

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Markéta Staňková

Sonar netopýrů Starého světa: diversita echolokačních specializací

Sonar design in Old World bats: patterns of specialisation

*Bakalářská práce*

Vedoucí bakalářské práce: prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

Praha 2019

## **Poděkování**

Děkuji svému školiteli prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc. za vedení a pomoc při zpracovávání této bakalářské práce. Děkuji také své rodině a přátelům za cenné rady, podporu a pochopení.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 9. května 2019

.....

Markéta Staňková

## **Abstrakt**

Echolocace patří ke klíčovým komponentám adaptivního rozvrhu netopýřů. Její modifikace jsou určujícím faktorem pestré škály potravních a loveckých strategií, díky nimž netopýři patří mezi jednu z nejdiverzifikovanějších skupin terestrických savců s celosvětovým rozšířením. Během svého vývoje se potýkali s mnoha vlivy formujícími design signálu a využití echolokačních schopností.

V této bakalářské práci se zabývám některými z těchto vlivů a efektem, který mají na netopýří společenstva. Zmiňuji zde základní charakteristiky echolokačních typů, vliv Dopplerova posunu, strategie a využití echolocace v různých prostředích i přizpůsobení obraným schopnostem kořisti. Mimo jiné zde uvádím i historii a vývoj detektorových zařízení umožňujících terénní výzkum echolokační biologie netopýřů.

**Klíčová slova:** Netopýři, echolocace, sonar, diverzita, adaptace, Starý svět

## **Abstract**

Echolocation ranks among key components of adaptive setting of bats. It enabled them to evolve a plethora of diverse foraging strategies and exploit an enormous spectrum of food resources for which they represent one of the most diversified groups of terrestrial mammals with a cosmopolitan distribution. Evolution of echolocation proceeded via responses to diverse constraints and factors, both intrinsic and extrinsic, that effect particular variables of echolocation biology.

The present bachelor surveys, based on literary records, briefly some of these effects and their role upon structure of bat communities. I summarize basic characteristics of echolocation types, influence of Doppler shift, strategy and use of echolocation in different environments and adaptation against defensive abilities of a prey. Among other I provide an account of history and evolution of bat detectors, the instruments essentially improving current study of that topics.

**Keywords:** Bats, echolocation, sonar, diversity, adaptation, Old World

## Obsah

1	Úvod.....	1
2	Historie.....	2
2.1	Analýza echolokace v terénním výzkumu biologie netopýrů .....	3
3	Echolokační biologie netopýrů .....	5
3.1	Frekvenčně modulovaný signál (FM).....	6
3.2	Kvasikonstantní signál (qCF) .....	6
3.3	Signály o konstantní frekvenci (CF).....	7
4	Vliv Dopplerova efektu.....	7
4.1	Vliv Dopplerova efektu na FM typ signálu .....	8
4.2	Vliv Dopplerova efektu na CF typ signálu .....	8
5	Vliv využívaného prostředí na typ a zpracování echolokačního signálu.....	9
5.1	Echolokační přizpůsobení pro lov v otevřené krajině .....	9
5.2	Echolokační přizpůsobení pro lov na hranici dvou prostředí .....	10
5.3	Echolokační přizpůsobení pro lov v hustém prostředí .....	11
5.3.1	Využití konstantní frekvence k lovu v hustém prostředí.....	11
5.3.2	Využití zvuků generovaných kořistí k lovu v hustém prostředí.....	12
5.4	Sběr potravy z vodní hladiny .....	12
6	Teorie allotonického rozdělení echolokační frekvence insektivorních netopýrů (AFH)..	13
6.1	Vliv AFH na morfologii netopýrů .....	15
6.2	Vliv sluchové schopnosti hmyzu na lovecké strategie netopýrů.....	16
6.2.1	Echolokační aspekty lovecké strategie druhu <i>Barbastella barbastellus</i> .....	17
7	Závěr .....	19
8	Citace .....	20

# 1 Úvod

Schopnost echolokace se stala hlavní složkou senzorického světa netopýrů, kterým otevřela možnost létat a lovit v noci a spolu s vývojem křídel klíčem k mimořádné diverzifikaci této skupiny a nepřeborného množství jejich specializací. Díky spojeným morfologickým, fyziologickým i behaviorálním adaptacím jsou netopýři schopni dokonale využívat nejrůznější typy prostředí – od hustého porostu tropického lesa po otevřenou krajinu pouští a mírného pásu, velmi široké spektrum potravních zdrojů od lovu vzdušné kořisti po sběr pozemních bezobratlých i drobných obratlovců, vyhledávání plodů či květů, sběr z vodní hladiny, listoví či otevřeného prostoru.

S echolokací, jako způsobem orientace ve tmě, při němž dochází k emitaci zvukových vln, které se odráží od okolního prostředí a majiteli přináší informace o jeho struktuře (Griffin, 1958), se nesetkáváme pouze u netopýrů, ale můžeme ji zaznamenat napříč různými skupinami počínaje ptáky orientujícími se v temném prostoru jeskyně (Fullard, Barclay and Thomas, 1993), přes hmyzožravce, jako jsou rejsci (E. R. Buchler, 1976) či bodlíni (Gould, 1965), po ozubené kytovce využívající ji k orientaci pod hladinou (Au, 1993). Podstatnou charakteristikou netopýří echolokace je však extrémní dokonalost tohoto orientačního systému a mimořádná rozmanitost echolokačních hlasů i způsobů analýzy jejich ozvěn.

V průběhu evoluce došlo k úzkým přizpůsobením echolokačního signálu ke specifikám využívaných podmínek a loveckých strategií. Poměry echolokačního systému formovaly ovšem i různá fyzikální omezení a různé morfologické a neurální dispozice i behaviorální specifika jednotlivých vývojových linií, díky čemuž má každý druh svůj specifický echolokační typ signálu, dle kterého je částečně možné s využitím detektorů jejich rozlišení.

V této bakalářské práci se nejprve zaměřuji na samotnou historii výzkumu echolokační schopnosti netopýrů a rozvoje jejího výzkumu společně s vývojem instrumentálních technik tohoto výzkumu, zejména pak přenosných ultrasonických detektorů umožňujících mimořádný rozmach studia biologie netopýrů charakterizující poslední desetiletí výzkumu této skupiny. Rozebírám zde jednotlivé složky echolokačního signálu se zaměřením na jejich charakteristiky vzhledem k využívanému prostředí a vlivy, se kterými se netopýři během vývoje signálu museli potýkat, ať už se jedná o vlivy fyzikální (např. Dopplerův efekt) či vlivy zapříčiněné potravní specializací apod. Závěrem zmiňuji vzorový případ lovecké strategie druhu *Barbastella barbastellus* a vlivu prostředí a potravy na uzpůsobení jejího echolokačního signálu.

## 2 Historie

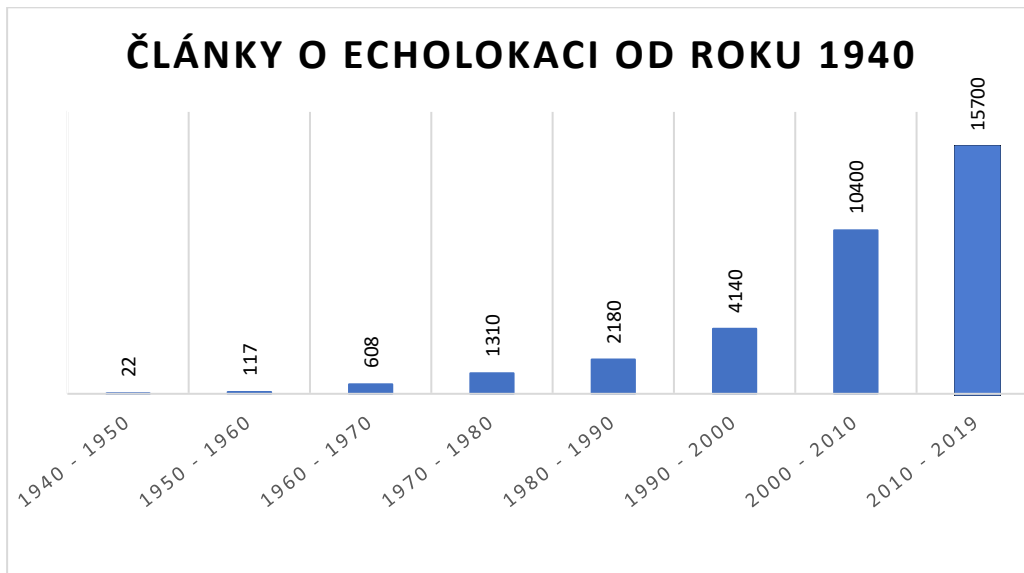
Schopnost netopýrů orientovat se ve tmě v minulosti upoutávala pozornost mnoha lidí. Jedním z prvních, kdo jejich schopnost orientace začal vědecky testovat, byl Lazzaro Spallanzani, který tak učinil v devadesátých letech 18. století. Jeho pokusy se zrakem odhalily schopnost netopýrů orientovat se i bez využití tohoto smyslu (Galambos, 1942). To potvrdili i jeho spolupracovníci Abbé Vassalli z Turína a Pietro Rossi z Ženevy. Na důležitost sluchu při orientaci netopýrů v prostředí upozornil na přelomu 18. a 19. století Louis Jurine z Ženevy pokusy, při nichž byly netopýrům zalepovány uši voskem. Jak tento smysl využívají, bylo však dlouho neznámé a až Hartridge, fyziolog a specialista zabývající se zvukem, inspirován zvukovými detektory využívanými během první světové války, přišel s teorií, že by netopýři mohli využívat vysokofrekvenční zvuky k detekci předmětů ve svém okolí (Galambos, 1942). Tuto teorii v roce 1938 potvrdili George W. Pierce s Donaldem R. Griffinem, kteří s pomocí nově sestrojeného přístroje schopného převádět vysokofrekvenční vlny do slyšitelné podoby poprvé zaznamenali echolokační hlas druhů *Myotis lucifugus* a *Eptesicus fuscus*. Naměřená echolokační frekvence těchto druhů se pohybovala kolem 48 kHz.

