativní reakce na fragmentaci biotopů u studovaných druhů neotropických letounů jsou vyznačeny v tabulce 1 a obr. 4.

3.2.7. Dopad umělého osvětlení na ekologii neotropických letounů

Dalším jevem provázejícím často fragmentaci je umělé osvětlení antropogenních biotopů, kterého dokáže aktivně využít jen málo druhů letounů. Zejména frugivorní druhy jsou světlem odpuzovány, takže se dá říci, že umělé osvětlení narušuje ekosystémové funkce související s opylováním rostlin a šířením semen. Například *Carollia sowelli* se prokazatelně vyskytovala spíše na temných místech, než blízko osvětlení. Nutno podotknout, že světelné znečištění se globálně každým rokem zhoršuje o 6% (Lewanzik & Voigt 2014).

3.2.8. Pozitivní dopad fragmentace

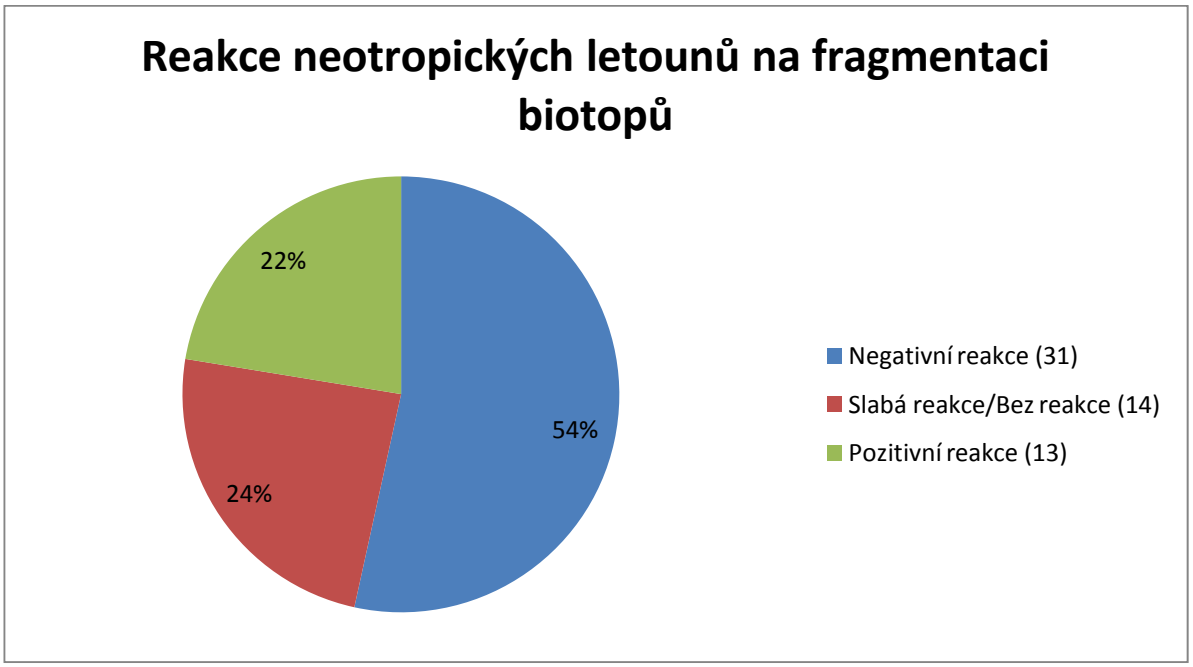
Musonycteris harrisoni se vyskytuje jak v přirozených lesích, tak i středně narušených biotopech, přitom nejde o tažný druh (Ortega et al. 2009). *Artibeus jamaicensis* se živí plody

rostlin pozdních sukcesních stadií (např. *Ficus spp.*), letouni rodu *Carollia* se živí na rostlinách typických pro rannou sukcesi (*Piper spp.*), rod *Sturnira* konzumuje plody časné sukcese (*Solanum spp.*). Pro rod *Sturnira* jsou důležité lokální podmínky i distribuce lesa. Jednotlivé druhy se výrazně liší i svou mobilitou. Například *Artibeus jamaicensis* létá mezi úkrytem a zdrojem potravy až 8 km, zatímco *Carollia perspicillata* létá v průměru pouze 0,81 km. Přítomnost lesního pokryvu je důležitá pro *Carollia perspicillata*, jejíž abundance roste s přibývající plochou lesa, primárního i sekundárního. Pro některé druhy (např. *Carollia perspicillata*) je vhodná krajina složená z mozaiky lesů různých sukcesních stadií, která mohou letouni využívat k získání potravy či k přesunu mezi vhodnými fragmenty lesa. *Artibeus jamaicensis* je generalista, kterému vyhovuje jak primární les, tak i sekundární sukcese. V primárním lese se živí plody, sekundárních porostů využívá k přesunu mezi fragmenty primárního lesa (Pinto & Keitt 2008). Rovněž nektarivorní *Glossophaga soricina* z fragmentace těží (A Estrada & Coates-Estrada 2001). Některé studie ukazují, že herbivorním letounům mozaika složená z primárního lesa prokládaného sekundární vegetací poskytuje zřejmě více nik (Bolívar-Cimé et al. 2013). Frugivorní druhy (112 z čeledi Phyllostomidae) jsou zřejmě v rámci neotropických letounů nejméně náchylnou ekologickou skupinou vůči lidské disturbanci. Mnoho neotropických frugivorů se živí na rostlinách typických pro sekundární sukcesi, takže se vyskytují často v sekundárních lesech či okrajích původních lesů (Evelyn & Stiles 2003). V Los Tuxtlas bylo zjištěno, že hned po kontinuálním lese je pro letouny druhým nejpříhodnějším biotopem stinná plantáž, která obsahuje rostliny poskytující úkryty i potravu pro mnoho druhů (Estrada & Coates-Estrada 2001). Pozitivní reakce na fragmentaci biotopů u studovaných druhů neotropických letounů jsou vyznačeny v tabulce 1 a obr. 4.

Druhy letounů	Ekologické skupina	Vliv fragmentace
Artibeus intermedeus	Frugivor v korunách	0
Artibeus jamaicensis	Frugivor v korunách	+
Artibeus lituratus	Frugivor v korunách	+
Artibeus obscurus	Frugivor v korunách	0
Artibeus planirostris	Frugivor bez preferencí	0
Artibeus toltecus	Frugivor bez preferencí	-
Carollia brevicauda	Frugivor v podrostu	0
Carollia castanea	Frugivor v podrostu	0
Carollia perspicillata	Frugivor v podrostu	+
Carollia sowelli	Frugivor v podrostu	0
Carollia subrufa	Frugivor v podrostu	-
Centronycteris centralis	Vzdušný insektivor	-
Centurio senex	Omnivor v podrostu	-
Cormura brevirostris	Vzdušný insektivor	-
Dermanura phaeotis	Frugivor bez preferencí	0
Dermanura toltecus	Frugivor bez preferencí	-
Dermanura watsoni	Frugivor v korunách	0
Desmodus rotundus	Sanguivor	+
Diclidurus albus	Vzdušný insektivor	+
Glossophaga leachii	Nektarivor v podrostu	-
Glossophaga soricina	Nektarivor v podrostu	0
Chiroderma salvini	Frugivor v korunách	-
Choeroniscus godmani	Nektarivor v podrostu	-
Choeroniscus minor	Nektarivor	-
Chrotopterus auritus	Karnivor	-
Leptonycteris curasoae	Nektarivor	0
Lophostoma brasiliense	Insektivorní gleaner	+
Mesophylla macconelli	Frugivor v korunách	-
Micronycteris hirsuta	Animalivorní gleaner	-
Micronycteris microtis	Animalivorní gleaner	0
Mimon benettii	Insektivorní gleaner	-
Molossus	Vzdušný insektivor	0
Molossus rufus	Vzdušný insektivor	+
Mormoops megalophylla	Insektivorní gleaner	-
Musonycteris harrisoni	Nektarivor	-
Myotis albescens	Insektivorní gleaner	+
Natalus stramineus	Insektivorní gleaner	-
Noctilio leporinus	Piscivor	+
Phyllostomus discolor	Omnivor v podrostu	-
Phyllostomus haustatus	Omnivor	-
Platyrrhinus dorsalis	Frugivor v korunách	-
Platyrrhinus helleri	Frugivor v korunách	-
Platyrrhinus lineatus	Frugivor/nektarivor	0
Pteronotus parnelli	Vzdušný insektivor	+
Pygoderma bilabiatum	Frugivor v korunách	-
Rhinophylla pumilio	Frugivor v podrostu	-
Saccopteryx leptura	Vzdušný insektivor	+
Sturnia ludovici	Frugivor v podrostu	-
Sturnia oporaphilum	Frugivor v podrostu	-
Sturnia tildae	Frugivor	+
Sturnira lilium	Frugivor v podrostu	+
Thyroptera tricolor	Vzdušný insektivor	-
Tonatia saurophila	Animalivorní gleaner	-
Trachops cirrhosus	Animalivorní gleaner	-
Uroderma bilobatum	Frugivor v korunách	0
Vampyressa pusilla	Frugivor	-
Vampyriscus nymphaea	Frugivor	-
Vampyrum spectrum	Vzdušný karnivor	-

