

## Metodické poznámky k detektoringu

Helena JAHELKOVÁ<sup>1</sup> & Tomáš BARTONIČKA<sup>2</sup>

<sup>1</sup> PřF UK, Viničná 7, CZ–128 44, Praha 2, Česko; hjahel@yahoo.com

<sup>2</sup> PřF MU, Kotlářská 2, CZ–611 37, Brno, Česko; bartonic@sci.muni.cz

**Methodical comments on bat detectoring.** This paper describes basic physical properties of sound, transfer systems of ultrasound detectors, classification of echolocation and social signals and factors affecting recorded signals. Spectrograms of signals modified by environmental and technical factors are involved.

**Detectoring, physical factors, echolocation**

### Úvod

V současné době se v České republice stále více využívají k terénním studiím (faunistickým, ekologickým, etologickým) ultrazvukové detektory. Díky druhově specifickým echolokačním signálům (ve vyhledávací fázi a typickém prostředí) lze určit většinu evropských druhů (Ahlén 1991, aj.). Parametry echolokačních signálů se však u řady druhů překrývají a některé druhy nelze odlišit metodou detektoringu vůbec, např. *Myotis mystacinus* a *M. brandtii*. Při použití této metody je nutné brát v úvahu jak flexibilitu v echolokačním chování (fáze lovu, prostředí) (např. Jones & Rayner 1988, Jones 1995, Kalko & Schnitzler 1998, Schnitzler & Kalko 1998, aj.), tak deformace signálů způsobené samotným prostředím ve vztahu k nahrávacímu zařízení či přímo typem použitého zařízení. Zde uvádíme některé aspekty, které by při práci s ultrazvukovými detektory neměly být opomíjeny.

### Fyzikální aspekty

Zvuk je mechanické vlnění, ve vzduchu se šíří pouze podélně. Jako hlavní popisné charakteristiky se užívá frekvence ( $f$ ), vlnová délka ( $l$ ), intenzita ( $I$ ) a amplituda ( $A$ ). Frekvence měřená v hercích ( $Hz$ ) rovna počtu kmitů za sekundu je nepřímo úměrná vlnové délce (vzdálenost mezi dvěma vrcholy amplitudy). Ultrazvukem jsou nazývány signály o frekvenci vyšší než 20 kHz. Rychlost zvuku ve vzduchu je při 0 °C přibližně 331,8 m/s a s rostoucí teplotou se zvyšuje ( $331,8 \text{ m/s} + 0,607t$ ;  $t$  = teplota [°C]); je rovna násobku frekvence a vlnové délky. Jistý zmatek panuje ohledně udávání “intenzity zvuku” (k čemuž přispěl pravděpodobně také překlad anglického obecného pojmu “intensity”). Intenzita zvuku ( $I$ , intensity) je akustická energie, která projde danou plochou ( $W/m^2$ ). Hladina intenzity (intensity level) je  $= 10 \log_{10} (I_1/I_0)$  a měří se v  $dB$ . Často se jako “intenzita” označuje tzv. hladina akustického tlaku (což je podíl efektivních akustických tlaků  $= 20 \log p_{ef}/p_{ef0}$ ;  $p_{ef0} = 2 \times 10^{-5} \text{ Pa}$ ) měřená také v decibelech ( $dB SPL$ ); starší chiropterologické práce obvykle uvádějí pouze  $dB$  bez bližšího určení. Další jednotkou, se kterou se lze setkat je  $dB peSPL$  (udává maximální skutečnou hladinu akustického tlaku, *peak equivalent SPL*). Práh slyšitelnosti se udává jako  $10^{-12} \text{ W/m}^2$  (0 dB), práh bolesti jako  $1 \text{ W/m}^2$  (120 dB) (Truax 1999). V následujícím odstavci uvádíme u konkrétních příkladů hodnoty v  $dB$  bez bližšího určení.

Frekvence echolokačních signálů se u netopýrů pohybuje od 9 kHz (např. u *Euderma maculatum*) do více než 200 kHz (*Cleotis percivali*, 212 kHz). “Hlasitost” signálu netopýrů se laboratorně měří v určité vzdálenosti; naměřené hodnoty se pohybují od 60 dB (netopýři lovící v zaplněném prostoru, tzv. “šeptající netopýři” [*whispering bats*], např. *Plecotus auritus* – 10 cm před čenichem nepohybujícího se jedince 73–75 dB) k hodnotám přesahujícím 120 dB (vzdušní lovci, např. *Pipistrellus pipistrellus* – 10 cm před čenichem nepohybujícího se jedince 85–87 dB, za letu: 128 dB). Je-li netopýrům umožněn v laboratoři let, jsou echolokační signály intenzivnější (rozdíl oproti stacionárním > 10 dB) (Fenton & Bell 1981, Fenton 1991, Waters & Jones 1995, Holderied & von Helversen 2003).

