

Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, katedra
zoologie



Eko-etologické aspekty rozmnožování netopýra velkého
(*Myotis myotis*, Borkhausen 1797)

Bakalářská práce

Michal Porteš

Školitel: Prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

Konzultant: Mgr. Helena Jahelková, PhD.

Prohlašuji, že jsem předloženou práci vypracoval samostatně s použitím uvedené literatury a pod vedením svého školitele Prof. RNDr. Ivana Horáčka, CSc.

V Litvínově, dne 4. 8. 2010

Michal Porteš

Abstrakt

V rámci řádu letounů (*Chiroptera*) existuje velká variabilita v potravních, úkrytových i sociálních strategiích. Nejrozšířenějším párovacím systémem je polygamie, přičemž převládá systém *resource-defence polygyny*, kdy obhajovaným zdrojem je úkryt s teritoriem nebo samice harému. Z dalších častějších párovacích systémů se vyskytuje sezónní seskupení více samic a samců v tzv. *swarming sites*. Relativní nesespecializovanost umožnila rodu *Myotis* téměř kosmopolitní rozšíření a znamenala obsazení velkého množství biotopů. *M. myotis* a *M. blythii/oxygnathus* jsou kryptickými druhy, jež se ale morfologicky, biogeograficky a ekologicky dají odlišit. *M. myotis* je ve střední Evropě synantropním druhem a recentně začal také využívat dálničních mostů jako úkrytů, zejména v podzimním období. Sezónní organizace populace *M. myotis* odpovídá cyklu mírného pásma. Na rozdílné teplotní podmínky v úkrytech letních kolonií netopýři reagují změnami uspořádání kolonie, jež je upravováno podle teplotního optima. Mezi samicemi a mláďaty v mateřských koloniích probíhá intenzivní komunikace stejně jako mezi samci a samicemi v pářících úkrytech. Ačkoliv je *M. myotis* v Evropě intenzivně zkoumaným druhem, párovací systémy a etologie rozmnožování společně s akustickou komunikací mezi oběma pohlavími jsou stále nedostatečně prozkoumanými tématy a je potřeba v jejich studiu dále pokračovat. Ještě méně je v tomto směru známo o kryptickém dvojníku *M. blythii/oxygnathus*.

Abstract

Order *Chiroptera* is characterized by great variability in foraging, roost and social strategies. Polygamy is the most common mating system in this order and *resource-defence polygyny* is a typical strategy used by most of bats. The source which male defends is represented by roost and territory or by females in case of harems. Another strategy is represented by multi-male and multi-female autumn meeting at so-called swarming sites.

With relatively non-specialized forms, the genus *Myotis* is widespread all over the world except arctic regions and is found in great number of biotops including tropical mountain forests and subarid regions.

M. myotis and *M. blythii/oxygnathus* are two cryptic species which can be distinguished in morphological, biogeographical and ecological parameters. In central Europe, *M. myotis* uses synantropic roosts and recently started to use a highway bridges, mainly in autumn. Seasonal organization of population represents typical temperate cycle. The organization of maternity colonies reacts on different thermal conditions by changing aggregation in order to stay in thermal optimum. There is an intensive communication between females and juveniles in maternity colonies as well as between males and females in mating sites. Although that *M. myotis* is intensively studied in Europe, the mating system, mating behaviour, and intrasexual communication are poorly known. Also, the situation in sibling species *M. blythii/oxygnathus* remains unclear. Further research is necessary.

Poděkování

Děkuji svému školiteli prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc. za uvedení do problematiky biologie netopýrů a za poskytnutí literárních pramenů. Rád bych dále vyslovil velký dík konzultantce Mgr. Heleně Jahelkové Ph.D za seznámení se způsobem psaní vědecké práce, za poskytnutí dalších zdrojů literatury a za hodnotné připomínky, jež mi pomohly při tvorbě předložené práce.

Také bych rád poděkoval celé své rodině za poskytnutí vynikajících podmínek pro studium. Obzvláště bych chtěl poděkovat svému zesnulému dědovi Mgr. Zdeňku Bártovi za to, že mě naučil vnímat přírodu, milovat ji a studovat její krásu, jež je nekonečná.

Obsah

Úvod.....	7
1. Párovací systémy letounů.....	8
1.1 Polygamní seskupení.....	8
1.2 Ostatní párovací systémy.....	9
2. Úkrytové strategie.....	10
3. Potravní a lovecké strategie.....	11
4. Fyziologie a behaviorální adaptace netopýrů.....	12
4.1 Faktory určující energetické výdaje u netopýrů.....	12
Tělesná hmotnost a vliv potravy.....	12
Termální konduktivita.....	13
4.2 Ekologická role energetiky u netopýrů.....	14
Výhody heterotermie.....	14
Energetické výdaje v závislosti na zeměpisné šířce.....	14
Hibernace.....	15
5. Limity distribuce netopýrů.....	17
6. Souhrnná charakteristika rodu <i>Myotis</i>	18
7. Eko-etologické aspekty rozmnožování netopýra velkého (<i>Myotis myotis</i> , Borkhausen, 1797).....	21
7.1 Popis a taxonomický statut druhu.....	21
7.2 Výskyt a úkrytová strategie.....	22
7.3 Potravní strategie.....	24
7.4 Sezónní organizace populace.....	25
7.5 Etologie a komunikace.....	27
Literatura.....	31
Příloha.....	41

Úvod

Řád letouni (*Chiroptera*) zahrnuje přes 1100 druhů a v současnosti je rozdělen do dvou podřádů: *Yinpterochiroptera* (*Pteropodiformes*) zahrnující *Pteropodidae* a nadčeleď *Rhinolophoidea*, a *Yangochiroptera* (*Vespertilioniformes*), která zahrnuje nadčeledi *Emballonuroidea*, *Noctilionoidea* a *Vespertilionoidea* (Teeling et al. 2005). Letouni jsou jediným řádem savců schopným aktivního letu, což zapříčinilo jejich kosmpolitní rozšíření s centrem diverzity v tropech, kde jsou rovněž abundance a hustotní škály letounů mnohem vyšší než v temperátních oblastech (Horáček 1986). Zatímco v tropech jsou letouni většinou polyestriční, v mírném pásu jsou všichni letouni monoestriční (Crichton & Krutzch 2000). Letouni mírného pásma jsou vysoce adaptovaní na přečkávání klimaticky nepříznivých období roku a vykazují tzv. cyklus mírného pásma, jehož hlavní komponentou jsou změny v sociální organizaci, střídání úkrytů a vzájemná synchronizace cyklů u samic a samců (Altringham 1996). Temperátní cyklus tedy zahrnuje období hibernace, období jarních přeletů nebo migrací, dále období letních kolonií a pářící období, na podzim následované přelety na zimoviště (Kunz & Fenton 2003). Období páření zahrnuje u samců fázi počátku říje charakteristickou zvětšováním varlat a produkcí spermií, fázi říje a vlastního páření, kdy se zvětšují u samců nadvarlata a fázi pohlavního klidu. U samic zahrnuje fázi říje a páření, období oplození a vývoje zárodku, porodu, péče o mláďata a fázi pohlavního klidu (Lundberg 1989). U samic některých druhů dochází k utajenému oplození a spermie jsou uskladňovány v reprodukčním traktu samice přes celé období hibernace, umožňující tak kompetici spermií (Hosken 1997), nebo k opožděné březosti, při které dochází k zastavení vývoje zárodku v určité fázi (Wilkinson & McCracken 2003). Párovací systémy, úkrytová a potravní strategie patří mezi nejvíce diverzifikované charakteristiky letounů, které je činí unikátními v celé třídě savců (Horáček 1986, Altringham 1996, Kunz & Fenton 2003, Crichton & Krutzch 2000, McCracken & Wilkinson 2000).

V této práci, jež je literární rešerší, se budu zabývat diverzitou párovacích systémů, potravních a úkrytových strategií letounů, jejich fyziologickými a behaviorálními adaptacemi spojenými s rozmnožováním a energetickou bilancí včetně limitů distribuce letounů. Dále se zaměřím na problematiku ekologických a etologických aspektů života netopýrů rodu *Myotis* se zaměřením na modelový druh netopýr velký (*Myotis myotis*, Borkahusen 1797).

1. Párovací systémy letounů

Je nesnadné kategorizovat jednotlivé principy párování, protože nikdy všechny případy nespádají do stanovených kategorií. Přesto lze ve velmi různorodém tématu párovacích systémů najít některé obecnosti v závislosti na stabilitě jednotlivých systémů a složení pohlaví netopýrů v párovacích skupinách. Pro přehlednost budu vycházet ze standardní kategorizace (Altringham 1996, McCracken & Wilkinson 2000).

1.1 Polygamní seskupení

Podobně jako u ostatních savců převládá u letounů polygynní systém páření (Clutton-Brock 1989). Polygynie může být sukcesivní, kdy je samec postupně navštěvován různým počtem samic nebo simultánní, kdy samec koexistuje se samicemi najednou a vytváří tak dočasný harém (McCracken & Wilkinson 2000). Za obecný systém páření je u netopýrů považována *resource-defence polygyny* (Lundberg 1989). U *roost-defence polygyny* je obhajovaným zdrojem je úkryt a přilehlé teritorium odpovídající kvalitě dostupných zdrojů potravy a příslušného samce (Altringham 1996). Klasickým příkladem je *Pipistrellus pipistrellus/pygmaeus*. Samci obhajují od června teritoria, zatímco samice jsou v mateřských koloniích. Páření probíhá od srpna do září, přičemž až 93% samců zůstává celé léto ve stejném úkrytu, kde jsou navštěvováni samicemi (Gerrel-Lundberg & Gerell 1994).

V tropických oblastech je velmi časté harémové uspořádání (*harem-defence polygyny*), při kterém se jeden samec preferenčně páří s harémovými samicemi (Crichton & Krutzsch 2000). Samec si teritorium a harémové samice intenzivně mnohokrát za den značí výměšky z pachových žláz a močením. Podrobně studovaným druhem s tímto uspořádáním je neotropický druh *Phyllostomus hastatus* tvořící skupiny samic do třiceti jedinců s vysokou stabilitou (McCracken 1977, McCracken & Bradbury 1981, Porter & Wilkinson 2001, Santos et al. 2003). Samice označené v harému jsou obvykle jedné věkové kohorty a v harému spolu mohou zůstat pohromadě i přes 10 let (McCracken & Wilkinson 2000). Studie paternity ukázaly až 90% paternitu u mláďat ze strany harémového samce (McWilliam 1987). Podobně vypadá i systém u druhu *Artibeus jamaicensis*, kde je ale kompozice samic v harému variabilní, protože jednotlivé samice se pohybují mezi jinými harémy (Kunz et al. 1983).

Přestože samice v průběhu sezóny přeletují mezi jednotlivými skupinami, většinou jsou při páření a porodech nacházeny se stejným samcem (Ortega & Arita 1999, Ortega et al. 2003).

Dalším typem pářících uspořádání jsou sezónní seskupení složená z více samců a samic, u nichž páření probíhá v jednom úkrytu tzv. *swarming site*, kde si jednotliví samci vymezují mikroteritoria (Clutton–Brock 1989, McCracken & Wilkinson 2000, Crichton & Krutzsch 2000). Mezi typické druhy s tímto typem patří např. *Myotis myotis* a *Tadarida brasiliensis* (Zahn & Dippel 1997, Keeley et al. 2004). U druhu *T. brasiliensis* probíhá páření buď krátce před započítím vlastní migrace nebo v průběhu migrace využíváním různých úkrytů (McCracken et al. 1994). Při vymezování teritorií se k sobě samci chovají agresivně, intenzivně vokalizují a používají pachové značky (Lollar 1995). U samců se uplatňují dvě kopulační strategie. Prvním způsobem je agresivní vytržení samice samcem ze skupiny a znehybnění a následná kopulace, při které samec intenzivně vokalizuje. Při druhé strategii se samec opatrně pohybuje ve skupině samic a nenápadně vždy s nějakou kopuluje bez vokalizace a bez nápadné reakce samice. Obě pohlaví se přitom páří vícekrát promiskuitně a jeden samec může využívat obě kopulační strategie (Nicklaus & Keeley pers.obs in McCracken & Wilkinson 2000, Krutzsch et al. 2002)

Podobný systém, ale s celoročním trváním seskupení více samců a samic je spojován s upírem *Desmodus rotundus* (Wilkinson 1985a). Samci mezi sebou bojují o nejvyšší možné místo v úkrytu, kde visí samice, a právě nejvýše sídlící samci mají největší reprodukční úspěch. Sdružení samic v úkrytu je stabilní, zatímco samci se mezi skupinami v úkrytech pohybují častěji a juvenilové se rozlétají do okolí (Wilkinson 1985b).

U některých druhů (např. *Myotis lucifugus*, *Plecotus auritus*) je rovněž předpokládáno promiskuitní páření (Wai-Ping & Fenton 1988, Burland 1998, Burland et al. 2001). U jiných letounů, typicky např. *Hypsignathus monstrosus* a *Epomophorus wahlbergi*, bylo zdokumentováno lekové chování, kdy se samci koncentrují na jedno místo, vábí samice hlasitě kovovově znějícím hlasem a samice si následně vybírá samce (Bradbury 1977).

1.2 Ostatní párovací systémy

Monogamie je v celém řádu vzácným fenoménem. Skutečná monogamie je obecně uznávaná pouze u druhu *Vampyrum spectrum*. Dospělí jedinci formují dlouhotrvající páry (více jak rok), jež mají společný úkryt v dutém stromě, v kterém s nimi zůstávají též juvenilní jedinci i po dosažení vzletnosti (Vehrencamp et al. 1977).

