

Korneliusz Kurek

**EKOLOGIA I ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA POPULACJI
NOCKA WĄSATKA *MYOTIS MYSTACINUS*
W KARPATACH ZACHODNICH**

Ecology and genetic variability of the whiskered bat
(*Myotis mystacinus*) population in Western Carpathians

Rozprawa doktorska



promotor: **prof. dr hab. Bogumiła Jędrzejewska**
Instytut Biologii Ssaków Polskiej Akademii Nauk

Uniwersytet Warszawski

Wydział Biologii

Korneliusz Kurek

**EKOLOGIA I ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA POPULACJI
NOCKA WĄSATKA *MYOTIS MYSTACINUS*
W KARPATACH ZACHODNICH**

Ecology and genetic variability of the whiskered bat
(*Myotis mystacinus*) population in Western Carpathians

Rozprawa doktorska

Promotor:

prof. dr hab. Bogumiła Jędrzejewska

Instytut Biologii Ssaków

Polskiej Akademii Nauk

Warszawa – Białowieża, styczeń 2014

Oświadczenie autora rozprawy:

Oświadczam, że niniejsza rozprawa została napisana przeze mnie samodzielnie.

15.01.2014

data

podpis autora rozprawy

Oświadczenie promotora rozprawy:

Niniejsza rozprawa jest gotowa do oceny przez recenzentów.

15.01.2014

data

podpis promotora rozprawy

PODZIĘKOWANIA

Serdecznie dziękuję prof. dr hab. Bogumile Jędrzejewskiej z Instytutu Biologii Ssaków Polskiej Akademii Nauk w Białowieży, która zgodziła się podjąć opieki nad moim projektem badań nietoperzy w górach. Bez jej wsparcia i cennych wskazówek niniejsza praca nie osiągnęłaby swojego ostatecznego kształtu. Pomocy w trakcie różnych etapów projektu udzielili mi: dr inż. Robert W. Mysłajek ze Stowarzyszenia dla Natury „Wilk”, dr Ana Stanković i dr Danijela Popović z Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego, dr Magdalena Niedziałkowska z Instytutu Biologii Ssaków PAN za co składam im gorące podziękowania.

Wyrazy wdzięczności składam prof. dr hab. Joannie Pijanowskiej i prof. dr hab. Edwardowi Sińskiemu z Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego oraz dr Sabinie Pierużek-Nowak ze Stowarzyszenia dla Natury „Wilk”, których nieustająca życzliwość przyczyniła się do ukończenia tej pracy.

Mojemu Tacie, dr. hab. Krzysztofowi Kurkowi, dziękuję za pomoc przy analizach matematycznych, a także za to że wraz z Mamą, Izabelą Jędrzejczak, umożliwili mi studiowanie i ukończenie niniejszego projektu. Przeprowadzenie badań nie byłoby możliwe bez sprzętowego i finansowego wsparcia ze strony Instytutu Biologii Ssaków PAN w Białowieży, Stowarzyszenia dla Natury „Wilk” oraz Macieja Jędrzejczaka.

Za pomoc podczas prac terenowych dziękuję: Pawłowi Barbulantowi, Dawidowi Bogdańskiemu, Janowi Garstce, Oldze i Kamilowi Gewartowskim, Natalii Kiszy, Ewie Komar, Edycie i Maciejowi Mantorskim, Adamowi Ruskowi i Katarzynie Tołkacz, a także: Magdalenie Czerwińskiej, Justynie Demuth, Michałowi Figurze, Piotrowi Gajewskiemu, Agnieszce Jasińskiej, Izabeli, Julii i Maciejowi Jędrzejczakom, Arkadiuszowi Kałwie, Grzegorzowi Kobylcowi, Zuzannie Legat, Ewie Narożniak, Kacprowi Nosarzewskiemu, Marcie Pszczółkowskiej, Agacie Skoczylas, Markowi Strojnowskiemu, Ewie Sypiańskiej, Aleksandrze Szarlik, Annie Terebie, Katarzynie Urbaniak, Mateuszowi Wilkowi i Agnieszce Zawadzkiej. Janowi Garstce, Ewie Komar i Adamowi Ruskowi dziękuję za użyczenie zdjęć.

SPIS TREŚCI

Abstrakt	3
Abstract	5
1. Wstęp	7
2. Cele badań	14
3. Teren badań	15
4. Materiał i metody	22
4.1. Odłowy nietoperzy, kontrole jaskiń i znakowanie indywidualne osobników	22
4.2. Radiotelemetria, ocena użytkowania przestrzeni, aktywności dobowej na żerowiskach i preferencji środowiskowych	25
4.3. Ocena aktywności sezonowej i nocnej podczas rojenia przy jaskiniach	28
4.4. Analizy genetyczne	28
5. Wyniki	31
5.1. Nocek wąsatek w zespole nietoperzy – struktura płci, wieku i wielkości odławianych osobników	31
5.2. Zmienność mitochondrialnego DNA	36
5.3. Użytkowanie przestrzeni	41
5.3.1. Arealy osobnicze	41
5.3.2. Preferencje środowiskowe	48
5.3.3. Kryjówki dzienne	54
5.4. Aktywność sezonowa i dobowa	60
5.4.1. Aktywność na żerowiskach	60
5.4.2. Przebieg rojenia i zimowanie	69
5.5. Informacje zwrotne z obrączkowania	73
6. Dyskusja	75
6.1. Rekapitulacja wyników	75
6.2. Genetyczna identyfikacja gatunku i różnorodność haplotypowa zachodniokarpackich nocków wąsatków	77
6.3. Rozmnażająca się populacja nocka wąsatka	79
6.4. Rojenie i zimowanie	84
6.5. Podsumowanie i aspekty ochronne	88
7. Wnioski	90
8. Literatura	92

9. Dodatek	109
9.1. Udział nocka wąsatka w zespołach nietoperzy w Polsce	109
9.2. Charakterystyka osobników nocka wąsatka śledzonych radiotelemetrycznie	111
9.3. Struktura środowiska w arealach nocków wąsatków śledzonych radiotelemetrycznie.	114
9.4. Informacje zwrotne z obrączkowania nocków wąsatków	116

ABSTRAKT

W latach 2009-2012 na obszarze obejmującym Beskid Śląski, Beskid Mały, zachodnią część Beskidu Żywieckiego oraz Kotlinę Żywiecką prowadzono badania populacji nocka wąsatka (*Myotis mystacinus*) mające na celu poznanie miejsc żerowania, wybieranych kryjówek, aktywności dobowej i sezonowej, przebiegu rojenia, a także zmienności mitochondrialnego DNA tego gatunku. Odłowy w sieci chiropterologiczne połączone z indywidualnym znakowaniem osobników przy pomocy obrączek oraz kontrole jaskiń wykazały, że nocek wąsatek stanowił 21,2% całego zespołu nietoperzy na żerowiskach, 13,6% podczas rojenia przy jaskiniach i 4,5% zimujących nietoperzy. Analizy genetyczne (na podstawie 259 par zasad genu mitochondrialnego DNA kodującego 12S rRNA) wykazały obecność kryptycznego gatunku, nocka Alkatoe (*M. alcathoe*). Wśród nocków wąsatków (n=184) wykryto 13 haplotypów należących do jednej linii filogenetycznej. Różnorodność haplotypowa wyniosła 0,608 (SE ± 0,030), a różnorodność nukleotydowa 0,120 (SE ± 0,088). Mimo iż na żerowiskach, rojeniu i zimowaniu dominował ten sam jeden haplotyp, w każdym z tych miejsc stwierdzono pojedyncze haplotypy unikalne.