## Zpracování ultrazvukových signálů

Od roku 1978 jsou k terénním studiím využívány ultrazvukové detektory, které převádí ultrazvukové signály do slyšitelné oblasti. Pro převod ultrazvuku se používají tři systémy:

1. **Heterodyning**, je úzkofrekvenční metoda, při které je vstupní signál míchán se signálem z vnitřního oscilátoru (10–200 kHz) tak, aby byla výsledná frekvence slyšitelná. Upravená frekvence je nižší než původní frekvence. Takže např. oscilátor vyladěný na 30 kHz, kdy originální signál nabývá hodnot mezi 31 a 29 kHz dává mixážní výstup posunutý o 1 kHz. Signály jsou následně očištěny od nízkých frekvencí a zesíleny. Tento systém sice umožňuje rozlišení různých druhů netopýrů přímo v terénu především dle harmonických rysů signálů, ale takto transformované signály nelze použít k analýze; systém je součástí většiny detektorů.

2. **Frequency division**, kde je vstupní signál přiváděn na čítač, který reaguje na průchod sinusové křivky nulovou hodnotou (*zero crossing*) a vytváří novou periodu desetkrát nebo osmkrát delší (a tím frekvenci signálů nižší), získané nahrávky je možno analyzovat, nelze však získat detailní údaje, neboť převedený signál neodpovídá originálnímu. Toto ořezání period způsobí frekvenční posun ze škály např. 10–200 kHz na slyšitelnou škálu 1–20 kHz. Systém pracuje v reálném čase a detektorů tak lze dobře využít např. pro dlouhodobé automatické nahrávky z jednoho pozorovacího bodu. Tento systém obsahují ultrazvukové detektory Anabat II, BatBox Duet, Pettersson D230, D940, UltraSoundAdvice U30, aj.

3. **Time expansion** s rozšířenou digitální pamětí, který ukládá přicházející signál do paměti a pak jej přehrává zpět zpomalený (většinou 10× nebo 20×); signály zachycené tímto typem detektoru zachovávají narozdíl od předchozího modelu informaci obsaženou v originálním signálu, jsou tedy vhodné k následné detailní analýze, např. Laar Explorer, Laar TR20, Pettersson D240X, D980, Ranquility II, aj. Jednotlivé modely se odlišují např. velikostí vnitřní digitální paměti respektive dobou signálu, který mohou transformovat v celku.

Recentně vyvinutý Pettersson 1000X v sobě zahrnuje všechny tři zmiňované systémy spolu s šestnáctibitovým nahrávacím systémem s pamětí (typu Compact Flash card), kterou lze přímo připojit k počítači přes standardní systém a umožnit tak kontinuální zpracování. Detailní přehled výhod a nevýhod zmiňovaných systémů transformace ultrazvukových signálů lze najít v práci Pettersson (1993) nebo Parsons et al. (2000).

K určování druhů v terénu a následné analýze nahrávek se používají většinou detektory kombinující systémy *heterodyning* a *time expansion* (Ahlén 1991, Ahlén & Baagøe 1999), jejichž výstupy se zaznamenávají do kvalitních digitálních nahrávačů. Převod nahraných signálů do počítače a jejich analýzu umožňuje řada akustických programů (např. Avisoft SasLabPro, Batsound, SonoBat, SONA, aj.). Signály mohou být zobrazovány jako změny v napětí (tlaku zvukových vln) za čas (oscilogram), jako síla signálu rozvrstvená přes spektrum frekvencí (*power spectrum*) nebo jako

změny frekvence v čase (spektrogram). Lze také spojit detektor přímo s PC (obvykle laptopem) a kontinuálně nahrávat v reálném čase až do vyčerpání kapacity harddisku. Výhodou je možnost simultánního sledování spektrogramu/oscilogramu na obrazovce a okamžitě posoudit vhodnost získaných nahrávek. Editace a další analýzy jsou dostupné při znovuotevření uloženého souboru. Některé systémy (např. Avisoft – UltraSoundGate) umožňují synchronizaci s videozáznamem, což dovoluje sledovat souvislost echolokace a chování.

Při analýze je nutné dodržovat stejné nastavení základních parametrů (*sampling frequency*, *FFT window*, *FFT overlap*, *FFT size*); při jakékoli takovéto změně se posune časové i frekvenční rozlišení.

## Klasifikace signálů

### Echolokační signály

Echolokační signály se obecně klasifikují podle frekvenčního průběhu (obr. 1):

1. **signály o konstantní frekvenci (CF)** využívané např. nadčeledí Rhinolophoidea (většinou v modifikaci FM-CF-FM),