2. Úkrytové strategie

Úkrytové strategie netopýrů jsou velmi diverzifikované a zahrnují úkryty stromové, štěrbinové, jeskynní a synantropní permanentního i dočasného charakteru (Horáček 1986, Hill & Smith 1985). Stromové druhy (např. *Myotis daubentonii*, *Nyctalus noctula*) obývají dutiny v kmenech, úkryty pod kůrou, některé druhy visí pod větvemi v hustém listoví a jiné druhy si úkryty dokonce staví (Kunz & Fenton 2003). Pokud jsou stromové dutiny dostatečně rozsáhlé, mohou být využívány i jako hibernační úkryt přes zimu. Štěrbínové druhy (např. *Pipistrellus pygmaeus/pipistrellus*, *Pipistrellus nathusii*, *Myotis brandtii*) využívají spáry, okenice, trámové, střešní tašky aj. a jeskynní druhy (např. *Myotis myotis*, *Rhinolophus ferrumequinum*) dómy, štoly, půdy budov, prostory pod střechou, sklepy aj., přičemž synantropní úkryty osídluje většinou v letním období a podzemní prostory využívají k hibernaci. Mohou však zůstat v jeskynních celoročně (Altringham 1996). Také úkrytová fidelita netopýrů je velmi variabilní a závisí na typu úkrytu a momentální sociální organizaci (Bradbury 1977, Lewis 1995, McCracken & Wilkinson 2000). Vysokou fidelitu většinou vykazují samice v letních koloniích a samci ve svých úkrytech v období páření (Zahn 1999, Rossiter et al. 2005, Kapfer et al. 2008). Obecně nižší fidelitu mají stromové druhy a druhy využívající dočasné úkryty (Fenton 1993, Audet 1990), ačkoliv některé práce dokumentují pravidelné využívání stromových úkrytů i přes 10 let (Lučan & Hanák & Horáček 2009). Některé druhy vykazují vysokou míru fidelity k jednomu místu, kde střídají několik úkrytů (Kronwitter 1988, Rieger 1996, Kurta et al. 1996, Callahan et al. 1997). Výhody fidelity spočívají v dobré znalosti kvalitních úkrytů a udržování sociálních kontaktů mezi jedinci, naopak labilita ve využívání úkrytů může snižovat riziko predace (Fenton 1983), parazitace (Fleming 1988, Dick & Patterson 2006, Patterson & Dick & Dittmar 2007, Reckardt & Kerth 2007, Bartonička 2008), inbreedingu (Pusey 1987, Kerth et al. 2002), vnitrodruhové kompetice (Greenwood 1980) a disturbance (Thomas 1995). Je pozoruhodné, že naopak změny ve využívání úkrytů spojené s velkou vzdáleností loviště nebyly potvrzeny (Wilkinson 1985a, Lewis 1993, Kurta et al. 1996, O'Donnel 2001, Lumsden et al. 2002).

3. Potravní a lovecké strategie

Kosmopolitní rozšíření letounů znamenalo obsazení velkého množství nik a výraznou diverzifikaci využívaných potravních strategií (Kunz & Fenton 2003). V temperátním pásmu se vyskytuje především insektivorie a ojediněle piscivorie, zatímco v tropech se dále objevuje frugivorie, nektarivorie, palynovorie, karnivorie, omnivorie, a sanguivorie. Hmyz je nejrozšířenějším typem potravy netopýrů a v souvislosti s jeho získáváním využívají netopýři dvě základní lovecké techniky – vzdušný lov (*aerial mode*) a lov sběrem z povrchů listoví, země a vody (*gleaning mode*) (Schnitzler & Kalko 1998). Vzdušný lov může mít podobu rychlých letů v otevřeném prostoru mimo vegetaci (*fast hawking*, např. *Molossidae*, *Emballonuridae*, *Vespertilionidae*), pomalých letů na kraji nebo uvnitř vegetace (*slow hawking*) nebo strategie *sit and wait* (*flycatching*), při níž netopýr loví prolétávající hmyz z místa, kam se po chycení vrací (např. *Rhinolophidae*, *Hipposideridae*) (Norberg & Rayner 1987, Schnitzler & Kalko 1998, Jones & Rayner 1989). Rychlí vzdušní lovci mají dlouhá, úzká křídla, krátké boltce a krátké zadní končetiny, zatímco pomalí manévrující lovci mají krátká, široká křídla a velké boltce (Fenton & Bogdanowicz 2002, Gaisler 1952).

Netopýři sbírající potravu z povrchů využívají sběr z vodní hladiny (např. podrod *Leuconoe* z čeledi *Vespertilionidae*) za pomoci dlouhých zadních končetin nebo uropatagia, dále sběr z vegetace (*gleaning*), (např. rod *Plecotus*) nebo přímo z povrchu země (*ground-gleaning*), (např. někteří zástupci z rodu *Myotis*) (Norberg & Rayner 1987, Schnitzler & Kalko 1998, Jones et al. 1993, Jones & Rayner 1991.) Často se u netopýrů objevuje kombinace loveckých technik, např. *Myotis daubentonii* loví sběrem z vodní hladiny, ale i vzdušným lovem (Jones & Rayner 1988).

4. Fyziologie a behaviorální adaptace netopýrů

Dlouhodobá balance v energetických výdajích je nezbytná pro všechny savce. U velkých savců, kteří mají obvykle větší tukové zásoby, mohou několikadenní výkyvy v příjmu potravy být nevýznamné (McNab 1980). Rozměrově malí netopýři mají tukové zásoby velmi omezené v porovnání s denními výdaji, jež jsou ovlivněny vysokými energetickými nároky spojenými se schopností letu (Kunz 1982).

Významným faktorem ovlivňujícím energetické výdaje je klimatický pás, který netopýr obývá. V tropickém pásmu i v temperátních oblastech se klíčovým mechanismem k řešení teplotních problémů stala schopnost heterotermie (Horáček 1986, Hill & Smith 1985, McNab 1969). Tropické oblasti mají kromě aridních oblastí, kde se mohou vyskytovat příliš vysoké teploty, minimální tepelné nároky. Netopýři v aridních oblastech využívají estivaci nejen jako mechanismus k přečkání nedostatku potravy, ale i k snížení rizika dehydratace, protože v denních úkrytech většinou nemají přístup k vodě a ochlazování formou evaporace vede k porušení vodní bilance a dehydrataci (McNab 1969). V temperátních oblastech světa musí netopýři čelit teplotám pod bodem mrazu a s tím spojeným radikálním nedostatkem potravy. Upadání do hibernace je zásadním behaviorálním mechanismem umožňujícím přečkání zimního období v takových podmínkách využívaným většinou netopýrů. Některé druhy také migrují do jižněji položených zimovišť (Altringham 1996).

4.1 Faktory určující energetické výdaje u netopýrů

Tělesná hmotnost a vliv potravy

Tělesná hmotnost je důležitým mechanismem určující energetické výdaje nejen u netopýrů a vysvětluje 60% celkové variability. Ovlivňuje schopnost druhu udržovat tělesnou teplotu nezávisle na teplotě okolní. Menší druhy jsou logicky více ovlivňovány okolními teplotami než ty větší, což může limitovat distribuci menších taxonů do teplotně stabilnějších prostředí (McNab 1969). Pokusy prováděnými na nastavování metabolismu v závislosti na tělesné hmotnosti u endotermů bylo zjištěno, že velká část malých savců nekopíruje tzv. Kleiberovu křivku (Kleiber 1932), ale sleduje jinou, tzv. hraniční křivku, vymezující minimální hladinu podmínek pro efektivní užívání endotermie. Může se tak stát, že netopýři

nacházející se sice nad Kleiberovou křivkou musejí přesto upadat do torporu, ačkoliv by podle Kleiberovy definice měly být schopni udržovat permanentní endotermii. Pro netopýry je proto lepší sledovat hraniční křivku (McNab 1982). Pokud se dostane daný druh pod hraniční křivku, což je případ všech insektivorních druhů netopýrů, musí nevyhnutelně využívat torporu. Malé frugivorní a nektarivorní druhy také leží pod touto hraniční křivkou, zatímco větší frugivorní a karnivorní druhy se nacházejí už za limitem hraniční křivky a nemusí tak do torporu upadat (Mc Nab 1982).

Velkou část zbylé variability vysvětluje různá potravní specializace ovlivňující teplotní regulaci skrz energii v ní obsaženou (McNab 1969). Druhy živící se nektarem, ovocem a karnivorní druhy mají tendenci mít vyšší metabolismus než druhy hmyzožravé, a v důsledku toho mají stejně vážící insektivorní druhy průměrně nižší tělesnou teplotu než druhy nektari/frugivorní (Kunz 1982). Hladina metabolismu určitého typu potravní strategie není ovlivněna taxonomickou příslušností, to znamená, že insektivorní druhy z různých čeledí mají podobný metabolismus nehledě na jejich taxonomickou příslušnost (McNab 1980b).

Termální konduktivita

Termální konduktivita je důležitý faktor při nastavování energetických výdajů, jelikož ovlivňuje přechod energie ve formě tepla z těla živočicha do okolního prostředí. Tepelný tok je určován rozdílem, mezi tělesnou a okolní teplotou, izolační bariérou ve formě srsti a velikostí plochy, skrz niž teplo uniká (Speakman & Thomas 2003). U většiny netopýrů dosahuje termální konduktivita standardních hodnot reflektujících jejich velikost (McNab 1980a). Díky malým tělesným rozměrům nemohou netopýři při normální hodnotě metabolismu snižovat výrazně teplotu na povrchu těla a tím redukovat přechod tepla z těla do okolí jako to činí větší savci (McNab 1980b). Využívání denního torporu ovšem toto snížení a následnou redukci úniku tepla skrze snížení termální konduktivity umožňuje. Schopnost izolace je větší u soliterních stromových druhů než u druhů jeskynních, jejichž nižší izolační schopnost může být kompenzována většími gregarickými uspořádáními (Shump & Shump 1980).

4.2 Ekologická role energetiky u netopýrů

Výhody heterotermie

Endotermie je energeticky značně náročná strategie a její nároky se s zmenšující se velikostí těla ještě zvyšují (Kleiber 1932, Tracy 1977, McNab 1980b). Protože většina temperáních druhů jsou druhy malé, stala se pro ně endotermie neudržitelná. Heterotermie je tak adaptabilní strategií umožňující přežití v mírném klimatickém pásmu (Horáček 1986, Hill & Smith 1985, Altringham 1996, Kunz & Fenton 2003). Velké rozměry jsou výhodné, neboť poskytují určitou možnost tolerance hladovění, protože s rostoucí tělesnou hmotností se tukové zásoby zvyšují rychleji, než jsou spotřebovávány (McNab 1980b). Čas, po který je hladovění tolerováno, je totiž úměrný množství tukových zásob dělených rychlostí, jež jsou tyto zásoby spotřebovávány k udržení tělesné teploty (McNab 1980b). Netopýři jsou limitováni ve velikosti svojí potravou, a tudíž zvyšovat tělesné rozměry nemohou (Kunz 1982). Tolerance k hladovění je zvyšována snižováním tělesné teploty formou torporu a hibernace, což zpomaluje spotřebovávání tukových zásob (McNab 1982). S rostoucí úrovní metabolismu nezávisle na velikosti klesá délka života (Begon et al. 1997). Temperátní druhy netopýrů mají nízký metabolismus a úroveň termoregulace. Díky využívání hibernace a torporu mají výrazně větší maximální délku života než stejně hmotní zástupci z řádu *Eulipotyphla* (Speakman & Thomas 1982, Wilkinson & South 2002, South & Wilkinson 2010).

Energetické výdaje v závislosti na zeměpisné šířce

Přestože tropické oblasti jsou víceméně teplotně vyrovnané po celý rok, určité sezónní projevy v proporcí množství srážek a s tím související dostupností různého typu potravy se v tropech vyskytují také, a proto načasování reprodukce je důležité i zde (Begon et al. 1997). V tropech se tedy nevyskytují jen polyestrické, většinou frugivorní druhy, které mají porody načasovány do dvou období nejvyšší produkce velkých a malých plodů (Humphrey & Bonaccorso 1979), ale i sezónně monoestrické, převážně hmyzožravé druhy netopýrů (Crichton & Krutzsch 2000). Celoroční dobu vhodnou pro rozmnožování neomezenou sezónní dostupností potravy ovšem skýtá sanguivorie (Fleming et al. 1972, McNab 1980b). Omezení v dostupnosti potravy způsobují u některých druhů (např. *Phyllostomidae*) sezónní

přechod z insektivorie na frugivorii nebo z nektarivorie na palynovorii (Fleming et al. 1972). Jinou adaptací na nedostatek potravy, uplatňující se hlavně v temperátních oblastech, je snížení metabolismu (hibernace/estivace) nebo migrace do teplejších oblastí s vhodnými úkryty, např. *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus* (Hutterer et al. 2005). Druhy migrující mají zpravidla dlouhá a úzká křídla, což sice zvyšuje minimální energetické nároky na let, ale v globálním měřítku snižuje celkové energetické nároky při delších přeletech (Norberg & Rayner 1987, Norberg 1989).

Hibernace

Hibernace je dlouhodobý stav, při kterém jsou netopýři fyziologicky inaktivní, mají omezený průtok krve v křídelních blánách a jejich tělesná teplota se snižuje skoro na úroveň okolní teploty (McNab 1980a, Hill & Smith 1985, Horáček 1986, Kunz & Fenton 2003). Rozdíl teplot mezi tělem netopýra a okolím může být při hibernaci jen 2°C, narozdíl od torporu, jež je krátkodobým stavem strnulosti a teplota netopýra při něm většinou neklesá pod 10°C (McNab 1982, Dietz & Kalko 2006). Rozdíl teplot je nejmenší při hluboké hibernaci, naopak bývá větší v počáteční a pozdní fázi hibernace (Pagels 1975). Nejdůležitějšími faktory určujícími aktivitu netopýrů během hibernace jsou teplota prostředí, velikost netopýra, fáze hibernace a solitérnost nebo formování klastrů. Délka hibernace závisí na okolní teplotě a velikosti netopýra a je každý rok jiná (Daan 1973). Přestože snížení teploty těla netopýrů k hladině termoneutrality výrazně redukuje jejich energetické výdaje, je několikaměsíční období hibernace energeticky náročné (Kunz 1982). Jako zdroj energie využívají netopýři, podobně jako ostatní hibernující savci, tukové zásoby vytvořené během krátkého období na konci léta. Např. u nearktického druhu *Myotis thysanodes* byl zdokumentován přírůstek tukové hmoty z 0,2 g na 2,1 g jen za 11 dní (Ewing et al. 1970). Schopnost tak výrazné akumulace tuku v krátkém časovém období je založena na velmi rychlém přechodu po získání potravy do chladných jeskyní, což náhle snižuje metabolismus netopýra a většina energie ze získané potravy je tak přetvořena v tukovou hmotu (Krzanowski 1960, 1961). V teplejších oblastech navíc během přívnětivých podmínek může probíhat lov potravy i v zimě, což snižuje vyčerpávání tukových zásob (Thomas 1995, Humphries et al. 2002). Formování klastrů vede k vyšší tělesné teplotě jedinců a proto klastrové druhy raději hibernují v chladnějších jeskyních (Ransome 1990). Probouzení během hibernace zapříčiňuje oteplení nebo ochlazení okolního vzduchu, nutnost doplnění vody nebo sběr potravy (Hill & Smith 1985, Speakman

& Racey 1989), ale také páření (např. *Myotis daubentonii*, Encarnacao et al. 2006, Kokurewicz 2004). Zvýšení metabolismu na standartní úroveň je energeticky velmi náročný proces, což bylo kvantitativně zdokumentováno např. u *M. lucifugus*, který při několikahodinovém probuzení spotřeboval 108 mg tuku, což při energetických nárocích hibernace vystačí na 67 dní (Thomas 1995).