Arealy osobnicze nocka wąsatka (określone metodą LoCoH dla 21 osobników) obejmowały od 9 do 61 ha, średnio 26,3 ha (SE ± 3,2) i składały się z 1-3 płątów regularnie odwiedzanych przez nietoperze. Nocki wąsatki preferowały luźne zadrzewienia (wskaźnik selektywności $D=0,56$, SE ± 0,04), a unikały obszarów leśnych i terenów otwartych. Większość kryjówek dziennych (97,9%) znajdowała się w domach i budynkach gospodarczych. Średnie położenie schronienia mieściło się w strefie pogórza na wysokości 547,9 m n.p.m. (SE ± 8,3). Kryjówki nietoperzy położone były istotnie bliżej zwartego lasu (340 m, SE ± 80), a dalej od terenów otwartych (80 m, SE ± 20) niż punkty losowe (970 m, SE ± 0,14 dla lasu i 0 m dla terenów otwartych). W trakcie śledzenia radiotelemetrycznego (od 5 do 22 dni, średnio 9,4, SE ± 0,9) nocki wąsatki spędzały w jednej kryjówce od 1 do 11 dni (średnio 5,4, SE ± 0,7) i wykorzystywały 0,28 kryjówki na dobę. Szczyt aktywności nocków na żerowiskach przypadał na II połowę czerwca i I połowę lipca. Minimum aktywności samic przypadało na I połowę czerwca (okres okołoporodowy), a szczyt – na II połowę czerwca (laktacja). Szczyt aktywności samców obserwowano w II połowie czerwca i I połowie lipca, kiedy samce intensywnie żerowały przed rojeniem. Rytm aktywności dobowej określono w oparciu o dane z telemetrii. Nocki wylatywały na żerowiska średnio w 19 minucie po zachodzie słońca (SE ± 2 min)

i kończyły aktywność 198 minut (SE \pm 26 min) przed wschodem. Szczyt ich aktywności przypadał na 2. i 3. godzinę po zachodzie. Średnio nietoperze były aktywne przez 5,5 godziny w ciągu doby. Średnia długość aktywności dobowej nocków obu płci istotnie wzrastała między lipcem (4 h 10 min, SE \pm 39 min), a sierpniem (7 h 20 min, SE \pm 29 min). U samic wysoka średnia aktywność utrzymywała się także we wrześniu (7 h 36 min \pm 1 h 32 min), podczas gdy u samców w tym czasie ulegała obniżeniu (4 h 19 min \pm 1 h 3 min). Głównymi czynnikami ograniczającymi aktywność nocków wąsatków były średnia temperatura nocy i długość trwania opadów. Rojenie nocka wąsatka rozpoczynało się w II połowie lipca, kiedy przy otworach jaskiń pojawiały się samce, a kończyło w II połowie września, gdy następował szczyt sezonowej aktywności na rojeniu samic. Osobniki młodociane obserwowane były od sierpnia do I połowy września. Szczyt aktywności nocnej nocków przypadał na 3. i 4. godzinę po zachodzie słońca. Nie stwierdzono przelotów pomiędzy żerowiskami a badanymi miejscami rojenia. Wszystkie nietoperze zaznakowane nadajnikami radiotelemetrycznymi przy otworach jaskiń opuściły teren badawczy. Wskazuje to, że nietoperze biorące udział w rojeniu są osobnikami przelatującymi przez badany obszar.

Zachodnio-karpacka populacja nocka wąsatka nie stanowiła populacji osiadłej – inna grupa osobników przystępowała do rozrodu, a inna stwierdzana była na rojeniu i sporadycznie na zimowiskach. Niewielka liczba zimujących w Beskidach osobników i znane z innych badań duże zimowiska zlokalizowane w Tatrach powyżej 1000 m. n.p.m. sugerują, że jaskinie beskidzkie, przy których obserwowane jest rojenie, stanowią punkty przestankowe podczas wędrówki do właściwych hibernakulów. W trakcie całego roku nocek wąsatka wymaga luźnych zadrzewień o charakterze ekotonowym stanowiących jego preferowane żerowiska i antropogenicznych kryjówek, w których samice wydają na świat potomstwo. Istotna jest także sieć jaskiń, będąca miejscami rojenia oraz punktami przestankowymi podczas migracji. Występowanie tej specyficznej konfiguracji czynników może wyjaśniać zasięg badanego gatunku ograniczony do niewielkiego obszaru na południu kraju (obejmującego Beskidy i Tatry).

Słowa kluczowe: *Myotis mystacinus*, arealy osobnicze, preferencje środowiskowe, rojenie, mitochondrialne DNA, Karpaty Zachodnie

ABSTRACT

The whiskered bat (*Myotis mystacinus*) population in the the Silesian Beskid, Little Beskid, the western part of the Żywiec Beskid Mountains and Żywiec Basin was studied from 2009 through 2012 in order to assess the foraging habitats, shelters, diurnal and seasonal activity patterns, the swarming process and the variation of mitochondrial DNA of the species. Catching bats in chiropterological nets combined with individual marking of animals using rings and cave inspections revealed that the whiskered bat accounted for 21.2% of all bats at foraging grounds, 13.6% at swarms near caves, and 4.5% of hibernating bats. Genetic analysis (based on sequencing of a 259 bp fragment of the gene encoding 12S rRNA) showed the presence of a cryptic species – the Alkatoe bat (*M. alcathoe*). Among whiskered bats (n = 184) 13 haplotypes were identified, belonging to one phylogenetic group. The diversity of haplotypes was 0.608 (SE ± 0.030) and nucleotide diversity was 0.120 (SE ± 0.088). Although the same haplotype dominated on foraging, swarming and wintering sites, unique haplotypes were found in each of these places.

Home ranges of the whiskered bat (determined by LoCoH for 21 individuals) covered 9 to 61 ha, 26.3 ha on average (SE ± 3.2) and consisted of 1-3 patches regularly visited by bats. Whiskered bats preferred groups and belts of trees (selectivity index D = 0.56, SE ± 0.04) and avoided dense forest and open areas. Most of diurnal shelters (97.9%) were in houses and farm buildings. The average location of shelters was in the foothills area at a height of 547.9 m (SE ± 8.3). Bat shelters were located significantly closer to the dense forest (340 m, SE ± 80), and away from open areas (80 m, SE ± 20) than random points (970 m, SE ± 0.14 from forest and 0 m from open areas). During radiotracking (5 to 22 days, an average of 9.4, SE ± 0.9) whiskered bats would spend 1 to 11 days in one shelter (mean 5.4, SE ± 0.7) and use 0.28 shelter per day. Peak of activity on foraging grounds occurred in the second half of June and the first half of July. Female activity was very low in the first half of June (the perinatal period) and high in the second half of June (lactation). The male activity peak was observed in the second half of June and the first half of July, when males were feeding intensively before swarming. The diurnal activity pattern was determined based on telemetry data. Whiskered bats left their shelters to forage 19 minutes after sunset (SE ± 2 min) and returned 198 minutes (SE ± 26 min) before sunrise. Their activity peaked at the 2nd-3th hour after sunset. On average, bats were active

for 5.5 hours per day. The average length of diurnal activity of both sexes significantly increased between July (4 h 10 min, SE \pm 39 min), and August (7 h 20 min, SE \pm 29 min). In females the activity remained high through September (7 h 36 min, \pm 1h 32 min), while in males it decreased at that time (4 h 19 min \pm 1 h 3 min). The main factors limiting the activity of whiskered bat were the mean temperature at night and duration of precipitation. Swarming of the whiskered bat began in the second half of July, when males appeared by caves openings, and ended in the second half of September, when seasonal swarming activity of females peaked. Juveniles specimens were observed from August through mid-September. The night-time activity peaked on the 3th and 4th hour after sunset. No flights between feeding sites and studied swarming sites were recorded. All bats marked with radio-transmitters at the openings of caves left the study area. This indicated that the bats involved in swarming migrated through the study area.

West-Carpathian population of the whiskered bat appeared not to be a resident population – one group was engaged in reproduction and another was seen swarming and occasionally found at the wintering sites. The small number of individuals wintering in the Beskid Mountains and the presence of major wintering grounds located above 1000 meters a. s. l. in the Tatra Mountains, known from other studies, suggest that the caves in the Beskid Mountains, where swarming is observed, are stops on the way to proper hibernacula. Throughout the year, the whiskered bat requires groups and belts of trees for foraging as well as anthropogenic shelters, where females give birth to offspring. Another important feature are the caves network – places to swarm and stop during migration. This specific combination of habitat factors may explain, why the species is restricted to a small area in the south of the country (the Beskid and the Tatra Mountains).

