

## Přehled a srovnání echolokačních a sociálních signálů čtyř evropských druhů netopýrů rodu *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae)

Review and comparison of the echolocation and social calls in four European bat species of the genus *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae)

Helena JAHELKOVÁ

Katedra zoologie PřF UK, Viničná 7, CZ–128 44 Praha 2, Česko; hjahel@yahoo.com

došlo 7. 7. 2003

**Abstract.** This paper summarises acoustic behaviour in four European species of the genus *Pipistrellus*. Common parameters and sonograms of echolocation and social calls are described and compared with original recordings made mostly in the Czech Republic, additionally also in Germany and Greece. The frequency of maximum energy in echolocation calls, often used in field studies, differs significantly among species. A large overlap in this character was recorded in *P. nathusii* ( $x=42.2$  kHz) and *P. kuhlii* ( $x=40.2$  kHz), therefore, field identification should be based rather on social calls emitted during flight. In *P. pygmaeus*, very low frequencies (51–53 kHz) were often recorded in southern Moravia (Czech Rep.). In mating calls of *P. nathusii*, the lowest frequency of the component C3 (the third “V-shaped” signal) exhibits the highest interindividual and intraindividual variability and seems to play a role in individual recognition.

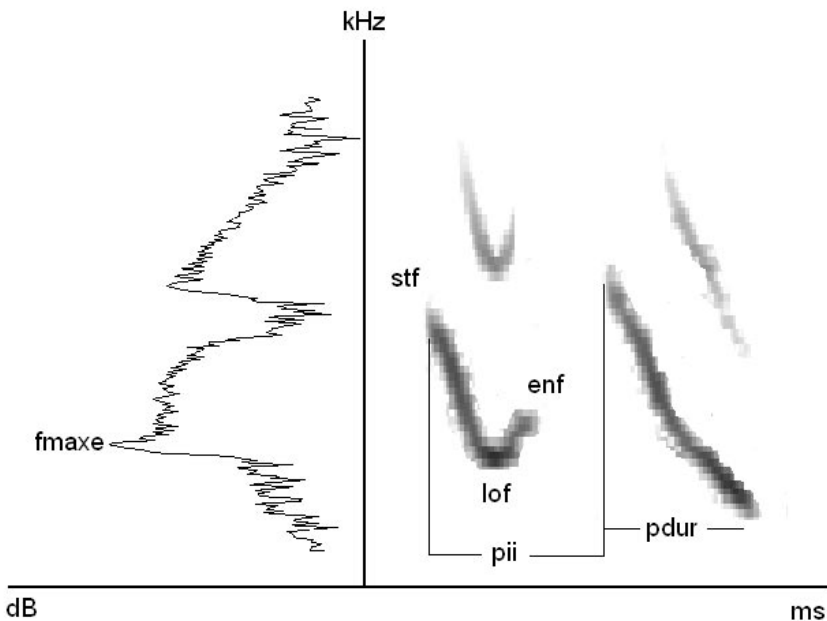
### ÚVOD

Rozšíření a biologii netopýrů rodu *Pipistrellus* Kaup, 1829 na území ČR je v posledních letech věnován poměrně intenzivní výzkum (BARTONIČKA 2002a, b, BARTONIČKA & ŘEHÁK 2003, HULVA et al. 2003, JAHELKOVÁ 2003, JAHELKOVÁ et al. 2000). Na českém území se vyskytují tři druhy rodu *Pipistrellus*: netopýr hvízdavý, *P. pipistrellus* (Schreber, 1774), netopýr nejmenší, *P. pygmaeus* (Leach, 1825), a netopýr parkový, *P. nathusii* (Keyserling et Blasius, 1839). Netopýr jižní, *P. kuhlii* (Kuhl, 1817), v Česku dosud zjištěn nebyl, avšak byl opakovaně doložen z území okolních zemí (Bavorsko, Rakousko, Maďarsko). Existuje tedy možnost jeho výskytu na jihu ČR, především na Moravě (viz MITCHELL-JONES et al. 1999, GAISLER & VLAŠÍN 2003), a proto je v následujícím srovnání zařazena i analýza signálů tohoto druhu. Tento příspěvek by měl sloužit především jako základní přehled dostupných literárních údajů, doplněný dosavadními výsledky výzkumu především z území ČR (variabilita sociálních signálů u *P. nathusii* a rozlišení druhů v terénu na základě akustických projevů s následnou analýzou vlastních dat).

Netopýr hvízdavý (*P. pipistrellus*) získává potravu v širokém spektru lovišť – na březích řek a jezer, v lesní a parkové krajině, případně v otevřených prostorách nad pastvinami, v okolí pouličních lamp, atd. (VAUGHAN et al. 1997). Oba kryptické druhy (*P. pipistrellus* a *P. pygmaeus*) obývající původně stromové štěrbiny jsou dnes ve velké míře synantropní (KUNZ 1982). Echolokační signály *P. pipistrellus* (pro všechny uvedené druhy je nejvíce zastoupen typ FM-QCF) mají hodnotu frekvence s maximální energií ( $f_{maxe}$ ) ve vyhledávací fázi okolo 46 kHz, jako hra-

niční kritérium oproti netopýru nejmenšímu (*P. pygmaeus*) je považována hodnota 49 kHz (JONES & VAN PARIJS 1993). Typické sociální signály *P. pipistrellus* vydávané za letu jsou převážně čtyřsložkové (3–5 složek), mohou mít jak agonistickou funkci a vyskytovat se v průběhu celé sezóny u lovcích jedinců, tak funkci epigamní, kdy je vydávání signálů za letu (tzv. *songflight*, *SF*) svázáno s fixní letovou dráhou a určitým rytmem vokalizace (1,42 signálů/sec) (BARLOW & JONES 1997). Dalšími zaznamenanými signály jsou také tzv. *distress calls*, vydávané jedinci při stresových situacích (manipulace, aj.) a vyvolávající změnu v chování ostatních jedinců stejného druhu – průměrně šest FM signálů s délkou 7 ms klesající od frekvence 40 kHz k frekvenci 18 kHz (RUSS et al. 1998).

U netopýra nejmenšího (*P. pygmaeus*) je charakter lovišť zřejmě určován dostupností vodních ploch (VAUGHAN et al. 1997), v potravním spektru jsou dominantní zástupci řádu Diptera odlišné od předchozího druhu (BARLOW 1997). Nároky na úkryt jsou u *P. pygmaeus* podobné jako u *P. pipistrellus*, objevuje se však tendence k tvorbě větších mateřských kolonií (BARLOW & JONES 1999). Hodnota *fmaxe* echolokačních signálů se pohybuje obecně na 55 kHz s hraniční hodnotou 52 kHz (JONES & VAN PARIJS 1993). Sociální signály *P. pygmaeus* se skládají převážně ze tří složek (rozmezí 2–4), v případě epigamního chování jsou signály opakovány častěji než u předchozího druhu (1,73 signálů/sec). Systém páření *P. pygmaeus* lze podobně jako u ostatních druhů klasifikovat jako tzv. *resource-defence polygyny*, kdy je samicemi vybírán samec na základě kvality zdroje (např. teritoria), který samec obhájí (LUNDBERG 1989, BARLOW & JONES 1997).



Obr. 1. Hodnocené časové a frekvenční parametry signálu.  
Fig. 1. Measured time and frequency parameters of the signal.

Netopýr parkový (*P. nathusii*) je oproti ostatním druhům charakteristický svými dálkovými migracemi (až 2000 km; BROSETT 1990, LINA 1990, STRELKOV 2000, aj.). Hodnota *f<sub>maxe</sub>* echolokačních signálů ve vyhledávací fázi je 39 kHz, délka trvání pulzu bývá v průměru o 1 ms větší (8–9 ms oproti 6–7 ms u předchozích druhů), rytmus signálů je v otevřeném prostoru pomalejší (KALKO 1994). Typické sociální signály *P. nathusii* jsou složené ze tří částí; sonogram první části je podobný výše uvedeným signálům kryptických druhů, druhá část je tvořena jedním frekvenčně modulovaným signálem, třetí několika složkami “tvaru V”, charakteristické poklesem a následným zvýšením frekvence. Signály jsou produkovány za letu (*songflight*, *SF*) nebo z úkrytu (*sedentary display*, *SD*) (GERELL-LUNDBERG & GERELL 1994). Jednotlivé části mohou být opakovány, případně vysílány samostatně (SZKUDLAREK & PASKIEWICZ 1999), často může být zaznamenána také variabilní čtvrtá část tvořená frekvenčně modulovanými signály především v sezóně páření (JAHELKOVÁ et al. 2000).