Energetické výdaje v letním období

Mnoho druhů netopýrů využívá během léta odlišné úkryty od těch, v nichž zimují (Kunz 1982, Kunz & Fenton 2003). Samci jsou soliterní, zatímco samice tvoří mateřské kolonie, v nichž se rodí mláďata a v nichž zůstávají až do samostatnosti mláďat (Hill & Smith 1985). Délka březosti a postnatálního vývoje je u netopýrů důsledkem vztahů mezi velikostí, úrovní metabolismu a tělesné teploty (Crichton & Kruttsch 2000). Protože většina temperátních insektivorních druhů není schopna výrazné termoregulace alespoň na úrovni samostatného jedince (McNab 1969), zakládají samice mateřské kolonie v místech s vyšší teplotou, nejčastěji na půdách kostelů, zámků, v trámův větších budov apod. Experimentálně byla tak u samic *Pipistrellus pipistrellus* zdokumentována kratší doba březosti a postnatálního vývoje při vyšších okolních teplotách a naopak delší při teplotách nižších (Racey 1973). Pro samice je zásadní krátká doba březosti stejně jako krátká doba postnatálního vývoje, protože období výskytu adekvátního množství potravy je krátké (Altringham 1996). Navíc mláďata musí být nejen plně vyvinuta, ale také schopna získat dost potravy k vytvoření dostatečného množství tukových zásob k přežití období první hibernace (Crichton & Kruttsch 2000). U *Rhinolophus ferrumequinum* byla doložena vyšší úmrtnost u později narozených mláďat, jež nebyla schopna získat dostatečné množství tukových zásob (Ransome 1990). Proto je pro samice v reprodukčním období výhodné zdržovat se v teplejších úkrytech, v kterých se minimum energie spotřebovává na bazální metabolismus a je možné tvořit co nejefektivněji tukové zásoby (McNab 1982). Selektce teplotně ideálních úkrytů dovoluje co nejčasnější vznik nezávislosti mláďat na rodičích, což umožňuje oběma věkovým kohortám připravit se na období hibernace (Tuttle 1975, Dietz & Kalko 2006).

5. Limity distribuce netopýrů

Distribuci živočichů nejvíce ovlivňují fyzické podmínky stanoviště, dostupnost dostatečného množství potravy, výskyt letních úkrytů a zimních úkrytů umožňujících bezpečnou hibernaci.

Teplotní limitace se u temperátních druhů projevuje přechodem do synantropních úkrytů, protože původní jeskynní systémy jsou příliš chladné pro mateřské kolonie a odchov mláďat. V jižní Evropě proto některé druhy (např. *Miniopterus schreibersii*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis myotis*, *Myotis emarginatus*) tvoří mateřské kolonie v jeskynních systémech, jelikož jsou dostatečně teplé, ačkoliv ve střední Evropě jsou tyto druhy synantropní (Mitchell-Jones et al. 1999, 2007, Anděra & Horáček 2005, Flaquer et al. 2008). Nejsevernější areály mají *Myotis lucifugus* v severní Americe a *Eptesicus nilssonii* v Eurasii (Fenton 1970, McNab 1982). Některé druhy netopýrů s velkými areály mohou vykazovat v závislosti na rozdílných teplotních podmínkách lokální diferenciace ve využívání úkrytů. Např. netopýr *Eptesicus fuscus* hibernuje v klastrech v jeskynních a budovách v celém svém areálu až po oblast Kentucky. Jižně od Kentucky zimuje ve stromových úkrytech ve větvích a v dutých stromech, což je pravděpodobně adaptace na příliš teplé jeskyně v jižním temperátním pásmu, jež nedovolují účinnou hibernaci (McNab 1982).

U temperátních druhů *Plecotus auritus* a *Myotis daubentonii* bylo prokázáno větší procento samců v mateřských koloniích ve vyšších polohách, což může naznačovat, že zhoršující se teplotní podmínky s rostoucím výškovým gradientem, mohou netopýři řešit tendencí ke klastrování omezující tak nároky termoregulace (Entwistle et al. 1996, Lučan 2001).

Proniknutí tropických druhů za hranice temperátních oblastí je záležitostí především netopýrů insektivorních. Frugivorní druhy nenacházejí v temperátu dost potravy. Krvežravé druhy by sice neměly být limitovány nedostatkem potravy v temperátních oblastech, přesto se však s nimi v temperátu nesetkáme, jelikož nejsou schopny získat takové množství krve, aby si udržely stálou tělesnou teplotu (McNab 1973). Největší průnik tropických netopýrů do temperátních oblastí představuje insektivorní čeleď *Molossidae* v severní Americe (Henshaw 1972). V Eurasii do temperátních oblastí proniká čeleď *Rhinolophidae* (Hill & Smith 1985). Potravní omezení jsou podobná pro altitudiální hranice jako pro hranice latitudiální. Mnoho tropických druhů v Amazonii je na západní hranici areálu limitováno vrcholy And. Ze 101 druhů nalezených ve východním Peru pouze 15 zasahuje nad hranici 2000 m (Tuttle 1970).

6. Souhrnná charakteristika rodu *Myotis*

Rod *Myotis* tvoří velmi malé druhy vážící 2 – 4 g jako jsou například v Evropě nedávno rozlišený druh *M. alcathoe* a asijský *M. siligorensis* až velké druhy vážící 20-45 g, přičemž největším druhem v celém rodu je *M. myotis* (Nowak 1999). Morfologicky zahrnuje rod *Myotis* nepříliš specializované formy, což umožnilo velké rozšíření rodu (Horáček 1986). To je s výjimkou polárních oblastí kosmopolitní a zahrnuje také ostrovy a takřka všechny druhy biotopů od horských tropických deštných lesů až po polopuštní křovinaté oblasti (Bradbury & Davis 1969). Vůbec nejvíce na sever do subarktických oblastí pronikl severoamerický druh *M. lucifugus* (Fenton 1972).

V současnosti rod *Myotis* zahrnuje 87 druhů členěných do 6 podrodů, jimiž jsou podrody *Myotis*, *Isotus*, *Selysius*, *Chrysopteron*, *Leuconoe* a *Pisonyx* (Nowak 1999). Netopýři rodu *Myotis* jsou většinou hnědě zbarvení a spodní část těla mají světlou, jen několik tropických druhů je kontrastněji oranžově zbarveno (Hill & Smith 1985). Počet chromozomů je $2n = 44$ u naprosté většiny druhů (Bickham et al. 2004).

Zástupci rodu *Myotis* využívají stromové dutiny (např. *M. daubentoni*, *M. bechsteini*, *M. dasycneme*), štěrbinové úkryty (např. *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. nattereri*), jeskyně a štoly, (např. *M. myotis*, *M. blythii*, *M. emarginatus*), případně dálniční mosty (např. *M. velifer*, *M. myotis*, *M. austroriparius*, *M. grisescens*, *M. sodalis*, *M. lucifugus*, *M. yumanensis*) a některé druhy tvořící si vlastní „stanové“ úkryty (*M. bocagei*, *M. mystacinus*). Tendence k synantropnímu chování je záležitostí střední Evropy, kde jeskynní úkryty nejsou mikroklimaticky vhodné pro zakládání mateřských kolonií. Naopak v submediteránních a mediteránních oblastech zakládají netopýři letní kolonie v jeskynních systémech, protože už jsou dostatečně teplotně přijatelné. Hrubou hranicí oddělující přechod z jeskynních systémů do synantropních stanovišť se zdá být hranice středověké Římské říše (Horáček et al. 2000). Téměř všichni zástupci rodu *Myotis* vyžadují pro zimování vyrovnané nízké teploty a vysokou vlhkost a hibernují proto v jeskynních systémech, kde jsou zavěšeni volně v prostoru nebo ukryti v štěrbinách (Nowak 1999). Někteří zástupci z rodu *Myotis* podnikají sezónní přesuny mezi mateřskými koloniemi a místy, kde hibernují, ale tyto nemají charakter dálkových migračních přeletů (Gaisler et al. 2003). Delší přesuny prokázány u druhu *M. lucifugus* souvisejí s přesunem ze severně položených lokalit, které neskýtají teplotně vhodné hibernační úkryty na jižněji položená zimoviště (Davis & Hitchcock 1965). Podobné přesuny

byly zaznamenány také u *M. myotis*, *M. dasycneme*, *M. velifer*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. blythii* (Fleming & Eby 2003).

Fidelita je u rodu *Myotis* různá v závislosti na pohlaví a fázi temperátního cyklu. U většiny druhů rodu je vysoká u samic, jež používají úkryty mateřských kolonií opakovaně po více let (Bradbury 1977, Evans et al. 1998, Zahn 1999). K snížení úrovně fidelity k úkrytům může docházet po odstavení mláďat, jak bylo zdokumentováno u *M. emarginatus* a *M. bechsteini* (Krull et al. 1991, Kerth et al. 2002b). Samci vykazují zvýšenou míru fidelity k jednomu úkrytu v době páření, kdy jsou navštěvováni samicemi, jinak v průběhu roku využívají různé množství alternativních úkrytů (Reeder 2004, Zahn 1999).

Hlavní potravní strategií u netopýrů rodu *Myotis* je insektivorie. U několika zástupců byla zjištěna též piscivorie (Bogdanowicz 1994, Altenbach 1989, Robson 1984). V souvislosti s typem kořisti a potravního biotopu využívá rod *Myotis* několik loveckých strategií, a sice lov typu ve velkých výškách (*M. evotis*, *M. bechsteini*,) nebo sběr z povrchů, při kterém se netopýr pohybuje ve stromovém patře a sbírá kořist z vegetace, vody nebo loví v blízkém okolí (*M. daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. emarginatus*, *M. nattereri*). Některé druhy s úspěchem využívají lov v synantropním prostředí a loví v okolí lamp nebo u vyhřátých budov, ke kterým se stahuje hmyz (Bihari 2004, Horáček D. 2002, 2004, Simon et al.). Specifickou potravní strategií některých zástupců rodu *Myotis* je sběr potravy přímo ze země. Zástupci z rodu *Myotis* využívající tuto strategii (např. *M. myotis*, *M. blythii*), jsou specializováni na sběr brouků z čeledi *Carabidae* (Arlettaz 1996, Arlettaz 1997). Využívání příslušné strategie definuje určité morfologické rozdíly, a proto rod *Myotis* obsahuje netopýry s dlouhými úzkými křídly specializované na rychlý lov ve výškách, netopýry s krátkými širokými křídly vhodnými pro manévrování ve vegetačním krytu a druhy, jež jsou v uvedených znacích intermediární a jsou schopné využívat obě strategie (Fenton & Bogdanowicz 2002).

Podle klimatického pásma, v němž se vyskytují, jsou zástupci rodu *Myotis* polyestriční (tropické oblasti) nebo monoestriční (temperátní oblasti) (Nowak 1999). Většinou mají jediné mládě, pouze u *M. austroriparia* byla v 90% sledovaných vrhů porozena dvě mláďata (Bradbury & Davis 1969). Netopýři rodu *Myotis* jsou velmi společenští a velikost mateřských kolonií se pohybuje podle závislosti na typu využívaného úkrytu od přibližně dvaceti jedinců u druhu *M. bechsteini* (Kerth et al. 2002) po tisícové kolonie u *M. myotis* (Anděra & Horáček 2005). Samci jsou obvykle solitérní, mohou se však vyjimečně vyskytovat v mateřských koloniích (Horáček 1976, Zahn & Dippel 1997, Zahn 1999).

Rod *Myotis* využívá akustické a pachové komunikace. Echolokační signály jsou u všech netopýrů rodu *Myotis* širokospektrální frekvenčně modulované a frekvence a délka signálu odpovídá danému potravnímu biotopu (Skiba 2003). Frekvenční rozsah může být značně široký, např. počáteční frekvence signálu u druhů *M. auricolus* a *M. septentrionalis* je 150 kHz a konečná frekvence 45 kHz (Hill & Smith 1985) (Obr. 1). Experimenty zkoumající vzdálenost, na kterou jsou netopýři schopni detekovat kořist, ukázaly, že druhy *M. lucifugus* a *M. keeni* uměly rozlišit drobný dvoukřídle hmyz (*Drosophila* sp.) na vzdálenost 0,5 m (Fenton & Bell 1981, Hill & Smith 1985). Spektrum vokalizačních signálů je rozsáhlé a zahrnuje různé typy hlasů používané ve specifických situacích k vábení samic, obhajování teritorií a míst v kolonii, k přímé komunikaci mezi matkou a potomkem, poznávání jedinců v kolonii, aj. (Barclay et al. 1979, Zahn & Dippel 1997, Siemers & Kerth 2006, Jones 2008) (Obr. 2). Samci využívají k ohraničování svých teritorií otírání výměšků z pachových žláz o stěny úkrytu (Horáček, pers. comm.).

Průměrný věk netopýrů z rodu *Myotis* je odhadován na 7 let, nicméně výsledky kroužkování ukazují, že některá zvířata se mohou dožít i přes 30 let (Keen & Hitchcock 1980). Rekordní zaznamenaný věk u druhu *M. myotis* (33 let) pochází z ČR (Gaisler et al. 2003). U druhu *M. brandtii* je rekordní věk dokonce 41 let (Podlutzky et al. 2005).

V souvislosti s rodem *Myotis* je spojována také recentní záležitost výskytu *White Nose Syndrome* (Puechmaille et al. 2010). Jedná se o infekci způsobenou plísní *Geomyces destructans*, která ve Spojených státech způsobila masový úhyn u *M. lucifugus* (Blehert et al. 2009). Mezi pozitivně diagnostikované druhy v ČR patří také zástupci rodu *Myotis*, hlavně *M. myotis*, ojediněle *M. mystacinus*, *M. bechsteinii* a *M. nattereri* (Martínková et al., in press)

7. Eko-etologické aspekty rozmnožování netopýra velkého (*Myotis myotis*, Borkhausen, 1797)

Netopýr velký (*Myotis myotis*, Borkhausen 1797) (Obr. 3) patří do vlastního podrodu *Myotis*, který celkem zahrnuje 15 druhů a je považován za nejodvozenější v rámci celého rodu (Nowak 1999). V popisu eko- etologických aspektů *M. myotis* se zaměřím na srovnávání tohoto druhu s dalšími členy podrodu *Myotis*, zejména na porovnání s kryptickým netopýrem východním (*M. blythii/oxygnathus*).

Kvůli dobré dostupnosti úkrytů početných letních kolonií a hibernačních úkrytů, je pochopitelné, že se *M. myotis* stal hlavní objektem výzkumu vědců.

7.1 Popis a taxonomický statut druhu

Netopýr velký (*Myotis myotis*, Borkhausen, 1797) s průměrnou hmotností 16-40 g a délkou předloktí 56-67 mm, je jedním z největších druhů z netopýrů vyskytujících se na území České Republiky (Anděra & Horáček 2005). V roce 1978 byly rozlišeny dva poddruhy *M. myotis myotis* a *M. myotis macrocephalicus*, přičemž populace z Evropy a turecké populace náleží do poddruhu *myotis*, zatímco populace izolované v Libanonu a Sýrii spadají do poddruhu *macrocephalicus* (Corbet 1978). Někteří autoři ovšem upozorňují, že izolované sýrijské a libanonské populace mohou ve skutečnosti zasluhovat kategorii vlastního druhu vzniklého alopatrickou speciací (Ruedi et al. 1990, Harrison & Bates 1991). Poté co některé populace z Maroka původně popisované jako *M. blythii punicus* byly přearženy do druhu *M. myotis* (Arlettaz 1995, Benda & Horáček 1995), byl tak rozlišen třetí poddruh *M. myotis punicus*. Nicméně molekulární studie ukázaly, že se jedná o vlastní druh *M. punicus* geneticky dobře odlišitelný od *M. myotis* (Castella et al. 1999). Je zřejmé, že taxonomická nejednoznačnost u velkých afrických zástupců rodu *Myotis* není ještě dokonale vyřešena a lze očekávat další změny v systematických kategoriích.