Key words: *Myotis mystacinus*, home ranges, habitat preferences, swarming,
mitochondrial DNA, Western Carpathians

1. WSTĘP

Nietoperze są jednym z rzędów ssaków najbardziej licznych w gatunki, ustępującym jedynie gryzoniom (Nowak 1994). Do dziś poznano i opisano ponad 1200 gatunków, a nadal odkrywane są nowe. Zasiedlają wszystkie kontynenty poza Antarktydą, reprezentując rozmaite strategie radzenia sobie z wymogami środowiska (Altringham 2011). Dzięki molekularnym badaniom filogenetycznym zrewidowano taksonomię tych ssaków, dzieląc nietoperze na dwa podrzędy: Yinpterochiroptera (nazywane też Pteropodiformes) i Yangochiroptera (Vespertilioniformes). Pierwszy z nich grupuje w większości nieecholokujące rudawki (Pteropodidae) oraz pięć rodzin posługujących się echolokacją, a drugi – pozostałe rodziny nietoperzy zaliczane niegdyś do tzw. Microchiroptera (Teeling i in. 2005).

Na terenie Polski stwierdzono dotychczas występowanie 25 gatunków nietoperzy (Sachanowicz i in. 2006, Niermann i in. 2007). Podkowiec mały *Rhinolophus hipposideros* i podkowiec duży *R. ferrumequinum* należące do rodziny podkowcowatych (Rhinolophidae) są jedynymi przedstawicielami Yinpterochiroptera. Pozostałe gatunki to przedstawiciele podrzędu Yangochiroptera, należące do rodziny mroczkowatych (Vespertilionidae). Wszystkie gatunki są typowymi przedstawicielami nietoperzy klimatu umiarkowanego, których roczny cykl życiowy podporządkowany jest zmianom pór roku i dostępności pokarmu (owadów i innych stawonogów). W efekcie mimo pewnych różnic gatunkowych, u wszystkich można wskazać podobne elementy cyklu życiowego. Na wiosnę krajowe gatunki nietoperzy przybywają do miejsc rozrodu. Samice gromadzą się w koloniach rozrodczych liczących od kilku do kilkuset osobników. Wiosenne ocieplenie stymuluje owulację i po około 50 dniach ciąży, od maja do połowy czerwca rodzą się młode. Okres ciąży i wychowu młodych przypada na sezon, kiedy w środowisku jest pod dostatkiem pokarmu (Dietz i in. 2009; Altringham 2011). Po około 24 dniach życia, młode uzyskują zdolność lotu (Adams 2000). W połowie lata i jesienią część gatunków (z rodzajów *Myotis*, *Eptesicus*, *Plecotus*, *Barbastella* i *Rhinolophus*) licznie gromadzi się w pobliżu jaskiń i w terenach skalistych. Nietoperze intensywnie krążą, ścigając się wzajemnie przy otworach wlotowych. Nie żerują wówczas, chwytając ofiary

jedynie przypadkowo (K. Kurek i R.W. Mysłajek, dane niepublikowane). Zjawisko to zostało określone mianem rojenia (Davis 1964; Davis i Hitchcock 1965; Fenton 1969). Istnieje kilka hipotez tłumaczących funkcję tego zachowania. Zaproponowano, że rojenie umożliwia nietoperzom odbycie godów (Thomas i in. 1979), jest związane z poszukiwaniem właściwych partnerów oraz miejsc zimowania, a także prowadzeniem w te miejsca osobników młodocianych (Davis i Hitchcock 1965; Fenton 1969). Zaproponowano także, że jaskinie i tereny skaliste mogą stanowić dla rojących się nietoperzy miejsca przestankowe podczas migracji (Whitaker 1998).

We wrześniu i październiku nietoperze odkładają zapasy tłuszczu na okres hibernacji, która trwa od listopada do marca. Niektóre gatunki zimują w dziuplach drzew, inne chronią się w jaskiniach. Jako hibernakula wykorzystywane są także kryjówki antropogeniczne: kopalnie, bunkry, budynki, a nawet studnie i przydomowe piwnice (Lesiński 2006; Dietz i in. 2009; Altringham 2011).

Nocek wąsatek, *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817) (Fot. 1) wraz z innymi, podobnymi morfologicznie gatunkami został umieszczony w grupie *Myotis mystacinus complex*. Początkowo wszystkie małe nocki traktowano jako jeden gatunek – nocek wąsatek, z czasem wyodrębniając kolejne. Od roku 1970 zaczęto wyróżniać nieznacznie większego nocka Brandta, *M. brandtii* (Eversmann, 1845), w roku 2000 zaproponowano wyróżnienie nocka stepowego *M. aurascens*, Kuzjakin, 1935, a rok później w wyniku badań genetycznych wyodrębniono nocka Alkatoe, *M. alcathoe*, Helversen et Heller 2001 (Benda i Tsytsulina 2000; Helversen i in. 2001; Dietz i in. 2009).

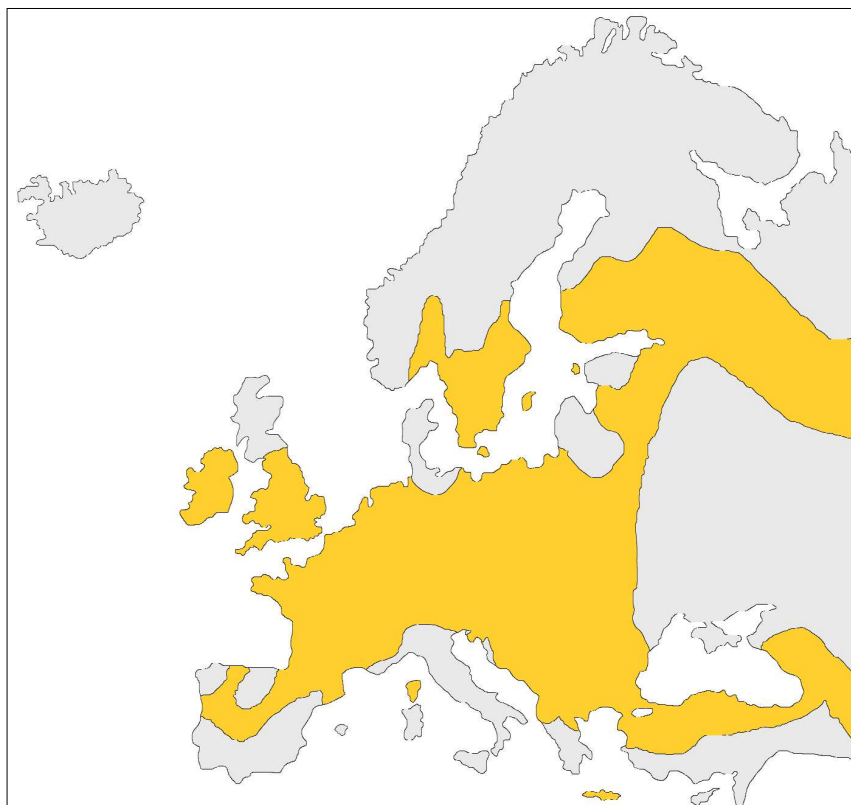
Nocek wąsatek *sensu stricte* jest małym nietoperzem, o masie ciała 4-7 g (Dietz i Helversen 2004). Maksymalna długość życia wynosi ok. 23 lata, choć średnia jest znacznie niższa (3,5-5 lat) (Dietz i in. 2009). Budowa skrzydeł i sposób echolokacji umożliwiają temu gatunkowi polowanie wśród roślinności, w tzw. środowiskach zamkniętych (ang. *cluttered habitats*) (Fenton i Bogdanowicz 2002; Siemers i Schnitzler 2004), na wysokości 1–6 m, ale także do wysokości koron drzew. Skład pokarmu nocków wąsatków jest bardzo zróżnicowany i o dużej zmienności lokalnej (Taake 1992; Rindle i Zahn 1997).