Netopýr jižní (*P. kuhlii*) v ČR dosud nebyl zaznamenán. Je typický pro Mediterránní oblast, ve střední Evropě se vyskytuje nepravidelně v Německu, Rakousku a Maďarsku (MITCHELL-JONES et al. 1999). Loví v různých typech prostředí, při současném výskytu s příbuznými druhy může preferovat nižší letové výšky nad vegetací (AHLÉN 1990). Zdá se, že je pro něj výhodné tvořit při lovu okolo lamp skupiny jedinců (BARAK & YOM-TOV 1989). Hodnota *f<sub>maxe</sub>* i délky pulsu *p<sub>dur</sub>* dosahují u *P. kuhlii* podobných hodnot jako u *P. nathusii* (WEID & HELVERSEN 1987, AHLÉN 1990). Sociální signály *P. kuhlii* na lovištích se podobají signálům druhů *P. pipistrellus* a *P. pygmaeus*, avšak s nižší průměrnou frekvencí a počtem složek 2–5 (RUSSO & JONES 1999).

Všechny čtyři uvedené druhy se také liší parametry intervalů mezi echolokačními signály, ty jsou však poměrně variabilní v závislosti na prostředí a situaci. U všech druhů jsou zastoupeny v echolokačních sekvencích vyhledávací fáze krátké (70–110 ms) a dlouhé (160–210 ms) intervaly mezi signály, což vytváří pro jednotlivé druhy charakteristický model (KALKO 1995).

## MATERIÁL A METODIKA

Nahrávky byly pořízeny na lokalitách v Česku, Německu a Řecku. Analyzované echolokační signály tří druhů vyskytujících se na území ČR pocházejí z různého prostředí (vodní plochy, okraje lesa, les). Signály *P. kuhlii* byly nahrány pouze od jedinců lovicích okolo lamp, případně ve volném prostoru.

V následujícím přehledu nahrávek je v hranaté závorce uveden odhadovaný počet jedinců na dané lokalitě na základě akustického a vizuálního pozorování.

*Pipistrellus pipistrellus*: **Česko**: Albeř, rybník Osika ([2], ? 5. 2002, číslo mapovacího čtverce 6956, geografické souřadnice 49° 01' severní šířky, 15° 07' východní délky); Blatná, rybník Velký Pálenec ([4], 5. 8. 2001, 6549, 49° 25' s. š., 13° 53' v. d.); Doksy, Břehyně ([>15], 1. 6. 2001, 5454, 50° 33' s. š., 14° 39' v. d.); Karlštejn, Berounka ([1], 19. 9. 2001, 6051, 49° 56' s. š., 14° 11' v. d.); Kunčice pod Ondřejníkem, nádraží, rybník ([8], 10. 9. 2003, 6475, 49° 32' s. š., 18° 16' v. d.); Liteň, přehrada ([3], 19. 9. 2001, 6050, 49° 54' s. š., 14° 08' v. d.); Ostrava-Zábřeh, slepé rameno Odry ([3], 26. 8. 2003, 6175, 49° 48' s. š., 18° 14' v. d.); Ostravice, most přes řeku u hřbitova ([>10], 6. 9. 2003, 6476, 49° 32' s. š., 18° 23' v. d.); Ponědrážka, rybník Hliníř, Švarcenberk ([4], 25. 7. 2001, 17. 8. 2001, 17. 5. 2003, 6854, 49° 08' s. š., 14° 42' v. d.); Praha, Hostivařská přehrada ([5], 15. 9. a 17. 9. 2003, 5953, 50° 03' s. š., 14° 32' v. d.); Řevnice, nádraží, město ([5], 24. 6. 2003, 6051, 49° 54' s. š., 14° 14' v. d.); Sušice, Otavský luh ([>15], 19. 8. 2000, 6571, 49° 14' s. š., 13° 31' v. d.); Třeboň, město, rybník Svět ([>10], 24. 7. 2001, 6954, 49° 00' s. š., 14° 45' v. d.). **Německo**: Essen, Margaretenhöhe ([>10], 4. 5. 2001, Nordrhein Westfallen, 51° 27' s. š., 6° 55' v. d.),

*Pipistrellus pygmaeus*: **Česko**: Blatná, rybník Velký Pálenec ([>150], 5. 8. 2001, 6549, 49° 25' s. š., 13° 53' v. d.); Jistebník, soustava rybníků ([>30], 17. 7. 2003, 6274, 49° 46' s. š., 18° 02' v. d.);

Tab. 1. Naměřené hodnoty echolokačních signálů u sledovaných druhů netopýrů rodu *Pipistrellus* ve vyhledávací fázi v různém typu prostředí: *fmaxe* = frekvence s maximálním množstvím energie (kHz), *pdur* = trvání signálu (ms), *p<sub>ii</sub> 120* = krátký (60–120 ms) interval mezi signály+délka signálu (ms), *n* = počet analyzovaných jedinců, *x* = průměr, *SD* = směrodatná odchylka

Tab. 1. Parameters of echolocation signals in search phase in studied species of the genus *Pipistrellus* in various types of habitats: *fmaxe* = frequency of maximum energy, *pdur* = pulse duration, *p<sub>ii</sub>60–120* = pulse duration + short interpulse interval (60–120 ms), *n* = number of individuals analysed, *x* = mean, *SD* = standard deviation

druh (n) species (n)	<i>fmaxe</i> (x±SD) kHz	min–max kHz	<i>pdur</i> (x±SD) ms	min–max kHz	<i>p<sub>ii</sub>60–120</i> (x±SD) ms
<i>P. nathusii</i> (157)	41,63±2,22	36,18–45,50	7,43±1,29	3,20–11,00	91,50±11,56
<i>P. kuhlii</i> (68)	40,16±1,86	35,3–44,60	7,98±1,56	5,00–11,00	103,57±11,12
<i>P. pipistrellus</i> (139)	46,22±1,81	42,21–52,90	6,32±1,60	3,48–11,00	89,65±13,86
<i>P. pygmaeus</i> (157)	54,12±2,96	49,60–58,57	6,15±1,26	3,90–9,00	80,72±10,03

Lanzhot, potok u ubytovny na Šlajsi ([4], 10. 9. 2000, 6956, 48° 43' s. š., 16° 57' v. d.); Lednice, Apollónův chrám, Mlýnský rybník ([>20], 5. 6. 2000, 7266, 48° 47' s. š., 16° 48' v. d.); Ostrá-Byšičky, Labe ([2], 16. 9. 2003, 5854, 50° 10' s. š., 14° 47' v. d.); Ostrava-Zábřeh, slepé rameno Odry ([2], 26. 8. 2003, 6175, 49° 48' s. š., 18° 14' v. d.); Ponědrážka, rybníky Ponědrážka, Hliníř ([6], 25. 7. 2001, 20. 8. 2003, 6854, 49° 08' s. š., 14° 42' v. d.); Praha, Stromovka (pouze přelet) ([1], 20. 5. 2003, 5852, 50° 06' s. š., 14° 25' v. d.); Stráž nad Nežárkou, chatová osada ([>90], 20. 8. 2000, 21. 7. 2001, 6955, 49° 04' s. š., 14° 54' v. d.); Řevnice, město ([3], 24. 6. 2001, 6051, 49° 54' s. š., 14° 14' v. d.); Třeboň, Opatovický rybník ([>10], 24. 7. 2001, 6954, 49° 00' s. š., 14° 45' v. d.).