Naopak dobře vyřešenou otázkou se zdá být odlišení *M. myotis* od tradičně s ním spojovaného kryptického druhu *M. blythii/oxygnathus*. *Myotis blythii* byl původně popsán jako orientální druh a nebyl v 19. století vůbec zmiňován evropskými autory (Horáček et al. 2000). V roce 1951 byl pak původně druh popsán jako *Vespertilio oxygnathus* přearžen jako poddruh právě k *M. blythii* (Ellerman & Morrison-Scott 1951), což bylo podpořeno i dalšími

autory (Topál 1971). Později byly odlišeny celkem 4 poddruhy *M. blythii*: evropský *M. blythii oxygnathus*, západoasijský *M. blythii omari*, himalájský *M. blythii blythii* a východoasijský *M. blythii ancilla* (Strelkov 1972). V dalších letech někteří autoři upozorňovaly na genetické rozdíly v rámci západopalearktických poddruhů *oxygnathus* a *omari* a tudíž na to, že by tyto poddruhy měly být kategorizovány jako vlastní druhy (Arlettaz et al. 1997, Castella et al. 1999, Castella et al. 2000). V některých recentních pracích se tak pro evropské populace *M. blythii* setkáváme s názvem *M. oxygnathus* (Bachanek 2008, Mayer et al. 2007, Hanák & Anděra 2006), zatímco další autoři používají termín *M. blythii* nebo *M. blythii oxygnathus* (Dietz & Helverson 2004, Piksa 2006, Sachanowicz et al. 2006). Protože systematika a nomenklatura je dosud nejasné, budu používat v následném popisu pro tuto dvojici jednotný název *Myotis blythii/oxygnathus*.

Hřbetní strana těla *M. myotis* je šedohnědá či světle hnědá, přičemž hlava bývá světlejší a břicho je šedobílé. Mláďata a subadulti mají hřbet sytě šedavý. Boltce jsou velké, široké, při přeložení dopředu přesahují hlavu, narozdíl od *M. blythii/oxygnathus* jež má boltce kratší a užší (Anděra & Horáček 2005). Tragus *M. myotis* je na bázi široký a obvykle má na svém vrcholu tmavou skvrnku, zatímco *M. blythii/oxygnathus* má tragus kopinatý, na bázi úzký, dosahující poloviny délky ucha (Dietz & Helverson 2004) (Obr.4.). Biometrické studie prokázaly ve většině morfometrických charakteristik včetně lebečních znaků celkovou větší velikost *M. myotis* oproti *M. blythii* (Topál & Tusnádi 1963, Strelkov 1972, Gaisler & Hanák & Klíma 1957, Benda 1994, 1996, Benda & Horáček 1995, Dietz & Helverson 2004). Parametry echolokačních signálů se u obou druhů značně překrývají. V závislosti na prostoru kde loví se počáteční frekvence pohybuje mezi 75-50 kHz a koncová 21-26 kHz. Signály se opakují 6-9 krát za sekundu. Délka signálu dosahuje v otevřených habitatech 10 ms a ve vegetaci 5 a méně. Peaková frekvence se obvykle pohybuje mezi 30-35 kHz (Skiba 2003) (Obr.5)

7.2 Výskyt a úkrytová strategie

M. myotis je rozšířen hlavně v jižní a střední Evropě (Horáček et al. 2000). Na západě zasahuje na Azory, do jižní Anglie, Francie, na Pyrenejský poloostrov, dále pak areál probíhá střední a jižní Evropou na východ, kde hranici tvoří Ukrajina, Bělorusko, Černé moře a Turecko. Vyskytuje se také na Arabském poloostrově v Sýrii, Libanonu a Izraeli a rovněž je znám z většiny středoevropských ostrovů. Chybí ve Fénoskandinávii a v Rusku. V hraničních oblastech výskytu patří *M. myotis* k vzácnějším druhům, ale jeho abundance v centrální

Evropě dosahuje nejvyšších hodnot v rámci středoevropských netopýřích druhů (Mitchell-Jones et al. 1999). Narozdíl od *M. myotis* areál kryptického *M. blythii/oxygnathus* zahrnuje především Mediterán od Portugalska a po Turecko včetně Kréty a Sicílie a dále pokračuje přes Arabský poloostrov, Irák, Afghánistán do centrální Asie a dále na východ do Mongolska a severovýchodní Číny. Ve střední a východní Evropě byl zaznamenán ve Švýcarsku, České republice, Slovensku, Ukrajině (Horáček et al. 2000) a nedávno také v Polsku (Piksa 2006).

V České Republice *M. myotis* od 80.let vykazuje nárůst populace a je také jedním z nejhojnějších druhů netopýřů s rozšířením víceméně ve všech krajích, přičemž největší abundance dosahuje ve středních, západních a východních Čechách a jižní i střední Moravě (Hanák & Anděra 2007). Optimálním prostředím je pro *M. myotis* členitá, lesnatá krajina rozsahu od nížin po pahorkatiny (200-600 m.n.m.), kde se nachází nejvíce letních kolonií, naopak oblasti s intenzivní zemědělskou činností *M. myotis* osídluje nejméně. Pro hibernaci *M. myotis* využívá jakékoliv teplotně vhodné jeskynní úkryty včetně vyšších poloh ve všech hraničních horských oblastech ČR (Bárta & Tyrner 1971, Hanák & Anděra 2007).

Naopak *M. blythii/oxygnathus* je v ČR velmi vzácným druhem (asi 30 nálezišť) nalézáným téměř výlučně v zimním období a to v jeskynních systémech Moravského, Javoříčského a Mladečského krasu. Nejbližší letní kolonie se nacházejí v panonské oblasti Rakouska, Maďarska a na Slovensku, kde se jedná vůbec o doposud nejseverněji položenou letní kolonii *M. blythii/oxygnathus* (Hanák & Anděra 2007, Uhrin et al. 2008).

Letní kolonie *M. myotis* jsou v podmínkách střední Evropy situovány vždy v synantropním prostředí nejčastěji na půdách a ve střešních prostorech zámků, kostelů, klášterů a škol (Anděra & Horáček 2005). Jediný záznam letní kolonie z jeskynních systémů ČR pochází z jeskyně Rotunda v Hranické propasti (Řehák & Baroň 2006). V Mediteránu ovšem *M. myotis* běžně využívá jeskynních systémů i pro zakládání letních kolonií a zůstává tak v jeskynních celoročně (Arlettaz et al. 1997, Castella et al. 2001, Rodrigues et al. 2003). Tento jev byl popsán u více druhů netopýřů a hrubou hranicí oddělující jeskynní a synantropní letní úkryty se zdá být hranice středověké Římské říše (Horáček et al. 2000). Zatímco v jeskynních systémech je velká kolonie výhodná díky lepšímu udržování tělesné teploty skrz sociální termoregulaci, v synantropních úkrytech není velikost kolonie tak důležitá, jelikož teploty jsou v nich dostatečně vysoké po většinu reprodukčního období (Zahn 1999).

Relativně recentním fenoménem v temperátních podmínkách nejen u *M. myotis* je osidlování dálničních mostů. Dálniční mosty jsou nejčastěji osidlovány šterbinovými a jeskynními druhy netopýřů (Keeley & Tuttle 1999). Netopýři využívají mosty jako denní i

noční úkryty poskytující teplotně vhodné podmínky a ochranu před predátory (Ferrara & Leberg 2005). Paradoxně však může být predace v mostech velmi vysoká, protože je využívají další živočichové včetně potenciálních netopýřích predátorů jako např. *Strix aluco*, *Falco tinnunculus*, *Martes foina* (Porteš, pers. obs.). V noci jsou mosty nejvíce využívány mezi 21:00 až 24:00, což souvisí s vysokou termální kapacitou mostů, jež sálají teplo akumulované přes den a mohou tak poskytnout alternativní úkryt při zhoršených klimatických podmínkách (Keeley & Tuttle 1999). Záznamy o využívání mostů *M.myotis* jako denních úkrytů v ČR pocházejí např. z dálničního mostu ve Voznici nebo z mostu u Bernartic (Horáček, pers.comm, Porteš, pers. obs.).

M. myotis i *M. blythii/oxygnathus* podnikají občasné sezónní přesuny, přičemž nejdelší záznam přeletu je 390 km u *M. myotis* a 600 km u *M. blythii/oxygnathus* (Mitchell-Jones et al. 1999).

7.3 Potravní strategie

Poměr šířky a délky křídla předurčuje *M. myotis* k relativně dobré manévrovatelnosti, což predikuje i jeho lovecké strategie (Norberg & Rayner 1987). *M. myotis* je netopýřím druhem využívajícím lov v okolí vegetace nejčastěji na ekotonech mezi lesem a mýtinami či loukami nebo tzv. *ground-gleaning*, při kterém sbírá kořist přímo z povrchu země (Schnitzler & Kalko 1998, Zahn et al. 2006). Ve střední Evropě *M. myotis* preferuje pro lov bukové lesy, nebo lesy smíšené s převahou listnatých stromů (Zahn et al. 2005). Jednotlivá loviště mají formu teritorií, která se mohou někdy okrajově překrývat, a jsou využívány většinou jedním jedincem (Andreas 2002). *M. myotis* je potravním specialistou, jehož hlavní kořisti jsou nelétaví brouci z čeledi *Carabidae*, kteří tvoří sezóně až 90% jeho potravy (Arlettaz 1996, Zahn et al. 2006). Tato potravní specializace je považována za výsledek společného působení dobré detektovatelnosti brouků z čeledi *Carabidae* a jejich vysoké abundance v biotopech, v nichž *M. myotis* často loví (Arlettaz 1995). Závislost na lesních biotopech je nižší v Mediteránních oblastech Evropy, kde je také proporce brouků z čeledi *Carabidae* v celkovém množství potravy nižší než ve střední Evropě (Pereira et al. 2002). Početnost preferované kořisti se během roku mění a sezónní dynamika ve složení potravy byla u netopýřů zaznamenána mnoha autory (Rindle & Zahn 1997, Andreas 2002, Pereira et al. 2002, Zahn et al. 2005, Pithartová 2007). *M. myotis* loví střevlíkovité brouky zejména na přelomu jara a léta a během podzimu, kdy je jejich výskyt nejvyšší (Arlettaz 1996, Pereira et

al. 2002, Zahn et al. 2005). Během dalších měsíců využívá alternativních potravních složek, nejčastěji zástupce *Lepidoptera*, *Gryllotalpidae* a *Araneae* (Bauerova 1978, Zahn et al 2006).. Zatímco *M. myotis* sbírá kořist nejčastěji přímo z holého, respektive vegetací velmi málo pokrytého, povrchu, *M. blythii/oxynathus* nejvíce sbírá kořist z povrchu s velmi nízkou hustou vegetací, jako jsou např. pokosené louky či posekané trávníky (Zahn et al. 2006, Arlettaz 1996). *M. blythii* má taktéž rozdílnou majoritní složku potravy, kterou tvoří *Tettigonnidae*. Alternativní kořisti jsou většinou chrousti a chroustci (čeleď *Scarabeidae*) a larvy *Lepidoptera* (Arlettaz 1996).

7.4 Sezónní organizace populace

Sezónní organizace populace u *M. myotis* kopíruje základní design organizace populací netopýrů mírného pásma a neodlišuje se tak výrazně od temperátního cyklu a její dynamika byla také předmětem několika prací na PřF UK (např. Horáček 1976, Holečková 1982, Weinfurtová 1996).

Jeskynní úkryty, v nichž probíhá hibernace, jsou po konci zimy nejdříve opouštěny samci, kteří se rozletují do okolí, a samice opouštějí úkryty později. Krátké období jarních přeletů tráví obě pohlaví v alternativních úkrytech v okolí, samice se však brzy usazují opět v úkrytech letních kolonií a samci ve svých soliterních úkrytech.

Obsazování úkrytů probíhá letních kolonií samicemi zhruba od poloviny dubna, přičemž v koloniích se mohou vyskytovat nejen adultní, ale i subadultní samice a dokonce také subadultní samci (Horáček 1976). Celá kolonie mění uspořádání v úkrytu podle aktuálních teplotních podmínek (Horáček 1976, Weinfurtová 1996, Holečková 1982, Šolcová-Danielková 1960, Zahn 1999, Sandel et al. 2004, Zahn et al. 2007), přičemž preferovaná teplota se u *M. myotis* nachází v rozmezí 31-34°C (Harmata 1969). Za normálních teplotních podmínek (cca 30°C) visí netopýři pod hřebenem střechy a tvoří společný klastr. Při intenzivním slunečním svitu se začnou nejvíce ohřívat střešní tažky, jež jsou v přímém kontaktu se solární radiací a jejich teplota může dosahovat i přes 40°C (Zahn 1995).

Detailně popsali pohyby kolonie při změnách teplot v kostelní věži v Německu Sandel et al. (2004). Teploty nad 40°C jsou pro netopýry už příliš vysoké, a proto se rozptylovali na menší seskupení a přesouvali na střešní trámy, jež vykazovali průměrně o tři stupně nižší teplotu, čímž netopýři omezovali růst vlastní tělesné teploty. Tohoto způsobu využívali jak

adultní jedinci, tak mláďata, protože se přesouvali lezením. Při rostoucích teplotách netopýři přeletovali na stěnu kostelní věže, která poskytovala průměrně o 5°C nižší teplotu než střešní trámy. Tento způsob využívali jen dospělci, jelikož mláďata ještě nebyla schopna letu. Tímto způsobem dokázali netopýři v kolonii udržovat svou tělesnou teplotu v optimu a nemuseli opouštět úkryt, ačkoliv vyhledání alternativního úkrytu kvůli příliš vysokým teplotám bylo u *M. myotis* taktéž zdokumentováno (Bilo 1990, Kulzer 1997). Pokud teploty klesají pod hranici termopreferenda, netopýři vytvářejí klastry a využívají sociální termoregulace k udržení tělesné teploty (Weinfurtová 1996, Sandel et al. 2004). Velikost kolonií se většinou pohybuje v rozmezí 50 až 100 kusů, ale z České republiky i Slovenska jsou známy i více jak 1000 kusové kolonie (Anděra & Hanák 2007).