Tab. 1 – Shrnutí reakcí na fragmentaci u studovaných druhů neotropických letounů. 0=Slabá reakce/Bez reakce, +=Pozitivní reakce, -=Negativní reakce

Zdroje: (Saldana-Vazquez et al. 2010), (Montiel et al. 2006), (Montaño-Centellas et al. 2015), (Loayza & Loiselle 2009), (Albrecht et al. 2007), (Quesada et al. 2003), (Heer et al. 2015), (Estrada-Villegas et al. 2010), (Faria 2006), (García-García et al. 2014), (Gorresen & Willig 2004), (Klingbeil & Willig 2009), (C. F. J. Meyer & Kalko 2008), (C. F. Meyer et al. 2009), (Numa et al. 2005), (Ripperger et al. 2014), (Chaverri & Kunz 2011), (Evelyn & Stiles 2003), (Alejandro Estrada & Coates-Estrada 2001), (Weaver 2007)



Obr. 4 – Kvantitativní vyjádření reakcí neotropických letounů na fragmentaci biotopů

3.3. Vliv fragmentace na abundanci neotropických druhů letounů

Fragmentace biotopů se neodráží jen na druhové diverzitě, ale také na abundanci. Reakce letounů v tomto směru mohou být pozitivní (s rostoucí fragmentací vzrůstá abundance druhu) nebo negativní (s fragmentací abundance klesá). Ve studii provedené Loayza & Loiselle (2009) bylo zjištěno, že letouni ve fragmentované krajině byli až 5x početnější než v kontinuálním lese. Nicméně slabý výskyt frugivorních druhů v kontinuálním lese může být způsoben časovým a prostorovým rozprostřením potravy a možností využívat velké lesní plochy oproti fragmentům, ve kterých se letouni koncentrují z okolí (Loayza & Loiselle 2009). (Ávila-gómez et al. 2015) zjistil vyšší hojnost letounů rodu *Artibeus* v kontinuálním lese, než ve fragmentech, ale tento stav odůvodňuje hojností potravy (fíků) ve zkoumané lokalitě. Přítomnost lesního pokryvu je důležitá pro *Carollia perspicillata*, jejíž abundance roste s přibývající plochou lesa, primárního i sekundárního. Tento vztah vypovídá o negativním vlivu deforestace na tento druh (Pinto & Keitt 2008). Důležitým a hojně zastoupeným biotopem ve fragmentované krajině neotropů je sekundární les. V tomto lese rostou druhy rostlin, které letounům neposkytují mnoho potravy ani prostoru k pohybu (například velkou část tohoto biotopu často tvoří těžko prostupné bambusové porosty, které jsou téměř bez potravy a let skrz ně je energeticky náročný). Výsledkem je jak nízká druhová diverzita, tak i abundance letounů (Heer et al. 2015). Udržitelnost populací druhů silně závisí na

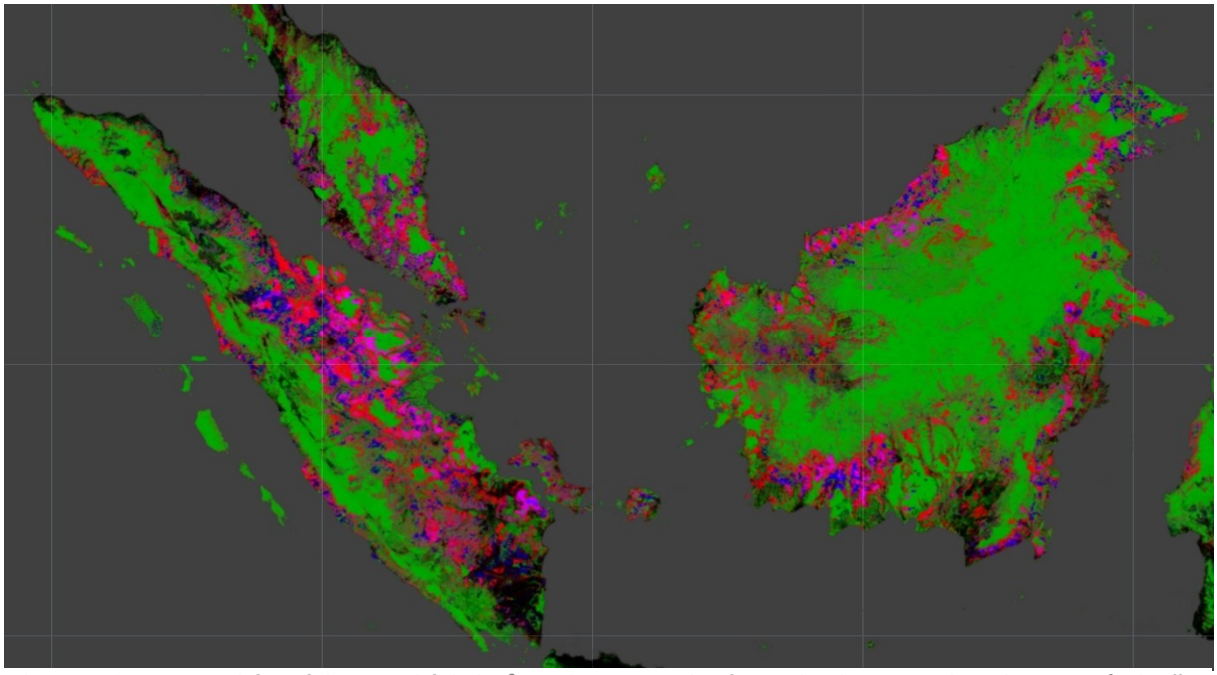
dostupnosti úkrytů. Druh *Dermanura watsoni* je schopen využívat 40 druhů rostlin z různých sukcesních stádií pro stavbu úkrytu, což výrazně zlepšuje jeho rezistenci vůči fragmentaci biotopů (Ripperger et al. 2013). Na karnivorní listonosy má fragmentace negativní vliv, protože jsou vázáni na zapojený primární les a s rostoucí fragmentací klesá jejich abundance (Loayza & Loiselle 2009).

3.4. Genetická variabilita a fitness neotropických letounů

Pro fungování genového toku mezi populacemi letounů je potřeba dostatečná konektivita mezi jednotlivými plochami vhodného prostředí, která je narušena nejvíce v oblastech, kde je mezi fragmenty lesa velká vodní plocha, rozsáhlé pastviny či pole (Loayza & Loiselle 2009). Pokud jsou fragmenty příliš malé a daleko od sebe, dochází k narušení genetické variability populací a inbreedingu, populace strádají a špatně se udržují. Tento efekt zasahuje více malé populace, než velké. Determinanty pro odhad možnosti či pravděpodobnosti lokální extinkce jsou velikost fragmentu, typ prostředí v okolí fragmentu a schopnost druhu překonávat prostory mezi lesními fragmenty (Albrecht et al. 2007). Ztráta genové diverzity byla zjištěna u ostrovních populací *Carollia perspicillata*, jejíž mobilita není příliš velká (Meyer et al. 2009). U *Carollia castanea*, která má malý domovský okrsek (jen několik hektarů), malou velikost (11-16g) a živí se na různých druzích rodu *Piper* v primárních i sekundárních lesech bylo zjištěno, že vlivem malých domovských okrsků dochází ve fragmentovaném prostředí k narušení genového toku mezi jednotlivými populacemi tohoto druhu, jak zjistil (Ripperger et al. (2014). Nicméně ve stejné studii bylo zjištěno, že diskontinuita genového toku není tak velká, aby tento letoun nebyl schopen udržet životaschopné populace i ve výrazně rozdělených biotopech. Fragmentace biotopů je spojena s nárůstem nemocí a parazitů (Allan et al. 2003; Gillespie et al. 2005). Jedinci s nižší fitness poskytují horší ekosystémové služby a místo toho fungují jako šiřitelé a rezervoáry parazitů a nemocí. U letounů patří mezi běžné parazity trypanosomy, u neotropických druhů jsou vektory zákeřnice (podřád *Heteroptera*). U zkoumaného druhu *A. jamaicensis* byla zjištěna *Trypanosoma cruzi* a některé druhy helmintů (*Nematoda*). Fragmentace biotopů snižuje počet druhů a zvyšuje abundanci druhů, které jsou schopné jí vzdorovat. Na *A. jamaicensis* bylo zjištěno, že se vzrůstající fragmentací rostou i jeho populace. Se zvyšující se populační hustotou však klesá fitness jedinců, vzrůstá stres a stávají se náchylnější vůči parazitům (Cottontail et al. 2009).