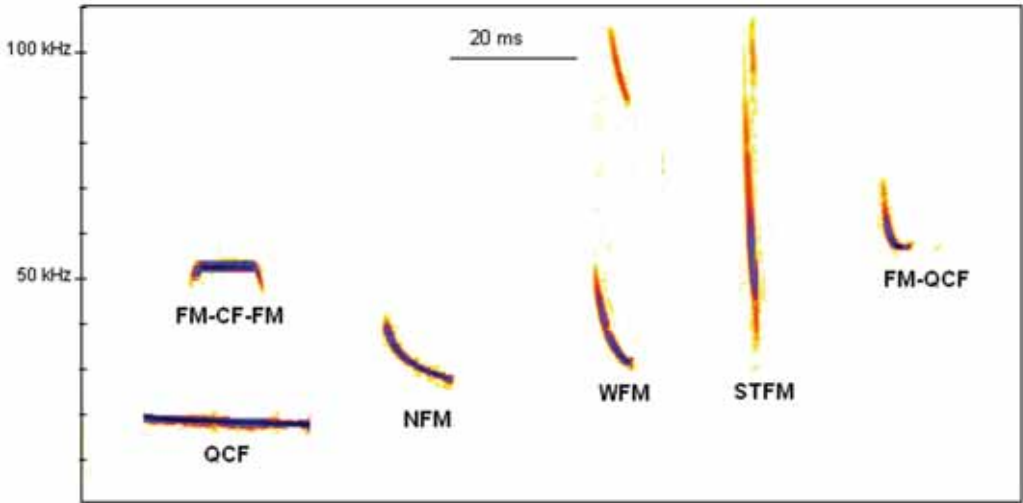
2. **varianty frekvenčně modulovaných signálů (FM)**. Oba typy signálů (*CF/QCF* a *FM*) jsou často kombinovány v závislosti na behaviorální situaci (přelety, jednotlivé fáze při lovu kořisti, aj.) a také na typu loviště (otevřený prostor, blízkost objektů, aj.). Kalko & Schnitzler (1993) rozdělili FM signály na: *QCF* signály, které jsou definovány frekvenčním rozpětím nižším než 4 kHz a trváním signálu nad 1 ms. Právě díky malému frekvenčnímu rozpětí jsou téměř totožné se signály typu CF. Samostatné či jako složka echolokačního signálu jsou typické pro otevřený prostor. Signály s rozpětím mezi 4–15 kHz jsou označovány jako úzkopásmové *FM* (*narrow-band*, *NFM*, případně *shallow FM*). Jsou používány nejčastěji také v otevřeném prostoru. Širokopásmové FM mají frekvenční rozpětí vyšší než 15 kHz (*wide-band*, **WFM**). Signály bez QCF složky s vysokým stupněm frekvenční modulace dosahující 30 a více kHz za 1 ms jsou označovány jako strmé FM signály (*steep*, **STFM**) (obr. 1).

### Sociální signály

U jednoduchých sociálních signálů lze využívat obecnou charakteristiku platnou pro echolokační signály, případně se popisují písmeny abecedy (např. “I” pro STFM signál, “L” pro FM-QCF, aj.) (Lundberg 1989, Szkudlarek & Paskiewicz 1999). U složitějších struktur lze použít terminologie z ornitologických prací (slabika, fráze, motiv, aj.). Dále se používají čísla či písmena abecedy přiřazená určitým strukturám nebo jsou jednotlivé typy signálů nazvané podle příslušného kontextu (např. “*screech*”, “*hallo call*”, “*whine*”, aj.) (Barclay et al. 1979, Kozhurina 1996, aj.).

## Faktory měnící nahrávané signály

1. **Vliv vzdušného prostředí.** Míra atmosférického pohlcování (atenuace) je obecně závislá na teplotě, vlhkosti, tlaku, ale především na frekvenci vysílaného signálu. Nejlépe pohlcovány jsou signály o krátké vlnové délce a tedy o vysoké frekvenci. Míra atenuace ve volném prostoru při tlaku 101 325 Pa, teplotě 15 °C a vlhkosti 70% při vysílání echolokačních signálů o frekvenci 40 kHz bude 1,23 dB/m, zatímco při vysílání signálů o frekvenci 20 kHz jen 0,48 dB/m (vypočteno podle ISO9613). Šíření signálu v atmosféře dále ovlivňují gradienty teploty a větru. Na nahrávaných echolokačních signálech se pohlcování projeví kromě snížení hlasitosti především ztrátou vyšších frekvencí a harmonických tónů (a tedy následnou změnou frekvenčních parametrů jako např. rozpětí signálu, aj.) (Jensen & Miller 1999).



Obr. 1. Klasifikace echolokačních signálů podle frekvenčního průběhu.  
Fig. 1. Classification of echolocation signals based on frequency course.

**2. Vliv Dopplerova jevu.** Frekvence signálu se mění vzhledem k pohybu netopýra nebo pohybu pozorovatele. Při přibližování dochází ke zvýšení frekvence, při vzdalování dojde ke snížení frekvence. Nejjednodušejší vysvětlitelná varianta nastává v okamžiku, když netopýr letí přímo k pozorovateli. Pak lze výslednou frekvenci zjistit ze vztahu  $f = [(c \pm v)/c]f_0$ , kde  $c$  odpovídá rychlosti zvuku v daném prostředí,  $v$  rychlosti, kterou se netopýr přibližuje k pozorovateli a  $f_0$  originální frekvenci vysílané netopýrem. Je-li průměrná letová rychlost druhu *Pipistrellus pipistrellus* ve vyhledávací fázi lovu 4,54 m/s (Jones & Rayner 1989) a frekvence vydávaného signálu 46 kHz, pak bude výsledná nahrávaná frekvence, při teplotě prostředí 15 °C, přibližujícího se netopýra vyšší přibližně o 0,6 kHz.