*Pipistrellus nathusii*: **Česko**: Blatná, město, rybník Velký Pálenec ([>10], 5. 8. 2001, 6549, 49° 25' s. š., 13° 53' v. d.); Jablunka, úsek řeky ([5], 9. 9. 2003, 6673, 49° 23' s. š., 17° 57' v. d.); Krivoklát, hrad ([2], 17. 8. 2003, 5949, 50° 02' s. š., 13° 52' v. d.); Jistebník, soustava rybníků ([>10], 17. 7. 2003, 6274, 49° 46' s. š., 18° 02' v. d.); Lanzhot, ubytovna Na Šlajsi ([2], 10. 9. 2000, 6956, 48° 43' s. š., 16° 57' v. d.); Lednice, Apollónův chrám, Mlýnský rybník ([>5], 5. 6. 2000, 7266, 48° 47' s. š., 16° 48' v. d.); Libčice nad Vltavou, úsek Vltavy ([3], 14. 9. 2003, 5759, 50° 11' s. š., 14° 21' v. d.); Liteň, přehrada ([2], 19. 9. 2001, 6050, 49° 54' s. š., 14° 08' v. d.); Ostrá-Byšičky, Labe ([>20], 16. 9. 2003, 5854, 50° 10' s. š., 14° 47' v. d.); Ostrava-Zábřeh, slepé rameno Odry ([2], 26. 8. 2003, 6175, 49° 48' s. š., 18° 14' v. d.); Ponědrážka, rybníky Ponědrážka, Hliníř, Švarcenberk ([>200], 1. 7. – 1. 9. 1999–2003, 6854, 49° 08' s. š., 14° 42' v. d.); Praha, Stromovka ([7], 20. 5. a 2. 8. 2003, 5852, 50° 06' s. š., 14° 25' v. d.); Praha, Hloubětín, Hořejší rybník ([2], 12. 10. 2003, 5853, 50° 06' s. š., 14° 32' v. d.); Praha, údolní nádrž Džbán ([>5], 28. 9. 2003, 5951, 50° 06' s. š., 14° 19' v. d.); Praha, Břevnov ([>10], 2. 10. 2003, 5952, 50° 05' s. š., 14° 22' v. d.); Praha, Malá Strana, Kinského zahrada ([>10], 26. 9. 2003, 5952, 50° 05' s. š., 14° 22' v. d.); Praha, Staré Město, Střelecký ostrov ([>10], 24. 8. 2003, 5952, 50° 05' s. š., 14° 22' v. d.); Praha, Hostivař, přehrada ([>10], 15. a 17. 9. 2003, 5953, 50° 03' s. š., 14° 32' v. d.); Srbsko ([1], 19. 9. 2001, 6050, 49° 56' s. š., 14° 08' v. d.); Třeboň, Opatovický rybník, alej ([6], 24. 7. 2001, 6954, 49° 00' s. š., 14° 45' v. d.).

*Pipistrellus kuhlii*: **Řecko**: Sarti (srpen 2002, Sithonia, Chalkidiki, 40° 05' s. š., 23° 58' v. d.).

Do analýzy byla použita pouze fáze vyhledávací z echolokačních signálů získaných v různém prostředí (volný prostor, okolí stromů, okolí lamp). Pro analýzu signálů bylo použito výstupu z detektorů Peterson D230 (systém *frequency division*, *FD*) a D240 (systém *time expansion*, *TE*) zaznamenaného do nahrávačů Sony WM-GX550 a Sony TCD-D8. Signály byly digitalizovány a následně analyzovány programem Batsound (1.2) a AvisoftSasLabPro (2.4). Při vzorkovací frekvenci (*sampling frequency*) 22.050 Hz, nastavení okna *Hamming*, velikosti FFT (*FFT size*) rovné 256 a přesahu FFT (*FFT overlap*)

87 % bylo frekvenční rozlišení rovno 1120 Hz a časové rozlišení 0,15 ms. Počáteční (*stf*) a koncová frekvence (*enf*) měřená u sociálních signálů byla zjišťována z grafu *power spectrum* – 40 dB od *fmaxe* jednotlivých signálů. Mnoho terénních pracovníků má k dispozici pouze detektor D230 se systémem FD; proto jsou také uvedeny odpovídající sonogramy echolokačních a sociálních signálů.

### Použité zkratky

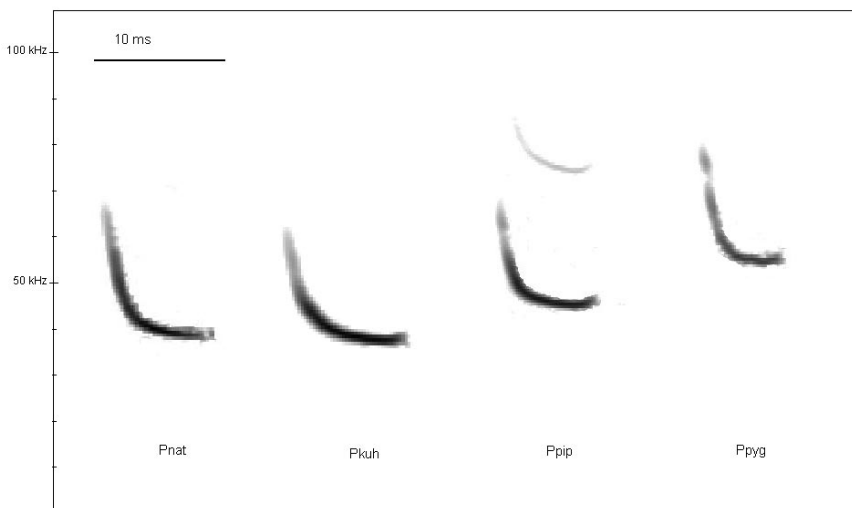
Obecně: A, B, C, D = části sociálních signálů (obr. 6), a-1, a0, a1, a2 = složky části A (obr. 6, 9, 11), c3 = třetí složka části C, FM = frekvenčně modulovaný, QCF = kvasikonstantní, SD = vokalizace z úkrytu, SF = vokalizace za letu, FD = systém *frequency division* detektoru (pracuje ve reálném čase, snižuje 10× nebo 8× přijímanou frekvenci), TE = systém *time expansion* detektoru (10× zpomalí přijímaný signál).

Časové a frekvenční parametry (obr. 1): *enf* = koncová frekvence, *fmaxe* = frekvence s maximálním množstvím energie, *lof* = nejnižší frekvence, *pdur* = délka signálu (pulsu), *ii* = interval mezi signály, *pii* = interval mezi signály + *pdur*.

## VÝSLEDKY

### Echolokační signály

Tato problematika byla dostatečně popsána dříve (KALKO 1994, 1995, SCHNITZLER & KALKO 1998, aj.), zde jsou uvedeny pouze základní parametry signálů získaných v různých typech prostředí: délka signálu (*pdur*), frekvence s maximálním množstvím energie (*fmaxe*) a interval mezi signály + délka signálu (*pii*). Spektrogramy různých typů signálů sledovaných druhů (FM, FM-QCF, QCF) nahrané v systémech *time expansion* a *frequency division* ukazují obr. 2–4.



Obr. 2. FM-QCF echolokační signál typický pro vyhledávací fázi: *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhlii*, *P. pipistrellus* a *P. pygmaeus*.

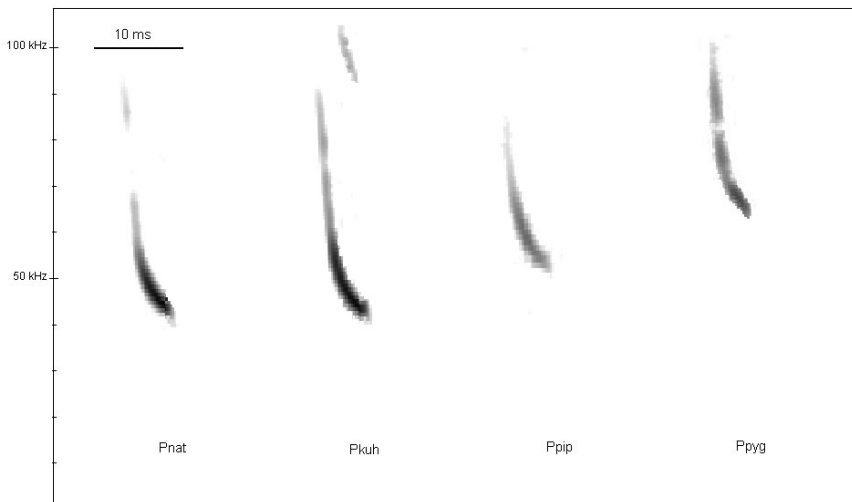
Fig. 2. FM-QCF echolocation signal typical for the search phase: *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, and *P. pygmaeus*.