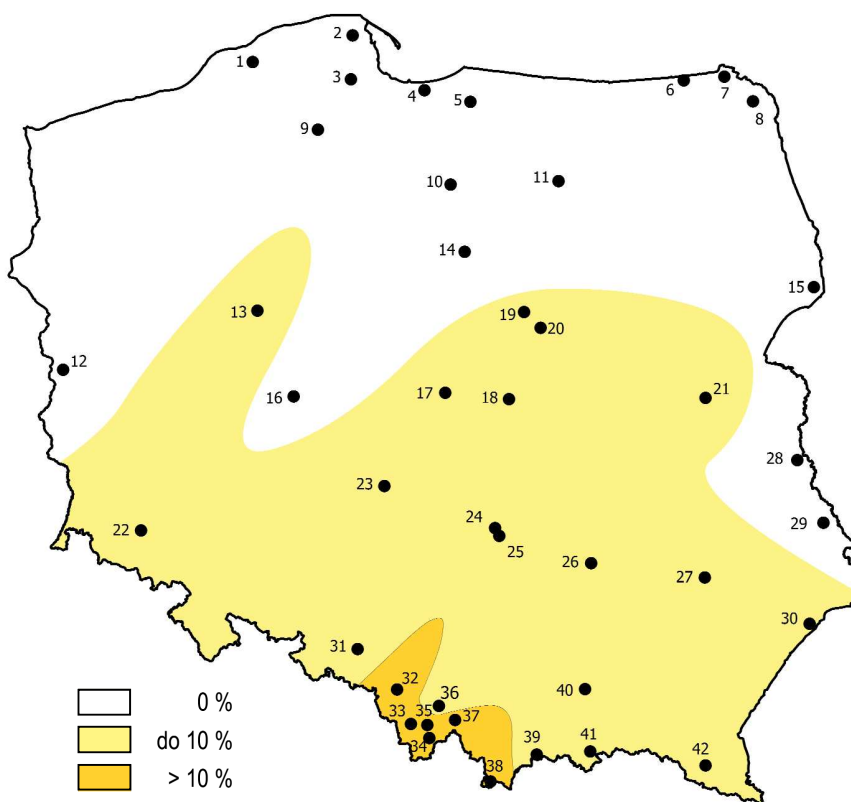
Fot. 1. Nocek wąsatek zaobrączkowany podczas badań w Karpatach Zachodnich (Fot. K. Kurek).

Europejski zasięg nocka wąsatka obejmuje niemal cały kontynent (Ryc. 1). Brak jest pewności co do wschodniej granicy zasięgu ze względu na trudności w odróżnieniu tego gatunku od nocka stepowego (Huston i in. 2008; Dietz i in. 2009). Uznaje się, że nocek wąsatek występuje na obszarze całej Polski (Ruprecht 1983; Sachanowicz i in. 2006), jednak stwierdzenia z północnej części kraju są sporadyczne (Jarzembowski i Stępniewska 1996; Kasprzyk 1997; Ciechanowski i Przesmycka 2001). W centralnej i południowej Polsce nocek wąsatek jest gatunkiem rzadkim, stanowiącym niewielki odsetek (maksymalnie do 8%) odławianych nietoperzy. Liczniej występuje w Karpatach Zachodnich, stanowiąc do 60% odławianych nietoperzy (Ryc. 2, Dodatek: Tabela 21).

Gatunek jest umieszczony na światowej czerwonej liście IUCN jako LC (*Least Concern*, gatunek najmniejszej troski). Wpisany został także do załącznika II Konwencji Berneńskiej (o ochronie gatunkowej dzikiej flory i fauny europejskiej oraz ich siedlisk) oraz do załącznika IV Dyrektywy 92/43/EWG, tzw. Dyrektywy Siedliskowej. Jest objęty ścisłą ochroną gatunkową na terenie Polski.



Ryc. 1. Zasięg nocka wąsatka *Myotis mystacinus* w Europie (za Huston i in. 2008, zmienione).



Ryc. 2. Udział procentowy nocka wąsatka w odłowach nietoperzy na terenie Polski w latach 1997-2012 (numeracja miejsc i źródła danych – Dodatek: Tabela 21).

Niewiele jest prac poświęconych ekologii nocka wąsatka. Niektórzy badacze sugerują związek tego gatunku z terenami otwartymi oraz roślinnością wzdłuż cieków wodnych (Taake 1984), inni wskazują lasy mieszane jako preferowane żerowiska (Kaňuch i in. 2008). Badania przeprowadzone w Irlandii pokazały, że samice w okresie laktacji zajmowały kryjówki w budynkach i żerowały zarówno w niedużych lasach mieszanych, jak i wśród zadrzewień porastających brzegi cieków (Buckley i in. 2012). W Niemczech nocki wąsatki chroniące się w szczelinach w budynkach preferowały kryjówki o wystawie południowo-wschodniej i północno-zachodniej, co zapobiegało przegrzaniu kolonii w okresach najsilniejszej insolacji (Hübner 2004). Mało jest także informacji dotyczących rytmu aktywności dobowej gatunku. Osobniki obserwowane przez Godmanna (1995) opuszczały kryjówkę 15-30 minut po zachodzie słońca i żerowały przez większą część nocy. Samice badane w trakcie laktacji przerywały żerowanie i regularnie wracały do swoich młodych (Buckley i in. 2012).

Badania prowadzone w Tatrach pokazały, że podczas rojenia nocek wąsatek preferował jaskinie wyżej położone – na wysokości 880 m n.p.m. jego udział w zgrupowaniu rojących się nietoperzy wynosił 1,5%, podczas gdy na 1900 m n.p.m. aż 86% (Piksa i in. 2011). W wyższych położeniach dla rojących się osobników pokazano dwuszczytowy rytm sezonowej aktywności samców i jednoszczytowy wzorzec aktywności samic i osobników młodocianych (Piksa 2008). Analizy markerów mikrosatelitarnych DNA pokazały, że różnorodność genetyczna nocków wąsatków odławianych podczas rojenia przy jaskiniach w Karpatach jest duża, co najprawdopodobniej jest efektem gromadzenia się w tych miejscach lokalnych populacji z dużego obszaru (Bogdanowicz i in. 2012a). Udowodniono także możliwość krzyżowania się między gatunkami w obrębie grupy *Myotis mystacinus* complex (Bogdanowicz i in. 2012b).

Nocek wąsatek zimuje w jaskiniach o znacznej rozpiętości warunków mikroklimatycznych. Stwierdzany był zarówno w jaskiniach bardzo zimnych (średnia temperatura poniżej zera) jak i cieplejszych (średnio 4°C), ale o znacznych wahaniami temperatury. Podobnie jednak jak w przypadku rojenia, jest gatunkiem, który na miejsca zimowania wybiera jaskinie położone powyżej 1000 m n.p.m. (Piksa i in. 2013).

Jest nietoperzem uznawanym za gatunek osiadły, który ewentualne wędrówki podejmuje na nieduże odległości (do 165 km) (Hutterer i in. 2005).

W związku z wyodrębnieniem nowych, kryptycznych gatunków w grupie *Myotis mystacinus* complex część starszych danych dotyczących ekologii wymaga weryfikacji. Po udowodnieniu, że karlik malutki (*Pipistrellus pipistrellus*) w rzeczywistości stanowi kompleks dwóch bliźniaczych gatunków (karlika malutkiego oraz karlika drobnego *P. pygmaeus*) (Jones i Barrat 1999) okazało się, że istnieją wyraźne różnice w preferencjach środowiskowych i użytkowaniu arealów między nimi (Davidson-Watts i in. 2006; Nicholls i Racey 2006; Petrželková i in. 2006).

Przy rozległym europejskim zasięgu nocka wąsatka mogą istnieć różnice regionalne w sposobach funkcjonowania w środowisku poszczególnych populacji, jak to ma miejsce np. u nocka Natterera *M. nattereri* (Arlettaz 1996; Smith i Racey 2008). Jak dotąd brakuje prac, które prezentowałyby całoroczne, kompleksowe badania opisujące ekologię populacji nocka wąsatka.

Celem niniejszej pracy było poznanie ekologii nocka wąsatka w okresie rozrodu, rojenia się i podczas zimowania na obszarze Karpat Zachodnich (Kotlina Żywiecka, Beskid Śląski, Beskid Żywiecki, Beskid Mały), a także określenie zmienności genetycznej populacji poprzez analizy różnorodności haplotypowej mitochondrialnego DNA. Obecność w Karpatach Zachodnich stabilnej i względnie licznej populacji nocka wąsatka, występującej w obszarze obfitującym zarówno w potencjalne żerowiska, jak i tereny skaliste, gdzie dochodzi do rojenia się i zimowania nietoperzy, stwarza dobre warunki do sprawdzenia, w jaki sposób w tym rejonie funkcjonuje populacja tego gatunku oraz czy występujące tu w ciągu roku nietoperze stanowią te same czy różne grupy osobników.