**3. Pohlcování signálu způsobené okolními překážkami ve vztahu k vysílané frekvenci.** Odlišné typy vegetace pohlcují různé frekvence různě intenzivně. Také je možno zaznamenat pravidelné kolísání „hlasitosti“ vlivem turbulence nebo chováním zvířete, např. otáčením hlavy z jedné strany na druhou, tak, aby netopýr pokryl celou oblast před sebou (Marten & Marler 1977, Wiley & Richards 1982).

**4. Změny signálu vznikající při nahrávání v blízkosti překážek nebo u jedinců v úkrytu.** Je-li signál odražen od vysoce reflektivního povrchu, může být hlasitější než originální signál. Takto vznikají ozvěny, mnohonásobné ozvěny nebo dozvuk. Mezi původním a odraženým signálem pak dochází k interferenci, která mění jejich parametry. U druhu *Myotis daubentonii* lovicího nízko nad vodní hladinou, která slouží jako velmi dobrá odrazová plocha, byly pozorovány modifikace, tzv. *null model* (Kalko & Schnitzler 1989)

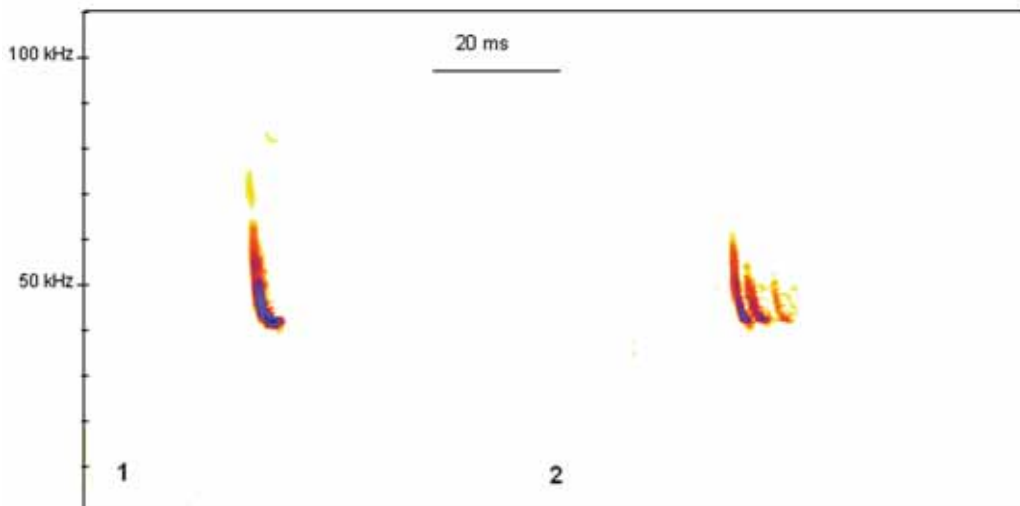
### Konkrétní příklady transformace signálů

Na tomto místě uvádíme přehled skupin jednotlivých změn signálů pozorovaných v našem materiálu. Naleznete zde jejich charakteristiky a hlavní odlišnosti od signálu ideálního pro druhovou identifikaci popřípadě následné měření parametrů. Nahrávky v systému *time expansion* (detektor

D240X) byly digitalizovány a následně vizualizovány programem Batsound 1.2. Analýza nahrávek proběhla manuálně přímo z monitoru PC v nastavení *sampling frequency* 22.050 Hz, *Hamming window*, *FFT size* 512, *FFT overlap* 87%. Celkem do analýz vstupovalo 20 sekvencí rodu *Pipistrellus*, 20 *Myotis daubentonii*, 10 *M. mystacinus* a/nebo *M. brandtii*, 5 *Eptesicus serotinus* a 20 *Nyctalus noctula* nahraných na lovištích. Byl sledován počet jednotlivých struktur, jejich fragmentace popř. další možné modifikace s ohledem na specifickou, nestandardní situaci. Modifikované signály byl srovnáván s nezměněnými signály získanými v optimálních podmínkách v otevřeném prostoru, bez překážek, bez přítomnosti dalších jedinců stejného nebo jiného druhu. U mnoha změněných signálů byly zaznamenány různé artefakty způsobené prostředím či médii.