Tab. 2. Délka trvání části A dvou, tří a čtyřsložkových signálů u sledovaných druhů netopýrů rodu *Pipistrellus*. *ncomp* = počet složek (u *P. nathusii* do složky *a0* včetně), ostatní zkratky viz tab. 1

Tab. 2. Duration of part A in signals composed of two, three and four components. *ncomp* = number of components (in *P. nathusii* only to component *a0*), for other abbreviations see Tab. 1

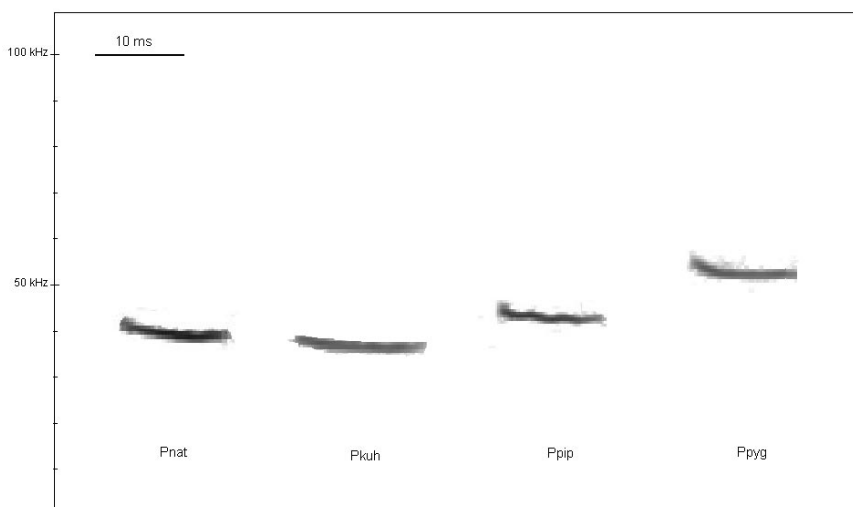
druh / species (n)	<i>ncomp2</i> ( $\bar{x}\pm\text{SD}$ ) (n)	<i>ncomp3</i> ( $\bar{x}\pm\text{SD}$ ) (n)	<i>ncomp4</i> ( $\bar{x}\pm\text{SD}$ ) (n)
<i>P. nathusii</i> (88)	16,55±0,35 (2)	27,82±3,32 (8)	33,91±3,15 (78)
<i>P. kuhlii</i> (16)	30,65±6,15 (2)	39,91±4,42 (10)	44,80±4,91 (4)
<i>P. pipistrellus</i> (67)	–	21,67±0,95 (14)	30,53±1,57 (53)
<i>P. pygmaeus</i> (62)	18,43±3,84 (5)	25,96±1,91 (55)	30,37±2,62 (2)

Frekvence s maximálním množstvím energie se u všech druhů liší (obr. 5), dochází však k zřetelnému překryvu, zejména u *P. nathusii* a *P. kuhlii*. Vyšší hodnoty u *P. nathusii* (44–46 kHz) pocházejí ze zaplněného prostředí (lov mezi stromy) a následovaly po sekvenci signálů o nižší frekvenci (41–42 kHz), podobně je tomu i u vysokých hodnot *P. pipistrellus*. Délky intervalů jsou velmi variabilní, v analyzovaném souboru byly nejvíce zastoupeny krátké intervaly (kategorie 60–120 ms); u *P. nathusii* 86,4 % z celkového počtu všech naměřených intervalů, *P. kuhlii* 73,9 %, *P. pipistrellus* 88,6 %, *P. pygmaeus* 82 %. Rozdíly a překryvy mezi základními parametry ve vyhledávací fázi shrnuje tab. 1.



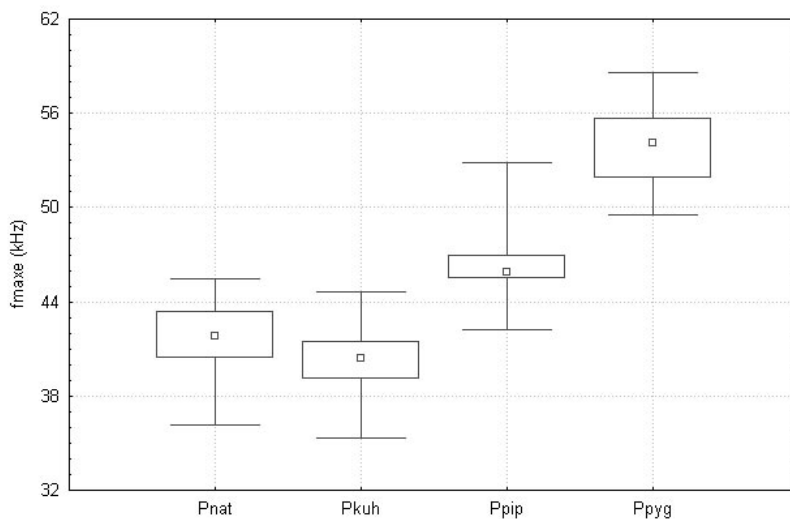
Obr. 3. FM echolokační signál typický pro přibližovací fázi: *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhlii*, *P. pipistrellus* a *P. pygmaeus*.

Fig. 3. FM echolocation signal typical for approaching phase: *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, and *P. pygmaeus*



Obr. 4. QCF echolokační signál typický pro otevřený prostor: *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhlii*, *P. pipistrellus* a *P. pygmaeus*.

Fig. 4. QCF echolocation signal typical for open space: *Pipistrellus nathusii*, *P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, and *P. pygmaeus*.



Obr. 5. Rozložení frekvence s maximální energií ( $f_{maxe}$ ) čtyř druhů rodu *Pipistrellus* v analyzovaném souboru.

Fig. 5. Distribution of frequency with maximum energy in four *Pipistrellus* species.

Tab. 3. Základní charakteristiky sociálních signálů u studovaných druhů netopýřů rodu *Pipistrellus* u složek A2 (*P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*) a a-1 (*P. nathusii*). *stf*= počáteční frekvence, *enf*= koncová frekvence, *ii* = interval mezi složkami, ostatní zkratky viz tab. 1

Tab. 3. Basic parameters of social signals in component A2 in selected species of the genus *Pipistrellus* (*P. kuhlii*, *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*) and a-1 (*P. nathusii*). *stf*= start frequency, *enf*= end frequency, *ii* = interpulse interval, for other abbreviation see Tab. 1

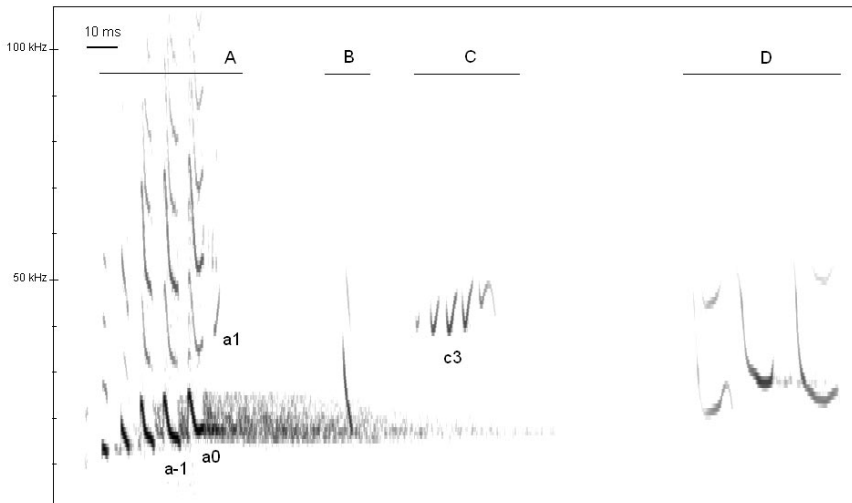
druh / species (n)	<i>pdur</i> (x±SD)	<i>stf</i> (x±SD)	<i>fmaxe</i> (x±SD)	<i>enf</i> (x±SD)	<i>ii</i> (x±SD)
<i>P. nathusii</i> (482)	6,50 ± 1,11	26,28 ± 4,81	18,23 ± 1,60	15,62 ± 3,20	3,16 ± 0,90
<i>P. kuhlii</i> (16)	10,60 ± 1,20	37,99 ± 7,81	13,86 ± 2,02	14,01 ± 4,36	5,36 ± 1,80
<i>P. pipistrellus</i> (67)	4,47 ± 0,41	31,84 ± 2,61	18,55 ± 1,09	18,94 ± 2,19	3,98 ± 0,44
<i>P. pygmaeus</i> (62)	6,34 ± 1,08	45,33 ± 9,76	22,24 ± 2,38	24,84 ± 7,18	3,09 ± 0,90

### Sociální signály

Kromě základních charakteristik uvedených u echolokačních signálů byly měřeny počáteční (*stf*), koncová (*enf*) a nejnižší (*lof*) frekvence, základní tvar sonogramů byl popsán velkými písmeny abecedy.