4. Fragmentace biotopů v paleotropech

V tropických oblastech starého světa je fragmentace krajiny považována za nejsilnější na světě, zejména pak v JV Asii. V posledních letech podléhají rozsáhlé plochy tropických lesů masivní deforestaci a s ní souvisejícím požárům kvůli pěstování palmy olejné (*Elaeis guineensis*), jejíž využití roste v potravinářství, kosmetice a biopalivech (Danielsen et al. 2009). Ukázkovým příkladem jsou Indonésie a Malajsie, které za posledních několik let vykácely rozsáhlé plochy lesa a nahradily je palmou olejnou (obr. 4). Vzniklé monokultury poskytují minimum potravy a úkrytů pro zvířata a navíc fungují jako silné bariéry pro pohyb mezi fragmenty vhodné krajiny. Výjimkou z řad letounů mohou být *Cynopterus horsfieldi* a *Cynopterus brachyotis*, kteří ochotně využívají mnoha různých úkrytů a v palmových plantážích jsou nejčastějšími druhy letounů (Shafie et al. 2011). Vzhledem k rozmachu palmových plantáží je důležité porozumět vlivu fragmentace na místní populace živočichů a rostlin a zabránit jejímu negativnímu vlivu udržením lesních fragmentů, které slouží většině z nich jako poslední útočiště (Struebig et al. 2011). Nutno však podotknout, že vznik palmových plantáží úzce souvisí s komerčním tlakem vyvíjeným na tropické země (Danielsen et al. 2009). Další příčinou fragmentace je také vzrůstající populační hustota lidí. Například na Filipínách, kde jsou původní biotopy nahrazovány farmami, pastvami a sady, dochází ke kácení lesů i v přírodních rezervacích (Sedlock et al. 2008).



Obr. 5 - ilustrace vykácených tropických lesů Malajsie a Indonésie od roku 2000 do roku 2013 (zeleně je znázorněna plocha lesa, červeně oblasti se ztrátou lesa, modře nárůst lesa a fialově úbytek i nárůst dohromady). Nutno zmínit, že tato mapa nerozlišuje kvalitu pokryvu vegetace, pouze rostliny vyšší než 5m. Modré a fialové lochy znázorňující nárůst lesní plochy jsou tedy plantáže palmy olejné (Elaeis guineensis) Zdroj: earthenginepartners.appspot.com

4.1. Krasové oblasti a letouni v nich

JV Asie se od většiny ostatních tropických oblastí liší z geologického hlediska přítomností velkého množství krasových oblastí. Vápencový kras celkově pokrývá 40 milionů hektarů, ale pouze 13% plochy je nějak chráněno. Tyto oblasti mají velký význam, protože poskytují útočiště pro obrovské množství druhů. Zároveň však podléhají velkému antropogennímu tlaku: Jsou velice často izolovány kácením lesa, těžbou surovin nebo narušovány získáváním biologických komodit, například guána či sběrem ptačích hnízd. Takové disturbance mohou mít negativní vliv i na letouny, kterým krasové jeskyně slouží jako denní úkryty a místa pro odchov mláďat. Krasové oblasti se obvykle vyskytují roztroušeně v osamocených vápencových kopcích, které jsou velmi často izolovány od ostatních okolních vhodných oblastí zemědělskou krajinou. Vlivem izolace a nerovnoměrného rozložení krasových oblastí jsou jeskynní letouni obvykle přizpůsobeni k přeletování na dlouhé vzdálenosti, přičemž jejich abundance klesá s rostoucí vzdáleností od úkrytu. Nejčastějšími zástupci jeskynních letounů v paleotropech představují druhy čeledí *Rhinolophidae*, *Hipposideridae* a *Vespertilionidae* (Struebig et al. 2009). Struebig et al. (2009) rovněž zjistili ve zkoumané oblasti, že většina jeskynních letounů byla zastoupena třemi dominantními druhy a potvrdil,

že jeskynní letouni létají na loviště na dlouhé vzdálenosti (až 11 km). Největší abundance jeskynních letounů je v blízkém okolí krasových oblastí, na druhou stranu je v blízkosti těchto míst výrazně nižší (nebo nulová) hojnost stromových letounů, jejichž hojnost roste se zvyšující se vzdáleností od jeskyní. Tento vztah neplatí ale univerzálně - negativní závislost abundance na vzdálenosti od jeskynního prostředí byla zjištěna u jen u 30% jeskynních druhů, zatímco u 39% stromových druhů se naopak abundance se vzdáleností od jeskyní zvyšovala. Struebig et al. (2009) v této souvislosti navrhuje, že by mohlo dojít vlivem fragmentace k lokálnímu vytlačení lesních druhů kompeticí okolo velkých jeskynních úkrytů. Na druhou stranu může docházet i u lesních druhů k imigraci z jiných lesů, což by znesnadnilo jejich vymizení. Díky vlastnosti jeskynních druhů létat na velké vzdálenosti je pravděpodobné, že fragmentace na ně nemá příliš velký vliv, protože jsou schopny dobře překonávat odlesněné či modifikované biotopy. Jedním z jeskynních druhů, které jsou zřejmě celkem rezistentní vůči fragmentaci je *Rhinolophus lepidus*, u něhož byl zjištěn dobrý genový tok i přes velké vzdálenosti mezi populacemi (Struebig et al. 2011).

4.2. Vliv fragmentace biotopů na paleotropické lesní druhy

Jak již bylo zmíněno výše, shrnutí reakcí letounů na fragmentaci biotopů je nesnadné, protože jejich reakce jsou druhově specifické a závisí na úkrytové ekologii, potravní ekologii, fyziologii, i jejich morfologii. Podle reakcí se dají letouni rozdělit zhruba do třech skupin: Ti co se člověkem ovlivněnému prostředí vyhýbají, ti co jsou schopni se adaptovat a ti, co urbanizované biotopy vyhledávají. Například africký kaloň *Epomophorus wahlbergi* využívá urbanizované krajiny na předměstích, kde se živí exotickými a invazními druhy rostlin na zahradách (Rollinson et al. 2013). Na druhou stranu bylo zjištěno, že *Kerivoula papillosa* je díky své nízké populační hustotě a slabým disperzním schopnostem náchylná na fragmentaci, přičemž populace tohoto druhu trpí po genetické stránce (Struebig et al. 2011). Na Filipínách dochází k rozsáhlé ztrátě nížinných lesů, které slouží jako útočiště pro mnoho druhů letounů specializovaných na staré lesy. Pro mnoho druhů může být spíš než pokryv lesa důležitější dostupnost vody (řeky, potoky či jezera). Zdroje vody jsou však často vysušovány a využívány pro zavlažování. Například *Myotis horsfieldii* se živí vodním hmyzem a ztráta vodních toků může mít na tento druh negativní dopad. Navíc i jiné druhy mohou používat potoky s okolní vegetací jako koridory pro přeletování mezi jednotlivými fragmenty (Sedlock et al. 2008).

Struebig et al. 2008 zjistil, že lesní druhy jsou náchylnější na fragmentaci, než jeskynní. Většina negativních reakcí však souvisela spíš s velikostí a druhovým složením (=kvalitou) fragmentu, než jeho izolací. Struebig et al. (2008) zároveň potvrzují, že fragmentace má rozdílný efekt na druhy s odlišnou ekomorfologií křídla: Tenké úzké křídlo umožňuje letounům cestovat na dlouhé vzdálenosti a vzdorovat fragmentaci, zatímco široké krátké křídlo je stavěné na krátký, energeticky náročný let, díky čemuž mají někteří letouni pouze malé areály, které často nepřesahují hranice lesního fragmentu. Dalším negativním efektem souvisejícím s lidskou činností je lov. Mnoho druhů letounů napříč tropickými oblastmi je konzumováno, zejména pak v paleotropech, např. v Thajsku kde jsou ohroženy celé kolonie jeskynních netopýrů (Mickleburgh et al. 2009). Na Madagaskaru jsou letouni častou obětí legálního lovu, například kaloň *Pteropus rufus*. Tento druh přitom slouží jako významný opylovač a šiřitel semen různých druhů rostlin, protože jeho potrava se skládá z plodů kultivovaných rostlin, fíků, listů a pylu (Jenkins et al. 2007).