. Délka gravidity *M. myotis* je různá a je ovlivněna klimatickými podmínkami, většinou však trvá v rozmezí 50-60 dní (Sklenář 1960). V červnu se v letních koloniích rodí mláďata, jež samice kojí až do doby vzletnosti. Samičí náklady jsou v době kojení nejvyšší, jelikož musí krmit samy sebe a ještě kojit mláďata (Crichton & Krutzsch 2000). Velkou roli proto v této době hrají klimatické podmínky ovlivňující množství dostupné potravy (Kunz & Fenton 2003). Mortalita mláďat je u *M. myotis* vysoká a souvisí právě s nedostatkem potravy, na který navazuje nedostatečné množství vytvořených tukových zásob nutných pro úspěšnou hibernaci a také nevhodně zvolený úkryt pro zimování (Horáček 1976). Po dosažení vzletnosti se mláďata účastní sběru potravy společně se samicemi (Weinfurtová 1996, Zahn 1999). Motivací pro první opuštění není však sama schopnost letu, ale spíše sociální vazba na matku vyvolávající její následování a opuštění úkrytu, což vysvětluje i případy předčasného opuštění mláďat před dosažením vzletnosti a jejich úmrtí (Horáček 1976). Po opuštění se samice s mláďaty usazují v tzv. přechodných koloniích nacházejících se v alternativních úkrytech nedaleko úkrytu letní kolonie, ale mohou také v místě letní kolonie zůstat a odtamtud odlétat přímo na zimoviště (Holečková 1982). Přesuny z letních kolonií probíhají v podmínkách České republiky zhruba v polovině srpna a tento moment bývá označován jako rozpad letní kolonie (Horáček 1976).

Adultní samci tráví celý čas po ukončení hibernace až do rozpadu letní kolonie soliterně a zdržují se ve svých samostatných úkrytech, kterých mají více, ale nejčastěji využívají jeden a alternativní spíše ojedinele (Zahn & Dippel 1997). Z dálničních mostů však pocházejí pozorování více samců najednou sídlících v jednotlivých odvodňovacích otvorech v tomtéž mostě (Porteš, pers. obs.), a podobné agregace samců jsou popisovány i z některých mediteránních lokalit (Rodrigues et al. 2003), což může naznačovat, že samčí strategie mohou být i jiné. Subadultní samci mají velký počet úkrytů, jež nepravidelně střídají, ale po dosažení

pohlavní dospělosti se u nich vytváří stejná fidelita k jednomu úkrytu jako u adultních samců (Horáček 1976).

Samice a samci na konci srpna se páří a juvenilní jedinci zůstávají sami v přechodných koloniích, přičemž se ještě někdy rozdělují na menší skupiny a obsazují různé úkryty v okolí. Po období páření, které trvá do konce září, dochází k obsazování jeskynních úkrytů využívaných pro období hibernace (Šolcová-Danielková 1960). Ojedinele se může *M. myotis* pářit i na zimovišti (Ibanez 1997). Složení jedinců v úkrytech je smíšené a zahrnuje adultní a subadultní jedince obou pohlaví (Horáček 1976). Vytvoření dostatečných tukových zásob je důležité pro úspěšné přezimování a měření tukových rezerv na počátku a na konci hibernace trvající 165 dní ukázalo u *M. myotis* spotřebování 4,9 g tuku (Koteja et al. 2001).

Zvláštní projev dosud nevysvětlené agresivity byl zaznamenán na zimovišti z Polska, kdy *M. myotis* napadl a usmrtil hibernujícího *Rhinolophus hipposideros* a nereagoval na přítomnost lidí ani světla. Kromě patologického chování je jedno z možných vysvětlení i agrese způsobená hladověním (Piksa 2006).

7.5 Etologie a komunikace

Behaviorální projevy v mateřské kolonii

V zeměpisných šířkách České republiky spadají porody do období konce května a poloviny června a samice mají jediné mládě (Holečková 1982), podobně jako kryptický *M. blythii/oxygnathus* (Sharifi 2004). Po porodu samice mládě čistí lízáním a v bezprostředních dnech po porodu jsou mláďata, mimo období nočních letů, kdy samice loví, schovaná pod záhybem patagia samice a jsou mléčným chrupem a tlapkami přichycena k samici (Krátký, 1967). V noci vyletují samice na lov, přičemž těsně před výletem se samice k mláďatům chovají agonisticky a odstrkují je. Celková doba lovu je u samic, jež kojí, delší než u nekojících jedinců (Audet 1990). Teplota mláďat v klastru, po dobu co jsou samotná, klesá, a kolem půlnoci, kdy se samice vracejí, aby nakojila mláďata, se teplota mláďat opět zvyšuje (Weinfurtová 1996). Určitá část adultních samic však vždy zůstává u mláďat (Bilo 1990). Mláďata po odletu samic vokalizují, zůstávají po nějakou dobu aktivní a pak ustrnávají ve společném klastru s ostatními mláďaty a několika adulty (Weinfurtová 1996). Po návratu samic začínají intenzivně vokalizovat, na což samice reagují a začínají mláďata kojit (Holečková 1982). Při vokalizaci mláďata používají vokalizační signál osamělosti, který je

pomalý a obsahuje dlouhé tóny s frekvenčním rozsahem 15-35 kHz s maximem na frekvenci 18 kHz. Samice po přiletu v době laktace vydávají krátký ostrý vokalizační signál o frekvenci 35 kHz, který používají při pohybu a Weinfurtová (1996) naznačuje, že by se mohlo jednat o hlas, který samice používá při hledání mláďat. Týdenní mláďata se v době, kdy nejsou kojena, oddělují od matek a tvoří juvenilní kolonii nahloučení na sobě ve formě klastru, jelikož ještě nemají vyvinutou schopnost termoregulace a mláďata, která jsou už odrostlejší, visí jednotlivě a při známce vyrušení se snaží schovat do blízkého úkrytu nebo škvíry (Krátký 1967, Jánský & Hájek 1961). Kojení probíhá zhruba do 40. dne věku mláďat, přičemž čerstvě narozená mláďata jsou při kojení přichycena na samici a starší mláďata visí těsně vedle samice (Weinfurtová 1996). Permanentní chrup se u mláďat vytváří kolem 35. dne života, což znamená, že *M. myotis* se žije samostatně až po vytvoření tohoto definitivního chrupu (Krátký 1967).

Etologické charakteristiky odchovu mláďat jsou patrně podobné i u kryptického *M. blythii/oxygnathus*, jen postnatální růst mláďat je nepatrně rychlejší, což je však pravděpodobně dáno celkovou menší velikostí *M. blythii/oxygnathus* (Sharifi 2004).

Behaviorální projevy samců

Samci obsazují teritoria, vymezená vokalizací, v podkroví, v mostech a dalších úkrytech, která mohou být různé velikosti od malé skuliny po plochu asi 3m² (Horáček 1976, Bilo 1990, Zahn 1995). Tato teritoria jsou zpravidla separovaná od mateřských kolonií, ale mohou se také nacházet v bezprostřední blízkosti kolonie (Zahn 1995). Podrobnou studii chování samců v pářicím období provedli v Německu Zahn & Dippel (1997). Úkrytová fidelita samců není velká a často tráví různé dny v různých úkrytech, přičemž jednotlivé úkryty využívají rovněž různí samci. Zvýšenou míru fidelity k úkrytům vykazují samci pouze v období od června do září s vrcholem v pářicím období hibernace (Lewis 1995, Zahn et al. 2007). V této době jsou samci nacházeni zpravidla v několika úkrytech, někdy však pouze v jednom a ty mohou využívat i přes 6 let. Úkryty mohou být využívány více samci, nikdy se však v jednom úkrytu nezdržují dva samci najednou, a pokud se dva samci potkají, velmi intenzivně vokalizují, zastrašují se a dokonce křídly udeřují druhého samce.

V pářicích úkrytech jsou samci navštěvováni samicemi a největší frekvence návštěv je na konci srpna a začátku září. Samice zůstávají s jedním samcem několik dní a po dobu pářicího období vystřídají několik samců, přičemž se mohou k jednomu samci vracet vícekrát. Při vzájemném kontaktu samec drží samici pod svým tělem a obklopuje jí svými křídly nebo se

samice drží na zádech samce, který roztahuje křídla. Někteří samci jsou navštěvováni s větší frekvencí než jiní. Během jedné pářící sezóny se tak např. nejúspěšnější samec účastnil 14 z 31 pozorovaných kopulací. Kopulace probíhají někdy během celého dne, ale většinou nejvíce kopulací probíhá v první polovině noci. Při kopulaci se samice snaží dostat ze sevření samce, který ji drží a kouše do krku nebo líže.

Zahn a Dipple (1997) dále popisují několik typů hlasů používaných samci nebo oběma pohlavími při vokalizaci. První typ nazývaný *chirping* je frekvenčně modulovaný zvuk složený alespoň z tří harmonických tónů, trvající půl sekundy a mající rozsah frekvence $75,7 \pm 4,0$ kHz a je pravděpodobně vyluzován pouze samcem před a po kopulaci v klidové poloze. Druhý typ je nazýván *W-calls* a je často vydáván mezi *chirpingem* při stejné situaci také jen samcem. Trvá asi 45-74 ms a jedná se také o frekvenčně modulovaný zvuk s peakovou frekvencí $53,6 \pm 5,9$ kHz. Třetí typ je popisován jako *scolding* a bývá nejčastěji vyluzován při přerušení klidové polohy, pohybu jednoho z dvojice, ale také při kopulaci. Délka tohoto signálu je velmi variabilní (83-1016 ms) a obsahuje několik harmonických tónů s peakovou frekvencí $15,4 \pm 0,6$ kHz. Tento typ hlasu byl zaznamenán u obou pohlaví. Další dva typy hlasů používané při kopulaci se nazývají *screaming* a *cheeping*. *Screaming* je zřejmě vydáván jen samicí a je to frekvenčně modulovaný signál s rozsahem frekvencí $63,6 \pm 11$ kHz a variabilní délkou (232-692 ms), přerušovaný harmonickými složkami o konstantní frekvenci. *Cheeping* je signál o nízké konstantní frekvenci $3,5 \pm 1,8$ kHz, doplněný nepatrně frekvenčně modulovanou složkou, trvající 30-113 ms. *Cheeping* byl zaznamenán při snaze samce „upevnit“ si samicí do správné polohy, ale pohlaví jež signál vydává nebylo determinováno.

Majoritní část kopulací probíhá v úkrytech sameců, nicméně jsou zdokumentovány také situace, při nichž k páření docházelo v mateřských koloniích, kam samci zalétávali nebo v nich přímo sídlili (Rodrigues et al. 2003). Studie paternity však neprokázaly větší úspěch samců, kteří sídlili přímo v mateřských koloniích. Zároveň tito samci nebyli samicím příbuzní (Petrie 1996, Petrie 1997). Samci během pářící sezóny loví v některých dnech mnohem delší dobu než v průběhu roku a v jiných dnech naopak velmi krátkou dobu, nebo dokonce nevyletují k lovu vůbec (Zahn & Dipple 1997). Takové chování je pravděpodobně důsledkem kompromisu mezi nutností lovit potravu a snahou být v úkrytu v době, kdy přilétají samice, a má za následek úbytek hmotnosti samců během pářícího období (Zahn 1999). Sledování z dálničních mostů ve Voznici a Bernatici v roce 2008 se odlišují. Samci zde mají tendenci k agregaci a potlačují teritorialitu (Horáček, pers.comm).

U *M. blythii/oxygnathus* vypadá situace podobně - samci jsou nahloučeni u vchodů do jeskyní a akusticky i motoricky vábí samice a celý systém připomíná tzv. lek (Horáček & Gaisler 1985).

Je zřejmé, že etologie *M. myotis* bude mnohem komplikovanější, než popisují ve své publikaci Zahn & Dippel (1997). Také fenomén agregace samců v dálničních mostech ve střední Evropě nebyl dosud detailně prostudován. Na tuto problematiku bych se rád zaměřil ve své diplomové práci.

Literatura

- ALTENBACH, J. 1989. Prey capture by the fishing bats *Noctilio leporinus* and *Myotis vivesi*. *Journal of Mammalogy*, 70: 421-424.
- ALTRINGHAM, J.D. 1996. Bats biology and behaviour. United States: Oxford university Press, 255 pp.
- ANDĚRA, M.; HORÁČEK, I. 1982. *Poznáváme naše savce*. Praha: Mladá Fronta, 256 pp.
- ANDĚRA, M. & HORÁČEK, I., 2005: *Poznáváme naše savce*. Sobotales, Praha, 328 pp
- ANDREAS, M. 2002. Potravní ekologie společenstva netopýrů. Disertační práce, Ústav aplikované ekologie Lesnická fakulta ČZU v Praze, 163 pp.
- ARLETTAZ, R., 1995: Ecology of the sibling mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*): zoogeography, niche, competition, and foraging. Horus Publications., Martigny, 208 pp
- ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour*, 51: 1–11.
- ARLETTAZ, R.; PERRIN, N.; HAUSSER, J.. 1997. Trophic Resource Partitioning and Competition between the Two Sibling Bat Species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 66: 897-911
- ARLETTAZ R.; RUEDI M.; IBANEZ C.; PALMEIRIM J.; HAUSSER J., 1997. A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: Morphological, genetical and ecological evidence. *Journal of Zoology*, 242: 45-62
- AUDET, D. 1990. Foraging behavior and habitat use by a gleaning bat, *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy*, 71: 420-427.
- BACHANEK, J. 2008. The northern distribution limits of the lesser mouse-eared bat *Myotis oxygnathus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Central Europe. *Acta zoologica cracoviensia*, 51: 59-64
- BRADBURY, R. W.; DAVIS, W. H. *Bats of America*. Lexington: University of Kentucky Press, 1969. 286 s.
- BARCLAY, M.; THOMAS, W.; FENTON, B. 1979. Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 137–146.
- BARCLAY, R. 1991 Population Structure of Temperate Zone Insectivorous Bats in Relation to Foraging Behaviour and Energy Demand. *Journal of Animal Ecology*, 60: 165-178.
- BÁRTA, Z.; TYRNER, 1971 P. Zur Fledermasfauna des böhmischen Erzgebirges. *Saugetierkunde Mitteilungen* 19: 157-164
- BARTONIČKA, T. 2008 Bat bugs (Cimicidae, Heteroptera): a possible cause of roost switching by bats. In Abstract XIth European Bat Research Symposium. Rumunia : Babes-bolyai University, Cluj-Napoca, 2008. p. 19-19., Rumunia
- BAUEROVA, Z. 1978 Contribution to the trophic ecology of *Myotis myotis*. *Folia Zoologica*, 7: 305-316
- BEGON, M., HARPER, J. L., Townsend, C. R., 1997. *Ekologie*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 949 pp
- BENDA, P. 1994 Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* : Age variation and sexual dimorphism. *Folia Zoologica*, 43: 297-306
- BENDA, P. 1996. To the suitability of some cranial criteria for the determination of mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*). *Lynx*, 27: 5-12.