Dodatkowo, specyficzne warunki górskie, w których występuje gradient wysokościowy, przekładający się na warunki środowiskowe (Hess 1965; Starkel 1999; Bednarek i Prusinkiewicz 1997; Jones i in. 2006), a w konsekwencji także na skład gatunkowy roślin i zwierząt (Matuszkiewicz 2002; Körner 2003; Shepherd i Kelt 1999; Rozen i in. 2013;

Brown 2001), mogą istotnie wpływać na funkcjonowanie populacji nocka wąsatka w tym rejonie, odróżniając ją od populacji bytujących na obszarach nizinnych.

W trakcie badań wykorzystano zarówno intensywne odłowy w sieci, połączone z indywidualnym znakowaniem osobników obrączkami chiropterologicznymi, jak i namiary radiotelemetryczne oraz monitoring potencjalnych zimowisk. Umożliwiło to poznanie różnych aspektów ekologii nocka wąsatka na przestrzeni roku. Dodatkowo przeprowadzona weryfikacja genetyczna oznaczenia gatunku, pozwoliła na jednoznaczne przypisanie uzyskanych danych do nocka wąsatka.

2. CELE BADAŃ

Podstawowym celem projektu było określenie, czy nocki wąsatki stwierdzone na obszarze Kotliny Żywieckiej i Beskidu Śląskiego są populacją osiadłą, która przystępuje do rozrodu, odbywa rojenie oraz zimuje w badanym terenie, czy też następuje sezonowa wymiana osobników z innymi obszarami. Cel główny realizowano poprzez poznanie ekologii i różnorodności genetycznej nocków wąsatków występujących w Karpatach Zachodnich, a w szczególności przez:

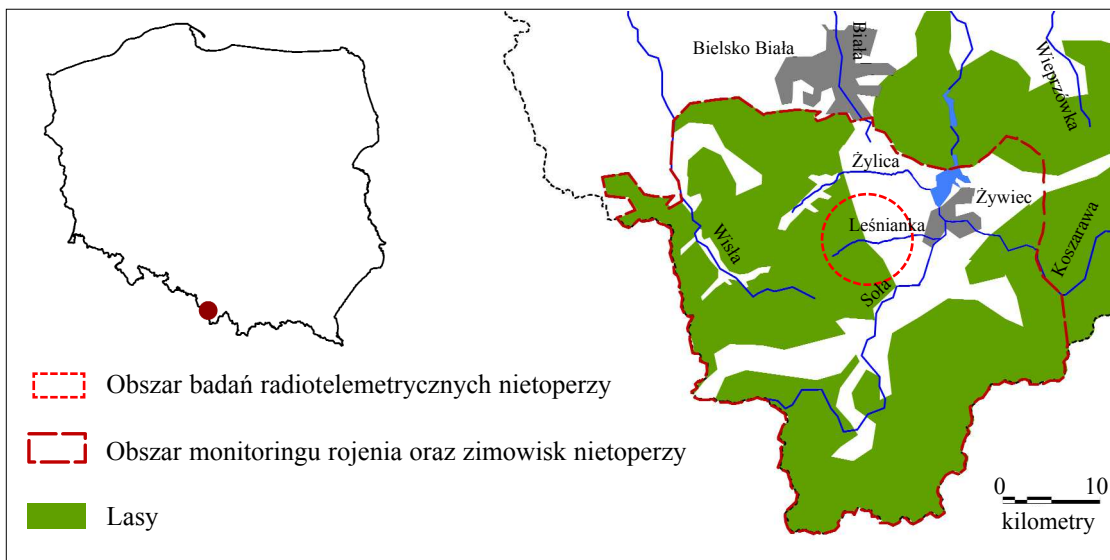
- 1) Genetyczną identyfikację gatunku, mającą na celu potwierdzenie oznaczeń dokonywanych terenowo (opartych o cechy morfologiczne), które w obrębie kryptycznych gatunków z grupy *Myotis mystacinus* complex mogą być obarczone błędem;
- 2) Określenie wielkości areałów osobniczych, poznanie preferencji środowiskowych w stosunku do użytkowanych miejsc żerowania i schronień dziennych, a także rozpoznanie wzorców aktywności sezonowej i dobowej – ustalone w oparciu o odłowy w sieci oraz radiotelemetrię;
- 3) Poznanie wzorca sezonowej i nocnej aktywności podczas rojenia oraz udziału nocków wąsatków wśród nietoperzy zimujących w jaskiniach, wykorzystując w tym celu odłowy sieciowe i prowadząc monitoring hibernakulów;
- 4) Ustalenie stopnia wymiany osobników pomiędzy miejscami żerowania, rojenia i zimowania, w oparciu o dane uzyskiwane z odłowów w sieci połączonych z indywidualnym znakowaniem osobników przy pomocy obrączek chiropterologicznych, radiotelemetrii, a także w oparciu o strukturę genetyczną określoną na podstawie mitochondrialnego DNA odławianych osobników.

3. TEREN BADAŃ

Badania prowadzono w zachodniej części polskich Karpat, obejmującej Beskid Śląski, Beskid Mały, zachodnią część Beskidu Żywieckiego (w granicach Żywieckiego Parku Krajobrazowego) i Kotlinę Żywiecką (zlokalizowane między: 49°23'–49°47'N, a 18°42'–19°22'E). Zjawisko rojenia oraz monitoring zimowisk badany był na obszarze ok. 1200 km². Natomiast szczegółowe badania ekologii nietoperzy prowadzono na powierzchni ok. 70 km², w skład której wchodziły rozległe fragmenty Kotliny Żywieckiej i Beskidu Śląskiego (Ryc. 3, Fot. 2 i 3). Deniwelacja terenu badań wynosiła 1116 m, od 250 m n.p.m. w najniższym punkcie piętra pogórza, po 1366 m n.p.m. na szczycie Romanki w Beskidzie Żywieckim.

Karpaty Zachodnie tworzone są przez utwory fliszowe, składające się z leżących naprzemiennie warstwy łupków i piaskowców, z mniejszym udziałem zlepieńców, margli oraz wapieni (Unrug i in. 1969). W tego typu utworach za powstawanie jaskiń odpowiadają powierzchniowe ruchy masowe skał. Większość tutejszych jaskiń powstała w wyniku ich osuwania, osiadania i splezywania, a jedynie niewielka część dzięki działaniu procesów ługowania i splukiwania. Jaskinie fliszowe cechuje duża niestabilność (możliwość zapadania się i zmiany przebiegu fragmentów korytarzy), wąski, labiryntowy układ pustek z licznymi zagłębieniami i szczelinami (Tomaszczyk 2005; Margielewski 2006). Większość jaskiń ma stabilny mikroklimat charakteryzujący się wysoką wilgotnością i temperaturą wynoszącą zimą 2-8°C (Broda i Mastaj 2003a). W terenie badań zinwentaryzowano ok. 300 jaskiń, z czego większość znajduje się w Beskidzie Śląskim (Pulina 1997a, b; Centralna Baza Danych Geologicznych: Jaskinie Polski; Baza Obiektów Jaskiniowych Polskich Karpat Fliszowych Speleoklubu Bielsko-Biała). W przypadku 20. jaskiń prowadzono odłowy podczas rojenia i/lub objęto je zimowym monitoringiem nietoperzy. Szczegółowy opis obiektów zawarto w Tabeli 1.

Klimat terenu badań jest bardzo zróżnicowany i zależy od wysokości nad poziomem morza. Wraz ze wzrostem wysokości o każde 100 m n.p.m. średnia temperatura roczna obniża się o ok. 0,5°C, suma opadów rocznych wzrasta o 60-75 mm, okres wegetacyjny



Ryc. 3. Lokalizacja terenu badań.



Fot. 2. Granica wylesionej Kotliny Żywieckiej i Beskidu Śląskiego (Fot. K. Kurek).



Fot. 3. Wychodnie piaskowca w reglu dolnym Beskidu Śląskiego – jedno z miejsc rojenia się nietoperzy (Fot. J. Garstka).