5. Vliv fragmentace biotopů na letouny v mírném pásu

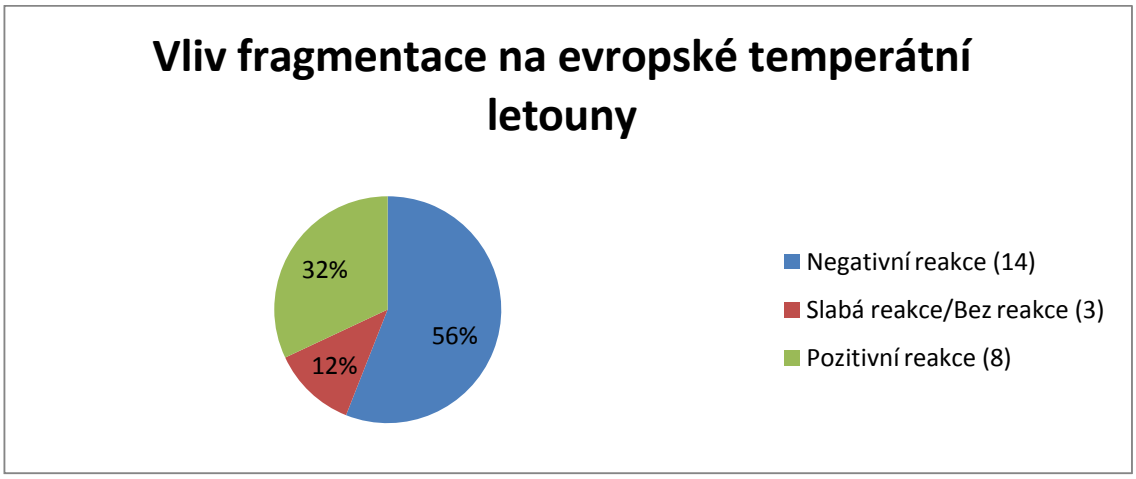
V mírném pásu se vyskytují prakticky pouze animalivorní letouni, což do jisté míry může, ve srovnání s mnohem složitějšími tropickými společenstvy, zjednodušit interpretace studií vlivu krajinné fragmentace. Nejdůležitějším krajinným prvkem pro letouny mírného pásu je voda. Tento vztah může souviset s hojností potravy (bezobratlých živočichů) v blízkosti vodních ploch (Vandevelde et al. 2014). Z historického hlediska byla fragmentace biotopů v mírném pásu nejsilnější před několika staletími (v Evropě dokonce deforestace a modifikace krajiny probíhá už cca 6500 let) (Boughey et al. 2011), což napovídá, že reakce letounů by mohly být odlišné od tropických díky možnosti se během uplynulého období částečně adaptovat na vzniklé podmínky. Zároveň se dají najít místa, kde dochází k obnovení lesního pokryvu (například v Británii, kde lesy začátkem dvacátého století zabíraly cca 5% země, dnes se pokryv zvýšil na 12%) (Fuentes-Montemayor et al. 2013). Jedním z nejdůležitějších prvků fragmentace je i zde ztráta konektivity mezi fragmenty lesa. Tournant et al. (2013) naznačuje, že nedostatečné propojení mezi úkryty a lovišti je důvod, proč od roku 1960 výrazně ubyl vrápenec malý (*Rhinolophus hipposideros*) v SZ Evropě. Pro vrápence, coby poměrně málo výkonné letce na dlouhé vzdálenosti je důležitá konektivita mezi biotopy skrze lineární vegetační struktury, jimiž mohou být aleje kolem cest, stromy okolo řek apod.

Lineární struktury jsou pro letouny důležité především jako krytí před meteorologickými podmínkami a predací při přesunech mezi loviští. Zároveň mohou posloužit i jako zdroje potravy (Verboom & Huitema, 1997; Tournant et al., 2013). Bereme-li v úvahu složení fragmentované krajiny, Fuentes-Montemayor et al. (2013) zjistili, že velikost fragmentu nemusí nutně korelovat s velikostí populace. Malý fragment může poskytovat útočiště pro velkou populaci letounů, pokud jsou v dostatečné blízkosti další fragmenty lesa. Nicméně tak jako u tropických letounů, i u druhů mírného pásu závisí rezistence vůči fragmentaci na morfologii křídla a úkrytové ekologii (striktně lesní druhy snášejí fragmentaci hůř - Fuentes-Montemayor et al. 2013). Reakce na fragmentaci biotopů u většiny evropských letounů shrnuje tabulka 2. Zároveň srovnává preference úkrytů a schopnost letounů využívat umělé osvětlení k lovu. Poměry reakcí zkoumaných letounů jsou pak zaneseny v grafech na obr. 1, 2, 3. Nutno však podotknout, že tabulka vychází z několika studií, které se věnují spíše biotopovým preferencím a nezahrnují veškeré aspekty spojené s fragmentací biotopů, ani všechny evropské letouny. Je tedy potřeba k výsledku přistupovat k opatrností.

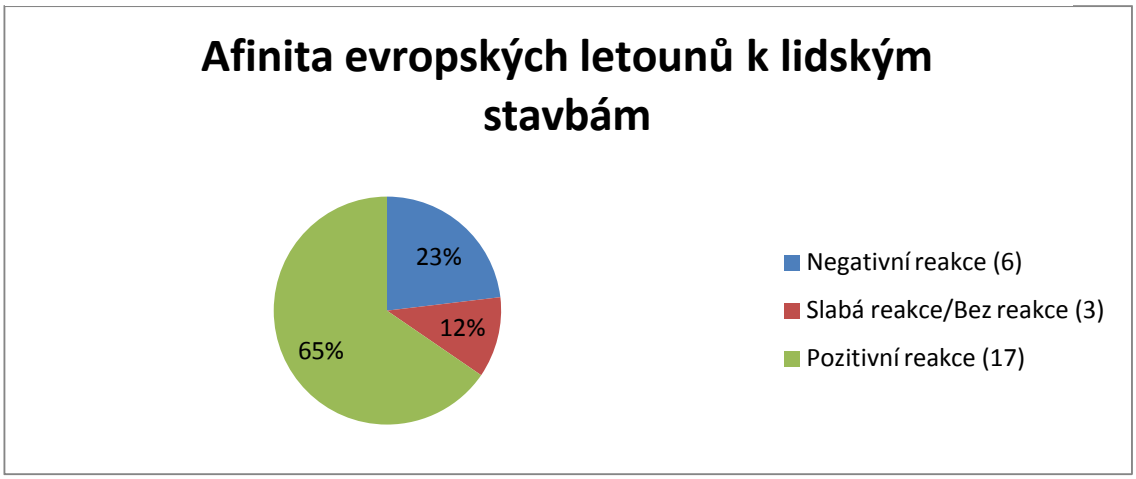
	Lovecká strategie	Dosah echolokace	Vliv fragmentace	Afinita k lidským stavbám	Vliv umělého osvětlení
Barbastella barbastellus	Lovec v korunách	Krátký	-	+	
Eptesicus nilssonii	Vzdušný lovec	Dlouhý	+	+	+
Eptesicus serotinus	Vzdušný lovec	Dlouhý	+	+	+
Miniopterus schreibersii	Vzdušný lovec	Střední	0	+	+
Myotis alcathoe	Pomalý lovec/gleaner	Krátký	-	-	
Myotis bechsteinii	Gleaner v podrostu	Krátký	-	-	-
Myotis blythii	Vzdušný lovec	Krátký			-
Myotis brandtii	Gleaner v podrostu	Krátký	-	+	-
Myotis dasycneme	Vzdušný lovec/lov na hladině	Krátký			-
Myotis daubentonii	Lov na hladině	Krátký	+	-	-
Myotis emarginatus	Vzdušný lovec/lov z úkrytu	Krátký		+	-
Myotis myotis	Gleaner v podrostu	Krátký	-	+	-
Myotis mystacinus	Vzdušný lovec nad vodou	Krátký	-	+	-
Myotis nattereri	Gleaner v podrostu	Krátký	-	+	-
Myotis spp.		Krátký	+/-	+/-	-
Nyctalus lasiopterus	Vzdušný lovec	Dlouhý	+	0	+
Nyctalus leisleri	Vzdušný lovec	Dlouhý	-	-	+
Nyctalus noctula	Vzdušný lovec	Dlouhý	+	+	+
Pipistrellus kuhlii	Vzdušný lovec	Střední	+	+	+
Pipistrellus nathusii	Vzdušný lovec	Střední	+	+	
Pipistrellus pipistrellus	Vzdušný lovec	Střední	0	+	+
Pipistrellus pygmaeus	Vzdušný lovec	Střední	-	0	
Plecotus auritus	Gleaner v podrostu	Krátký	-	+	-
Plecotus austriacus	Gleaner v podrostu	Krátký	-	+	-
Plecotus macrobullaris	Pomalý lovec/gleaner	Krátký	0	0	
Rhinolophus euryale	Lov z úkrytu	Krátký	-	-	-
Rhinolophus hipposideros	Lov z úkrytu	Krátký	-	+	
Rhinolophus mehelyi	Lov z úkrytu	Krátký	-	-	
Vespertilio murinus	Vzdušný lovec	Dlouhý	+	+	+

Tab. 2 – Shrnutí reakcí evropských letounů na fragmentaci biotopů, využívání lidských úkrytů a umělého osvětlení k lovu. 0=bez reakce, +=pozitivní reakce, -=negativní reakce.