- BENDA P.; HORÁČEK I. 1995. Geographic variation in three species of *Myotis* (Mammalia: Chiroptera) in South of the Western Palearctics. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 59: 17-39
- BICKHAM, J.; PATTON, J.; SCHLITTER D.; RAUTENBACH, I.; HONEYCUTT, R.. 2004. Molecular phylogenetics, karyotypic diversity, and partition of the genus *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 333–338
- BIHARI Z., 2004. The roost preference of *Nyctalus noctula* (Chiroptera, Vespertilionidae) in summer and the ecological background of their urbanization. *Mammalia*, 68 : 329-336
- BILO, M. 1990. Verhaltensbeobachtungen in einer Wochenstube des Muasohrs, *Myotis myotis* (Borkhausen 1797). *Nyctalus*, 2: 99-118
- BLEHERT, D. et al. 2009 Bat White-Nose Syndrome: An Emerging Fungal Pathogen? *Science*, 323: 227-227
- BOGDANOWICZ, W. 1994. *Myotis daubentonii*. Mammalian species, 475 : 1-9.
- BRADBURY, J.; VEHRENCAMP, S. 1976. Social organization and foraging in Emballonurid bats : Field studies. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 1 : 337-381.
- BRADBURY, J. 1977. Lek mating behaviour in the hammer-headed bat. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 45 : 225-255.
- BURLAND, T. 1998. *Social organization and population structure in the brown long-eared bat, Plecotus auritus*. Scotland,. 204 pp, PhD Thesis, University of Aberdeen
- BURLAND, T. et al. 2001. Mating patterns, relatedness and the basis of natal philopatry in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. *Molecular Ecology*, 10 : 1309–1321.
- CALLAHAN, E. V.; DROBNEY, R. D.; CLAWSON, R. L. 1997. Selection of summer roosting sites by Indiana bats (*Myotis sodalis*) in Missouri. *Journal of Mammalogy*, 78 : 818-825
- CASTELLA V.; RUEDI M.; EXCOFFIER L.; IBANES C.; HAUSSER J., 1999: Genetic estimates of *Myotis myotis* migration across the Gibraltar strait. Abstr. 8th EBRB Krakow: 13.
- CASTELLA, V.; RUEDI, M; EECOFFIER, L.; IBANEZ, C.; ARLETTAZ, R.; HAUSSER, J. 2000. Is Gibraltar Strait a barrier to gene flow for the bat *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae)? *Molecular Ecology*, 9: 1761-1772
- CASTELLA, V.; RUEDI, M.; EXCOFFIER, L. 2001. Contrasted patterns of mitochondrial and nuclear structure among nursery colonies of the bat *Myotis myotis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 14 : 708-720.
- CLUTTON-BROCK, T. 1989. Review Lecture: Mammalian Mating Systems. *Proceedings of the Royal Society of London*, 236 : 339-372
- CORBET G. B., 1978: The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. British Museum (NH), London. 314 pp
- CRICHTON, G.; KRUTZCH, H. *Reproductive Biology of Bats*. USA : Academic Press, 2000, 507 pp.
- DAAN, S. 1973 Activity during natural hibernation in three species of vespertilionid bats. *Netherlands Journal of Zoology*, 23 : 1-71.
- DAVIS, W.; HITCHCOCK, H. 1965. Biology and migration of the bat *Myotis lucifugus* in New England. *Journal of Mammalogy*, 46: 296-313.
- DICK, C. ; PATTERSON, B. 2006. *Bat flies – obligate ectoparasites of bats*. pp. 179–194 in (Morand, S., Krasnov, B. R. & Poulin, R. eds.). *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management*. Springer-Verlag, Tokyo. 647 pp
- DIETZ, C.; von HELVERSEN, O. 2004. *Illustrated Identification Key to the Bats of Europe*. Electronic publication. Version 1.0, Tuebingen & Erlangen, 72 pp.

- DIETZ, M.; KALKO, E. 2006. Seasonal changes in daily torpor patterns of free-ranging female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Journal of Comparative Physiology*, 176 : 223-231.
- ELLERMAN, J.; MORRISON-SCOTT, T. 1951, Checklist of Palearctic and Indian mammals. *Journal of Mammalogy*, 34: 516-518.
- ENCARNACAO A.; KIERDORF, U.; EKSCHMITT, K.; WOLTERS, V. 2006. Age-related variation in physical and reproductive condition of male Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*). *Journal of Mammalogy*, 87 : 93-96.
- ENTWISTLE, A.; RACEY, P.; SPEAKMAN, J. 1996 Habitat exploitation of a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London*, 351 : 921-931.
- EVANS, D.; MITCHELL, A.; FISHER, A. 1998. Species profile: Indiana Bat (*Myotis sodalis*) on Military Installations in the Southeastern United States. *Technical Report, Strategic Environmental Research and Development program*, 98 (3): 1-24
- EWING, W.; STUDIER, H.; O'FARELL, M. 1970. Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 36 : 119-129.
- FENTON, M. 1970. Population studies of *Myotis lucifugus* (Chiroptera:Vespertilionidae) in Ontario. *Life Sciences Contributions of Royal Ontario Museum*, 77 : 1-34
- FENTON, M. 1972. Distribution of overwintering of *Myotis leibii* and *Eptesicus fuscus* in Ontario. *Ontario life sciences museum occasional papers*, 21 : 1-8.
- FENTON, M.; BELL, G. 1981. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy*, 62: 233-243.
- FENTON, M. 1983. Roost used by the African insectivorous bat, *Scotophilus leucogaster* (Chiroptera:Vespertilionidae). *Biotropica*, 15 : 129-132.
- FENTON, M.; AUDET, D. 1993. Foraging and roost selection by *Noctilio albiventris* (Chiroptera:Noctilionidae) in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 74 : 607-613.
- FENTON, M. ; BOGDANOWICZ, W. 2002. Relationships between external morphology and foraging behaviour: bats in the genus *Myotis*. *Canadian journal of Zoology*, 80 : 1004-1013
- FERRARA, F.;LEBERG, L. 2005. Characteristics of positions selected by day-roosting bats under bridges in Louisiana. *Journal of Mammalogy*, 86: 729-735.
- FITCH, J.; JONES, K. 1989. *Myotis keeni*. *Mammalian Species*, 121: 1-3.
- FLAQUER, C.;MONSTERATT, P.;BURGAS, A.; RUSSO, D. 2008. Habitat selection by Geoffroy's bat (*Myotis emarginatus*) in a rural Mediterranean landscape : implications for conservation. *Acta Chiropterologica*, 10 : 61-67
- FLEMING, T.;HOOPER, E.;WILSON, D. 1972. Three Central American bat communities : Structure, reproductive cycles, and movements patterns. *Ecology*, 53 : 555-569.
- FLEMING, T. 1988. *The short-tailed fruit bat*. Chicago : University of Chicago Press, 365 pp.
- FLEMING, T.H.; EBY, P., 2003. Ecology of bat migration. In: *Bat Ecology* (Kunz, T.H., Fenton, M.B. (Eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 156-208.
- GAISLER, J. 1952. *Prizpůsobení netopýřů k letu*. Praha, Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze
- GAISLER, J.; HANÁK, V.; KLÍMA, M. 1957. *Netopýři Československa*. Acta Universitas Carolinae – Biologica, 65 pp.
- GAISLER, J., HANÁK, V., HANZAL, V., JARSKÝ, V. 2003. Výsledky kroužkování v České republice a na Slovensku, 1948-2000. *Vespertilio*, 7: 3-61.
- GERELL-LUNDBERG, K.; GERELL, R. 1994. The mating behaviour of the Pipistrelle and *Nathusius pipistrelle* (Chiroptera) : a comparison. *Folia Zoologica*, 43 : 315-324.

- GREENWOOD, P. 1980. Mating Systems : Philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28 : 1140-1162.
- HANÁK, V.; ANDĚRA, M. 2006. Atlas rozšíření savců v České republice, V. Letouni (Chiroptera) – část 2. netopýrovití (*Vespertilionidae* – r. *Myotis*). Předběžná verze, Praha. 187 pp.
- HANÁK, V.; HORÁČEK, I.; GAISLER, J. 1987. *European Bat Research*. Praha : Academia, 505 pp.
- HARRISON D. L.; BATES P. J., 1991. The mammals of Arabia. Harrison Zoological. Museum. Publications.,Sevenoaks, Kent, 354 pp
- HARMATA, W. 1969. The termopreferendum of some bat species (Chiroptera). *Acta Theriologica*, 14 : 49-62.
- HENSHAW, R 1972. Niche specificity and adaptability in cave bats. *Bulletin of National Speleological Society*, 34 : 61-70.
- HILL, J.; SMITH, J. 1985. *Bats : A natural history*. England : British Museum, Cromwell Road, London,. 243 pp.
- HOLEČKOVÁ, D. 1982. *Bionomicko-ekologická studie o netopýru velkém (Myotis myotis, Borkhausen 1797) prováděná na letních koloniích*. Praha, 168 pp. Diplomová práce. Universita Karlova v Praze
- HORÁČEK, D. 2002. Zimování a letní kolonie druhů *Vespertilio murinus* a *Pipistrellus pipistrellus* ve spárách panelových domů v Liberci. *Ochrana netopírov v panelových domoch, ZO SZOPK Miniopterus*, Bratislava, 5 –7.
- HORÁČEK, D. 2004. *Vespertilio murinus* a *Pipistrellus pipistrellus* ve spárách panelových domů v Liberci. *Vespertilio*, 8: 140-142.
- HORÁČEK, I. 1976. *Populační ekologie netopýra velkého (Myotis myotis, Borkhausen, 1797) ve středních Čechách*. Praha, 205 pp. Diplomová práce. Universita Karlova v Praze.
- HORÁČEK, I., GAISLER, J. 1985. The mating system of *Myotis blythii*. *Myotis*, 24 : 125 – 130.
- HORÁČEK, I. 1986 *Létající savci*, vydání 1. Praha : Academia,. 156 pp
- HORÁČEK, I.; BENDA, P. 1995 Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Myotis*. 33 : 45-55.
- HORÁČEK, I., HANÁK, V., GAISLER, J., 2000. Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review. In: Woloszyn, B. W. (Ed.), *Proceedings of the VIIIth European Bat Research Symposium I*. CIC, Krakow, pp. 11–157
- HOSKEN, D. 1997. Sperm competition in bats. *Proceedings of the Royal Society of London*, 264 : 385-392
- HUMPHREY, S. BONACCORSO, F. 1979. *Biology of bats of New World family Phyllostomidae : Population and community ecology, United States of America : Texas Technical University press publication*, . 409-441 pp.
- HUMPHREIS, M.; THOMAS, M.; SPEAKMAN, J. R. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, 418 : 313 -316.
- HUTTERER, R. et al. 2005. *Bat Migration in Europe. A Review of Banding Data and Literature*. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, 162 pp.
- IBÁNEZ, C. 1997. Winter reproduction in the greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*) in South Iberia. *Journal of Zoology*, 243: 836–840.
- JANSKÝ, L.; HÁJEK, L. 1961. Thermogenesis of the bat *Myotis myotis* Borkh. *Physiologia Bohemoslovaca*, 10 : 428-431.
- JONES, G., RAYNER, J. M. V. 1988. Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats, *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology*, 215:113-132.

- JONES, G., RAYNER, J. M. V. 1989. Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 25, 183–191
- JONES, G.; MORTON, M.; HUGHES, M.; BUDDEN, M. 1993. Echolocation, flight morphology and foraging strategies of some West African hipposiderid bats. *Journal of Zoology*, 230 : 385-340
- JONES, G. 2008. Sensory ecology: echolocation calls are used for communication. *Current Biology*, 18: 34-35.
- KAPFER, G.; RIGOR, T.; HOLSBEEK, L.; ARON, S. 2008. Roost and hunting site fidelity of female and juvenile Daubenton's bat *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Biology*, 73 : 267 – 275.
- KEELY, B.; TUTTLE, M. 1999. Bats in American bridges, *Bat Conservation International, Inc., Resource Publication 4.*, Austin, Texas. 6 pp.
- KEELEY, A.; KEELEY, B.; ENGSTROM, M. 2004. The mating system of *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera : Molossidae) in a large highway bridge colony. *Journal of Mammalogy*, 85 : 113-119
- KEEN, R.; HITCHCOCK, H. 1980. Survival and longevity of the little brown bat (*Myotis lucifugus*) in southeastern Ontario. *Journal of Mammalogy*, 61: 1-7.
- KERTH, G.; MAYER, F.; PETIT, E. 2002. Extreme sex-biased dispersal in the communally breeding, nonmigratory Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Molecular Ecology*, 11: 1491-1498
- KLEIBER, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6 : 315-353.
- KOKUREWICZ, T. 2004. Sex and age related habitat selection and mass dynamics of Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) hibernating in natural conditions. *Acta Chiropterologica*, 6 : 121-144.
- KOTEJA, P.; JURCZY SZYN, M.; WOLOSZYN, B. 2001. Energy balance of hibernating mouse-eared bat *Myotis myotis*: a study with a TOBEC instrument. *Acta Theriologica*, 46: 1-6
- KOWALSKI, K. 1955. Rytmika dobowa aktywnosci nietoperza *Myotis myotis* Borkh. *Folia Biologica Krakow*.
- KRÁTKÝ, J. 1967. *Postnatální vývoj netopyra velkého (Myotis myotis, Borkhausen 1797)*. Praha, 111 pp. Diplomová práce. Universita Karlova v Praze.
- KRONWITTER, F. 1988. Population structure, habitat use, and activity patterns of noctula bat, *Nyctalus noctula* Schreb., 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavior ecology and sociobiology*, 26 : 23-85.
- KRULL, D.; SCHUMM, A.; METZNER, W.; NEUVEILER, G. 1991. Foraging areas and foraging behaviour in the notch-eared bat, *Myotis emarginatus* (Vespertilionidae). *Behavior Ecology and Sociobiology*, 28 : 247-253.
- KRUTZSCH, H.; FLEMING, T.; CRICHTON, G.; GANNON, L. 2002. Reproductive biology of male mexican free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 83 : 489-500
- KRZANOWSKI, A. 1960. Investigations of flights in Polish bats, mainly *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *Acta Theriologica*, 4 : 175-184.
- KRZANOWSKI, A. 1961. Weight dynamics of bats wintering in cave at Pulawy (Poland). *Acta Theriologica*, 4 : 249-264.
- KULZER, E. 1997. Die Nutzung eines Kirchendaches als „Wochenstube“ durch Mausohr-Fledermäuse (*Myotis myotis* Borkhausen). *Veroff. Naturschutz Landschaftspflege Bad*, 71/71: 267-326.
- KUNZ, T. 1982. *Ecology of bats*. New York : Plenum Press, 425 pp.