U *P. pygmaeus* bylo hodnoceno pouze osm sociálních signálů nahraných systémem *TE*. Sociální signály u druhu *P. pipistrellus* byly pořízeny od skupiny lovcích nad rybníkem a od jedinců při *SF*, u *P. nathusii* od dvaceti dvou jedinců při *SD* a *SF*, u *P. kuhlii* od skupin jedinců lovcích v okolí lamp (obr. 6–12).

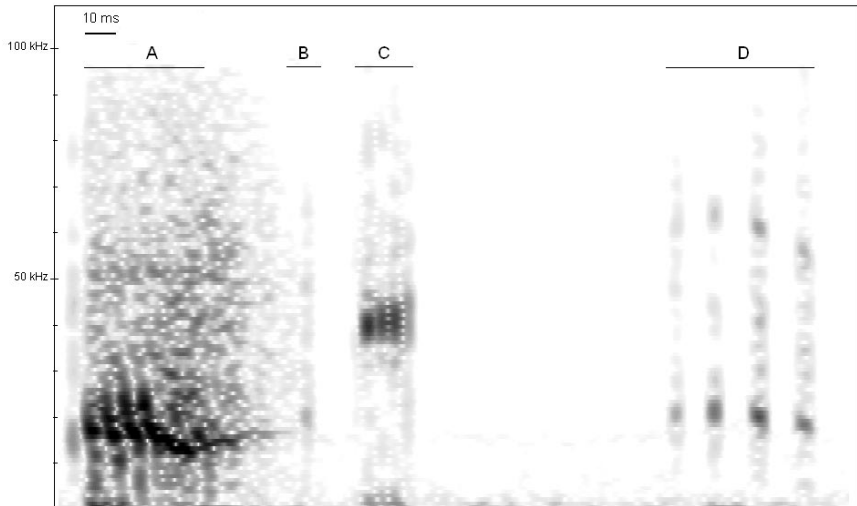
V následujících sociálních signálech vokalizujících jedinců lze rozlišit čtyři základní části, zde označovány jako *A*, *B*, *C*, *D*.



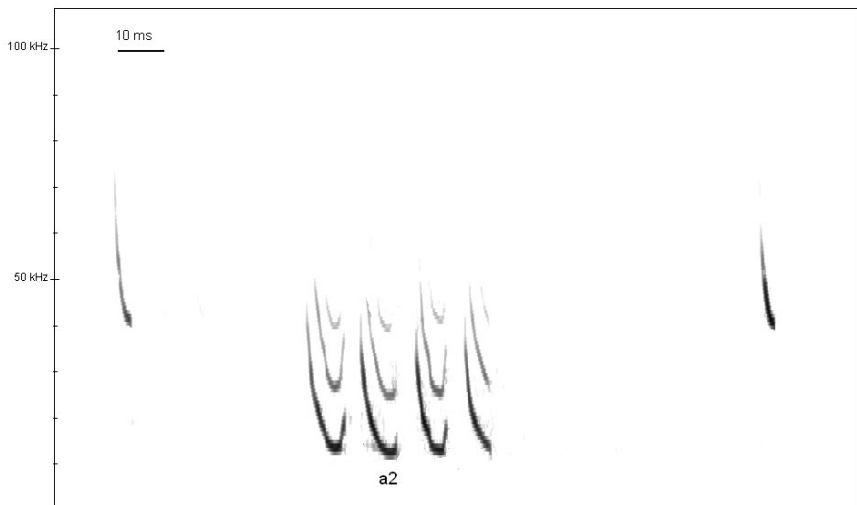
Obr. 6. Sociální signál struktury ABCD u *Pipistrellus nathusii*; u D typ NUU.

Fig. 6. Structure ABCD of social signal in *Pipistrellus nathusii*; in D, structure type NUU.





Obr. 7. Sociální signál struktury *ABCD* u *Pipistrellus nathusii* nahraný v systému *frequency division*.  
 Fig. 7. Structure *ABCD* of social signal in *Pipistrellus nathusii* recorded in *frequency division* system.



Obr. 8. Sociální signál struktury *A* u *Pipistrellus kuhlii*.  
 Fig. 8. Structure *A* of social signal in *Pipistrellus kuhlii*.

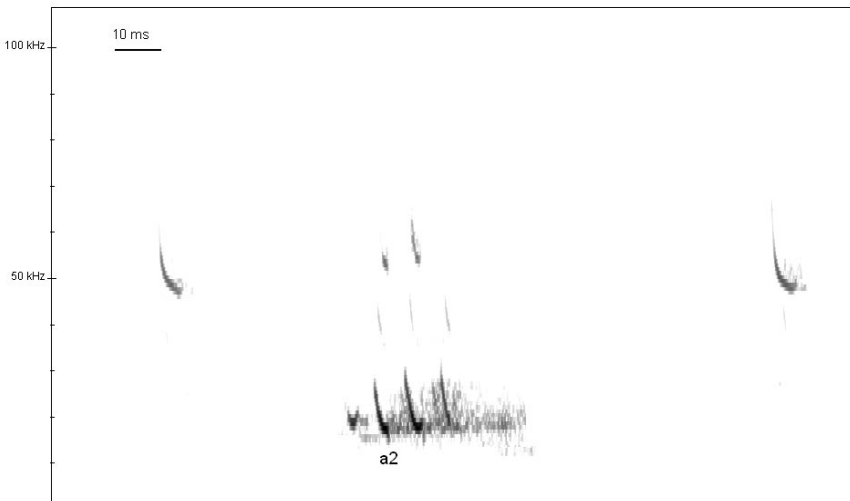
První část (*A*) se objevuje u všech sledovaných druhů a je tvořena dvěma a více frekvenčně modulovanými signály. Nižší variabilita byla zaznamenána u *P. pygmaeus* a *P. pipistrellus*, naopak větší u *P. kuhlii* a *P. nathusii*. Ze zobrazení na spektrogramu lze vyčíst typy kopírující písmena *V* (*enf-lof* > 2 kHz, QCF úsek < 2 ms), *L* (*enf-lof* < 2 kHz, QCF úsek > 2 ms), *I* (krátké FM signály). Právě tyto různé typy zapříčiňují vysokou variabilitu v koncové frekvenci (*enf*), podobně je tomu při hodnotách počáteční frekvence (*stf*), kdy se objevuje před sestupnou částí krátká vzestupná část (2–4 ms, rozdíl frekvencí 2–6 kHz).

U *P. nathusii* se za poslední složkou (*a0*) o nižší frekvenci (do 30 kHz) vyskytují signály “tvaru *V*”, jejichž nejnižší frekvence mohou stoupat až na hodnotu 100 kHz; počet složek v části *A* závisí na individualitě a behaviorálním kontextu. Podle počtu složek (2–10 do *a0* včetně,  $x=5$ ) zvyšuje i délka této části (16–80 ms,  $x=40$  ms). Z variabilních signálů *P. kuhlii* byly vybrány do analýzy pouze 2–4 složkové signály, které by mohly být zaměněny s předcházejícími druhy. Délky trvání části *A* u 2–4 složkových signálů shrnuje tab. 2. Pro srovnání základních charakteristik byly vybrány složka *a1* u *P. nathusii* (nejnižší intraindividuální variabilita) a poměrně konstantní druhá složka (*a2*) u zbývajících druhů.