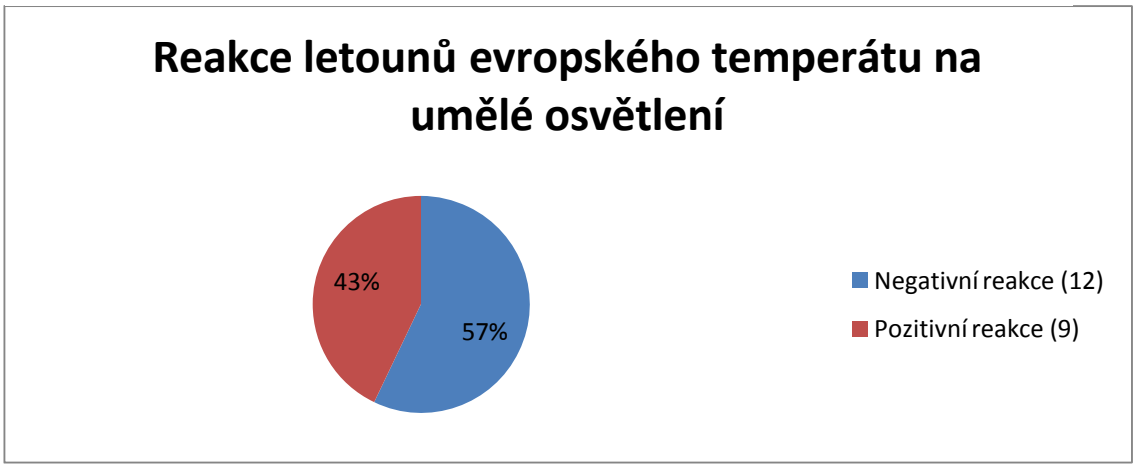
Zdroje: (Volleth 2001; Russo et al. 2002; Siemers & Ivanova 2004; Russo et al., 2005; Hanák et al., 2006; Tiera 2006; Lesiński et al. 2007; Lučan et al. 2007; Schaub & Schnitzler 2007; Lučan et al. 2009; Popa-Lisseanu et al. 2009; Zahn et al. 2010; Boughey et al. 2011; Montemayor et al. 2011; Vincent et al. 2011; Frey-Ehrenbold et al. 2013; Napal et al. 2013; Reiter et al. 2013; Tournant et al. 2013; Arrizabalaga-Escudero et al. 2014; Elena 2014; Razgour et al. 2014; Alberdi et al. 2015; Azam et al. 2015; Fuentes- Kalda et al., 2015; Ancillotto et al. 2016; Lintott et al. 2015; Maxinová et al. 2016;



Obr. 6 – Kvantitativní vyjádření reakcí evropských letounů na fragmentaci biotopů



Obr. 7 – Kvantitativní vyjádření afinity evropských letounů k lidským stavbám



Obr. 8 – Kvantitativní vyjádření reakcí evropských letounů na umělé osvětlení

5.1. Vliv lineárních struktur na ekologii letounů

Jak bylo zmíněno v předchozí kapitole, ukazuje se, že lineární struktury mají pozitivní vliv na šíření letounů ve fragmentované krajině díky zvýšení konektivity mezi lesy (Tournant et al. 2013). Nejvýznamnějším lineárním prvkem krajiny pro evropské letouny jsou vodní toky, které fungují jako bohaté zdroje potravy i letové koridory s dobrým krytím proti predátorům a větru (Verboom & Huitema, 1997; Frey-Ehrenbold et al. 2013; Fuentes-Montemayor et al. 2013; Vandevelde et al. 2014). Další často využívaná linie s vhodnou vegetací je železnice, okolo které bylo zjištěno podobné množství druhů jako v jiných biotopech (kromě vodních ploch). Okolí železničních náspů využívají zejména *Pipistrellus pipistrellus* a *Nyctalus leisleri* (Vandevelde et al., 2014). Naopak výzkum okolo silnic ukázal, že fungují především jako bariéra a příčina úmrtí letounů, zvláště pokud křižují oblíbené letové koridory netopýrů, např. nacházejí-li se mezi dvěma vodními plochami (Vandevelde et al. 2014). Nejvíce úmrtí na silnicích je zaznamenáno u mladých jedinců, nízko lovících druhů a při swarmingu (Lesiński 2008). Riziko úmrtí na silnicích mohou zmírňovat podchody, kterých využívají zejména druhy lovící v podrostu (Kerth & Melber 2009). Zvlášť důležité mohou být vhodné podchody u velkých silnic s několika proudy, kdy některé druhy zvládnou přeletět velkou bariéru (*M. daubentonii*, *M. natereri* a *M. mystacinus* překonají 70-80m velký průsek), ale jiné vnímají otevřené plochy jako silnou bariéru (*M. bechsteinii* nepřeletí ani 30-40m) (Abbott et al. 2012). Jediný případ pozitivního vlivu silnic se dá vysledovat u druhů, jako je *Nyctalus noctula* a *Pipistrellus pipistrellus*, kterým vyhovují silnicemi vytvořené okraje lesa, podél kterých létají a loví (Bellamy et al. 2013).

5.2. Letouni v urbanizované krajině

Některé druhy letounů mohou z urbanizace těžit díky pestré nabídce (zejména štěrbinových) úkrytů, potravě, ochraně před predátory či heterogenitě prostředí. Významným přínosem pro letouny jsou lidská obydlí, která poskytují cenné úkryty, kterých mnoho druhů využívá. A nejedná se pouze o obydlí, ale také o opuštěné doly, sklepení či jiné nově vzniklé struktury, které letounům připomínají skály, jeskyně a stromy, tedy jejich přirozené úkryty, což usnadňuje jejich rychlou adaptaci. Byť jsou některé druhy úzce specializované na stromy či jeskyně a lidských staveb nevyužívají, velký podíl letounů ve stavbách hibernuje, vyvádí mláďata či pouze přečkává den. Jako příklad mohou posloužit *Rhinolophus hipposideros* a

Plecotus austriacus, kteří se na velkých půdách rozmnožují a ve sklepeních stejných budov často i hibernují (Lučan et al. 2004). Míra, kterou letouni využívají lidské stavby je opět druhově specifická. Například generalisté, jako je např. *Pipistrellus pipistrellus*, využívají ochotně urbanizované krajiny pro lov i úkryty (Russo & Ancillotto 2014). Některé druhy však mnohem raději využívají osamocených staveb, odkud létají na lov do přilehlých lesů (například *Myotis mystacinus* (Hanák et al. 2006; Swift 1998)). Další výhodnou vlastností budov pro letouny je vhodné mikroklima, které jim umožňuje rychleji vychovat větší a silnější potomky (Lausen & Barclay, 2006; Russo & Ancillotto, 2014). V kontextu urbanizace začaly během historie vznikat parky, zejména okolo panských sídel. Takové lokality jsou zpravidla dobře udržované, obsahují vzrostlé letité stromy bez hustého podrostu a často také vodní plochy (Kalda et al., 2015)(18). Taková krajina je příhodná pro různé druhy letounů, konkrétně třeba pro *Myotis daubentonii* (Russo et al. 2014). Nevýhodou parků však bývá nedostatek mrtvého dřeva, ze kterého se líhnou bezobratlí (hlavně *Coleoptera*), kteří tvoří hlavní potravní složku některých druhů letounů (Glendell & Vaughan, 2002; Lõhmus & Liira, 2013).

5.3. Zemědělská krajina mírného pásu

Během 20. století mnoho letounů ubylo kvůli intenzifikaci zemědělství. Tento trend byl patrný ve více zemích (například dále zmíněná Velká Británie a Polsko). S intenzifikací zemědělství ubývá hojnost i diverzita hmyzu žijícího na farmách a s ním i letounů a ptáků (Fuentes-Montemayor et al. 2011). Na farmách, kde se používají pesticidy, ubývají hlavně brouci z čeledi *Carabidae*, ale s nimi i jiné druhy. Příčinou je používání pesticidů, které mají za cíl zničit zemědělské škůdce, ale nepřímo likvidují i jiné druhy hmyzu. Navíc jsou mnohdy zasažena i místa mimo oblast postřiku vlivem driftu (Wickramasinghe et al. 2004). Navíc je vlivem léků na odčervení dobytka poškozena koprofilní fauna (především brouci), která tvoří velkou část potravy vrápenců malých (*Rhinolophus hipposideros*), netopýrů rezavých (*Nyctalus noctula*) a netopýrů večerních (*Eptesicus serotinus*). Další negativní dopad působí také nadměrné používání herbicidů, které eliminují rostliny, na kterých se živí některé druhy hmyzu. Dále se používají syntetická hnojiva, která obsahují velké množství dusíku a fosforu a fungují jako silné polutanty vody. Na druhou stranu dnes přibývají organické farmy, u kterých

byla zjištěna vyšší abundance a diverzita hmyzu, především díky čisté vodě a vhodné vegetaci (Wickramasinghe et al. 2004).

6. Závěr

Vliv fragmentace biotopů a urbanizace na ekologii letounů je v současné době předmětem soustředěného výzkumu a zejména z tropických oblastí je k dispozici již celá řada studií, které se snaží objasnit jejich reakce na lidskou činnost a navrhnout ideální řešení pro uchování co nejvyšší biodiverzity. Negativně postižené druhy letounů jsou většinou specialisté, kteří jsou morfologickými, fyziologickými a etologickými vlastnostmi vázáni na úzké rozmezí zdrojů a malé domovské okrsky. Některé druhy letounů však vůči fragmentaci vykazují pozitivní reakce, zejména v souvislosti se zvyšováním mozaikovitosti krajiny. Týká se to především druhů kategorizovaných jako generalisté, kteří jsou schopni využívat širší škály biotopů a létat efektivně na dlouhé vzdálenosti. Oba typy reakcí projevují i v oblastech mírného pásu, nicméně na rozdíl od tropických letounů se zdá, že přinejmenším evropské temperátní druhy se dokázaly částečně adaptovat na lidskou činnost a využívat jak lidských staveb, tak i mozaikovité krajiny. Navíc mohlo díky lidské činnosti dojít k rozšíření některých druhů letounů i mimo jejich původní výskyt, například vytvořením vhodných míst pro hibernaci. Tímto směrem se bude zabývat navazující diplomová práce, pro kterou tato bakalářská práce slouží jako rešerše dosavadních znalostí vlivu fragmentace biotopů na ekologii letounů.