- KUNT, Z.; WHITTAKER, J. 1983. Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera : Phyllostomidae). *Biotropica*, 15 : 133-138
- KUNZ, T.; FENTON, M. 2003 *Bat Ecology*. United States of America : The University of Chicago Press, 773 pp.
- KURTA, A., WILIAMS, K. J., MIES, R. 1996. Ecological, behavioural, and thermal observations of a peripheral population of Indiana bats (*Myotis sodalis*). In *Bats and forests symposium*: 102–117 pp. (Barclay, R. M. R. & Brigham, R. M. Eds). Victoria, British Columbia, Canada: Research Branch, Ministry of Forests, Province of British Columbia
- LEWIS, S. 1993. *Roosting and social ecology of pallid bats (Antrozus pallidus) in central Oregon*. Minnesota, 157 pp. PhD. Thesis, University of Minnesota.
- LEWIS, S. 1995. Roost Fidelity of Bats: A Review. *Journal of Mammalogy*, 76 : 481-496.
- LOLLAR, A. 1995. Notes on the mating behaviour of a captivity colony of *Tadarida brasiliensis*. *Bat Research News*. 5 : 1-5.
- LUČAN R. 2001: Population biology of Daubenton's bat, *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) in Třeboň Basin. Bc. Diploma work, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, 44 pp. (Unpubl., in Czech with English abstract.)
- LUČAN, R., HANÁK, V., HORÁČEK, I. 2009. Long-term re-use of tree roosts by European forest bats. *Forest ecology and management*, 258 : 1301-1306
- LUMSDEN, L.; BENNET, A.; SILLIN, J. 2002. Location of roosts of the lesser long-eared bat *Nyctophilus geoffroyi* and Gould's wattled bat *Chalinolobus gouldii* in a fragmented landscape in south-eastern Australia. *Biological conservation*, 106 : 237-249.
- LUNDBERG, K. 1989. *Social organisation and survival of the pipistrelle bat (Pipistrellus pipistrellus), and a comparison of advertisement behaviour in three polygynous bat*. Dissertation, Lund University, Sweden
- MANNING, R.W.; JONES, J.K. 1989. *Myotis evotis*. *Mammalian Species*, 329: 1–5.
- MARTÍNKOVÁ, N BAČKOR, P, BARTONIČKA, T., BLAŽKOVÁ, P., ČERVENÝ, J., FALTEISEK, L., GAISLER, J., HANZAL, V., HORÁČEK, D., HUBÁLEK, Z., JAHELKOVÁ, H., MIROSLAV KOLAŘÍK, M., KORYTÁR, L., KUBÁTOVÁ, A., LEHOTSKÁ B., LEHOTSKÝ, R., LUČAN, R.K., MÁJEK O., MATĚJŮ, J., ŘEHÁK, Z., ŠAFÁŘ, Z., TÁJEK, P., TKADLEC, E., UHRIN, M., WAGNER, J., WEINFURTOVÁ, D., ZIMA, J., ZUKAL, J., HORÁČEK, I. 2010. Increasing Incidence of *Geomyces destructans* Fungus in Bats from the Czech Republic and Slovakia, in press.
- MAYER, F.; DIETZ, C.; KIEFER, A. 2007. Molecular species identification boosts bat diversity. *Frontiers in Zoology*, 4,4. DOI: 10.1186/1742-9994-4-4.
- McCRACKEN, G. BRADBURY, J. 1977. Paternity and Genetic Heterogeneity in the Polygynous Bat, *Phyllostomus hastatus*, *Science*, 198: 303-306.
- McCRACKEN, G. BRADBURY, J. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 8 : 11-34.
- McCRACKEN, G.; McCRACKEN, J.; VAWTER, A. 1994. Genetic structure in migratory populations of the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Journal of Mammalogy*, 75 : 500-514.
- McCRACKEN G., WILKINSON S. 2000. Bat mating systems. pp. 321–362 in *Reproductive Biology of Bats* (Crichton EG, Krutzsch PH, eds.) San Diego: Academic Press
- MCNAB, B. 1969. The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 31 : 227-268.
- MCNAB, B. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *Journal of Mammalogy*, 54 : 131-144.

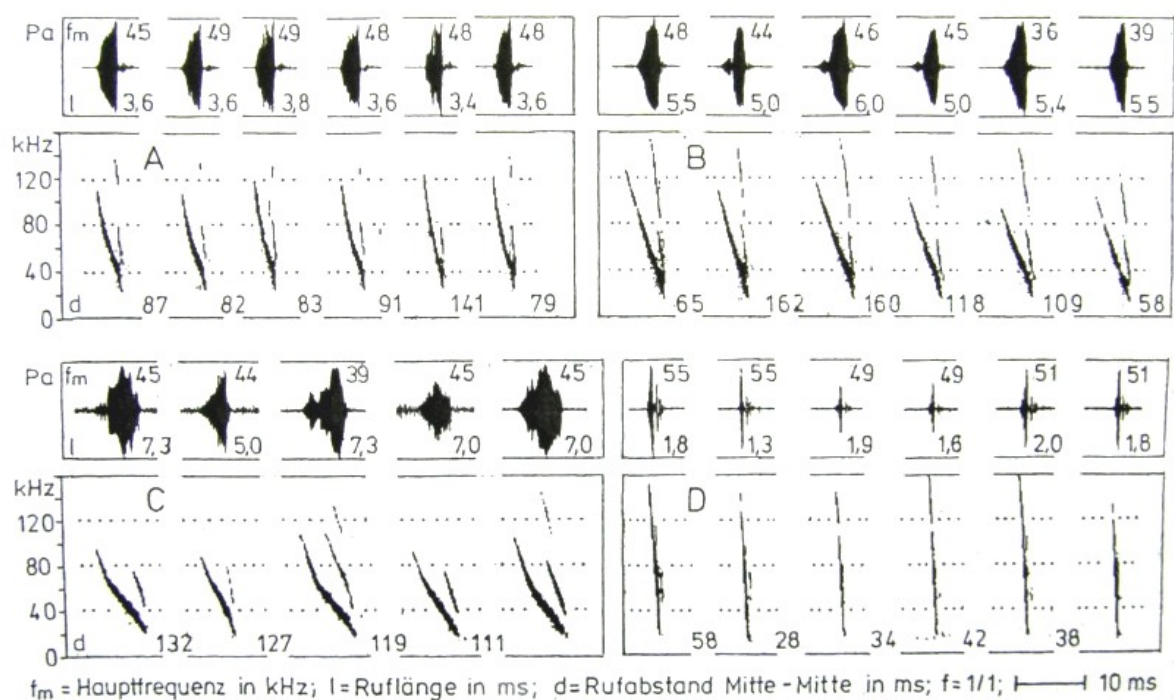
- MCNAB, B. 1980a. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiological Zoology*, 53 : 145-156.
- MCNAB, B. 1980b. Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *American Naturalist*, 116 : 106-124.
- MCNAB, B. 1982. Energetics, body size, and the limits to endothermy. *Journal of Zoology*, 197 : 120-155
- MCWILLIAM, A. 1987. Territorial and pair behaviour of the African false vampire bat, *Cardioderma cor* (Chiroptera: Megadermatidae), in coastal Kenya. *Journal of Zoology*, 213 : 243-252.
- MITCHELL-JONES A. J., AMORI G., BOGDANOWICZ W., KRYŠTUFEK B., REIJNDERS P. J. H., SPITZENBERGER F., THISSEN J. B. M., VOHRALÍK V. & ZIMA J. 1999: The Atlas of European Mammals. London: Academic Press, 484 pp
- MITCHELL-JONES A. J.; BIHARI, Z.; MASING, M.; RODRIGUES, L. 2007. Protecting and managing underground sites for bats. EUROBATS, Publication Series No. 2., Bonn, Germany
- NORBERG, U. M., RAYNER J.M.V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B*, 316:335-427
- NORBERG, U. M. 1989. Ecological determinants of bat wing shape and echolocation call structure with implications for some fossil bats. Pp 197-211 in *European Bat Research 1987* (Hanak V., Horacek I., Gaisler J. eds.), Charles University Press, Praha, Czechoslovakia, 718 pp.
- NOWAK, R. M. 1999: Walker's Mammals of the World, The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 836 pp
- O'DONNELL, C. 2001. Home range and use of space by *Chalinolobus tuberculatus*, a temperate rainforest bat from New Zealand. *Journal of Zoology*, 253 : 253-264
- O'FARELL, M. J.; STUDIER, E. 1980. *Myotis thysanodes*. *Mammalian Species*, 137: 1-5.
- ORTEGA J.; ARITA H. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera : Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 80 : 1173-1185
- ORTEGA, J.; MALDONADO, J.; WILKINSON, G. 2003. Male dominance, paternity, and relatedness in the Jamaican fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis*). *Molecular ecology* 12 : 2409-2415
- PAGELS, J. 1975. Temperature regulation, body weight and changes in total body fat of the free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 50 : 237-246.
- PATTERSON, D.; DICK, C.; DITTMAR, K. 2007. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Tropical Ecology*, 23 : 177-189
- PEREIRA, M.; REBELO, H.; RAINHO, A.; PALMEIRIM, M. 2002. Prey selection by *Myotis myotis* in a Mediterranean region. *Acta Chiropterologica*, 4 : 183-193.
- PETRIE, B. 1996. *Molecular genetics of the vespertilionid bat Myotis myotis : Analysis of nuclear and mitochondrial DNA*. Dissertation. Ludwig Maximilians Universität, München
- PETRIE, B.; PAABO, S.; von HAESLER, A.; TAUTZ, D. 1997. Paternity assessment and population subdivision in a natural population of the larger mouse-eared bat *Myotis myotis*. *Molecular Ecology*, 6 : 235-242.
- PIKSA, K. 2006. Aggressive behaviour of greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*) towards lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) in a hibernaculum). *Acta Chiropterologica*, 8: 566-571.
- PIKSA K., 2006. First record of *Myotis blythii* in Poland (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx*, 37: 197-200.

- PITHARTOVÁ, T. 2007. Struktura potravní niky netopýra vodního (*Myotis daubentonii*), netopýra vousatého (*Myotis mystacinus*), netopýra parkového (*Pipistrellus nathusii*) a netopýra nejmenšího (*Pipistrellus pygmeus*): Porovnání syntopických populací. Praha, 135 pp. Diplomová práce. Universita Karlova v Praze
- PODLUTSKY, A. J.; KHRITANKOV, A.; OVODOV, N.; AUSTAD, S. 2005. A new field record for bat longevity. *Journal of Gerontology*, 60: 1366–1368.
- PORTER T. ; WILKINSON G., 2001. Birth synchrony in greater spear-nosed bats (*Phyllostomus hastatus*). *Journal of Zoology*, 253 : 383-390
- PUECHMAILLE S. et al. 2010. White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) in bat, France. *Emerging Infectious Diseases* 16: 290-293.
- PUSEY, A. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trend in ecology and evolution*, 2 : 295-299.
- RACEY, P. 1973. Environmental factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. *Journal of reproduction and fertility*, 19 : 175-189.
- RANSOME, R. 1990 *The Natural History of Hibernating Bats*. Kentucky : Helm Bromly press, London .
- RECKARDT, K. ; KERTH, G. 2007. Roost selection and roost switching of female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) as a strategy of parasite avoidance. *Behavioral Ecology*, 124 : 551-558
- REEDER, D.; KOSTECZKO, S.; KUNZ, T.; WIDMAIER, E. 2004. Changes in baseline and stress-induced glucocorticoid levels during the active period in free-ranging male and female little brown myotis, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *General and Comparative Endocrinology* 136: 260–269
- RINDLE, U., ZAHN, A., 1997. Untersuchungen zum Nahrungsspektrum der Kleinen Bartfledermaus (*Myotis mystacinus*). *Nyctalus*, 6: 304-308
- RUEDI M.; ARLETTAZ R.; MADDALENA T., 1990: Distinction morphologique et biochimique dedeux especes jumelles de chauves-souris: *Myotis myotis* (Bork.) et *Myotis blythi* (Tomes) (Mammalia; Vespertilionidae). *Mammalia*, 54: 415-429
- ROBSON, S. K. 1984. *Myotis adversus* (Chiroptera: Vespertilionidae): Australia's fish-eating bat. *Australian Mammalogist*, 7: 51–52
- RODRIGUES, L.; ZAHN, A.; RAINHO, A.; PALMEIRIM, M. 2003. Contrasting the roosting behaviour and phenology of an insectivorous bat (*Myotis myotis*) in its southern and northern distribution ranges. *Mammalia*, 67 : 321-335.
- ROSSITER, S.; RANSOME, R.; FAULKES, G.; LE COMBER, S.; JONES, G. 2005. Mate fidelity and intra-lineage polygyny in greater horseshoe bats. *Nature letters*, 437 : 408-411.
- ŘEHÁK, Z., BAROŇ, I. 2006. Netopýři Hranické propasti. In: *Hranická propast - průvodce Národní přírodní rezervací Hůrka s nejhlubší českou propastí*. (3.vydání). Valašské Meziříčí : ZO ČSOP Valašské Meziříčí, Průvodce CHÚ: 37-38
- SACHANOWICZ, K.; CIECHANOWSKI, M.; PIKSA, K. 2006. Distribution patterns, species richness and status of bats in Poland. *Vespertillio*, 9–10:151–173
- SANDEI, U.; KEIFER, A.; PRIZINGER, R.; HILSBURG, S. 2004. Behavioural thermoregulation in Greater mouse-eared bats, *Myotis myotis*, studied by infrared thermography. *Myotis*, 41-42: 129-142.
- SANTOS M.; AGUIRRE, L.; VAZGUES, L.; ORTEGA, J.; LUIS, B. 2003. *Phyllostomus hastatus*. *Mammalian Species* 722 : 1 – 6
- SHUMP, K. Jr.; SHUMP, A. 1980. Comparative insulation in vespertilionid bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 66 : 351-354.