Pojem echolokace Griffin poprvé použil v roce 1944 ve svém článku Echolocation by blind men, bats and radar. Až v roce 1953 Griffin objevuje schopnost využití echolokace nejen k zaměření stacionárních předmětů, ale i k určení a následnému ulovení kořisti. V pozdějších letech jsou v článku Griffina, Webstera a Michaela (1960) popsány i tři fáze lovu. První fázi označují jako fázi vyhledávací s přímým letem a s delšími rozestupy mezi echolokačními výkřiky, po níž následuje při zaznamenání potenciální kořisti fáze přibližovací s vyšší četností výkřiků. Fázi v těsné blízkosti kořisti s velmi častými výkřiky pak popisují jako tzv. „Feeding buzz“ (Griffin, Webster and Michael, 1960).

Své poznatky o echolokaci netopýrů získané do 60. let 20. století shrnuje Donald R. Griffin (1958) ve své knize „Listening in the dark: The acoustic orientation of bats and men“.

Od 60. let minulého století se intenzivní výzkum echolokace rozvíjí na řadě pracovišť zejména v USA, UK a v Německu, souběžně s využitím poznatků o echolokaci do behaviorálně ekologických sledování, analýz potravní biologie apod. Základním výzkumným aparátem je zde rychloběžný magnetofon s posunem pásku cca 1 m za sekundu – při zpomalení se celé frekvenční spektrum převádí do slyšitelné oblasti a frekvenční charakteristiky mohou být podrobně analyzovány. Tyto přístroje byly ovšem mimořádně drahé a technicky velmi náročné.

V období 70. až 90. let však nastupují postupně další radikální přístrojové inovace a explosivní rozvoj instrumentálních technik umožňujících rutinní využívání echolokačních dat také v terénním výzkumu biologie netopýrů (Fenton *et al.*, 2016). Tomu odpovídá i exponenciální nárůst publikací, které se problematikou echolokace netopýrů zabývají (Obr. 1).



Obrázek 1: Grafické znázornění přibližného množství článků zabývajících se echolokací netopýrů v jednotlivých desetiletích od jejího objevení po současnost. Podle Google Scholar – key words: echolocation, bats.

## 2.1 Analýza echolokace v terénním výzkumu biologie netopýrů

Aktivní život netopýrů je v první řadě charakterizován noční letovou aktivitou, střídáním lovišť a úkrytů různého typu. Možnosti tradičních výzkumných technik ke sledování těchto stránek biologie netopýrů byly z pochopitelných důvodů značně omezené. Kroužkování, tradiční metoda charakterizující výzkumné aktivity 50. a 60. let, je v průběhu 70. let rozšířeno o značení netopýrů světelnými terčíky, ampulkami luminiscenčních roztoků (Cyalume – srv. Buchler, 1976) a odchty v době noční aktivity do speciálních sítí (Tuttle, 1974; Kunz and Brock, 1975; Horacek and Zima, 1978). Tyto techniky sice otevírají jisté možnosti zkoumání aktivního života netopýrů, reálné informace o tomto předmětu poskytuje však až aplikace přenosných přístrojů umožňující sledování echolokace a akustických projevů netopýrů přímo v terénu – ultrasonických detektorů.

První detektory byly složeny z objemných přístrojů, jejichž manipulace v terénu byla velmi obtížná. Výstižně to popisuje Donald R. Griffin v knize „Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis“ (Brigham *et al.*, 2004), kde píše: „When I first studied the orientation sounds of *Eptesicus fuscus* in the field in 1951, we needed a station wagon to carry the necessary apparatus, which included a gasoline engine-driven AC generator, oscilloscope, modified movie camera (to record the oscilloscope displays), and a long, deep parabolic horn to increase microphone sensitivity“. Ve stejném výzkumu Griffin využil a k aparatuře připojil přenosné rádio, a převedl tak mikrofonem zaznamenaný signál jak do oscilografu, tak do slyšitelné formy (Brigham *et al.*, 2004). V pozdějších letech byly osciloscipy postupně nahrazeny zařízeními schopnými nahrávat vysokofrekvenční zvuky a digitálním záznamem hlasu (Brigham *et al.*, 2004).

V roce 1954 Kühl a jeho spolupracovníci vytvořili detektor s umělohmotnou membránou o konstantní citlivosti nejméně do 100 kHz (Kuhl, Schodder and Schröder, 1954; podle Brigham *et al.*, 2004). Některé moderní detektory na této bázi fungují dodnes (Brigham *et al.*, 2004). Velkým pokrokem se koncem padesátých let stal přenosný detektor vyvinutý MIT Lincolnovou Laboratoří, který měl rozměry 25x10x20 a vážil pouhý jeden kilogram. Podobné experimentální přístroje jsou vyvíjeny od konce 70. let i v evropských zemích, vždy jde však spíše o jednotlivé, pracně konstruované experimentální sestavy, pro širší terénní využití nevhodné. Průlomovým zařízením se stává až na počátku 80. let miniaturní heterodynický detektor QMC mini vzniklý v laboratoři D. Pyeho v Queen Mary College, London. Šlo o první sérově vyráběný a cenově dostupný detektor, jehož obecné používání nastartovalo současnou etapu rutinního využívání detektorů v praxi výzkumu netopýrů.

Koncem 20. století přichází detektory založené na krystalických mikrofonech, které, ačkoliv nepojímají celé echolokační spektrum, se staly cenově dostupnými širší veřejnosti (Brigham *et al.*, 2004). Specializovaní výrobci (Pettersen) vyvíjejí současně přístroje, kde základní heterodynický modus (vnitřní oscilátor s nastavitelnou frekvencí + směšovač mikrofonomového vstupu a zesílení interference) umožňující rutinní druhové určování je rozšířen o moduly umožňující laboratorní analýzu frekvenční struktury signálu. Zprvu jde o systém frequency division 8x či 10x snižující vstupní frekvenci na úkor spojitosti záznamu - výsledná nahrávka však umožňuje reálnou analýzu frekvenčních charakteristik signálu. Počátkem současného století jsou pak profesionální přístroje doplněny systémem time-expansion. Jeho principem je stejný postup, který v dřívějších dobách echolokačního výzkumu zajišťovaly rychloběžné magnetofony, tentokrát ovšem prostředky současné digitální techniky. Moduly



frequency division a time expansion umožňují profesionální analýzu akustických charakteristik, u současných variant i s bezprostředním obrazovým výstupem. I dnes jsou však dostupné pouze u velmi drahých profesionálních přístrojů. Levné přístroje, široce využívané množstvím amatérských zájemců, jsou omezeny na základní heterodynický modus (Neuweiler, 2000).

### 3 Echolokační biologie netopýrů

Explosivní nárůst poznatků o echolokaci netopýrů poskytl mnohačetná srovnávací data ukazující množství druhových specifik, modifikací hlasů, ontogenetický vývoj hlasových projevů atd. Přes neobyčejnou rozmanitost echolokačních projevů lze však z hlediska základního rozvrhu echolokačních hlasů rozlišit několik základní typů.

Prvním kritériem je frekvenční uspořádání echolokačních pulsů: hovoří se zde o hlasech frekvenčně modulovaných (FM), kdy se frekvence signálu v průběhu výkřiku mění (zpravidla pokles od vysokého k nízkému tónu) a o hlasech s konstantní frekvencí (CF), kdy jde o čisté tóny s neměnnou frekvencí. V různých skupinách a různých situacích mohou být konstantní frekvenční hlasy doplňovány i o FM složku – takovéto typy se pak označují jako kvazi-konstantní (qCF). Dalším kritériem může být rozdělení podle frekvenčního rozsahu echolokačních hlasů – rozdělení na hlasy nízkofrekvenční a vysokofrekvenční (Eick, Jacobs and Matthee, 2005) nebo podle šířky frekvenčního pásma na širokopásmové a úzkopásmové (Simmons, 1973). Mezi hlasy nízkofrekvenční (Low duty-cycle) patří FM signály a od nich odvozené signály qCF, většinou o kratší délce a se společným místem zpracování v mozku, vysokofrekvenční hlasy (High duty-cycle) typu CF dosahují značné délky a pro zpracování využívají jinou skupinu neuronů v mozku. Evolučně jsou nízkofrekvenční hlasy využívané převážně v rámci *Vespertilioniformes*, vysokofrekvenční pak nejvíce skupinou *Rhinolophoidea* (Simmons, 1973; Eick, Jacobs and Matthee, 2005; Schnitzler and Denzinger, 2011).