7. Reference

Abbott, I. M., Butler, F., & Harrison, S. (2012). When flyways meet highways-The relative permeability of different motorway crossing sites to functionally diverse bat species. *Landscape and Urban Planning*, *106*(4), 293–302. http://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.03.015

Alberdi, A., Aihartza, J., & Aizpurua, O. (2015). Living above the treeline : roosting ecology of the alpine bat Plecotus macrobullaris, 17–25. http://doi.org/10.1007/s10344-014-0862-8

Albrecht, L., Meyer, C. F. J., & Kalko, E. K. V. (2007). Differential mobility in two small phyllostomid bats,Artibeus watsoni andMicronycteris microtis, in a fragmented neotropical landscape. *Acta Theriologica*, *52*(2), 141–149. http://doi.org/10.1007/BF03194209

Allan, B. F., Keesing, F., & Ostfeld, R. S. (2003). Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology*, *17*(1), 267–272. http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01260.x

Ancillotto, L., Santini, L., Ranc, N., Maiorano, L., & Russo, D. (2016). Extraordinary range expansion in a common bat : the potential roles of climate change and urbanisation. *The Science of Nature*. http://doi.org/10.1007/s00114-016-1334-7

Arrizabalaga-Escudero, A., Napal, M., Aihartza, J., Garin, I., Alberdi, A., & Salsamendi, E. (2014). Can pinewoods provide habitat for a deciduous forest specialist? A two-scale approach to the habitat selection of Bechstein's bat. *Mammalian Biology*, *79*(2), 117–122. http://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.09.005

Ávila-gómez, E. S., Moreno, C. E., García-morales, R., Zuria, I., Sánchez-rojas, G., & Briones-salas, M. (2015). Deforestation thresholds for phyllostomid bat populations in tropical landscapes in the Huasteca region , Mexico The loss and degradation of forests due to deforestation , logging , and land use changes — all caused. *Tropical Conservation Science*, *8*(3), 646–661.

Azam, E., Kerbiriou, C., & Vernet, A. (2015). Is part-night lighting an effective measure to limit the impacts of artificial lighting on bats ?, 4333–4341. http://doi.org/10.1111/gcb.13036

Bellamy, C., Scott, C., & Altringham, J. (2013). Multiscale, presence-only habitat suitability models: Fine-resolution maps for eight bat species. *Journal of Applied Ecology*, *50*(4), 892–901. http://doi.org/10.1111/1365-2664.12117

Benda, P. (2010). České vernakulární jmenosloví netopýrů.I. Návrh úplného jmenosloví. *Vespertilio*, *13-14*(1852), 263–308.

Bernard, E., & Fenton, M. B. (2007). Bats in a fragmented landscape: Species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santar??m, Central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation*, *134*(3), 332–343. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.07.021

Bolívar-Cimé, B., Laborde, J., Cristina MacSwiney G, M., Muñoz-Robles, C., & Tun-Garrido, J. (2013). Response of Phytophagous Bats to Patch Quality and Landscape Attributes in Fragmented Tropical Semi-Deciduous Forest. *Acta Chiropterologica*, *15*(2), 399–409. http://doi.org/10.3161/150811013X679026

Boughey, K. L., Lake, I. R., Haysom, K. A., & Dolman, P. M. (2011). Effects of landscape-scale broadleaved woodland configuration and extent on roost location for six bat species across the UK. *Biological Conservation*, *144*(9), 2300–2310. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.008

Castro-Luna, A. A., Sosa, V. J., & Castillo-Campos, G. (2007). Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation*, *10*(2), 219–228. http://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2007.00097.x

CLEMENTS, R., SODHI, N. S., SCHILTHUIZEN, M., & NG, P. K. L. (2006). Limestone Karsts of Southeast Asia: Imperiled Arks of Biodiversity. *BioScience*, *56*(9), 733. http://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[733:LKOSAI]2.0.CO;2

Cortés-Delgado, N., & Pérez-Torres, J. (2011). Habitat edge context and the distribution of phyllostomid bats in the Andean forest and anthropogenic matrix in the Central Andes of Colombia. *Biodiversity and Conservation*, *20*(5), 987–999. http://doi.org/10.1007/s10531-011-0008-1

Cosson, J. F., Ringuet, S., Claessens, O., Massary, J. C. De, & Dalecky, A. (1999). Ecological changes in recent land-bridge islands in French Guiana, *91*.

Costa, L. M., Lourenço, E. C., Esbérard, C. E. L., & Silva, R. M. (2010). Colony size, sex ratio and cohabitation in roosts of Phyllostomus hastatus (Pallas) (Chiroptera: Phyllostomidae). *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasleira de Biologia*, *70*(4), 1047–1053. http://doi.org/10.1590/S1519-69842010000500019

Cottontail, V. M., Wellinghausen, N., & Kalko, E. K. V. (2009). Habitat fragmentation and haemoparasites in the common fruit bat, Artibeus jamaicensis (Phyllostomidae) in a tropical lowland forest in Panamá. *Parasitology*, *136*(10), 1133–1145. http://doi.org/10.1017/S0031182009990485

Danielsen, F., Beukema, H., Burgess, N. D., Parish, F., Donald, P. F., Murdiyarso, D., … Fitzherbert, E. B. (n.d.). Biofuel Plantations on Forested Lands : Double Jeopardy for Biodiversity and Climate, *23*(2), 348–358. http://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01096.x

Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (2001). Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, *24*(1), 94–102. http://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240111.x

Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (2001). Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, *17*(2001), 627–646. http://doi.org/10.1017/S026646740100147X

Estrada-Villegas, S., Meyer, C. F. J., & Kalko, E. K. V. (2010). Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation*, *143*(3), 597–608. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.009

Evelyn, M. J., & Stiles, D. a. (2003). Roosting requirements of two frugivorous bats (Sturnira lilium and Arbiteus intermedius) in fragmented Neotropical forest. *Biotropica*, *35*(3), 405–418. http://doi.org/10.1646/02063

Faria, D. (2006). Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, *22*(05), 531. http://doi.org/10.1017/S0266467406003385

Fenton, A. M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., … Adkins, B. (2016). Phyllostomid Bats (Chiroptera : Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics Published by : Association for Tropical Biology and Conservation Stable URL : http://www.jstor.org/stable/2388615 Accessed : 12-05-2016 23 : 52 UTC You, *24*(3), 440–446.

Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2012). What makes a species synurbic? *Applied Geography*, *32*(2), 514–521.

http://doi.org/10.1016/j.apgeog.2011.06.013

Frey-Ehrenbold, A., Bontadina, F., Arlettaz, R., & Obrist, M. K. (2013). Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices. *Journal of Applied Ecology*, *50*(1), 252–261. http://doi.org/10.1111/1365-2664.12034

Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J. M., & Park, K. J. (2013). Fragmented woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *172*, 6–15. http://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.019

Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., & Park, K. J. (2011). Pipistrelle bats and their prey do not benefit from four widely applied agri-environment management prescriptions. *Biological Conservation*, *144*(9), 2233–2246. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.05.015

Galindo-gonzález, J., Guevara, S., & Sosa, V. J. (2006). Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rain ... Página 1 de 10 Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastur, *14*(6), 1–10.

García-García, J. L., Santos-Moreno, A., & Kraker-Castañeda, C. (2014). Ecological traits of phyllostomid bats associated with sensitivity to tropical forest fragmentation in Los Chimalapas, Mexico. *Tropical Conservation Science*, *7*(3), 457–474.

Gardner, A. L., Laval, R. K., & Wilson, D. E. (2016). The Distributional Status of Some Costa Rican Bats. *American Society of Mammalogists*, *51*(4), 712–729. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/1378297 REFERENCES Linked

Glendell, M., & Vaughan, N. (2002). Foraging activity of bats in historic landscape parks in relation to habitat composition and park management. *Animal Conservation*, 309–316. http://doi.org/10.1017/S1367943002004067

Gorchov, D. L., Cornejo, F., Ascorra, C., & Jaramillo, M. (1993). The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon, 339–349.

Gorresen, P. M., & Willig, M. R. (2004). Landscape Responses of Bats To Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, *85*(4), 688–697. http://doi.org/10.1644/BWG-125

Haddad, N. M., Brudvig, L. a., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, a., Holt, R. D., … Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, *1*(2), e1500052–e1500052. http://doi.org/10.1126/sciadv.1500052

Hanák, V., Jahelková, H., & Lučan, R. K. (2006). Netopýři (Chiroptera) CHKO Třeboňsko, (1896), 87–125.