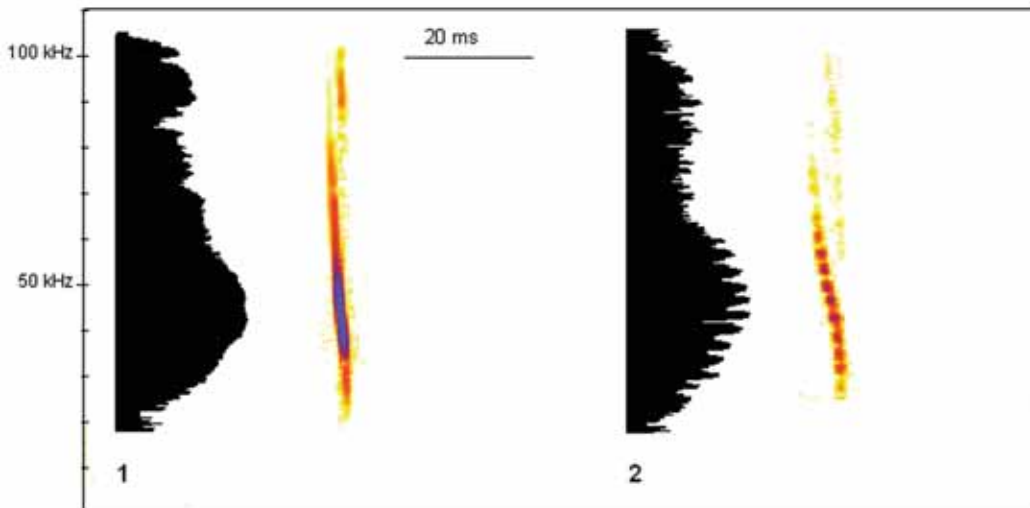
1. **Ozvěny, mnohonásobné ozvěny, dozvuk.** Obvykle jsou sledovány parametry samotného signálu, pouze v ojedinělých případech také jeho ozvěny. Základním úskalím jakékoliv analýzy je správná identifikace vlastního signálu. V případě jednoduchých ozvěň je původní signál obvykle snadno odlišitelný a lze ho proto použít do akustické analýzy. Je však nutné rozlišit skutečné ozvěny původního signálu od signálů vysílaných ostatními jedinci. Signály lze ve většině případů odlišit v celé sekvenci na základě rozdílných intervalů a intenzity (Bartonička et al. 2006). Intervaly signálu a ozvěny (měříme-li od začátku pulzu k začátku ozvěny) se většinou pohybují v rozmezí od 2 do 20 ms bez ohledu na druhovou příslušnost. Nejdelší námi zaznamenaná vzdálenost byla 90 ms (obr. 2 a 4).

2. **Signály změněné odrazem od překážek.** Často zaznamenávaná byla také změna signálu po odrazu od rovných překážek (např. zeď) připomínající výše zmíněný *null model* (obr. 3). Signál je však při zobrazení na spektrogramu rozdělen do menších úseků. Takto modifikované signály jsou časté zvláště u druhu *M. daubentonii*, který jako jediný z námi sledovaných druhů loví velmi nízko nad vodní hladinou, která vytváří ideální odrazovou plochu. Tato fragmentace velmi komplikuje získání většiny parametrů signálu (Kalko & Schnitzler 1989).



Obr. 2. Spektrogram echolokačního signálu typu FM-QCF druhu *Pipistrellus nathusii* bez (1) a se dvěma ozvěnami (2).

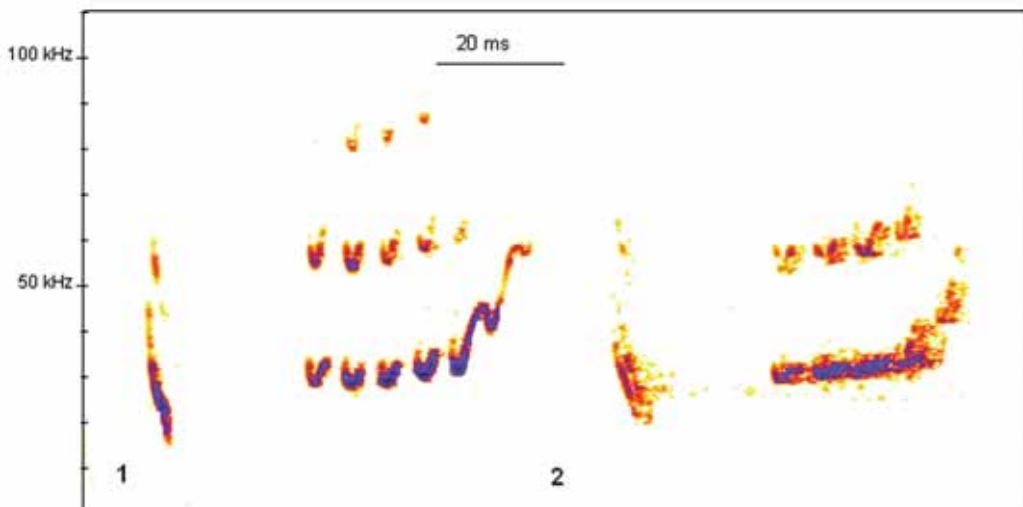
Fig. 2. Spectrogram of FM-QCF echolocation signal of *Pipistrellus nathusii* without (1) and with two echoes (2).