V této souvislosti se hodí připomenout obecné fyzikální principy ovlivňující echolokační chování: rozlišení detailu je přímo úměrné frekvenci hlasu – čím vyšší frekvence, tím detailnější rozlišení. Současně ovšem platí, že čím vyšší frekvence, tím větší jsou ztráty energie hlasu i ozvěny se vzdáleností. Tuto nevýhodu lze kompenzovat zvýšením intenzity hlasu. U netopýrů operujících v hustém prostředí (korunová vegetace apod.) jsou pak ideální velmi vysoké hlasy s vysokou intenzitou (typicky CF echolokace vrápenců). U netopýrů vyhledávajících potravu ve volném vzdušném sloupci jsou výhodnější energeticky méně

náročné hluboké tóny dalekého dosahu s nízkými ztrátami, které jsou v případě přiblížení doplňovány vyššími frekvencemi (FM echolokace).

### **3.1 Frekvenčně modulovaný signál (FM)**

FM echolokační typ se pravděpodobně vyvinul u všech netopýřů a je pro něj typický široký frekvenční rozptyl větší než půl oktávy (5 kHz) a krátká doba trvání. Odražený hlas je díky svému širokému spektru vlnových délek zaznamenán vícero typy neuronových filtrů, které díky rozdílnému času podráždění dokáží přesně určit úhel, polohu a tvar předmětu před jedincem (Schnitzler and Kalko, 2001). FM signály jsou vhodné pro získávání základních charakteristik okolního prostředí či velikosti, tvaru a povrchu kořisti. Kvůli pohlcení zvuku atmosférou je u tohoto typu signálu důležitá dostatečná síla zvuku (Simmons, 1973).

### **3.2 Kvasikonstantní signál (qCF)**

Přísně vzato, termín qCF jako echolokační typ by měl být označován pouze pro hlasy skupin, u nichž je CF design doplněn o FM složku (typicky Rhinolophoidea s terminálním nízkofrekvenčním tónem). Technicky je toto označení používáno i k označování nízkofrekvenčních hlasů FM netopýřů pohybujících se ve volném vzdušném prostoru, kdy je sledována pouze rámcová ozvěna vzdálených objektů.

Netopýři vybavení FM echolokací využívají qCF s úzkým frekvenčním pásmem (do 5 kHz) především ve spodní části frekvenčního spektra svých hlasů – při dostatečně silné vstupní intenzitě prochází takovéto hlasy a jejich ozvěny i vlhkým tropickým vzduchem do značných vzdáleností a poskytují relevantní informaci o vzdálených objektech (např. masových shlucích hmyzu ve vzdušném sloupci) a jsou typické pro lov v otevřeném prostředí zejména u skupiny vysoce specializované na tento zdroj – čeledi Molossidae (Simmons, 1973).

Při přiblížení ke kořisti se energie hlasu soustředí do vyšších frekvencí a hlas nabývá charakteru širokopásmových FM signálů (Barataud, 2015). Oproti skupinám s dlouhým CF signálem je FM složka i qCF od ní odvozená zpracovávána stejným sluchovým systémem (Simmons, 1973).

### 3.3 Signály o konstantní frekvenci (CF)

Někteří netopýři z čeledi Rhinolophidae, Hipposideridae a Mormoopidae využívají dlouhotrvající signály CF o konstantní frekvenci pohybující se v rozmezí 5 kHz, které jsou většinou doplněny FM částí signálu. Velké procento celkového výkonu je však vloženo do komponenty CF (Simmons, 1973).

CF a FM signály jsou analyzovány ve dvou oddělených populacích neuronů sluchového systému (Ostwald, 1984). Oblast pro zpracování FM signálů je sdílena s ostatními FM netopýři. Nejvyšší citlivost sluchu pro tyto dva typy je dělena do dvou frekvenčních oblastí, na jejichž hranici je citlivost naopak velmi nízká (Simmons, 1973)

Kromě schopnosti lépe si zachovat energii pro detekci vzdálených objektů jsou skupiny využívající CF signál schopné pomocí specializovaného sluchového systému pro zpracování CF složky kompenzace Dopplerova efektu, což je výhodná adaptace pro přesnou lokalizaci pohybující se kořisti na stacionárním pozadí (Schnitzler and Kalko, 2001).

V prostředí, ve kterém se netopýři pohybují, většinou dochází u jednotlivých typů ke kombinacím a úpravám uvedených složek. Signály o konstantní frekvenci vhodné pro detekci kořisti tak bývají kombinované s FM signály, které se uplatňují při manévrování (Schnitzler and Kalko, 2001). Jako příklad si můžeme uvést echolokační hlas rodu *Rhinolophus* skládající se z kombinace FM-CF-FM, kdy na začátku vrápenec vydá FM část o zvyšující se frekvenci, kterou následuje stálá CF s návazností FM se snižující se frekvencí (Barataud, 2015).

## 4 Vliv Dopplerova efektu

Mechanismus echolokace spočívá ve vyslání signálu jedincem a následném zaznamenání ozvěny sluchovým aparátem. Z relativního času, za který se vlna vrátí, pak lze na několik centimetrů určit lokalizaci předmětů či kořisti v okolí jedince (Simmons, 1973). V závislosti na rychlosti pohybu netopýra či jeho kořisti v prostředí dochází k Dopplerovu posunu původně emitované frekvence signálu a k časové odchylce příchodu frekvenčního maxima oproti klidovému stavu. Dochází tak ke zkreslení získávané informace. S tímto posunem se netopýři vyrovnávají dvěma způsoby.

## 4.1 Vliv Dopplerova efektu na FM typ signálu

Prvním způsobem, který využívají netopýři s FM typem signálu, je uzpůsobení emitované vlny do optimálního tvaru odolného posunu frekvence (Simmons, 1973; Barataud, 2015). Preciznost, se kterou se netopýři vyrovnávají s fyzikálními vlivy, ověřil i R. A. Altes (1970), jehož vypočtený ideální tvar signálu odpovídal tvarovým charakteristikám signálu využívaného druhem *Myotis lucifugus*.

## 4.2 Vliv Dopplerova efektu na CF typ signálu

Oproti FM signálům, které jsou schopné Dopplerův efekt pouze tolerovat, CF signál zpracováváný odlišným systémem v mozku díky tomuto efektu přináší další informace o okolí.

Dopplerův efekt mění frekvenci ozvěny: v závislosti na směru pohybu cíle se zvyšuje nebo snižuje. To, o kolik se frekvence posune, závisí na rychlosti letu netopýra vůči kořisti. Tento posun je zaznamenán a frekvence emitovaného hlasu je u CF signálu aktivně upravena tak, aby se frekvence ozvěny pohybovala v blízkosti referenční hladiny frekvence (Schnitzler, 1973). Ta je pro každý druh i jedince specifická a převážně se nachází kolem 200 Hz nad klidovou frekvencí, kterou jedinec vysílá zpravidla před vzletem a není ovlivněna působením Dopplerova efektu. Udržovat frekvenci echa v oblasti referenční hladiny je výhodné proto, že tuto frekvenci dokáže zaznamenat největší množství neuronů schopných zpracovat signál. Tedy, je zachycen i signál slabšího rázu. U *Rhinolophus ferrumequinum*, modelového druhu výzkumu vlivu Dopplerova efektu na echolokaci, se pohybuje v rozmezí 83 až 84,5 kHz (Schuller and Pollak, 1979). V rozmezí 81,5 až 83,3 kHz dochází k poklesu prahové hodnoty hlasitosti ozvěny o 33 dB (Neuweiler 1970).

Netopýr využívající CF echolokaci je schopen kompenzovat Dopplerův posun způsobený jeho vlastní rychlostí letu (Schnitzler and Flieger, 1983). Po tomto vyrovnání se v referenční hladině nachází frekvence ozvěny odražené od stacionárního prostředí. Posun frekvence mimo referenční hladinu signalizuje přítomnost pohybujícího se předmětu. Podle charakteristiky a pravidelnosti výchylek je změna v signálu způsobená třepotáním křídel či pohybem kořisti snáze zaznamenána a je umožněna i její klasifikace, která je založena na typu

a struktúre křídel a velikosti hmyzu (Trappe and Schnitzler, 1982; Schnitzler and Flieger, 1983; Schnitzler *et al.*, 1985). Výzkum Jamese A. Simmonse (1973) uvádí u *R. ferrumequinum* schopnost detekovat odchylky CF složky menší než 50 Hz od jeho normální, referenční hladiny frekvence do 50 ms od její změny. Reakce na posun o 1 kHz mu pak zabere 200 ms. Po zaznamenání kořisti dochází z důvodu lepšího zaměření před vzletem ještě k prodloužení CF části signálu i o 60 ms (Schnitzler and Flieger, 1983; Neuweiler *et al.*, 1987). V kombinaci s konstantním signálem, často o vysoké frekvenci, a citlivosti signálu na změnu frekvence, se stává detekce a rozpoznání kořisti a její rychlosti v hustém prostředí snadnější (Neuweiler, 1970; Schuller, 1972). Výhodou velké citlivosti neuronů zpracovávajících CF složku na úzké frekvenční pásmo je kromě detekce potravy i redukce maskovacích vlivů okolních zvuků běžně se vyskytujících v hustém prostředí (Suga *et al.*, 1987). Simmons (1973) se domnívá, že další významnou funkcí CF sonaru je díky vyrovnávání vlivu Dopplerova efektu v ozvěně i specifické vnímání následných FM složek.