Tabela 1. Charakterystyka jaskiń, w których prowadzono zimowy monitoring nietoperzy w latach 2009-2011. Jaskinie, przy których dodatkowo prowadzono odłowy podczas rojenia oznaczono symbolem #. Zestawienie wykonano w oparciu o Centralną Bazę Danych Geologicznych: Jaskinie Polski, oraz Bazę Obiektów Jaskiniowych Polskich Karpat Fliszowych Speleoklubu Bielsko-Biała.

Lp.	Jaskinia	Masyw górski	Długość jaskini [m]	Deniwelacja jaskini [m]
1	W Boraczej [#]	Beskid Żywiecki	28,0	8,0
2	Przed Rozdrożem	Beskid Żywiecki	22,4	0
3	Wickowa [#]	Beskid Żywiecki	101,0	7,0
4	Chłodna [#]	Beskid Śląski	125,0	16,5
5	Dująca [#]	Beskid Śląski	582,0	18,0
6	Dziura w Stołowie [#]	Beskid Śląski	104,0	15,0
7	Głęboka w Stołowie [#]	Beskid Śląski	512,0	24,8
8	Krucha w Kościelcu [#]	Beskid Śląski	8,0	1,8
9	Malinowska	Beskid Śląski	247,5	23,2
10	Miecharska	Beskid Śląski	1838,0	55,8
11	Pod Balkonem	Beskid Śląski	45,0	10,0
12	Salmopolska	Beskid Śląski	191,0	9,0
13	Srebrna	Beskid Śląski	30,5	6,5
14	Studnia Malinowska	Beskid Śląski	324,6	18,10
15	Studnia w Kościelcu [#]	Beskid Śląski	6,0	3,7
16	Wiślańska [#]	Beskid Śląski	2275,0	41,0
17	W Kościelcu I [#]	Beskid Śląski	13,0	0
18	W Kościelcu II [#]	Beskid Śląski	14,0	0
19	W Kościelcu III [#]	Beskid Śląski	6,0	0
20	W Trzech Kopcach [#]	Beskid Śląski	1249,0	32,6

skraca się o ok. 8 dni, a długość zalegania pokrywy śnieżnej wydłuża się o 10-13 dni (Puchalski i Prusinkiewicz 1975; Niedźwiedź 2012). Wyróżnić tu można trzy piętra klimatyczne, którym odpowiadają piętra roślinne (podane w nawiasach): umiarkowanie ciepłe (pogórze), umiarkowanie chłodne (regiel dolny) i chłodne (regiel górny) (Hess 1965; Broda i Mastaj 2003a). Każde piętro charakteryzuje się inną długością okresu wegetacyjnego, długością zalegania pokrywy śnieżnej, średnią temperaturą i opadami (Tabela 2).

Obszar ten był w przeszłości niemal całkowicie porośnięty lasami. Ze względu na urodzajne gleby brunatne w piętrze pogórza, ziemie te zostały wylesione. W konsekwencji krajobraz charakteryzuje się obecnie wysokim stopniem przekształcenia

Tabela 2. Charakterystyka pięter klimatycznych Karpat Zachodnich (za: Hess 1965, Nejfeld 2001; Broda i Mastaj 2003a,b).

Parametr	Piętro klimatyczne		
	Pogórze (umiarkowanie ciepłe)	Regiel dolny (umiarkowanie chłodne)	Regiel górny (chłodne)
Strefa wysokości [m n.p.m.] w:			
Kotlinie Żywieckiej	340-612	–	–
Beskidzie Śląskim	250-670	670-980	980-1257
Beskidzie Żywieckim	260-680	680-1080	1080-1400
Beskidzie Małym	250-680	680-1080	–
Średnia temperatura roku [°C]	6-8	4	2
Długość okresu wegetacyjnego [dni]	200-220	170	140
Roczna suma opadów [mm]	800-1000	1400	1600
Procent dni z opadem śniegu	15-30	45	57
Długość zalegania pokrywy śnieżnej [dni]	110-165	210	250
Średnia prędkość wiatru [m/s]	2,2-2,5	3,0	4,0

antropogenicznego, z gęstą zabudową i dużym udziałem pól uprawnych, nieużytków, łąk i pastwisk. Pozostałości lasów rozciągają się przede wszystkim wzdłuż potoków oraz na wzniesieniach (Kondracki 2002; Main-Knorn i in. 2009). W piętrze pogórza powszechne były grądy, o czym świadczy obecność pojedynczych lip (*Tilia* sp.) i grabów (*Carpinus betulus*), oraz rośliny zielne, takie jak zawilec gajowy (*Anemone nemorosa*) i gwiazdnica wielkokwiatowa (*Stellaria holostea*). Zadrzewienia spotykane obecnie wzdłuż cieków wodnych stanowią pozostałości podgórskiego łągu jesionowego z jesionem wyniosłym (*Fraxinus excelsior*), olszą czarną (*Alnus glutinosa*), leszczyną pospolitą (*Corylus avellana*), kruszyną zwyczajną (*Frangula alnus*) i głogiem jednoszyjkowym (*Crataegus monogyna*). W nielicznych miejscach można też spotkać fragmenty nadrzecznej olszyny górskiej, z dominującą w drzewostanie olszą szarą (*Alnus incana*), o bujnym runie z różnymi gatunkami lepiężników (*Petasites* sp.) (Wilczek 1995, 2006). Do XVI wieku piętro regla dolnego porastała pierwotna puszcza karpacka, gdzie głównymi gatunkami lasotwórczymi były jodła pospolita (*Abies alba*) i buk (*Fagus sylvatica*), z niewielką domieszką świerka pospolitego (*Picea abies*), którego udział wzrastał wraz z wysokością nad poziomem morza. W XIX wieku powierzchnia lasów zmieniła się ze względu na ich karczowanie na potrzeby przemysłu w regionie, wymagającego dostaw węgla drzewnego. Zmianie uległ również skład gatunkowy drzewostanów. Głównym gatunkiem lasotwórczym stał się świerk, często pochodzący z populacji niedostosowanych do lokalnych warunków środowiskowych i pogodowych (Grodzińska i Szarek-Lukaszewska 1997). W efekcie od połowy XX wieku na obszarze Beskidu Śląskiego obserwuje się postępującą degradację lasów. Od roku 2004 gwałtownie zamierają świerki, w związku z czym Lasy Państwowe prowadzą działania mające na celu przebudowę drzewostanu w kierunku bardziej naturalnego zespołu z jodłą i bukiem, co powoduje czasowe wylesienie znacznych połaci górskich stoków (Bruchwald i Dmyterko 2010).

Gęstość zaludnienia, określona dla podregionu bielskiego, wynosi 279 osób/km², przy czym dla gminy Lipowa, na obszarze której prowadzono większość badań ekologicznych, jest niższa i wynosi 171 osób/km² (Główny Urząd Statystyczny 2011).

Mniejsze miejscowości rozbudowywane są wzdłuż istniejących dróg i płynnie przechodzą jedna w drugą. Charakterystyczne dla tradycyjnego beskidzkiego budownictwa są drewniane chałupy z dachami dwuspadowymi, osadzonymi na dużych przyczółkach, wsparte na wysuniętych belkach (Broda i Mastaj 2003a). W XX wieku w regionie przeważać zaczęły domy betonowe pokryte eternitową płytą płaską prasowaną lub papą, a pomiędzy szkieletem dachu a jego pokryciem powstawały szczeliny, mogące stanowić kryjówki dzienne nietoperzy.

W regionie stwierdzono 20 gatunków nietoperzy (Tabela 3), co stanowi 80% krajowej chiropterofauny. Poszczególne obszary, wyróżniane zgodnie z podziałem geograficznym (Kondracki 2002), cechuje zbliżony skład najliczniej odławianych gatunków nietoperzy (Mysłajek i in. 2004, 2007, 2010, 2013; Sachanowicz i Wower 2008; Piksa 2011). Nocek wąsatek we wszystkich regionach stanowił trzeci co do liczebności gatunek w zespole odławianych nietoperzy (R. W. Mysłajek i K. Kurek, dane niepublikowane).

Tabela 3. Gatunki nietoperzy stwierdzone w poszczególnych regionach Beskidów Zachodnich. Dane za: Mysłajek i in. (2004, 2007, 2010, 2013); Sachanowicz i Wower (2008); Piksa (2011); *niepublikowane dane autora.