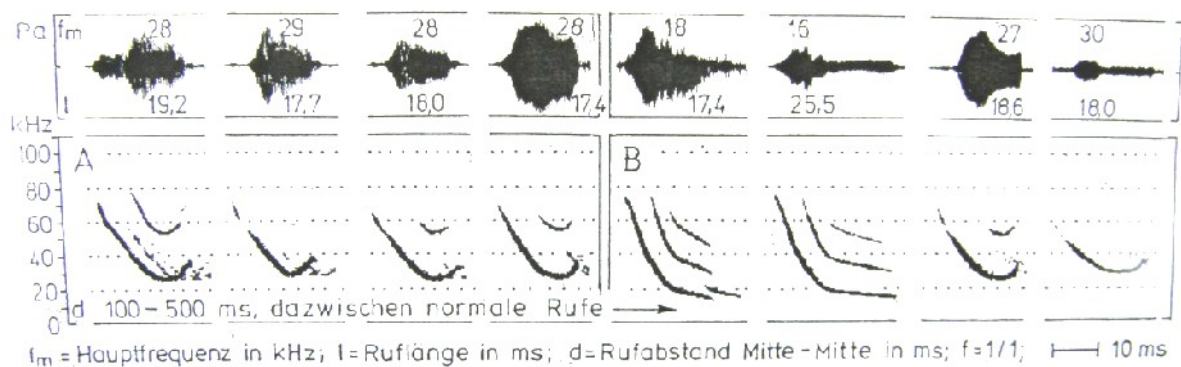
- SCHNITZLER H.U., KALKO, E. 1998. How echolocating bats search and find food. pp. 183 - 196. In *Bat biology and conservation* (Kunz, T.H., Racey, P.A., eds.). Smithsonian institution press, Washington
- SHARIFI, M. 2004. Postnatal growth in *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalia*, 68: 283–290.
- SIEMERS, B.; KERTH, G. 2006. Do echolocation calls of the colony-living Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) provide individual-specific signatures? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 373 -380.
- SIMON, M.; HUTTENBUGEL, S.; SMIT-VIERGUTZ, J. 2004. Ecology and Conservation of Bats in Villages and Towns. Germany, Bonn, Munster-Hiltrup, 261 pp.
- SKIBA, R. 2003. Europäische Fledermause : Kennzeichen, Echoortung Und Detektoranwendung. Die Neue Brehm-Bücherei 648, 212 pp
- SKLENÁŘ, J. 1960. *Studie o ekologii netopýra velkého (Myotis myotis Borkh.)*. Praha, 138 pp. Diplomová práce. Universita Karlova v Praze
- SOUTH, J.; WILKINSON, G. 2010. Bats and birds: Exceptional longevity despite high metabolic rates. *Age Research Reviews*, 9: 12-19.
- SPEAKMAN, J.; RACEY, P. 1989. Hibernation ecology of the pipistrelle bat : energy expenditure, water requirements and mass loss, implications for survival and the function of winter emergency flights. *Journal of Animal Ecology*, 58 : 797-814.
- SPEAKMAN, J.R., THOMAS D.W. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. In: *Bat ecology* (Kunz TH, Fenton BM eds). The University of Chicago Press, Chicago and London, pp 430–490
- STRELKOV, P. 1972. Ostroukhie notchnicy; rasprostranenie, geograficheskaya izmenchivost, otlitchie ot bolshikh notchnic (*Myotis blythii* (Tomes, 1857): distribution, geographical variability and differences from *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *Acta Theriologica*, 17:355-380 (in Russian with a summary in English).
- STRELKOV, P. 1972. *Myotis blythii* (Tomes, 1857): distribution, geographical variability and differences from *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *Acta Theriologica*, 17 : 355-380.
- ŠOLCOVÁ-DANIELKOVÁ, M. 1960. *Některé otázky rozmnožování netopýra velkého, Myotis myotis Borkh. 1797*. Praha, 138 pp. Diplomová práce. Universita Karlova v Praze
- TEELING E.; SPRINGER M. S.; MADSEN O.; BATES P.; O'BRIEN J.; MURPHY W. J., 2005. A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science*, 37: 580 – 584.
- THOMAS, D. 1995. The physiological ecology of hibernation in vespertilionid bats. *Symposia of the Zoological Society of London*, 67 : 233-244.
- TOPÁL, G.; TUSNÁDI, G. 1963. Data from craniometric investigation of *Myotis myotis* Borkh. and *Myotis oxygnathus* Montic. in Hungary. *Annals of History and Nature museum of Hungaria*, 55 : 543-549.
- TOPÁL G., 1971: The taxonomic position of *Myotis dobsonii* (Trouessart, 1879) and some statistical data to the subspecific examination of *Myotis blythii* (Tomes, 1857 *Annals of History and Nature museum of Hungaria*, 63: 383-400
- TRACY, C. 1977. Minimum size of mammalian homeotherms : Role of the thermal environment. *Science*, 198 : 1034-1035.
- TUTTLE, M. 1970. Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *University of Kansas science bulletin*, 49 : 45-86.
- TUTTLE, M. 1975. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*) : Factors influencing early growth and development. *Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas*, 36 : 1-24.

- UHRIN, M.; BENDA, P.; OBUCH, J.; DANKO, Š. 2008. Lesser Mouse-eared Bat (*Myotis blythii*) in Slovakia: distributional status with notes on its biology and ecology (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx*, 39: 153-190.
- VEHRENCAMP, S.; STILES, F.; BRADBURY, J. 1977. Observation on the foraging behavior and avian prey of the neotropical carnivorous bat, *Vampyrus spectrum*. *Journal of Mammalogy*, 58 : 469-478.
- WAI-PING, V., FENTON, B. 1988. Nonselective mating in Little Brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy*, 69 : 641-645
- WEINFURTOVÁ, D. 1996 *Behaviorální profil letní kolonie netopýra velkého (Myotis myotis)*. Praha, 101 pp. Diplomová práce. Universita Karlova v Praze.
- WILKINSON, G. 1985a. The social organization of the common vampire bat : Pattern and cause of association. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 17 : 123-134.
- WILKINSON, G. 1985b. The social organization of the common vampire bat : H. Mating system, genetic structure, and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17 : 111-121
- WILKINSON, G.; SOUTH, M. 2002. Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell*, 1 : 124-131.
- WILKINSON, G., McCracken, G. 2003. Bats and balls: Sexual selection and sperm competition in the Chiroptera. In: *Bat Ecology* (Kunz, T.H, Fenton, M.B., eds). The University of Chicago Press, 2003. 779 pp.
- ZAHN, A. 1995. *Populationsbiologische Untersuchungen am Groben Mausohr (Myotis myotis)*. Munchen. PhD dissertation, Ludwig Maximilians Universität Munchen.
- ZAHN, A.; HASELBACH, H.; GUTTINGER, R. 2005. Foraging activity of central European *Myotis myotis* in a landscape dominated by spruce monocultures. *Mammalian Biology*, 70 : 265-270.
- ZAHN, A.; ROTTENWALLNER, A.; GUTTINGER, R. 2006. Population density of the greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*), local diet composition and availability of foraging habitats. *Journal of Zoology*, 269 : 486-493.
- ZAHN, A. DIPPEL, B. 1997. Male roosting habits and mating behaviour of *Myotis myotis*. *Journal of Zoology*, 243 : 659-674
- ZAHN, A. 1999. Reproductive success, colony size and roost temperature in attic-dwelling bat *Myotis myotis*. *Journal of Zoology*, 247 : 275-280.
- ZAHN, A.; RODRIGUES, L.; RAINHO, A.; PALMEIRIM, J. 2007. Critical times of the year for *Myotis myotis*, a temperature zone bat: roles of climate and food resources. *Acta | Chiropterologica*, 9 : 115-125.

Příloha



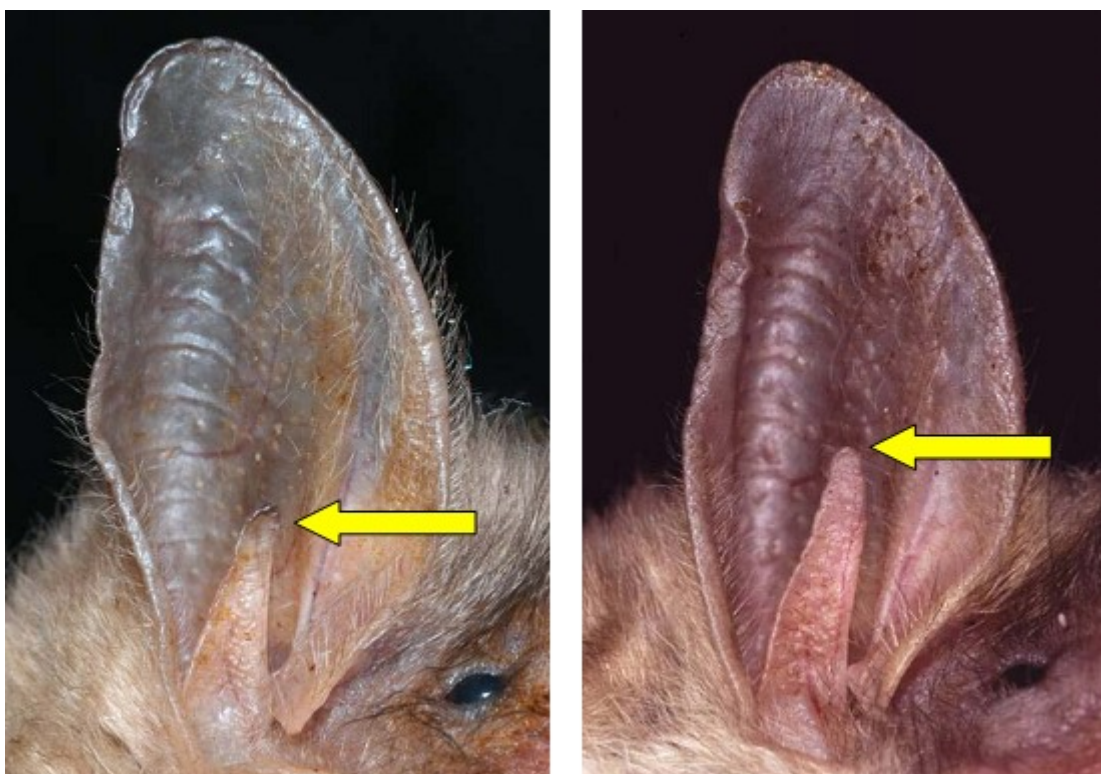
Obr. 1. Variabilita echolokačních signálů u *Myotis nattereri*. A: lov v ulici, výška letu 4m, B: Echolokace v blízkosti mateřské kolonie, výška letu 5m, C: přelet v otevřeném habitatu, výška letu 5m, D: let na lesní cestě s očkami, výška letu 1,5m (ze Skiba 2003)



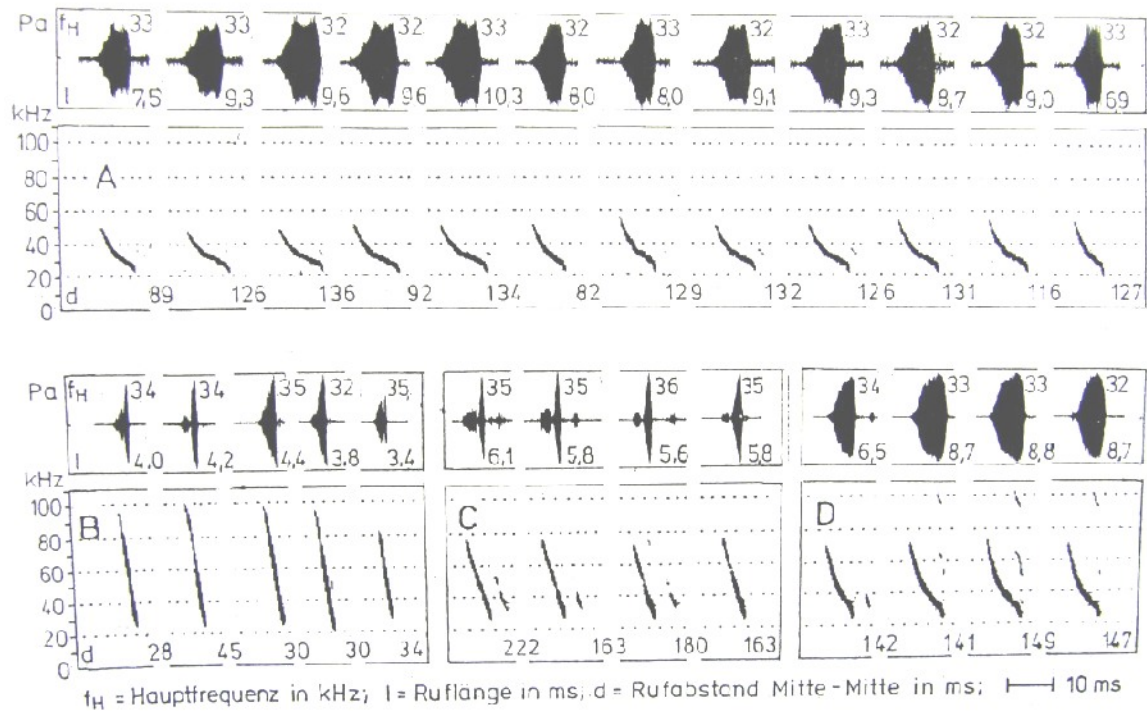
Obr. 2. Sociální signály *Myotis daubentonii*. A: nad vodou, B: v mateřské kolonii (ze Skiba 2003)



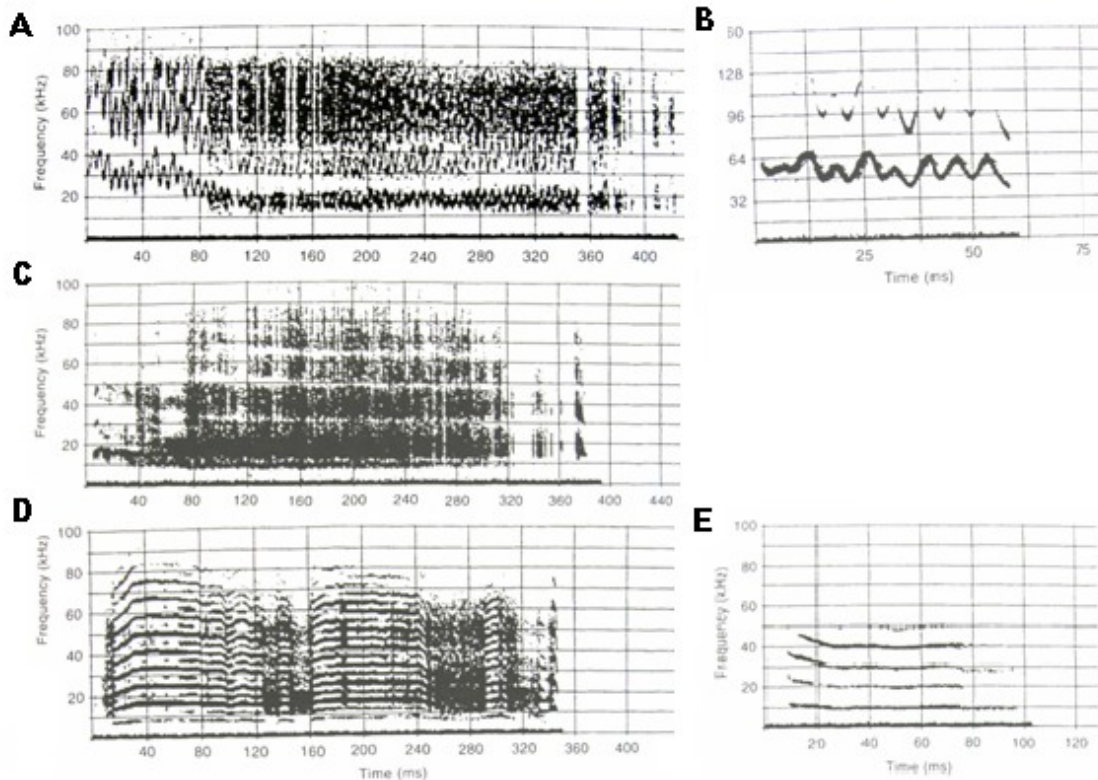
Obr.3. *Myotis myotis*, most přes Želivku u Bernartic, 28.11. 2009



Obr.4. Ušní boltce a tragy *Myotis myotis* a *M.blythii* (z Dietz & Helversen 2004)



Obr.5. Variabilita echolokačních signálů u *Myotis myotis*. A: let v otevřeném prostoru na široké lesní cestě, výška 5m, B: výlet z úkryt, C: lov nad 2m vysokým křovím, D: Lov na mýtině, výška letu 4m (ze Skiba 2003)



Obr.6. Variabilita sociálních signálů u *Myotis myotis*. A: chirping, B: W-calls, C: screaming, D: scolding, E: cheeping (ze Skiba 2003).