## **5 Vliv využívaného prostředí na typ a zpracování echolokačního signálu**

Prostředí, které netopýři využívají, hraje velkou roli ve stavbě jejich těla a křídel, v manévrovacích schopnostech, složení potravy a v neposlední řadě i echolokačním designu hlasu. Netopýři obývající podobné podmínky tak čelí podobným selekčním tlakům, díky kterým vznikla konvergentně stejná uzpůsobení napříč různými skupinami (Aldridge and Rautenbach, 1987). Podle využívaného prostředí a způsobu lovu se netopýři dají dělit do několika skupin.

### **5.1 Echolokační přizpůsobení pro lov v otevřené krajině**

Otevřená prostranství se dají označit jako tichá, jelikož se zde nachází velmi málo překážek a rušivých elementů, stejně jako nízké hustoty kořisti. Pro druhy využívající tento typ prostředí jsou tak většinou typická dlouhá úzká křídla umožňující rychlý pohyb v prostoru.

Aby netopýr mohl využívat otevřené prostředí, potřebuje signál, který je dostatečně silný na to, aby pokryl dlouhou vzdálenost. Při prostupu vzduchem dochází k redukci hlasitosti zvuku vlivem roztažnosti zvuku v prostoru a absorpce energie vzduchem. Zatímco rozpínání zvuku není frekvencí ovlivněno, absorpce energie v atmosféře se s narůstající frekvencí i vzdušnou vlhkostí a teplotou zvyšuje (Griffin, 1971; Lawrence and Simmons, 1982). Fyzikální omezení mají takový vliv, že rádius schopnosti zaznamenání echolokačního signálu málokdy překročí 50 m (Neuweiler, 1990).

Netopýři pohybující se ve volné krajině většinou vysílají signály o úzkém frekvenčním rozmezí pohybující se převážně do 30 kHz s dlouhou dobou trvání (až 210 ms). Díky velké vzdálenosti od překážek jsou tyto hlasy přizpůsobeny převážně k detekci potravy. Vzhledem k tomuto uzpůsobení si signály zachovávají více energie a jsou schopny zaznamenat informace z větší dálky, čehož lovci otevřených prostranství využívají k zaznamenání vzdálenějších objektů. Ve chvíli, kdy dojde k detekci kořisti či ke zvýšení hustoty prostředí, uzpůsobují svůj signál, který z úzkopásmové podoby přechází do širokopásmového FM signálu (Neuweiler, 1990). Jako příklad může sloužit *Nyctalus noctula*, který ve vyhledávací fázi ve volném prostranství využívá signál o konstantní frekvenci mezi 22,5 až 25 kHz a délce trvání 10–50 ms, zatímco po zaznamenání kořisti může jeho frekvenční rozpětí signálu zabírat od 50 do 20 kHz a trvat 1–2 ms (Vogler and Neuweiler, 1983).

Mezi netopýry, kteří toto prostředí k lovu nejčastěji využívají, patří zástupci ze skupin Emballonuridae, Vespertilionidae či Molossidae (Neuweiler, 1990).

## **5.2 Echolokační přizpůsobení pro lov na hranici dvou prostředí**

Echolokační signál netopýrů využívajících hranice mezi otevřeným a hustým prostředím, tedy pohybující se například na okraji lesa, lesních cestách, nad vodní hladinou, bývá kombinací úzkopásmové komponenty dlouhé 6–60 ms vhodné k detekci hmyzu a širokopásmové FM části zabírající cca 5 ms, která je vhodnější pro lokalizaci a charakterizaci pozadí. Důležitou rolí tohoto signálu je jak detekce kořisti, tak i monitoring okolního prostředí (Neuweiler, 1990; Schnitzler, Moss and Denzinger, 2003).

### 5.3 Echolokační přizpůsobení pro lov v hustém prostředí

Problémem pohybu a využívání echolokace v hustém prostředí, jako jsou lesy, křoví apod., je velké množství rušivých elementů, ať už se jedná o signály odražené od listoví a větví či zvukové šumy působící v prostředí. Jedinec tak musí vnímat akustické informace z různých zdrojů a směrů s rozdílným časem zaznamenání. S tímto problémem se netopýři vyrovnali vícero způsoby.

#### 5.3.1 Využití konstantní frekvence k lovu v hustém prostředí

Jedním z účinných způsobů detekce kořisti v hustém prostředí je využití konstantního signálu (CF) v kombinaci s jednou či dvěma složkami frekvenčně modulovaného signálu (FM). Přítomnost FM typu není vždy nezbytná, ve vyhledávací fázi, při které některé druhy využívají zavěšené polohy na větvích, ze kterých skenují svým sonarem okolí, se může vyskytovat pouze CF část signálu, která je o FM prvky doplněna až při vzletu za detekovanou kořisti (Neuweiler *et al.*, 1987). Díky složce o konstantní frekvenci jsou netopýři schopni s využitím Dopplerova posunu odlišit pohybující se kořist od okolního prostředí. Její pohyb je pro skupiny využívající CF echolokaci nezbytnou charakteristikou, bez které je těžko zaznamenána (Bell and Fenton, 1984). Polohu pohybující se kořisti jsou schopni zaregistrovat na pár centimetrů od stacionárního pozadí (Goldman and Henson, 1977). Link, Marimuthu a Neuweiler (1986) uvádějí jako nejdůležitější prvek oscilační pohyb, přičemž nejpreferovanější je mávání křídel, jehož rychlost je kritickým parametrem při detekci kořisti. Píší, že při frekvenci mávání křídel nižší než 10 mávnutí za sekundu se rozlišovací schopnosti netopýřů zhoršovaly. Poměrně dobrá schopnost rozlišovat pohybující se kořisti byla popsána i pro netopýry využívající FM signály. Ve výzkumu, který proběhl na druhu *Pipistrellus stenopterus*, byli jedinci schopni porovnávat mezi dvěma cíli podle frekvence mávání křídel. Se 75% správností dokázali rozlišovat mezi 41 Hz a 50 Hz (Sum and Menne, 1988).

### 5.3.2 Využití zvuků generovaných kořisti k lovu v hustém prostředí

Energeticky výhodným způsobem detekce kořisti je orientace podle zvuků, které generuje, ať už úmyslně či svým pohybem. Pro netopýry přizpůsobené tomuto způsobu lovu jsou typické dvě frekvenční hladiny citlivosti, jedna se nachází v nižším frekvenčním pásmu kolem 20 kHz, druhá ve vyšší oblasti frekvenčního rozsahu jejich echolokačního hlasu a je specializovaná na orientaci v prostředí (Neuweiler, 1990). Oblast nižší frekvence je obvykle citlivá na nízké intenzity zvuku pocházející často od potenciální kořisti. Příkladem může být *Megaderma lyra*, jejíž sluch je citlivý ve frekvenčním rozmezí 15–20 kHz a v oblasti 50 kHz. Intenzita zvuku, na kterou receptory nižší oblasti nejvíce reagují, nepřesahuje 30 dB (Rübsamen, Neuweiler and Sripathi, 1988). Za zmínku stojí i rod *Plecotus*, jehož extrémně zvětšené boltce jsou nejlépe přizpůsobeny právě pro zaznamenávání zvuku s frekvencí mezi 8 až 20 kHz a intenzitou kolem 20 dB – svému nositeli umožňují i efektivní využívání pasivní lokace kořisti s výraznou úsporou energetických nároků aktivní echolokace (Coles *et al.*, 1989; Anderson and Racey, 1991).