Lp.	Gatunek	Kotlina Żywiecka	Beskid Mały	Beskid Śląski	Beskid Żywiecki	Łącznie
1	Nocek rudy, <i>Myotis daubentonii</i>	+	+	+	+	+
2	Nocek wąsatek, <i>Myotis mystacinus</i>	+	+	+	+	+
3	Nocek Brandta, <i>Myotis brandtii</i>	+	+	+	+	+
4	Nocek Alkatoe, <i>Myotis alcathoe*</i>			+		+
5	Nocek duży, <i>Myotis myotis</i>	+	+	+	+	+
6	Nocek Natterera, <i>Myotis nattereri</i>	+	+	+	+	+
7	Nocek orzęsiony, <i>Myotis emarginatus</i>	+	+	+	+	+

c.d. na następnej stronie

Tabela 3. – dokończenie.

Lp.	Gatunek	Kotlina Żywiecka	Beskid Mały	Beskid Śląski	Beskid Żywiecki	Łącznie
8	Nocek Bechsteina, <i>Myotis bechsteinii</i>	+	+	+	+	+
9	Nocek łydkowłosy, <i>Myotis dasycneme</i>				+	+
10	Gacek brunatny, <i>Plecotus auritus</i>	+	+	+	+	+
11	Gacek szary, <i>Plecotus austriacus</i>	+	+			+
12	Mroczek posrebrzany, <i>Vespertilio murinus</i>	+		+	+	+
13	Mroczek późny, <i>Eptesicus serotinus</i>	+	+	+	+	+
14	Mroczek pozłocisty, <i>Eptesicus nilssonii</i>	+	+	+	+	+
15	Borowiaczek, <i>Nyctalus leisleri</i>	+	+	+		+
16	Borowiec wielki, <i>Nyctalus noctula</i>	+	+	+	+	+
17	Karlik większy, <i>Pipistrellus nathusii</i>	+		+		+
18	Karlik mniejszy, <i>Pipistrellus pipistrellus</i>			+		+
19	Mopek zachodni, <i>Barbastella barbastellus</i>		+	+	+	+
20	Podkowiec mały, <i>Rhinolophus hipposideros</i>	+	+	+	+	+
Liczba gatunków		16	15	18	15	20

4. MATERIAŁ I METODY

4.1. Odłowy nietoperzy, kontrole jaskiń i znakowanie indywidualne osobników

W latach 2009-2012, od kwietnia do października, z wyłączeniem okresu okołoporodowego (koniec maja – początek czerwca) prowadzono odłowy nietoperzy w sieci chiropterologiczne (Ecotone, Polska). Sieci ustawiano w poprzek potoków, na przecinkach biegnących wśród roślinności porastającej brzegi potoków, pod znanymi schronieniami dziennymi nietoperzy, w bezpośrednim sąsiedztwie jaskiń i szczelin skalnych, a także na dolotach do tych punktów, w miejscach gdzie ze względu na strukturę środowiska (np. nisko zwieszony gałęzie) powstawały naturalne korytarze wykorzystywane przez nietoperze do przelotów (Fot. 4) (Kunz i in. 2009). Odłowy trwały od 45 minut do 12 godzin. Rozpoczynano je o zachodzie słońca i prowadzono w zależności od sytuacji: przez całą noc, do załamania się warunków pogodowych lub do odłowienia osobników pożądanego do rozpoczęcia namiętów radiotelemetrycznych. Sieci kontrolowano co 10-15 minut przez cały czas prowadzenia odłowów. Do analiz wykorzystano także dane z odłowów z lat 2000-2008, prowadzonych w analogiczny sposób, przy okazji realizowania wspólnych projektów badawczych ze Stowarzyszeniem dla Natury „Wilk” (R. W. Mysłajek i K. Kurek, dane niepublikowane). We wszystkich przypadkach liczba sieci wahała się od 1 do 7 (Tabela 4), rozstawianych w taki sposób, aby możliwie pełnie przegrodzić miejsca przelotów nietoperzy. W sumie odłowiono 3207 osobników z 17 gatunków, w tym 516 nocków wąsatków.

Schwytane nietoperze oznaczane były do gatunku, określano ich grupę wiekową (osobniki dorosłe lub urodzone w danym roku) w oparciu o ubarwienie futerka oraz stopień skostnienia stawów między paliczkami w skrzydłach (Brunet-Rossini i Wilkinson 2009). Dokonywano także pomiarów biometrycznych (długość przedramienia, masa ciała). Od 2005 roku znakowano indywidualnie odłowione osobniki, zakładając im na przedramię aluminiowe obrączki (Porzana Limited, Wielka Brytania). W sumie do roku 2012 zaobrączkowano 2249 nietoperzy z 17 gatunków, w tym 448 nocków wąsatków.

Tabela 4. Charakterystyka odłowów nietoperzy w sieci chiropterologiczne prowadzonych w latach 2000–2012 na terenie Karpat Zachodnich.

Parametr	Odłowy w latach 2000-2008		Odłowy w latach 2009-2012		Łącznie
	miejsca rojenia	pozostałe	miejsca rojenia	pozostałe	
Liczba punktów odłowów	16	65	8	23	103
Liczba nocy w których prowadzono odłowy	64	181	39	97	381
Czas prowadzenia odłowów [min]	105-625	75-596	150-720	45-650	45-720
Liczba rozstawianych sieci	2-5	1-7	2-5	1-6	1-7
Liczba odłowionych osobników	1396	799	746	266	3207
Liczba odłowionych nocków wąsatków	192	119	108	97	516
Liczba wykrytych gatunków	14	12	16	15	17

W latach 2009-2011, od końca listopada do marca, kontrolowano wybrane jaskinie (spis w Tabeli 1) pod względem liczby i gatunków zimujących nietoperzy. W zimowiskach wykryto 298 nietoperzy, w tym 118 z grupy *Myotis mystacinus* complex. Osiemdziesiąt dwa osobniki z tej grupy zostały zdjęte ze ścian jaskiń w celu oznaczenia gatunku, dokonania pomiarów biometrycznych oraz wyznakowania obrączkami. Ponadto w celu określenia warunków mikroklimatycznych zimowania nocków wąsatków, w 37 przypadkach dokonano pomiarów temperatury i wilgotności w miejscu, w którym dany osobnik odbywał hibernację. Pomiary wykonywano termohigrometrem H560 (Dostmann Electronic, Niemcy; Fot. 5.). Do pełniejszego określenia struktury zbiorowiska nietoperzy zimujących w Beskidach, przy analizie danych wykorzystano także wyniki monitoringu jaskiń (w sumie 2535 wykrytych osobników, w tym 235 z grupy *Myotis mystacinus* complex) prowadzonego od 1992 (Mysłajek 1998, 2001, 2002; Mysłajek i in. 2007, 2008a, 2011; Mysłajek i Szura 2008; oraz niepublikowane dane Stowarzyszenia



Fot. 4. Nietoperze złapane w sieć chiropterologiczną w pobliżu wlotu do jaskini (Fot. K. Kurek).