Obr. 3. Spektrogram a *power spectrum* echolokačního signálu typu STFM druhu *Myotis daubentonii* (1) a pozměněný odrazem z vodní hladiny, tzv. *null model* (2) podle Kalko & Schnizler (1989).

Fig. 3. Spectrogram and power spectrum of STFM echolocation signal of *Myotis daubentonii* (1) and signal modified by water reflection, so-called *null model* (2) according to Kalko & Schnizler (1989).

**3. Znečištění nahrávek různými šumy z okolí.** V terénu je běžný výskyt celé řady nežádoucích a rušivých zvuků, které přesahují slyšitelné spektrum. K nejčastějším šumům patří nárazy větru na mikrofon, zvuky hmyzu (mohou vystupovat i do 40 kHz), vody, listoví (např. osiky), nevhodné



Obr. 4. Spektrogram části sociálního signálu druhu *Pipistrellus nathusii* (1) a změněný mnohonásobným odrazem od blízkých překážek (např. netopýr v úkrytu, nevhodně umístěný mikrofon, aj.) (2).

Fig. 4. Spectrogram of the part of mating call of *Pipistrellus nathusii* (1) and call modified by reverberation (2).

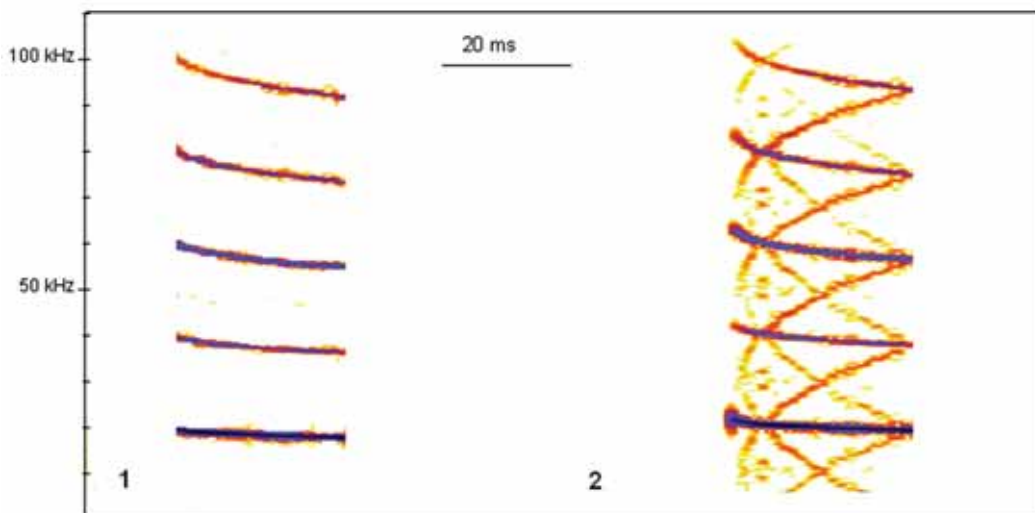
oblečení, lidská řeč (zvláště sykavky jsou zachytávány přes celé spektrum frekvencí), pohyb na písčitém podkladu aj. Proto je nezbytné analyzovat pouze sekvence nahrávek s přiměřeným poměrem signálu a šumu “*signal-to-noise ratio*”. Mezi další umělé zvuky patří krátké vysokofrekvenční CF pulzy na začátku a konci nahrávky u některých rekordérů. Jisté zmatení a případné zaměnění za echolokační signály může dále působit zvláště při detektoringu v systému heterodyning pravidelný zvuk kovových předmětů (např. klíče, přezky, aj.) za chůze.

**4. Změny kvality signálu související s použitými přístroji.** Těmito změnami rozumíme odchylky vznikající přenosem signálu z detektoru do nahrávacích zařízení, dále pak převodem nahrávek do počítače. K chybě dochází každou konverzí mezi digitálními formáty. Při vícenásobném převodu signálu obvykle docházelo ke ztrátám slabých signálů, harmonických frekvencí, vymizení počátečních frekvencí, stírání rozdílů mezi signálem a ozvěnou apod. Tyto chyby se při každé další konverzi násobily. Zvláštní pozornost je nutno věnovat různým komprimacím, které dnes řada nahrávacích přístrojů provádí automaticky. Tyto komprimace signály zcela degradují a nelze je již dále analyzovat. K dalším nežádoucím změnám patří např. přebuzení signálem o vysoké intenzitě, nevhodné nastavení funkcí na nahrávači, nevhodný nahrávač, nedostatečné napájení (slabé baterie), nastavení filtrů v programech pro analýzu signálů, aj. (obr. 5, 6).