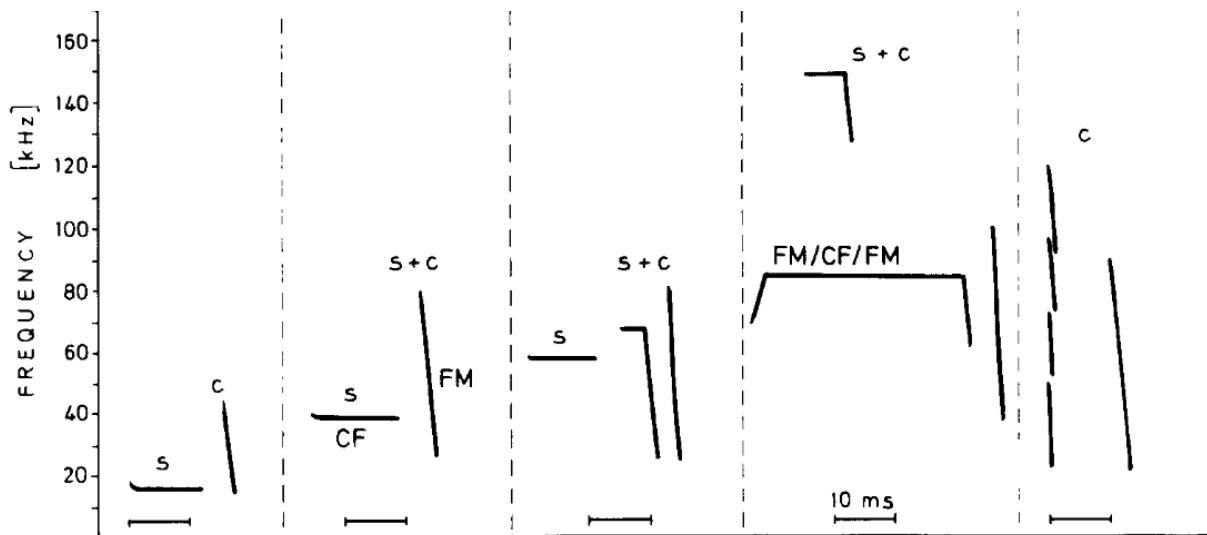
### 5.4 Sběr potravy z vodní hladiny

Další nesnáze přináší lov kořisti z vodní hladiny či zpod ní. Vodní hladina se chová jako akustické zrcadlo, které znesnadňuje netopýrům zpětné zaznamenání echolokačního signálu. Netopýři využívající toto prostředí se tak zaměřují na jemné reliéfy vzniklé na vodě a využívají širokopásmové krátké signály k jejich zaznamenání (Neuweiler, 1990). Díky poslouchání a zapamatování si celkového zvukového zabarvení odraženého signálu jsou netopýři schopni odhalit nepatrné změny v prostředí způsobené pohybem kořisti, a určit tak relativní rychlost pohybu objektu. Jsou tedy schopni zjistit i polohu kořisti, která zmizela pod hladinou (Schmidt, 1988). Pro druhy využívající toto prostředí jsou typické zvětšené dolní končetiny určené k lovu kořisti nacházející se na hladině či pod ní (Neuweiler, 1990).

Přehled využívaných echolokačních signálů ve zmiňovaných typech prostředí shrnuje obrázek 2. V závislosti na dostupnosti potravy je u netopýrů běžné prostředí a způsoby lovu měnit. Příkladem může být *Myotis myotis*, který je schopen lovit kořist jak ze vzduchu, tak i pohybující se po zemi. Mimo jiné patří mezi druhy, pro které je typické střídání prostředí.



Jejich echolokační signál se přitom, oproti lovcům otevřené krajiny, příliš nemění (Neuweiler, 1990). Střídání prostředí však není vždy výhodné. Pro netopýry lovcí v zarostlém, hustém prostředí je přesun do otevřenější krajiny v určité míře možný, pro netopýry využívající otevřené prostory je však přesun do prostředí zarostlého, vzhledem k vlastnostem echolokačního signálu, značně omezen (Schnitzler, Moss and Denzinger, 2003).



Obrázek 2: Vzory echolokačních signálů využívaných v různých typech prostředí. Signál emitovaný při hledání potravy je označen jako s, signál ve fázi lovu jako c. Typy prostředí zleva: otevřený prostor, hranice otevřeného a hustého prostředí, prostor nad vodní hladinou, husté prostředí a využití CF echolokačního typu, husté prostředí a využití sběru potravy z povrchu. Podle Neuweiler (1989).

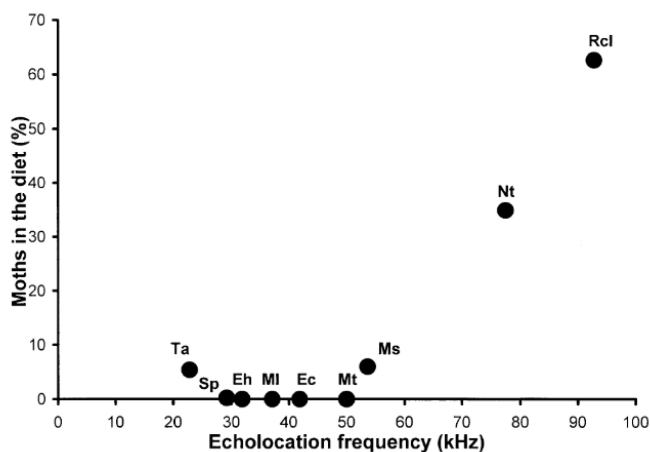
## 6 Teorie allotonického rozdělení echolokační frekvence insektivorních netopýrů (AFH)

Echolokační charakteristiky hlasu netopýrů nemusí vždy souviset pouze s přizpůsobením se využívanému prostředí. Jedním z debatovaných vlivů na strukturu signálu je obranná reakce hmyzu rozebíraná v teorii allotonického rozdělení echolokační frekvence.

Teorie allotonického rozdělení echolokační frekvence insektivorních netopýrů předpokládá rozdělení echolokační frekvence do oblasti mimo sluchové schopnosti tympanálních orgánů nočních motýlů (zejm. Noctuidae a Geometridae) a evoluci echolokačních hlasů

netopýrů založenou právě na sluchových dovednostech kořisti. Množství potravy tohoto typu pak koreluje s využívanou echolokační frekvencí netopýrů (Schoeman and Jacobs, 2003).

Sluchové schopnosti nočních motýlů byly pravděpodobně vyvinuty právě z důvodu obrany proti echolokujícím netopýrům (Waters, 1996). Maximální energie echolokačních hlasů se pohybují nejčastěji v rozmezí 20 až 60 kHz, což je také rozmezí nejostřejšího sluchu většiny nočních motýlů (Fenton *et al.*, 1998). Nad a pod tímto rozmezím citlivost jejich sluchu klesá, což se projevuje rostoucí koncentrací tympanálního hmyzu v netopýří potravě (obr. 3), (Schoeman and Jacobs, 2003). Citlivost sluchu není u všech druhů nočních motýlů stejná, závisí na tom, s jakými predátory sdílely evoluční historii. Rozsah citlivosti se liší mezi skupinami a lokalitami (Jacobs, Ratcliffe and Fullard, 2008). Například africká *Helicoverpa armigera* má nejvyšší citlivost sluchu v oblasti mezi 80–100 kHz, což odpovídá echolokačnímu maximu *Rhinolophus capensis* a dalších vrápenců celoročně se vyskytujících v dané oblasti (Jacobs, Ratcliffe and Fullard, 2008).



Obrázek 3: Vztah mezi nejvyšší intenzitou echolokačního hlasu a průměrným zastoupením nočních motýlů v potravě devíti druhů netopýrů chycených v Algeria Forestry Station v Jižní Africe: *Rhinolophus clivus* (Rc), *Nycteris thebaica* (Nt), *Miniopterus schreibersii* (Ms), *Myotis tricolor* (Mt), *Myotis lesueuri* (MI), *Eptesicus capensis* (Ec), *Eptesicus hottentotus* (Eh), *Sauromys petrophillus* (Sp), a *Tadarida aegyptiaca* (Ta). Podle Schoeman and Jacobs (2003).

Bogdanowicz, Fenton a Daleszczyk (1999) ve své studii uvádějí vliv echolokační frekvence na druhové složení potravy, avšak pouze pro druhy netopýrů s maximem energie echolokačního hlasu do 100 kHz. Pro skupiny s maximem nad 100 kHz, tedy pro zástupce čeledí Rhinolophidae a Hipposideridae, tuto teorii nepodpořili, a autoři se tak domnívají, že by v tomto frekvenčním rozmezí mohla více rozhodovat morfologie těla. Pro evoluci

vysokofrekvenčních hlasů by pak sluchové ústrojí kořisti nemuselo hrát roli. Schoeman a Jacobs (2003) připomínají, že pro echolokační hlas vyšší než 100 kHz jsou ztráty energie zvuku s narůstající frekvencí velmi vysoké, kolem 3 dB/m (Lawrence and Simmons, 1982). Vyšší echolokační frekvence sice poskytuje přesnější informaci, schopnost detekce kořisti je však omezena na kratší vzdálenost a zvyšuje potřebu rychlé reakce. Při vyšší frekvenci je výhodnější menší velikost těla a hbitější reakce, frekvence se stává negativním prediktorem velikosti, a vliv morfologie těla na složení kořisti je tak vyšší než u druhů echolokujících na nižší frekvenci (Bogdanowicz, Fenton and Daleszczyk, 1999; Schoeman and Jacobs, 2003).

## 6.1 Vliv AFH na morfologii netopýrů

Předpokládá se, že kvůli sluchovým schopnostem kořisti a snaze je co nejlépe obejít došlo v evoluci netopýrů k vyvinutí různých morfologických uzpůsobení (Jacobs, 2000; Schoeman and Jacobs, 2003).