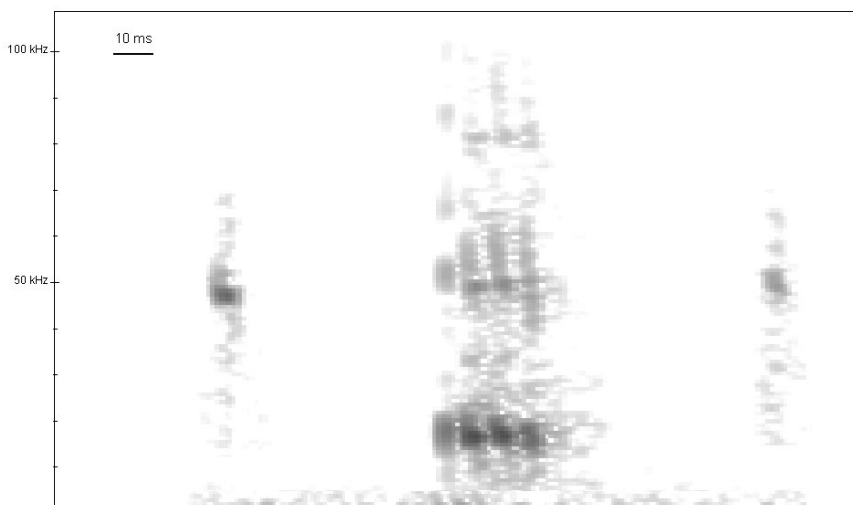
Rozmezí počtu složek této části v analyzovaném souboru bylo u *P. nathusii* 2–10, *P. kuhlii* 2–5, *P. pipistrellus* 3–5, *P. pygmaeus* 2–4.

Část *A* všech druhů lze tedy poměrně snadno rozlišit analýzou základních frekvenčních i časových parametrů (*pdur*, *fmaxe*, *ii*), zvláště je rozdíl mezi *fmaxe* sociálních signálů *P. nathusii* a *P. kuhlii*, jejichž *fmaxe* se u echolokačních signálů dosti překrývají (tab. 3, obr. 13).

Následující části (*B*, *C*, *D*) byly nalezeny pouze u *P. nathusii*. Část *B* je tvořena jedním FM signálem délky 2–8 ms s *fmaxe* mezi 15–40 kHz, s koncovou frekvencí (*enf*) 7–32 kHz. Koncová frekvence této části může pomáhat v diskriminaci jednotlivých individuí, určující je však nejnižší



Obr. 9. Sociální signál struktury *A* u *Pipistrellus pipistrellus*.  
Fig. 9. Structure *A* of social signal in *Pipistrellus pipistrellus*.



Obr. 10. Sociální signál struktury A a echolokační signály *Pipistrellus pipistrellus* nahrané v systému *frequency division*.

Fig. 10. Structure A of social signal and echolocation signals in *Pipistrellus pipistrellus* recorded in *frequency division* system.



Obr. 11. Sociální signál struktury A a echolokační signály u *Pipistrellus pygmaeus*.

Fig. 11. Structure A of social signal in *Pipistrellus pygmaeus*.

frekvence (*lof*) části *C* (složka *c3*), tvořené 3–10 složkami “tvaru *V*” s *fmaxe* mezi 25–50 kHz (délka trvání 18–60 ms) (obr. 14). Signály části *D* jsou nejvariabilnější, jak intra-, tak interindividuálně, nesou však určité individuální charakteristiky a jsou nápadně podobné sociálním signálům vydávaným staršími mláďaty v mateřských koloniích. Mezi hlavními typy sonogramů popsanými u osmi sledovaných samic v Ponědrážce (6854, jižní Čechy) se jako nejčastější jevíly struktury kopírující písmena *L*, *N* (obrácené), *I*, *U*, *V*, *W*, u mláďat pak kromě izolačních QCF signálů nejvíce typy *L*, *N* (obrácené) a *V*.

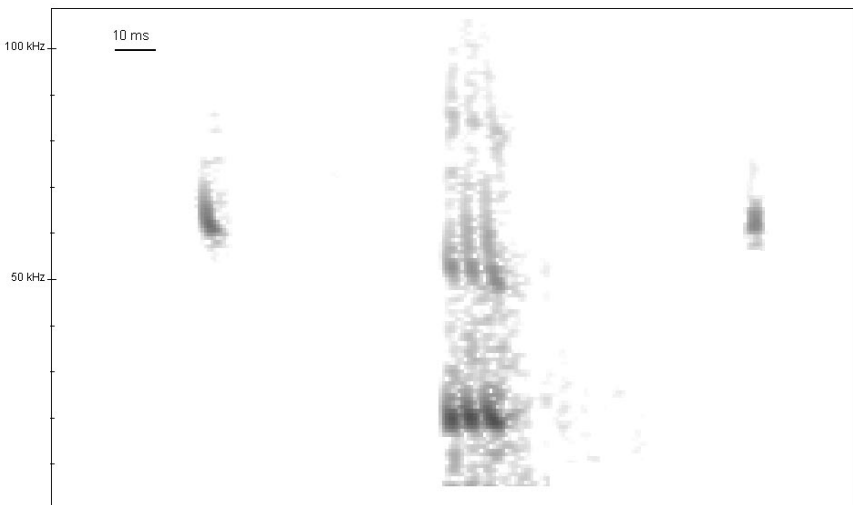
Ve vokalizaci adultních samců *P. nathusii* v období páření se jednotlivé části často kombinují; nejčastějšími strukturami jsou *ABC*, *ABCD*, *ABCBD*, ve vokalizaci lze také najít samostatně stojící složky *A*, *AB*, *AD*, *BC*, či dlouhé *D*-sekvence. Samostatně stojící část *A* či kombinace *BC* a *ABC* byly také zaznamenány při výletové aktivitě mateřských kolonií v červnu a červenci.

## DISKUSE

### Echolokační signály

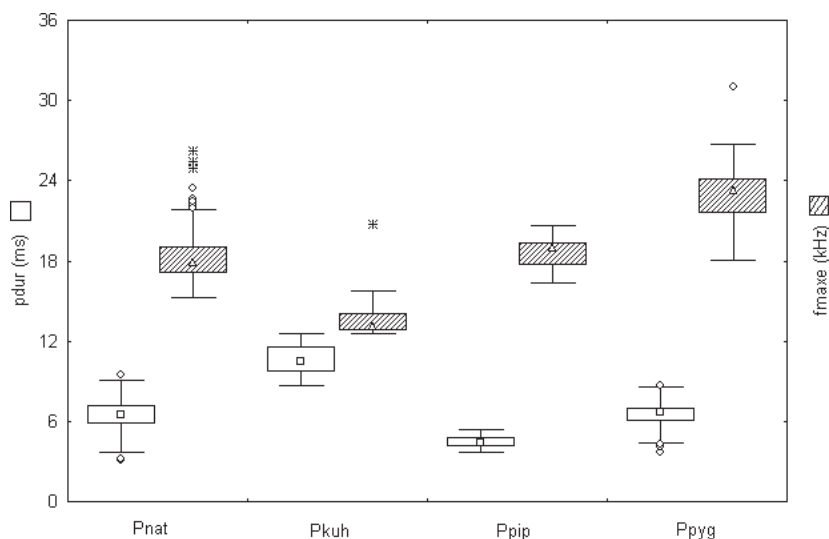
Echolokační signály *P. pygmaeus* byly zaznamenány pouze z okolí vodních ploch, oproti tomu lovecká strategie kryptického druhu *P. pipistrellus* byla zjištěna také v lese a ve městě v okolí lamp bez žádné vodní plochy v blízkosti, což je v souladu s pozorováním jiných autorů (VAUGHAN et al. 1997, OAKELEY & JONES 1999).

Všechny čtyři druhy mají poměrně intenzivní echolokační signály, proto je možné poměrně přesně zjistit přítomnost druhu na dané lokalitě pomocí ultrazvukových detektorů. Přestože se významně liší ve frekvenci s maximální energií, je nutné pro přesné druhové určení pořádit analyzovatelný záznam, neboť *fmaxe* u *P. pipistrellus* je s ostatními druhy v překryvu.