Heer, K., Helbig-Bonitz, M., Fernandes, R. G., Mello, M. A. R., & Kalko, E. K. V. (2015). Effects of land use on bat diversity in a complex plantation-forest landscape in Northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, *96*(4), 720–731. http://doi.org/10.1093/jmammal/gyv068

Heithaus, E. R., Fleming, T. H., & Opler, P. A. (2013). Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest. *Ecological Society of America*, *56*(4), 841–854. Retrieved from http://www.jstor.org/s

Heithaus, T. H. . F. and E. . R. (2010). Frugivorous Bats , Seed Shadows , and the Structure of Tropical Forests. *The Association for Tropical Biology and Conservation*, *13*(2), 45–53. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/2388069

Henry, M., Cosson, J. F., & Pons, J. M. (2007). Abundance may be a misleading indicator of fragmentation-sensitivity: The case of fig-eating bats. *Biological Conservation*, *139*(3-4), 462–467. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.06.024

Henry, M., Pons, J. M., & Cosson, J. F. (2007). Foraging behaviour of a frugivorous bat helps bridge landscape connectivity and ecological processes in a fragmented rainforest. *Journal of Animal Ecology*, *76*(4), 801–813. http://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01258.x

Hobbs, J. J. (2004). Problems in the harvest of edible birds' nests in Sarawak and Sabah, Malaysian Borneo. *Biodiversity and Conservation*, *13*(12), 2209–2226. http://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000047905.79709.7f

Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2011). Response of a specialist bat to the loss of a critical resource. *PLoS ONE*, *6*(12). http://doi.org/10.1371/journal.pone.0028821

Jenkins, R. K. B., Racey, P. a., Andriafidison, D., Razafindrakoto, N., Razafimahatratra, E., Rabearivelo, A., … Razafimanahaka, H. J. (2007). Not rare, but threatened: the endemic Madagascar flying fox Pteropus rufus in a fragmented landscape. *Oryx*, *41*(02), 263. http://doi.org/10.1017/S0030605307001883

Johansson, M., Primmer, C. R., & Merilä, J. (2007). Does habitat fragmentation reduce fitness and adaptability? A case study of the common frog (Rana temporaria). *Molecular Ecology*, *16*(13), 2693–2700. http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03357.x

Jones, K. E., Barlow, K. E., Vaughan, N., Rodríguez-durán, A., & Gannon, M. R. (2001). Short-term impacts of extreme environmental disturbance on the bats of Puerto Rico. *Animal Conservation*, *4*(1), 59–66. http://doi.org/10.1017/S1367943001001068

Kalda, R., Kalda, O., Lõhmus, K., & Liira, J. (2015). Multi-scale ecology of woodland bat the role of species pool, landscape complexity and stand structure. *Biodiversity and Conservation*, *24*(2), 337–353. http://doi.org/10.1007/s10531-014-0811-6

Kalko, E. K. V, Estrada Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M., & Meyer, C. F. J. (2008). Flying high - Assessing

the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, *48*(1), 60–73. http://doi.org/10.1093/icb/icn030

Kalko, E. K. V, Friemel, D., & Handley, C. O. (2016). Roosting and Foraging Behavior of Two Neotropical Gleaning Bats , Tonatia silvicola and Trachops cirrhosus (Phyllostomidae). *Association for Tropical Biology and Conservation*, *31*(2), 344–353. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/26637

Kerth, G., & Melber, M. (2009). Species-specific barrier effects of a motorway on the habitat use of two threatened forest-living bat species. *Biological Conservation*, *142*(2), 270–279. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.022

Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest, 203–213. http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.0

Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2010). Seasonal differences in population-, ensemble- and community-level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*, *119*(10), 1654–1664. http://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18328.x

Kunz, T. H. and W. R. H. (2000). Parental Care and Postnatal Growth in the Chiroptera. Academic Press.

Kunz, T. H., de Torrez, E. B., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1223*(1), 1–38. http://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x

Lausen, C. L., & Barclay, R. M. R. (2006). BENEFITS OF LIVING IN A BUILDING : BIG BROWN BATS (EPTESICUS FUSCUS) IN ROCKS VERSUS BUILDINGS. *Journal of Mammalogy*, *87*(2), 362–370.

Lesiński, G. (2008). Linear Landscape Elements and Bat Casualties on Roads — An Example. *Annales Zoologici Fennici*, *45*(4), 277–280. http://doi.org/10.5735/086.045.0406

Lesiński, G., Kowalski, M., Wojtowicz, B., & Gulatowska, J. (2007). Bats on forest islands of different size in an agricultural landscape, *56*(2), 153–161.

Lesinsky G., Kowalsky M., W. B. (2007). Bats on forests islands of different size of an agricultural landscape. *Folia Zoologica*, *56*(2), 153–161.

Lewanzik, D., & Voigt, C. C. (2014). Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk. *Journal of Applied Ecology*, *51*(2), 388–394. http://doi.org/10.1111/1365-2664.12206

Lintott, P. R., Bunnefeld, N., & Park, K. J. (2015). Opportunities for improving the foraging potential of urban waterways for bats. *Biological Conservation*, *191*, 224–233. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.036

Loayza, A. P., & Loiselle, B. a. (2009). Composition and Distribution of a Bat Assemblage During the Dry Season in a Naturally Fragmented Landscape in Bolivia. *Journal of Mammalogy*, *90*(3), 732–742.

http://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-213R.1

Lõhmus, K., & Liira, J. (2013). Old rural parks support higher biodiversity than forest remnants. *Basic and Applied Ecology*, *14*(2), 165–173. http://doi.org/10.1016/j.baae.2012.12.009

Lučan, R., Burger, P., & Hanák, V. (2007). Netopýři (Chiroptera) Českobudějovicka. *Vespertilio*, *11*(1894), 65–102.

Lučan, R. K., Andreas, M., Benda, P., Bartonička, T., Březinová, T., Hulva, P., … Horáček, I. (2009). Alcathoe Bat (Myotis alcathoe) in the Czech Republic : Distributional Status , Roosting and Feeding Ecology. *Acta Chiropterologica*, *11*(1), 61–69. http://doi.org/10.3161/150811009X465695

Maxinová, E., Kipson, M., Naďo, L., Hradická, P., & Uhrin, M. (2016). Foraging Strategy of Kuhl ' s Pipistrelle at the Northern Edge of the Species Distribution. *Acta Chiropterologica*, *18*(1), 215–222. http://doi.org/10.3161/15081109ACC2016.18.1.012

Medellín, R. A., & Gaona, O. (2016). Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas , Mexico. *Association for Tropical Biology and Conservation*, *31*(3), 478–485. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/2663943 Acc

Meyer, C. F. J., Fründ, J., Lizano, W. P., & Kalko, E. K. V. (2008). Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology*, *45*(1), 381–391. http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x

Meyer, C. F. J., & Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: Land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, *35*(9), 1711–1726. http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01916.x

Meyer, C. F., Kalko, E. K., & Kerth, G. (2009). Small-scale fragmentation effects on genetic diversity and population differentiation in three phyllostomid bats with different dispersal abilities. *Effects of Rainforest Fragmentation on Neotropical Bats*, *41*(1), 129. Retrieved from http://vts.uni-ulm.de/docs/2007/5930/vts_5930_7936.pdf#page=137

Mickleburgh, S., Waylen, K. A., & Racey, P. A. (2009). Bats as Bushmeat : A Global Review. *Oryx*, (August 2016). http://doi.org/10.1017/S0030605308000938

Montaño-Centellas, F., Moya, M. I., Aguirre, L. F., Galeón, R., Palabral, O., Hurtado, R., … Tordoya, J. (2015). Community and species-level responses of phyllostomid bats to a disturbance gradient in the tropical Andes. *Acta Oecologica*, *62*, 10–17. http://doi.org/10.1016/j.actao.2014.11.002

Montiel, S., Estrada, A., & León, P. (2006). Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, *22*(03), 267. http://doi.org/10.1017/S026646740500307X

Muscarella, R., & Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, *82*(4), 573–590. http://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x

Napal, M., Garin, I., Goiti, U., Salsamendi, E., & Aihartza, J. (2013). Past deforestation of Mediterranean Europe explains the present distribution of the strict forest dweller Myotis bechsteinii. *Forest Ecology and Management*, *293*, 161–170. http://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.038

Numa, C., Verdú, J. R., & Sánchez-Palomino, P. (2005). Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation*, *122*(1), 151–158. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.013

Nur Juliani Shafie , Shahrul Anuar Mohd Sah, Nurul Salmi Abdul Latip, N. M. A. and N. L. K. (2011). Diversity Pattern of Bats at Two Contrasting Habitat Types along Kerian River, Perak, Malaysia. *Journal of Chemical Information and Modeling*, *53*(9), 1689–1699. http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

Ortega, J., Tschapka, M., Gonzalez-Terrazas, T. P., Suzan, G., & Medellin, R. A. (2009). Phylogeography of Musonycteris harrisoni along the Pacific coast of Mexico. *Acta Chiropterologica*, *11*(2), 259–269. http://doi.org/10.3161/150811009x485503

Pavey, C. R., Grunwald, J., Neuweiler, G., Ecology, S. B., Aug, N., & Grunwald, C. R. P. J. (2016). Foraging Habitat and Echolocation Behaviour of Schneider ' s Leafnosed Bat , Hipposideros speoris , in a Vegetation Mosaic in Sri Lanka Stable URL : http://www.jstor.org/stable/4601956 REFERENCES Linked references are available on JSTOR for this article :, *50*(3), 209–218.