Morfologie lebky a dentice je klíčovým znakem potravní specializace příslušné skupiny. Specializace na větší hmyz se silnou kutikulou, například brouky, vede k přestavbám charakterizovaným robustnější lebkou se silnými čelistními svaly, větším sagitálním hřebenem a kompaktní denticí s dobře vyvinutými špičáky schopnými prokousnout pevné tělo kořisti, jako je tomu například u druhu *Scotophilus borbonicus* (Freeman, 1979; Jacobs, 2000). Naopak u forem schopných živit se převážně měkkým hmyzem, jako jsou noční motýli či zástupci skupiny dvoukřídlých, jsou charakteristické úzké, široce otevíratelné čelisti se zvětšenou molariformní denticí, v případě orientace na větší kořist charakterizovanou ostrými, dopředu orientovanými špičáky a relativně větší lebkou (Freeman, 1979; Jacobs, 2000; Schoeman and Jacobs, 2003).

S potravní specializací je korelována i tělesná velikost vyjadřovaná většinou délkou předloktí. U druhů splňujících AFH je podíl velkého tympanálního hmyzu v potravě přímo úměrný tělesné velikosti. Větší formy mající vyšší echolokační frekvenci, jako například *Nycteris thebaica* a *Rhinolophus clivosus*, budou mít ve stravě vyšší podíl nočních motýlů než druhy menší. Větší velikost tlamy, delší a užší křídlo umožňuje takto velkým netopýrům lovit rychle letící zástupce většího hmyzu nejčastěji zastoupeného právě nočními motýly (Schoeman and Jacobs, 2003). Selektce v tomto případě opět působí primárně na echolokační hlas,

sekundárně na morfologii křídel umožňující lov velkých nočních motýlů (Jacobs, 2000; Schoeman and Jacobs, 2003) .

Vyšší procento zastoupení nočních motýlů v potravě může být ovlivněno také hustotou prostředí. Kořist má v hustém prostředí menší možnosti úniku, a stává se tak snadněji dostupnou. Zároveň je výskyt nočních motýlů v hustém prostředí vyšší než v otevřeném prostoru, což může obsah kořisti u druhů využívajících tato prostředí také ovlivnit (Jacobs, Ratcliffe and Fullard, 2008). Schoeman a Jacobs (2011) připomínají na příkladě druhu *Rhinolophus hildebrandtii*, že dlouhé CF hlasy vrápenců umožňují velmi přesnou detekci kořisti podle charakteru třepotání křídel, což s ohledem na větší plochu křídel motýlů, a tedy snadnější detekci této skupiny, ústí v preferenci této kořisti.

Jacobs, Barclay a Walker (2007) analyzovali příčinu vyšší frekvence echolokačního hlasu u *Rhinolophus clivosus* oproti syntopickému druhu *Rhinolophus capensis* s analogickými morfologickými parametry, habitatovou preferencí i potravní specializací, jehož nejsilnější echolokační frekvence se ale pohybuje o 40 kHz níže než u *R. clivosus*. Sympatrický posun echolokačních frekvencí je zde zesílen aspektem komunikačního významu echolokačních hlasů u této skupiny: výrazný frekvenční posun odlišující jednotlivé druhy vrápenců v dané oblasti výskytu může být tak i důsledkem snahy po omezení mezidruhových interferencí.

## 6.2 Vliv sluchové schopnosti hmyzu na lovecké strategie netopýrů

Sluchové schopnosti nočních motýlů mohou představovat důležitý selekční tlak na echolokační design netopýrů (Fenton and Fullard, 1979). Aby byl netopýr schopen ulovit kořist, co ho slyší, musí co nejvíce zkrátit její čas na únik. Toho může docílit například snížením intenzity echolokačního signálu, navigací pomocí zvuků vydávaných kořistí, echolokací na hmyzem hůře slyšitelné frekvenci (AFH), zvýšením rychlosti letu (Fenton and Fullard, 1979; Sierro and Arlettaz, 1997).

Specifické úpravy všech těchto shora probraných parametrů echolokační biologie (včetně souvisejících neurálních mechanismů a morfologických korelátů – úpravy ušních boltců a křídel) představují spolu s různými aspekty výběru potravy základní komponenty adaptivního rozdělení jednotlivých vývojových linií. V nezanedbatelné míře vymezují i specifika

jednotlivých druhů – názorný příklad poskytující např. poznatky o vztahu jednotlivých proměnných tohoto adaptivního komplexu u druhu *Barbastella barbastellus*.

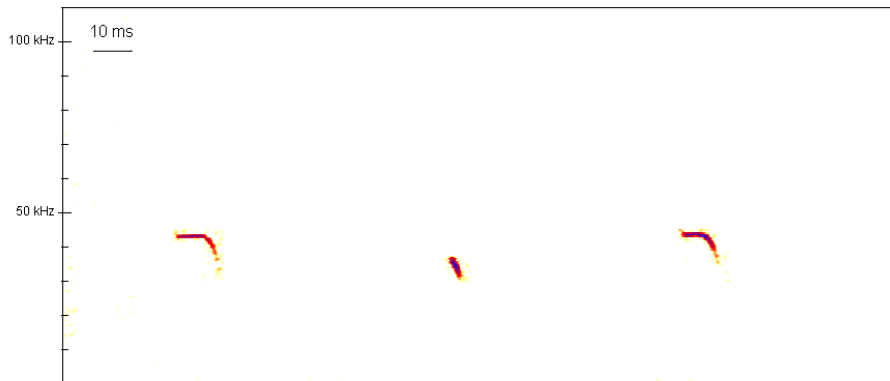
### 6.2.1 Echolokační aspekty lovecké strategie druhu *Barbastella barbastellus*

*Barbastella barbastellus* patří mezi vzdušné lovce okrajových partií vegetace vysoce specializované na lov zástupců skupiny Lepidoptera. Jejich podíl v celkovém potravním složení *B. barbastellus* může činit až 99% (Sierro and Arlettaz, 1997).

Lovecká strategie druhu *B. barbastellus* pravděpodobně spočívá ve snížení síly echolokačního signálu, která se pohybuje v průměru okolo 94 dB, zatímco u ostatních vzdušných lovců, jako například u druhu *Nyctalus leisleri*, se pohybuje kolem 130 dB (Goerlitz *et al.*, 2010). Nízká intenzita hlasu vede k podráždění sensorických buněk hmyzu zodpovědných za obrannou reakci až na velmi krátkou vzdálenost od predátora a reakční čas kořisti na únik je tak velmi omezen. Sensorické buňky typu A1 zvládají zaznamenat lovicí *B. barbastellus* na vzdálenost 3,5 m, zatímco A2 reagují až při vzdálenosti 1,9 m od predátora. Při rychlosti netopýra 7,7 m/s tak bude mít kořist pouhých 0,5 s na reakci (Goerlitz *et al.*, 2010). Sluchové schopnosti netopýrů jsou citlivější, než je sluch tympanálního hmyzu a při takto nízké amplitudě signálu dochází k tomu, že *B. barbastellus* zvládne detekovat kořist dříve, než je hmyz schopen hrozbu zaznamenat a podniknout obrannou reakci. Šance *B. barbastellus* na úspěšný lov jsou tak značně zvýšeny (Goerlitz *et al.*, 2010).

Pro *B. barbastellus* jsou typické dva echolokační typy hlasu lišící se mezi sebou svojí strukturou i echolokační frekvencí (viz obr. 4). Typ 2 se skládá z delší, mělce frekvenčně modulované složky a kratší, strmější frekvenčně modulované složky s nejsilnější frekvencí v oblasti kolem 43 kHz a délkou trvání kolem 6 ms (Denzinger *et al.*, 2001; Barataud, 2015). Echolokační hlas typu 1 je o něco málo frekvenčně modulovaný a s délkou trvání kolem 3 ms dosahuje frekvence zhruba 34,5 kHz (Goerlitz *et al.*, 2010; Barataud, 2015). V průběhu letu dochází ke střídání těchto dvou typů. Velmi vzácně bývá zaznamenán i samostatně se vyskytující typ 1 (Barataud, 2015). Signály mezi sebou svírají vertikální úhel v rozmezí 50–70°. Tento úhel je dán rozdílným způsobem a využitím echolokace. Typ 2 vysílaný nozdrami směřuje, vlivem umístění nozder, nad směrnicí letu a pravděpodobně je primárně využíván k detekci a zaměření kořisti. Signály v zaměřovací fázi jsou odvozeny právě od typu 2, neboť je vyšší frekvence a směřuje vzhůru. Echolokační typ 1 je vysílán tlamou a je využíván

k určení netopýra v prostoru. Díky úhlu signálu  $45^\circ$  vedoucího pod směrnicí letu jsou schopni detekovat hranici lesa i na 9 m. Tento typ tedy vyrovnává nízkou detekční vzdálenost pro prostředí, kterou poskytuje typ 2 specializovaný k vyhledávání kořisti. V ideálních podmínkách je pravděpodobně typ 1 využit i pro detekci kořisti spolu s typem 2, a dochází tak ke zlepšení vyhledávací schopnosti netopýra (Seibert *et al.*, 2015).



Obrázek 4: Echolokační signál druhu *Barbastella barbastellus*. (ČESON, 2007)

Zkrácené rozestupy mezi jednotlivými signály, které jsou typické pro přibližovací fázi lovu, bývají u *B. barbastellus* vysílány až v poslední fázi lovu (Barataud, 2015). Do té doby *B. barbastellus* umí využívat pasivní detekce. Ta je usnadněna specializací na noční motýly, kteří jsou svými křídly dostatečně hlasití (Sierro and Arlettaz, 1997).