## Diskuse

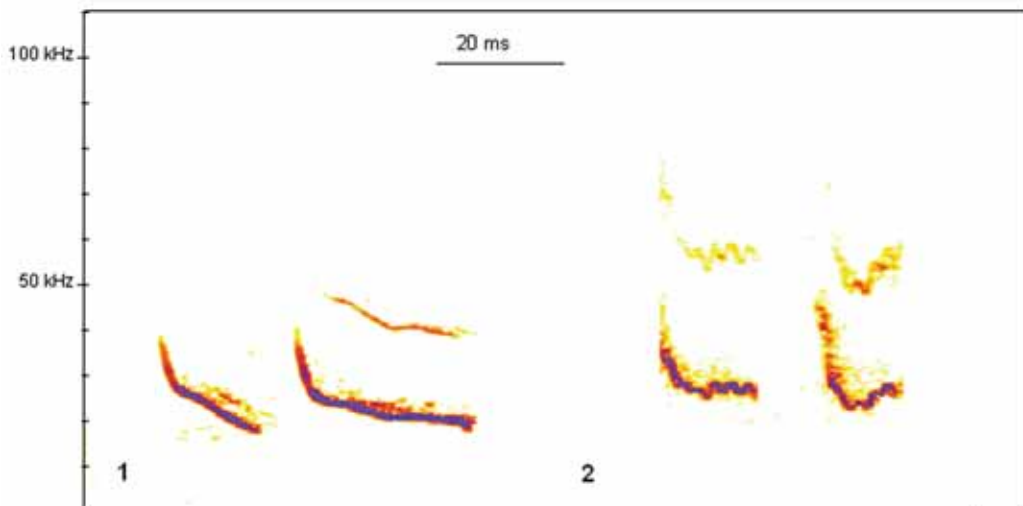
### Určování druhů v terénu

K určování druhů se obecně využívají signály z tzv. vyhledávací fáze (*search phase*) lovu kořisti (Murray et al. 2001). Základními parametry jsou frekvence s maximální energií, frekvenční průběh signálu (typ FM, CF aj.), délka intervalů mezi signály a délka trvání signálu. Flexibilita signálů



Obr. 5. Spektrogram echolokačního signálu typu QCF druhu *Nyctalus noctula* (1) a změněný následkem vstupu signálu s vysokou intenzitou mikrofonem detektoru (2).

Fig. 5. Spectrogram of QCF echolocation signal of *Nyctalus noctula* (1) and signal modified by over-excitation of detector microphone (2).



Obr. 6. Spektrogram sociálního signálu druhu *Pipistrellus nathusii* (1) a změněný mechanickou poruchou kazetového nahrávače (2).

Fig. 6. Spectrogram of social call of *Pipistrellus nathusii* (1) and call modified by mechanical failure of cassette-recorder (2).

je vysoká zvláště u typických vzdušných lovců jak v průběhu lovu (od *QCF* signálů s nižší frekvencí, delším trváním signálu a dlouhými intervaly k *STFM* signálů v terminální fázi, tzv. *feeding buzz*), tak v závislosti na prostředí (směrem k více zaplněnému prostředí roste frekvenční rozpětí a frekvence s maximální energií a zkracuje se délka trvání a intervaly mezi signály) (Schnitzler & Kalko 1998). Je tedy užitečné znát navíc dané lovecké prostředí a loveckou strategii druhu, zvláště v případě, obsahuje-li detektor pouze systém *heterodyning*. Obvykle je také nutno učinit několik poznámek o siluete netopýra, výšce letu a loveckém chování v době pořízení nahrávky. Uvedení těchto informací zásadně usnadní identifikaci jednotlivých druhů z nahrávek (u detektorů s analyzovatelnými výstupy v PC).

### Určování druhů z nahrávek

V nahrávkách se kromě signálů deformovaných vnějšími vlivy pravidelně vyskytuje určité procento „neurčitelných“ signálů s hodnotami platnými pro více druhů. Ve výsledcích uvedené artefakty druhovou identifikaci ještě dále komplikují. Určení by se tudíž nemělo zakládat na měření několika málo jednotlivých signálů, ale na celých sekvencích. Několik prací také dokládá, že je díky velké variabilitě signálů vhodné použít zpracování vícerozměrnými metodami (např. Vaughan et al. 1997). Od 90. let byla publikována řada prací udávajících parametry a sonogramy echolokačních signálů (z novějších např. Řehák 1999, Barataud 2001, Skiba 2003), které poskytují vhodný srovnávací materiál popřípadě jednoduchou kategorizaci signálů. Kromě komerčně dostupných nahrávek evropských netopýrů (např. Barataud 1996) se nachází audio záznamy echolokačních signálů vybraných druhů (systému *heterodyning* nebo *time expansion*) také na webových stránkách, např. [www.avisoft-saslab.com/sounds.htm#bats](http://www.avisoft-saslab.com/sounds.htm#bats), [www.londonbats.org.uk/batdets.htm](http://www.londonbats.org.uk/batdets.htm), [www.batbox.com](http://www.batbox.com), <http://pubwww.srce.hr/botanic/cisb/doc/fauna/sisavci/sismisi/glasosis.htm>.