Pinto, N., & Keitt, T. H. (2008). Scale-dependent responses to forest cover displayed by frugivore bats. *Oikos*, *117*(11), 1725–1731. http://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16495.x

Popa-Lisseanu, A. G., Bontadina, F., & Ibáñez, C. (2009). Giant noctule bats face conflicting constraints between roosting and foraging in a fragmented and heterogeneous landscape. *Journal of Zoology*, *278*(2), 126–133. http://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00556.x

Popa-Lisseanu, A. G., Delgado-Huertas, A., Forero, M. G., Rodríguez, A., Arlettaz, R., & Ibáñez, C. (2007). Bats' conquest of a formidable foraging niche: The myriads of nocturnally migrating songbirds. *PLoS ONE*, *2*(2). http://doi.org/10.1371/journal.pone.0000205

Presley, S. J., Willig, M. R., Castro-Arellano, I., & Weaver, S. C. (2009). Effects of habitat conservation on temporal activity patterns of Phyllostomid bats in lowland Amozonian rain forest. *Journal of Mammalogy*, *90*(1), 210–221. http://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-089.1

Quesada, M., Stoner, K. E., Rosas-Guerrero, V., Palacios-Guevara, C., & Lobo, J. A. (2003). Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree Ceiba grandiflora. *Oecologia*, *135*(3), 400–406. http://doi.org/10.1007/s00442-003-1234-3

Razgour, O., Rebelo, H., Puechmaille, S. J., Juste, J., Ibanez, C., Kiefer, A., … Jones, G. (2014). Scale-dependent effects of landscape variables on gene flow and population structure in bats. *Diversity and Distributions*, *20*(10), 1173–1185. http://doi.org/10.1111/ddi.12200

Reiter, G. (2004). Postnatal growth and reproductive biology of Rhinolophus hipposideros (Chiroptera : Rhinolophidae). *Journal of Zoology*, *262*, 231–241. http://doi.org/10.1017/s0952836903004588

Reiter, G., Pölzer, E., Mixanig, H., Bontadina, F., & Hüttmeir, U. (2013). Impact of landscape fragmentation on a specialised woodland bat, Rhinolophus hipposideros. *Mammalian Biology*, *78*(4), 283–289. http://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.11.003

Ripperger, S. P., Kalko, E. K. V, Rodríguez-Herrera, B., Mayer, F., & Tschapka, M. (2015). Frugivorous bats maintain functional habitat connectivity in agricultural landscapes but rely strongly on natural forest fragments. *PLoS ONE*, *10*(4), 1–15. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0120535

Ripperger, S. P., Tschapka, M., Kalko, E. K. V, Rodriguez-Herrera, B., & Mayer, F. (2013). Life in a mosaic landscape: Anthropogenic habitat fragmentation affects genetic population structure in a frugivorous bat species. *Conservation Genetics*, *14*(5), 925–934. http://doi.org/10.1007/s10592-012-0434-y

Ripperger, S. P., Tschapka, M., Kalko, E. K. V, Rodríguez-Herrera, B., & Mayer, F. (2014). Resisting habitat fragmentation: High genetic connectivity among populations of the frugivorous bat Carollia castanea in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *185*, 9–15. http://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.006

Rollinson, D. P., Coleman, J. C., & Downs, C. T. (2013). Seasonal Differences in Foraging Dynamics, Habitat Use and Home Range Size of Wahlberg's Epauletted Fruit Bat in an Urban Environment. *BioOne*, *48*(2), 340–350.

Russo, D., Almenar, D., Aihartza, J., Goiti, U., Salsamendi, E., & Garin, I. (2005). Habitat selection in sympatric Rhinolophus mehelyi and R . euryale (Mammalia : Chiroptera), 327–332. http://doi.org/10.1017/S0952836905006990

Russo, D., & Ancillotto, L. (2014). Sensitivity of bats to urbanization: A review. *Mammalian Biology - Zeitschrift Für Säugetierkunde*, *80*(3), 205–212. http://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.10.003

Russo, D., Jones, G., & Migliozzi, A. (2002). Habitat selection by the Mediterranean horseshoe bat , Rhinolophus euryale (Chiroptera : Rhinolophidae) in a rural area of southern Italy and implications for conservation, *107*, 71–81.

Russo, D., & Papadatou, E. (2014). Acoustic identification of free-flying Schreiber ' s bat Miniopterus schreibersii by social calls, (December). http://doi.org/10.4404/hystrix-22.1-4524

Safi, K., & Kerth, G. (2004). A Comparative Analysis of Specialization and Extinction Risk in Temperate-Zone

Bats. *Conservation Biology*, *18*(5), 1293–1303. http://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00155.x

Saldana-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R., & López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, *19*(7), 2111–2124. http://doi.org/10.1007/s10531-010-9829-6

Sedlock, J. L., Weyandt, S. E., Cororan, L., Damerow, M., Hwa, S.-H., & Pauli, B. (2008). Bat diversity in tropical forest and agro-pastoral habitats within a protected area in the Philippines. *Acta Chiropterologica*, *10*(2), 349–358. http://doi.org/10.3161/150811008X414926

Schaub, A., & Schnitzler, H. U. (2007). Echolocation behavior of the bat Vespertilio murinus reveals the border between the habitat types " edge " and " open space ," 513–523. http://doi.org/10.1007/s00265-006-0279-9

Schulze, M. D., Seavy, N. E., & Whitacre, D. F. (2000). Farming Mosaic in Peten , Guatemala '. *Biotropica*, *32*(1), 174–184.

Siemers, B. M., & Ivanova, T. (2004). Ground gleaning in horseshoe bats : comparative evidence from Rhinolophus blasii , R . euryale and R . mehelyi, 464–471. http://doi.org/10.1007/s00265-004-0807-4

Struebig, M. J., Kingston, T., Petit, E. J., Le Comber, S. C., Zubaid, A., Mohd-Adnan, A., & Rossiter, S. J. (2011). Parallel declines in species and genetic diversity in tropical forest fragments. *Ecology Letters*, *14*(6), 582–590. http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01623.x

Struebig, M. J., Kingston, T., Zubaid, A., Le Comber, S. C., Mohd-Adnan, A., Turner, A., … Rossiter, S. J. (2009). Conservation importance of limestone karst outcrops for Palaeotropical bats in a fragmented landscape. *Biological Conservation*, *142*(10), 2089–2096. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.005

Struebig, M. J., Kingston, T., Zubaid, A., Mohd-Adnan, A., & Rossiter, S. J. (2008). Conservation value of forest fragments to Palaeotropical bats. *Biological Conservation*, *141*(8), 2112–2126. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.009

Thornton, D. H., Branch, L. C., & Sunquist, M. E. (2011). The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: A review of focal patch studies. *Landscape Ecology*, *26*(1), 7–18. http://doi.org/10.1007/s10980-010-9549-z

Tiera, S. (2006). FLEXIBILITY OF HABITAT USE IN EPTESICUS NILSSONII : DOES THE SPECIES PROFIT FROM ANTHROPOGENICALLY ALTERED HABITATS ?, *87*(2), 351–361.

Tournant, P., Afonso, E., Roué, S., Giraudoux, P., & Foltête, J. C. (2013). Evaluating the effect of habitat connectivity on the distribution of lesser horseshoe bat maternity roosts using landscape graphs. *Biological Conservation*, *164*, 39–49. http://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.013

Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, *94*(2), 133–142. http://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00188-3

Turner, I. M., & T Corlett, R. (1996). The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution (Personal Edition)*, *11*(8), 330–333. http://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10046-X

Vandevelde, J. C., Bouhours, A., Julien, J. F., Couvet, D., & Kerbiriou, C. (2014). Activity of European common bats along railway verges. *Ecological Engineering*, *64*, 49–56. http://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.12.025

Verboom, B., & Huitema, H. (1997). The importance of linear landscape elements for the pipistrellePipistrellus pipistrellus and the serotine batEptesicus serotinus. *Landscape Ecology*, *12*(2), 117–125. http://doi.org/10.1007/BF02698211

Vincent, S. T., Nemoz, M. E., & Aulagnier, S. T. (2011). ACTIVITY AND FORAGING HABITATS OF MINIOPTERUS SCHREIBERSII (CHIROPTERA , MINIOPTERIDAE) IN SOUTHERN FRANCE : IMPLICATIONS FOR ITS CONSERVATION, *22*(1), 57–72. http://doi.org/10.4404/Hystrix-22.1-4524

Volleth, N. M. (2001). Cryptic mammalian species : a new species of whiskered bat (Myotis alcathoe n . sp .) in Europe, (August 1981), 217–223. http://doi.org/10.1007/s001140100225

Weaver, S. C. (2007). Phyllostomid Bats of Lowland Amazonia : Effects of Habitat Alteration on Abundance, *39*(6), 1–10.

Wickramasinghe, L. P., Harris, S., & Jones, G. (2004). Abundance and Species Richness of Nocturnal Insects on Organic and Conventional Farms : Effects of Agricultural Intensification on Bat Foraging, *18*(5), 1283–1292.

Zahn, A., Bauer, S., Kriner, E., & Holzhaider, J. (2010). Foraging habitats of Myotis emarginatus in Central Europe, 395–400. http://doi.org/10.1007/s10344-009-0331-y