Michel Barataud (2015) ve své knize uvádí teorii, podle níž si *B. barbastellus* vyvinula dva typy echolokace o různých frekvencích k simulaci dvou různě vzdálených jedinců, jejichž velká repetiční vzdálenost nevyprovokuje kořist k obranné reakci. Jednalo by se tak o případ akustických mimiker (Barataud, 2015). *B. barbastellus* mohla přizpůsobit signál typu 2 (typ B) echolokačnímu signálu rodu *Pipistrellus*, na jehož repetiční vzdálenost tympanální hmyz reaguje až v přibližovací fázi. Díky schopnosti nočních motýlů odlišovat zmiňované dva echolokační typy jako různé jedince a schopnosti *B. barbastellus* nezkracovat repetiční vzdálenost v přibližovací fázi, nemusí hmyz na hlas predátora až do posledního okamžiku reagovat (Barataud, 2015).

## 7 Závěr

Diverzita echolokačního chování netopýrů je ohromná. Existuje nepřehledné množství vlivů působících na loveckou strategii netopýrů od odvěkého evolučního závodu s kořistí, přes nastavené hranice prostředí a fyzikálních parametrů šíření akustických vln. Variabilita však není jen mezidruhová, ale i vnitrodruhová, liší se mezi populacemi v závislosti na struktuře společenství, stáří a pohlaví jedinců a náležitosti ke skupině a kolonii. Ovlivněna je také populací využívaným prostředím a mezidruhovým společenstvím, ve kterém netopýři žijí. S instrumentálním rozvojem, jehož produktem jsou současné techniky terénního výzkumu echolokace, se otevírá možnost všechny tyto dílčí aspekty ovlivňující echolokační chování studovat v přirozeném prostředí a se zohledněním konkrétních situačních a behaviorálních specifik. Současně ovšem tyto možnosti otevírají celé spektrum nových otázek a ukazují, že mnohé stránky této problematiky zůstávají dosud nejasné.

Současnou etapu těchto výzkumů otevírají další přístrojové inovace – v první řadě jsou to automatická nahrávací zařízení s počítačovými možnostmi a programy schopnými automaticky zpracovat a vyhodnotit velké objemy pořízených nahrávek. Manuální zpracování nahrávek je totiž záležitostí časově extrémně náročnou a ve větším objemu bez automatické druhové identifikace echolokačních záznamů přesahuje reálné možnosti zpracovatele. S využitím nových programů (SonoChiro, Kaleidoscope) lze pak kvantitativně sledovat celoroční dynamiku využívání různých lovišť, reakci společenstev na sezonní změny ve struktuře potravní nabídky apod. Tímto se, mimo jiné, hodlám zabývat i ve své budoucí diplomové práci. Kvůli variabilitě v echolokačních signálech a častému překryvu vnitrodruhových variancí hlasů s jinými druhy však tyto metody, ačkoliv jsou hojně využívané a vyvíjené přes dvacet let, nejsou stoprocentní a druhové zařazení může být u některých záznamů obtížné. Kontrola lidským faktorem je tak, i přes zlepšující se možnosti, stále důležitá (Russo and Voigt, 2016; Rydell *et al.*, 2017).

## 8 Citace

Sekundárně citované práce jsou označeny \*.

Aldridge, H. D. J. N. and Rautenbach, I. L. (1987) 'Morphology, Echolocation and Resource Partitioning in Insectivorous Bats', *Journal of Animal Ecology*, 56(3), pp. 763–778. doi: 10.2307/4947.

Altes, R. A. (1970) 'Bat Signals as Optimally Doppler Tolerant Waveforms', *The Journal of the Acoustical Society of America*, 48(4), p. 1014. doi: 10.1121/1.1912222.

Anderson, M. E. and Racey, P. A. (1991) 'Feeding behaviour of captive brown long-eared bats, *Plecotus auritus*', *Animal Behaviour*, 42(3), pp. 489–493. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80048-X.

Au, W. W. L. (1993) *The Sonar of Dolphins*. New York: Springer. doi: 10.1007/978-1-4612-4356-4.

Barataud, M. (2015) *Acoustic ecology of European bats. Species Identification and Studies of Their Habitats and Foraging Behaviour*. Biotope. Paris: Mèze; National Museum of Natural History.

Bell, G. P. and Fenton, M. B. (1984) 'The use of Doppler-shifted echoes as a flutter detection and clutter rejection system: the echolocation and feeding behavior of *Hipposideros tuber* (Chiroptera: Hipposideridae)', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15(2), pp. 109–114. doi: 10.1007/BF00299377.

Bogdanowicz, W., Fenton, M. B. and Daleszczyk, K. (1999) 'The relationships between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats', *Journal of Zoology*, 247(3), pp. 381–393. doi: 10.1111/j.1469-7998.1999.tb01001.x.

Brigham, R. M. *et al.* (2004) *Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis*. Austin: Bat Conservation International.

Buchler, E. R. (1976) 'A Chemiluminescent Tag for Tracking Bats and Other Small Nocturnal Animals', *Journal of Mammalogy*, 57(1), pp. 173–176. doi: 10.2307/1379522.

Buchler, E. R. (1976) 'The use of echolocation by the wandering shrew (*Sorex vagrans*)', *Animal Behaviour*, 24(4), pp. 858–873. doi: 10.1016/S0003-3472(76)80016-4.



ČESON (2007) *bbar.jpg* (JPEG obrázek, 550 × 251 bodů). Available at: [https://www.ceson.org/media/signaly/obr\\_te/bbar.jpg](https://www.ceson.org/media/signaly/obr_te/bbar.jpg) (Accessed: 25 February 2007).

Coles, R. B. *et al.* (1989) 'Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaning bat, *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758)', *Journal of Comparative Physiology A*, 165(2), pp. 269–280. doi: 10.1007/BF00619201.

Denzinger, A. *et al.* (2001) 'Echolocation by the barbastelle bat, *Barbastella barbastellus*', *Journal of Comparative Physiology A*, 187(7), pp. 521–528. doi: 10.1007/s003590100223.

Eick, G. N., Jacobs, D. S. and Matthee, C. A. (2005) 'A Nuclear DNA Phylogenetic Perspective on the Evolution of Echolocation and Historical Biogeography of Extant Bats (Chiroptera)', *Molecular biology and evolution*, 22(9), pp. 1869–1886. doi: 10.1093/molbev/msi180.

Fenton, M. B. *et al.* (1998) 'Compromises: sound frequencies used in echolocation by aerial-feeding bats', *Canadian Journal of Zoology*, 76(6), pp. 1174–1182. doi: 10.1139/z98-043.

Fenton, M. B. *et al.* (2016) *Bat Bioacoustics*. New York: Springer. doi: 10.1007/978-1-4939-3527-7.

Fenton, M. B. and Fullard, J. H. (1979) 'The Influence of Moth Hearing on Bat Echolocation Strategies', *Journal of Comparative Physiology A*, 132(1), pp. 77–86. doi: 10.1007/BF00617734.

Freeman, P. W. (1979) 'Specialized Insectivory: Beetle-Eating and Moth-Eating Molossid Bats', *Journal of Mammalogy*, 60(3), pp. 467–479. doi: 10.2307/1380088.

Fullard, J. H., Barclay, R. M. R. and Thomas, D. W. (1993) 'Echolocation in Free-Flying Atiu Swiftlets (*Aerodramus sawtelli*)', *Biotropica*, 25(3), pp. 334–339. doi: 10.2307/2388791.

Galambos, R. (1942) 'The Avoidance of Obstacles by Flying Bats: Spallanzani's Ideas (1794) and Later Theories', *A Journal of the History of Science*, 34(2), pp. 132–140. doi: 10.1086/347764.

Goerlitz, H. R. *et al.* (2010) 'An Aerial-Hawking Bat Uses Stealth Echolocation to Counter Moth Hearing', *Current Biology*, 20(17), pp. 1568–1572. doi: 10.1016/j.cub.2010.07.046.

Goldman, L. J. and Henson, O. W. (1977) 'Prey Recognition and Selection by the Constant Frequency Bat, *Pteronotus p. parnellii*', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2(4), pp. 411–419. doi: 10.1007/BF00299509.