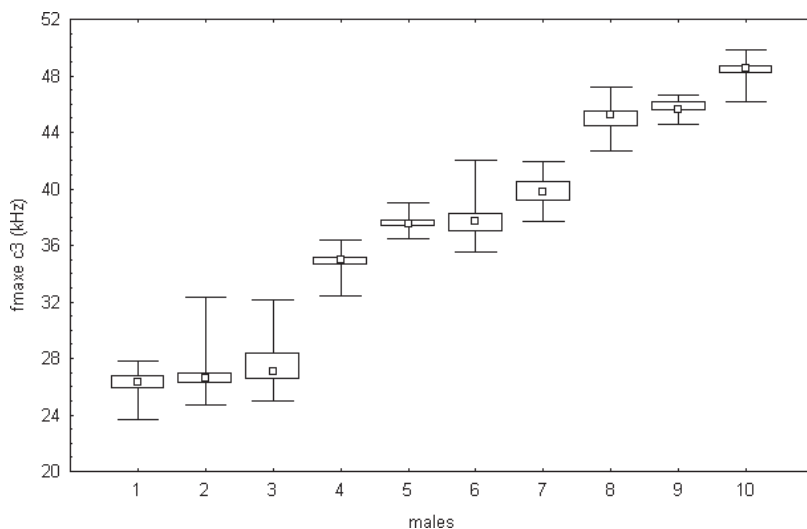
Obr. 12. Sociální signál struktury *A* u *Pipistrellus pygmaeus* nahraný v systému *frequency division*.

Fig. 12. Structure *A* of social signal and echolocation signals in *Pipistrellus pygmaeus* recorded in *frequency division* system.



Obr. 13. Délka pulsu (*pdur*) a frekvence s maximálním množstvím energie (*fmaxe*) složky *a-1* u *Pipistrellus nathusii* a *a2* u *P. kuhlii*, *P. pipistrellus* a *P. pygmaeus*.

Obr. 13. Pulse duration (*pdur*) a frequency with maximum energy (*fmaxe*) složky *a-1* of *Pipistrellus nathusii* and *a2* of *P. kuhlii*, *P. pipistrellus* and *P. pygmaeus*.



Obr. 14. Rozdělení 10 sledovaných samců *Pipistrellus nathusii* na základě nejnižší frekvence složky *c3* (*lofc3*) v sociálním signálu (počet analyzovaných frekvencí *c3* u jednotlivých jedinců:  $n_1=36$ ,  $n_2=134$ ,  $n_3=12$ ,  $n_4=41$ ,  $n_5=22$ ,  $n_6=91$ ,  $n_7=17$ ,  $n_8=19$ ,  $n_9=23$ ,  $n_{10}=30$ ).

Fig. 14. Distribution of social signals of 10 males of *Pipistrellus nathusii* based on the lowest frequency of component *c3* (*lofc3*) in social call (number of analyzed frequencies of *c3* of particular individuals:  $n_1=36$ ,  $n_2=134$ ,  $n_3=12$ ,  $n_4=41$ ,  $n_5=22$ ,  $n_6=91$ ,  $n_7=17$ ,  $n_8=19$ ,  $n_9=23$ ,  $n_{10}=30$ ).

Nízké hodnoty signálů u *P. pygmaeus* (51–53 kHz) jsem zaznamenala pouze na jižní Moravě; data získaná analýzou signálů by bylo vhodné doplnit podrobnější genetickou analýzou na tomto území. U *P. nathusii* byla průměrná *fmaxe* zhruba o 2 kHz vyšší než uvádí ostatní autoři (AHLÉN 1991, KALKO & SCHNITZLER 1993, WEID & HELVERSEN 1987, aj.). Signály s průměrnou frekvencí 42 kHz byly u tohoto druhu zaznamenány jak z blízkosti mateřských kolonií, tak sledovaných samců; tento rozdíl tedy nelze vysvětlit odlišnou *fmaxe* v závislosti na pohlaví a pravděpodobně také na typu prostředí, neboť signály o této frekvenci se vyskytovaly i v otevřeném prostoru ve vyhledávací fázi či v průběhu přesunu. Podobně vysoká *fmaxe* byla zaznamenána u mateřské kolonie na Litvě (PAUZA, pers. comm).

Zaznamenaný rozdíl mezi echolokačními signály *P. nathusii* a *P. kuhlii* je sice ve výsledcích mého výzkumu výraznější, avšak překryv měřených hodnot je vysoký, a proto v zásadě nelze doporučit rozlišování těchto dvou druhů pouze na základě echolokačních signálů.

### Sociální signály

Sociální signály u všech sledovaných druhů se v základních parametrech signálu liší, tento rozdíl podporuje teorii reprodukčního rozdělení mezi kryptickými druhy *P. pipistrellus* a *P. pygmaeus*; výsledky (srv. rozdíly mezi kryptickými druhy: vyšší počet složek, celková délka signálu, nižší průměrné frekvence všech složek, nižší počáteční a minimální frekvence u *P. pipistrellus* oproti *P. pygmaeus*) jsou v plném souladu s údaji uváděnými v literatuře (BARLOW & JONES 1997). Odlišnosti, které se v první řadě týkají vyšších hodnot (v průměru o 2 kHz) počáteční a nejnižší frekvence (ve struktuře typu V) a *fmaxe* (v ostatních strukturách), mohou být důsledkem jiné metodiky při zpracování signálů, nelze však vyloučit individuální faktor sociální vokalizace týkající se příslušnosti k odlišným populacím.

Publikované údaje o vokalizaci *P. nathusii* (BARLOW & JONES 1996, BARLOW & JONES 1997, RUSS et al. 1998, SZKUDLAREK & PASKIEWICZ 1999) shrnují vesměs pouze základní charakteristiky. Ve shodě s nimi lze konstatovat, že sociální hlas tohoto druhu je v typickém případě složen ze tří částí, které jsou v této práci označovány písmeny A, B, C.

První část (A) je podobná sociálnímu signálu předchozích druhů a může být s nimi v jistých situacích zaměněna (především při slabém signálu, kdy se ztrácejí počáteční a vysokofrekvenční koncové složky za *a0*, anebo u signálů s nízkým počtem složek), charakteristická je však pro většinu signálů dvojice *a0* a *a1*.

Třetí část (C) tvořená složkami "tvaru V" a její frekvenční i časové charakteristiky se jeví jako nejvěrohodnější rozlišovací znaky pro determinaci jednotlivých individuí. Kromě již uvedené nejnižší frekvence nejhlasitější složky *c3* jsou to také rozdíly mezi nejnižšími frekvencemi jednotlivých složek této části, a v intervalech mezi jednotlivými složkami, které u některých individuí dosahují nulových hodnot a jednotlivé složky jsou vzájemně propojené. Tyto charakteristiky jsou však silně individuální a také závisejí na behaviorálním kontextu (*SD*, *SF*, přítomnost ostatních jedinců).

Všechny tři části se však mohou objevovat i samostatně. Při výskytu samostatné části A je nutné brát v úvahu pohlcování vyšších frekvencí atmosférou a také poměrně nízkou intenzitu části B u některých jedinců; a také je-li nejnižší frekvence části C nad 40 kHz, mohou často vznikat artefakty zdánlivě samostatných částí A či AB v celém souboru nahrávek. Část C se objevuje samostatně poměrně zřídka, častější je v kombinaci se složkou B umístěna mezi echolokační signály anebo mezi prvky části D. Samostatný výskyt těchto částí může poukazovat na jejich odlišné informativní vlastnosti.

Část *D* patří k nejvariabilnějším strukturám v sociální vokalizaci samců. Vyplnění volného akustického prostoru mezi jednotlivými částmi typického sociálního signálu *P. nathusii* silně záviselo na přítomnosti ostatních jedinců. Je pravděpodobné, že složky této části (*D*) tvoří velmi silný individuální prvek v sociální vokalizaci samců nesoucí informace nejen o již zmíněné individualitě, ale také pravděpodobně o zdatnosti daného jedince (zvýšení počtu složek při přítomnosti ostatních jedinců) a také příslušnosti k určité skupině. U některých druhů netopýrů byly prokázány rozdíly v echolokačních signálech mezi mateřskými koloniemi (*Eptesicus fuscus*, *Myotis lucifugus*; MASTERS et al 1995, PEARL & FENTON 1996). Echolokační signály slouží především k orientaci a lovu kořisti, jsou tedy méně variabilní v individuální rovině než sociální signály (FENTON 1985).