## Literatura

- AHLÉN I., 1991: *Identification of bats in flight*. Katarina Tryck AB, Stockholm, 50 pp.
- AHLÉN I. & BAAGØE H. J., 1999: Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterol.*, **1**: 137–150.
- BARATAUD M., 1996: *The World of Bats, acoustic Identification of French Bats*. 2 CD, Sittelle publishers.
- BARATAUD M., 2001: Field identification of European bats using heterodyne and time expansion detectors. *Nietoperze*, **2**: 157–167.
- BARCLAY R. M. R., FENTON M. B. & THOMAS D. W., 1979: Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, II. Vocal communication. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6**: 137–146.
- BARTONIČKA T., ŘEHÁK Z. & GAISLER J., 2006: Can pipistrelles, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) and *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825) foraging in a group, change parameters of their signals? *J. Zool. Lond.*, in press.
- FENTON M. B., 1991: Seeing in the dark. *Bats*, **9**(2): 9–13.
- FENTON M. B. & BELL G. P., 1981: Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *J. Mammal.*, **62**: 233–243.
- HOLDERIED M. W. & VON HELVERSEN O., 2003: Echolocation range and wingbeat period match in aerial-hawking bats. *Proc. R. Soc. Lond., B*, **270**: 2293–2299.
- JENSEN M. E. & MILLER L. A., 1999: Echolocation signals of the bat *Eptesicus serotinus* recorded using a vertical microphone array: effect of flight altitude on searching signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **47**: 60–69.
- JONES G., 1995: Flight performance, echolocation and foraging behaviour in noctule bats *Nyctalus noctula*. *J. Zool. Lond.*, **237**: 303–312.
- JONES G. & RAYNER J. M. V., 1989: Optimal flight speed in Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*). Pp.: 247–253. In: HANÁK V., HORÁČEK I. & GAISLER J. (eds.): *European Bat Research 1987*. Charles University Press, Praha, 718 pp.
- JONES G. & RAYNER J. M. V., 1988: Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bat *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool. Lond.*, **215**: 113–132.
- KALKO E. K. V. & SCHNITZLER H. U., 1989: Two-wave-front interference patterns in frequency-modulated echolocation signals of bats flying low over water. *J. Acous. Soc. Am.*, **85**: 961–962.
- KALKO E. K. V. & SCHNITZLER 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.
- KALKO E. K. V. & SCHNITZLER H. U., 1998: How echolocating bats approach and acquire food. Pp.: 197–204. In: KUNZ T. H. & RACEY P. A. (eds.): *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Inst. Press, Washington, xvi+365 pp.
- KOZHURINA E. I., 1996: What may the “songs” of noctule disclose to an observer? *Myotis*, **34**: 5–15.
- LUNDBERG K., 1989: *Social Organization and Survival of the Pipistrelle Bat (Pipistrellus pipistrellus), and a Comparison of Advertisement Behaviour in Three Polygynous Bat Species*. PhD Dissertation, University of Lund.
- MARTEN K. & MARLER P., 1977: Sound transmission and its significance for animal vocalization I. Temperate habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **2**: 271–290.
- MURRAY K. L., BRITZKE E. C. & ROBBINS L. W., 2001: Variation in search-phase calls of bats. *J. Mammal.*, **82**: 728–737.
- PETTERSON L., 1993: Ultrasound detectors: different techniques, purposes and methods. Pp.: 11–19. In: KAPTEYN K. (ed.): *Proceedings of the First European Bat Detector Workshop*. Netherlands Bat Research Foundation, Amsterdam, 128 pp.
- PARSONS S., BOONMAN A. J. & OBRIST M., 2000: Advantages and disadvantages of techniques for transforming and analyzing chiropteran echolocation calls. *J. Mammal.*, **81**: 927–938.
- ŘEHÁK Z., 1999: Central European bat sounds. *Nietoperze*, **1**: 29–37.

- 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*. Smithsonian Inst. Press, Washington, xvi+365 pp.
- SKIBA R., 2003: *Europäische Fledermäuse*. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben, 212 pp.
- SZKUDLAREK R. & PASZKIEWICZ R., 1999: Sygnaly godowe krajowych gatunków nietoperzy. *Nietoperze*, **1**: 55–62.
- TRUAX B. (ed.), 1999: *Handbook for Acoustic Ecology. 2nd edition*. <http://www.sfu.ca/sonic-studio/handbook>.
- VAUGHAN N., JONES G. & HARRIS S., 1997: Identification of british bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters. *Bioacoustics*, **7**: 189–207.
- WATERS D. & JONES G., 1995: Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats. *J. Exp. Biol.*, **198**: 475–489.
- WILEY R. H. & RICHARDS D. G., 1982: Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. Pp.: 131–181. In: KROODSMA D. E. & MITLER E. H. (eds.): *Acoustic Communication in Birds*. Academic Press, Inc.

došlo 25. 4. 2006