- Gould, E. (1965) 'Evidence for Echolocation in the Tenrecidae of Madagascar', *American Philosophical Society*, 109(6), pp. 352–360. doi: 10.2307/986137.
- Griffin, D. . R. (1958) *Listening in the Dark: The Acoustic Orientation of Bats and Men*. New Haven: Yale University Press.
- Griffin, D. R. (1944) 'Echolocation by Blind Men, Bats and Radar', *Science*, 100(2609), pp. 589–590. doi: 10.1126/science.100.2609.589.
- Griffin, D. R. (1953) 'Bat sounds under natural conditions, with evidence for echolocation of insect prey', *Journal of Experimental Zoology*, 123(3), pp. 435–465. doi: 10.1002/jez.1401230304.
- Griffin, D. R. (1971) 'The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera)', *Animal Behaviour*, 19(1), pp. 55–61. doi: 10.1016/S0003-3472(71)80134-3.
- Griffin, D. R., Webster, F. A. and Michael, C. R. (1960) 'The echolocation of flying insects by bats', *Animal Behaviour*, 8(3–4), pp. 141–154. doi: 10.1016/0003-3472(60)90022-1.
- Horacek, I. and Zima, J. (1978) 'Net-revealed cave visitation and cave-dwelling in European bats', *Folia Zoologica*, 27(2), pp. 135–148.
- Jacobs, D. S. (2000) 'Community level support for the allotonic frequency hypothesis', *Acta Chiropterologica*, 2(2), pp. 197–207.
- Jacobs, D. S., Barclay, R. M. R. and Walker, M. H. (2007) 'The allometry of echolocation call frequencies of insectivorous bats: why do some species deviate from the pattern?', *Oecologia*, 152(3), pp. 583–594. doi: 10.1007/s00442-007-0679-1.
- Jacobs, D. S., Ratcliffe, J. M. and Fullard, J. H. (2008) 'Beware of bats, beware of birds: the auditory responses of eared moths to bat and bird predation', *Behavioral Ecology*, 19(6), pp. 1333–1342. doi: 10.1093/beheco/arn071.
- \*Kuhl, W., Schodder, G. R. and Schröder, F. K. (1954) 'Condenser transmitters and microphones with solid dielectric for airborne ultrasonics', *Acta Acustica united with Acustica*, 4(5), pp. 519–532.
- Kunz, T. H. and Brock, C. E. (1975) 'A Comparison of Mist Nets and Ultrasonic Detectors for Monitoring Flight Activity of Bats', *Journal of Mammalogy*, 56(4), pp. 907–911. doi: 10.2307/1379662.

- Lawrence, B. D. and Simmons, J. A. (1982) 'Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats', *The Journal of the Acoustical Society of America*, 71(3), pp. 585–590. doi: 10.1121/1.387529.
- Link, A., Marimuthu, G. and Neuweiler, G. (1986) 'Movement as a specific stimulus for prey catching behaviour in rhinolophid and hipposiderid bats', *Journal of Comparative Physiology A*, 159(3), pp. 403–413. doi: 10.1007/BF00603985.
- Neuweiler, G. (1970) 'Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der Großen Hufeisennase *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774', *Journal of Comparative Physiology*, 67(3), pp. 273–306. doi: 10.1007/BF00340953.
- Neuweiler, G. *et al.* (1987) 'Foraging behaviour and echolocation in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*) of Sri Lanka', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20(1), pp. 53–67. doi: 10.1007/BF00292166.
- Neuweiler, G. (1989) 'Foraging Ecology and Audition in Echolocating Bats', *Trends in Ecology and Evolution*, 4(6), pp. 160–166. doi: 10.1016/0169-5347(89)90120-1.
- Neuweiler, G. (1990) 'Auditory Adaptations for Prey Capture in Echolocating Bats', *Physiological Reviews*, 70(3), pp. 615–641. doi: 10.1152/physrev.1990.70.3.615.
- Neuweiler, G. (2000) *The Biology of Bats*. New York: Oxford University Press.
- Ostwald, J. (1984) 'Tonotopical organization and pure tone response characteristics of single units in the auditory cortex of the Greater Horseshoe Bat', *Journal of Comparative Physiology A*, 155(6), pp. 821–834. doi: 10.1007/BF00611599.
- Pierce, G. W. and Griffin, D. R. (1938) 'Experimental determination of supersonic notes emitted by bats.', *Journal of Mammalogy*, 19(4), pp. 454–455. doi: 10.2307/1374231.
- Rübsamen, R., Neuweiler, G. and Sripathi, K. (1988) 'Comparative collicular tonotopy in two bat species adapted to movement detection, *Hipposideros speoris* and *Megaderma lyra*', *Journal of comparative physiology A*, 163(2), pp. 217–285. doi: 10.1007/BF00612436.
- Russo, D. and Voigt, C. C. (2016) 'The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: A cautionary note for a sound analysis', *Ecological Indicators*, 66, pp. 598–602. doi: 10.1016/j.ecolind.2016.02.036.

- Rydell, J. *et al.* (2017) 'Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: A request for prudence', *Ecological Indicators*, 78, pp. 416–420. doi: 10.1016/J.ECOLIND.2017.03.023.
- Schmidt, S. (1988) 'Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar', *Nature*, 331(6157), pp. 617–619. doi: 10.1038/331617a0.
- Schnitzler, H.-U. (1973) 'Control of Doppler Shift Compensation in the Greater Horseshoe Bat, *Rhinolophus ferrumequinum*', *Journal of Comparative Physiology*, 82(1), pp. 79–92. doi: 10.1007/BF00714171.
- Schnitzler, H.-U. *et al.* (1985) 'Echolocation behavior of rufous horseshoe bats hunting for insects in the flycatcher-style', *Journal of Comparative Physiology A*, 157(1), pp. 39–46. doi: 10.1007/BF00611093.
- Schnitzler, H.-U. and Denzinger, A. (2011) 'Auditory fovea and Doppler shift compensation: Adaptations for flutter detection in echolocating bats using CF-FM signals', *Journal of Comparative Physiology A*, 197(5), pp. 541–559. doi: 10.1007/s00359-010-0569-6.
- Schnitzler, H.-U. and Flieger, E. (1983) 'Detection of oscillating target movements by echolocation in the Greater Horseshoe bat', *Journal of Comparative Physiology A*, 153(3), pp. 385–391. doi: 10.1007/BF00612592.
- Schnitzler, H.-U. and Kalko, E. K. V (2001) 'Echolocation by Insect-Eating Bats', *BioScience*, 51(7), pp. 557–569. doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0557:EBIEB]2.0.CO;2.
- Schnitzler, H.-U., Moss, C. F. and Denzinger, A. (2003) 'From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats', *Trends in Ecology & Evolution*, 18(8), pp. 386–394. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00185-X.
- Schoeman, M. C. and Jacobs, D. S. (2003) 'Support for the allotonic frequency hypothesis in an insectivorous bat community', *Oecologia*, 134(1), pp. 154–162. doi: 10.1007/s00442-002-1107-1.
- Schoeman, M. C. and Jacobs, D. S. (2011) 'The relative influence of competition and prey defences on the trophic structure of animalivorous bat ensembles', *Oecologia*, 166(2), pp. 493–506. doi: 10.1007/s00442-010-1854-3.
- Schuller, G. (1972) 'Echoortung bei *Rhinolophus ferrumequinum* mit frequenzmodulierten Lauten', *Journal of Comparative Physiology*, 77(3), pp. 306–331. doi: 10.1007/BF00696432.

- Schuller, G. and Pollak, G. (1979) 'Disproportionate Frequency Representation in the Inferior Colliculus of Doppler-Compensating Greater Horseshoe Bats: Evidence for an Acoustic Fovea', *Journal of Comparative Physiology A*, 132(1), pp. 47–54. doi: 10.1007/BF00617731.
- Seibert, A. M. *et al.* (2015) 'Bidirectional Echolocation in the Bat *Barbastella barbastellus*: Different Signals of Low Source Level Are Emitted Upward through the Nose and Downward through the Mouth', *PLoS ONE*, 10(9), pp. 1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0135590.
- Sierro, A. and Arlettaz, R. (1997) 'Barbastelle bats (*Barbastella* spp.) specialize in the predation of moths: Implications for foraging tactics and conservation', *Acta Oecologica*, 18(2), pp. 91–106. doi: 10.1016/S1146-609X(97)80067-7.
- Simmons, J. A. (1973) 'The resolution of target range by echolocating bats', *The Journal of the Acoustical Society of America*, 54(1), pp. 157–173. doi: 10.1121/1.1913559.
- Suga, N. *et al.* (1987) 'The Personalized Auditory Cortex of the Mustached Bat: Adaptation for Echolocation', *Journal of Neurophysiology*, 58(4), pp. 643–654. doi: 10.1152/jn.1987.58.4.643.
- Sum, Y. W. and Menne, D. (1988) 'Discrimination of fluttering targets by the FM-bat *Pipistrellus stenopterus*?', *Journal of Comparative Physiology A*, 163(3), pp. 349–354. doi: 10.1007/BF00604010.
- Trappe, M. and Schnitzler, H.-U. (1982) 'Doppler-Shift Compensation in Insect-Catching Horseshoe Bats', *The Science of Nature*, 69(4), pp. 193–194. doi: 10.1007/BF00364902.
- Tuttle, M. D. (1974) 'An improved trap for bats', *Journal of Mammalogy*, 55(2), pp. 475–477. doi: 10.2307/1379025.
- Vogler, B. and Neuweiler, G. (1983) 'Echolocation in the noctule (*Nyctalus noctula*) and horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*)', *Journal of Comparative Physiology A*, 152(3), pp. 421–432. doi: 10.1007/BF00606247.
- Waters, D. (1996) 'The peripheral auditory characteristics of noctuid moths: information encoding and endogenous noise', *Journal of Experimental Biology*, 199(Pt 4), pp. 857–868.