Všechny signály *P. kuhlii* byly nahrány při lovu kořisti, mohou mít tedy agonistickou funkci, a jsou velmi podobné 2–4 složkovým signálům popsáním z Itálie (RUSSO & JONES 1999), rozdíl byl však ve frekvenčních charakteristikách, a to především u *f<sub>maxe</sub>* celého signálu, jež byla o více než 2 kHz nižší. Vyšší počet složek než předchozí autoři (4–7) uvádí SZKUDLAREK & PASKIEWICZ (1999), bohužel lokalita ani behaviorální situace při získávání nahrávek není uvedena; při mém výzkumu byl zaznamenán maximální počet složek rovný pěti. Tento druh se v ČR nevyskytuje, je však doložen z okolních států, a podobně jako u druhů *Pipistrellus nathusii* a *Hypsugo savii* se v poslední době rozšiřuje jeho areál (JÁHELKOVÁ et al. 2000, GAISLER & VLAŠÍN 2003); je zde tedy možnost výskytu v hraničních územích, především na jižní Moravě (MITCHELL-JONES et al. 1999).

## PODĚKOVÁNÍ

Za pomoc v terénu děkuji doc. RNDr. Vladimíru HANÁKOVÍ a prof. RNDr. Ivanu HORÁČKOVÍ, za spolupráci při získávání nahrávek pak Janě NECKÁROVÉ a Anně HOFMANNOVÉ. Příprava tohoto příspěvku byla podpořena grantem GAČR 42/201/813.

## LITERATURA

- AHLÉN I., 1991: *Identification of Bats in Flight*. Katarina Tryck AB, Stockholm, 50 pp.
- BARAK Y. & YOM-TOV Y., 1989: The advantage of group hunting in Kuhl's bat *Pipistrellus kuhlii* (Microchiroptera). *J. Zool., Lond.*, **219**: 670–675.
- BARLOW K. E., 1997: Differences in songflight calls and social calls between two phonic types of the vespertilionid bat *Pipistrellus pipistrellus*. *J. Zool., Lond.*, **241**: 315–324.
- BARLOW K. E. & JONES G., 1996: *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Britain in mating season. *J. Zool., Lond.*, **240**: 767–773.
- BARLOW K. E. & JONES G., 1997: The diets of two phonic types of the bat *Pipistrellus pipistrellus* in Britain. *J. Zool., Lond.*, **243**: 597–609.
- BARLOW K. E. & JONES G., 1999: Roosts, echolocation calls and wing morphology of two phonic types of *Pipistrellus pipistrellus*. *Zschr. Säugetierk.*, **64**: 257–268.
- BARTONIČKA T., 2002a: Letová aktivita a biotopová preference *Pipistrellus* spp. v intravilánu a lužním lese během laktace. Pp.: 159–160. In: BRYJA J. & ZUKAL J. (eds.): *Zoologické dny. Brno 2002. Abstrakta referátů z konference 14.–15. února 2002*. ČZS, Brno, 192 pp.
- BARTONIČKA T., 2002b: Flight activity and habitat use of *Pipistrellus pygmaeus/mediterraneus* in the floodplain forest. *Bat Res. News*, **43**(3): 72.
- BARTONIČKA T. & ŘEHÁK Z., 2003: Variability in echolocation calls of *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825) in search flight in different habitats. P.: 59. In: MACHOLÁN M., BRYJA J. & ZIMA J. (eds.): *European Congress of Mammalogy, Brno 2003: Abstracts*. 27.–1. 8. 2003. Institute of Vertebrate Biology AS CR, Brno, 268 pp.
- BROSSETT A., 1990: Les migrations de la pipistrelle de Nathusius, *Pipistrellus nathusii* en France. Ses incidences possibles sur la propagation de la range. *Mammalia*, **54**: 207–212.

- GAISLER J. & VLAŠIN M., 2003: Second record of the Savi's pipistrelle (*Hypsugo savii*) in the Czech Republic. *Vespertilio*, **7**: 181–182.
- GERELL-LUNDBERG K. & GERRELL R., 1994: The mating behaviour of Pipistrelle and the Nathusius' pipistrelle (Chiroptera) – a comparison. *Folia Zool.*, **43**: 315–324.
- FENTON M. B., 1985: *Communication in the Chiroptera*. Indiana Univ. Press, Bloomington, 161 pp.
- HULVA P., HORÁČEK I. & ŘEHÁK Z., 2003: Genetic diversity and distribution of *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus*. P.: 121. In: MACHOLÁN M., BRYJA J. & ZIMA J. (eds.): *European Congress of Mammalogy, Brno 2003: Abstracts. 27.–1. 8. 2003*. Institute of Vertebrate Biology AS CR, Brno, 268 pp.
- JAHELKOVÁ H., 2003: Variation of advertising calls in *Pipistrellus nathusii*. P.: 124. In: MACHOLÁN M., BRYJA J. & ZIMA J. (eds.): *European Congress of Mammalogy, Brno 2003: Abstracts. 27.–1. 8. 2003*. Institute of Vertebrate Biology AS CR, Brno, 268 pp.
- JAHELKOVÁ H., LUČAN R. & HANÁK V., 2000: Nové údaje o netopýru parkovém (*Pipistrellus nathusii*) v jižních Čechách. *Lynx, n. s.*, **31**: 41–51.
- JONES G. & VAN PARIJS S. M., 1993: Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? *Proc. R. Soc. Lond. B*, **251**: 119–125.
- KALKO E. K. V., 1994: Coupling sound emission and wing-beat in naturally foraging European pipistrelle bats (Microchiroptera, Vespertilionidae). *Folia Zool.*, **43**: 362–376.
- KALKO E. K. V., 1995: Insect pursuit, prey capture and echolocation in pipistrelle bats (Microchiroptera). *Animal Behav.*, **50**: 861–880.
- KALKO E. K. V. & SCHNITZER H. U., 1993: Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implication for habitat use and prey detection. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33**: 414–428.
- KUNZ T. H., 1982: Roosting ecology. Pp.: 1–55. In: KUNZ T. H. (ed.): *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York, 425 pp.
- LINA P. H. C., 1990: Verre Terugmeldingen van Nathusius's Dwergvleermuisen *Pipistrellus nathusii*, gevonden of geringd in Nederland. *Lutra*, **33**: 45–48.
- LUNDBERG K., 1989: *Social organisation and survival of the pipistrelle bat (Pipistrellus pipistrellus), and a comparison of advertisement behaviour in three polygynous bats*. Dissertation, Lund University, Sweden.
- MASTERS W. M., RAVER K. A. S. & KAZIAL K. A., 1995: Sonar signals of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, contain information about individual identity, age and family affiliation. *Animal Behav.*, **50**: 1243–1260.
- MITCHEL-JONES A. J., AMORI G., BOGDANOWICZ W., KRYŠTUFEK B., REIJNDERS P. J. H., SPITZENBERGER F., STUBBE M., THISSEN J. B. M., VOHRALÍK V. & ZIMA J., 1999: *The Atlas of European Mammals*. Academic Press, London, 484 pp.
- OAKEY S. F. & JONES G., 1998: Habitat around maternity roosts of the 55 kHz phonic type of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*). *J. Zool., Lond.*, **245**: 222–228.
- PEARL D. L. & FENTON M. B., 1996: Can echolocation calls provide information about group identity in the little brown bat (*Myotis lucifugus*)? *Can. J. Zool.*, **74**: 2184–2192.
- RUSS J. M., RACEY P. A. & JONES G., 1998: Intraspecific responses to distress calls of the pipistrelle bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Animal Behav.*, **55**: 705–713.
- RUSSO D. & JONES G., 1999: The social calls of Kuhl's pipistrelles *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819): structure and variation (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool., Lond.*, **249**: 476–481.
- SCHNITZLER H. U. & KALKO E. K. V., 1998: How echolocating bats search and find food. Pp.: 183–196. In: KUNZ T. H. & RACEY P. A. (eds.): *Bat Biology and Conservation*. Cambridge Univ. Press, 470 pp.
- STRELKOV P. P., 2000: Seasonal distribution of migratory bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) in eastern Europe and adjacent territories: nursing area. *Myotis*, **37**: 7–25.
- SZKUDLAREK R. & PASKIEWICZ R., 1999: Sygnaly godowe krajowych gatunkow nietoperzy. *Nietoperze*, **1**: 55–62.
- VAUGHAN N., JONES G. & HARRIS S., 1997: Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of a broadband acoustic method. *J. Appl. Ecol.*, **34**: 716–730.
- WEID R., 1994: Sozialrufe männlicher Abendsegler (*Nyctalus noctula*). *Bonn. Zool. Beitr.*, **45**: 33–38.
- WEID R. & HELVERSEN O. v., 1987: Ortungsrufe europäischer Fledermäuse beim Jagdflug im Freiland. *Myotis*, **25**: 5–27.