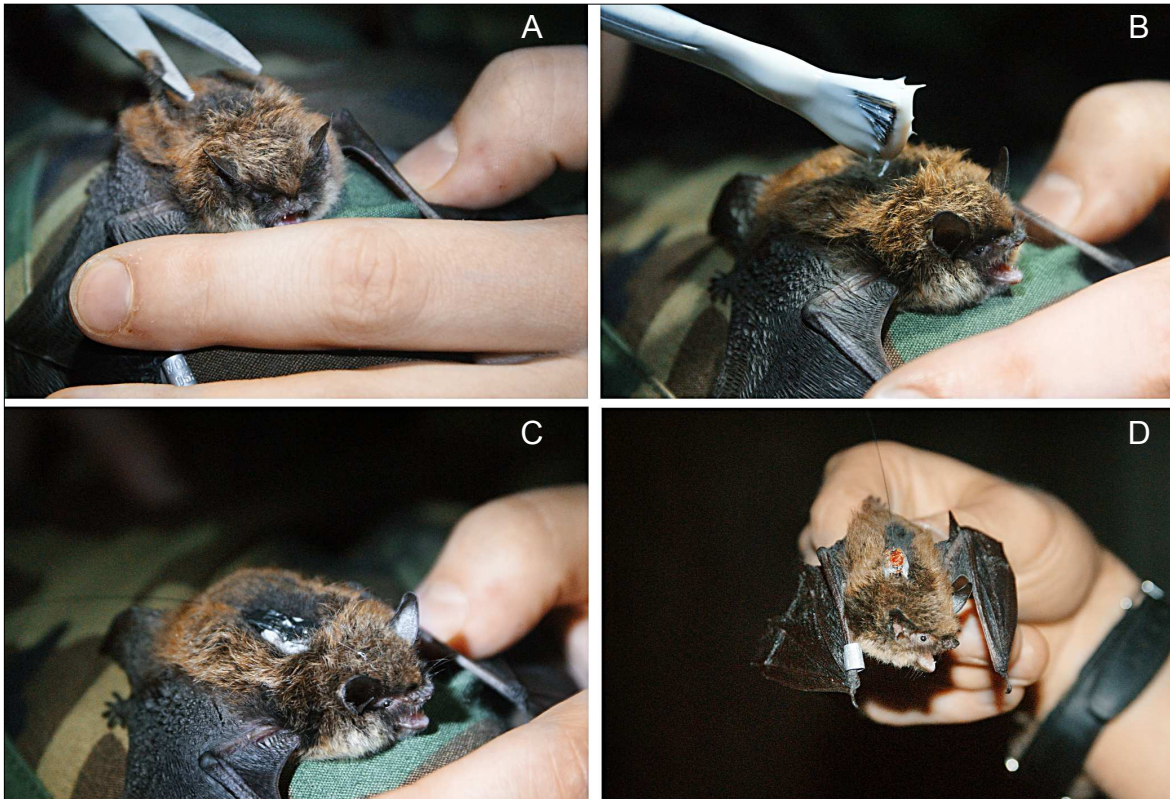
Fot. 5. Pomiar temperatury i wilgotności w pobliżu zimującego nocka wężatki (Fot. K. Kurek).

dla Natury „Wilk” i niepublikowane dane Stowarzyszenia Ochrony Jaskiń „Grupa Malinka” wykorzystane za zgodą dr. inż. R. W. Mysłajka).

Odłowy nietoperzy (wraz ze wszystkim procedurami, którym schwytane osobniki były poddawane) prowadzono zgodnie z zezwoleniami wydanymi przez Generalną Dyрекcję Ochrony Środowiska (sygnatury pism: DOPozgiz-4200/IV.D-5/948/09/ed; DOPozgiz-4200/IV.D-5.2/1141/09/ed; DOPozgiz-4200/IV.D-5.3/1140/09/ed; DOPozgiz-4200/IV.D-4/939/09/ed; DOPozgiz-4200/IV.D-4.2/1139/09/ed; DOP-OZGIZ.6401.09.9.2012.km.2) oraz Regionalną Dyрекcję Ochrony Środowiska w Katowicach (sygnatury: RDOŚ-24-Pn/66301/99/49/09/mm; WPN.6205.21.2012.MM), a także zgodnie z uchwałami I Lokalnej Komisji Etycznej do Spraw Doświadczeń na Zwierzętach w Warszawie (uchwała nr 974/2009 z dnia 19 marca 2009; uchwała nr 975/2009 z dnia 19 marca 2009).

4.2. Radiotelemetria, ocena użytkowania przestrzeni, aktywności dobowej na żerowiskach i preferencji środowiskowych

Trzydzieści trzy nocki wąsatki (15 ♀♀ + 18 ♂♂) zostały oznakowane nadajnikami radiotelemetrycznymi o masie 0,39 g (BD-2N, Holohil, Kanada) lub 0,30 g (PIP4, Biotrack, Wielka Brytania), co stanowiło od 4 do 7,8% masy ich ciała. Nadajniki były umieszczane na grzbiecie, pomiędzy łopatkami przy pomocy kleju chirurgicznego (Torbot, USA), po uprzednim wycięciu futerka w tym miejscu (Fot. 6). Dwa osobniki udało się odłowić ponownie, rok po zakończeniu namiarów radiotelemetrycznych – w obu przypadkach nadajnik został zrzucony, a wygolone miejsce ponownie zarosło sierścią. Oznakowane osobniki śledzono przy pomocy kierunkowych ręcznych anten (typ RA-14, Telonics, USA lub YAGI-AY/C, Titley Electronics, Australia) i odbiorników radiowych (typ VR-500, Yaesu, Japonia). Pozycję nietoperzy określano stosując metodę triangulacji (Mech 1983), jeśli pomiędzy wyznaczonymi azymutami nie następowała przerwa dłuższa niż 5 minut (w sytuacjach, gdy teren był wyjątkowo trudny i sygnał silnie się odbijał dopuszczano przerwy dłuższe, ale zawsze poniżej 10 minut). Przy zastosowaniu takiej metody oszacowany błąd lokalizacji wyniósł średnio 94 m (SE ± 4). Ponadto w trakcie



Fot. 6. Znakowanie nocków wężatków nadajnikami radiotelemetrycznymi. Osobnikom przeznaczonym do telemetrii wycinano futerko między łopatkami (A), umieszczano kroplę kleju chirurgicznego (B) i przyklejano nadajnik (C) – tu firmy Biotrack. Następnie nietoperz był wypuszczany w miejscu złapania (D) – tu z nadajnikiem firmy Holohil (Fot. J. Garstka).

namierzania starano się okrążyć miejsce w którym żerował nietoperz, dodatkowo potwierdzając w ten sposób obszar, na którym namierzany osobnik przebywał. Lokalizacje zapisywano w układzie współrzędnych WGS 1984. Do obliczeń wykorzystano dane po konwersji na układ współrzędnych UTM strefa 34.

Nietoperze śledzono od jednej do 14 nocy (średnio 7,03, SE \pm 0,7). Uzyskano łącznie 7311 wiarygodnych lokalizacji (od 5 do 593 na jednego osobnika; średnio 221,5, SE \pm 28,4). Na terenie uznanym za obszar regularnego przebywania nocków wężatków z lokalnej populacji (żerowiska, kolonie rozrodcze) odłowiono 24 osobniki, pozostałe 9 zostało oznakowane nadajnikami w miejscu rojenia się nietoperzy przy jaskini (Dodatek: Tabela 22). Dane uzyskane od 21 osobników zostały uznane za wystarczające, aby przeprowadzić analizy środowiskowe. Jeden osobnik ze względu na deszczową pogodę spędził większość czasu w kryjówce, a 11 osobników (w tym wszystkie oznakowane

w czasie rojenia) opuściło teren badań wkrótce po założeniu nadajników (z czego jednego udało się odnaleźć w odległości 10 km od miejsca odłowienia).

W oparciu o dane uzyskane z radiotelemetrii określono wielkość arealów osobniczych, aktywność dobową oraz preferencje środowiskowe nietoperzy, zarówno w odniesieniu do miejsc żerowania jak i kryjówek dziennych. Do obliczenia wielkości arealów wykorzystano metodę lokalnych wielokątów wypukłych (LoCoH – Local Convex Hull, Getz i Wilmers 2004; Getz i in. 2007) w wersji fixed LoCoH, przy $k=10$ (k – liczba najbliższych punktów wykorzystanych do obliczenia pojedynczego obszaru). Obliczenia wykonano poprzez stronę <http://locoh.cnr.berkeley.edu> umożliwiającą analizę on-line zebranych danych, a także wykorzystując program R (R Development Core Team 2009).

Preferencje środowiskowe nietoperzy w stosunku do poszczególnych płatów środowisk określono w oparciu o wskaźnik wybiórczości Ivleva w modyfikacji Jacobsa (1974) zgodnie ze wzorem:

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2pr}$$

gdzie:

r – udział danego typu środowiska w obrębie arealu lub czasowy udział aktywności nietoperzy w danym typie środowiska,

p – udział danego typu środowiska w terenie badań lub teoretyczny czasowy udział aktywności nietoperzy w danym typie środowiska, wynikający z jego powierzchniowego udziału w terenie badawczym.

Wskaźnik Ivleva przyjmuje wartości od -1 (całkowite unikanie), poprzez 0 (brak selekcji) po $+1$ (silna preferencja).

W celu weryfikacji hipotezy dotyczącej preferencji w odniesieniu do lokalizacji kryjówek dziennych, porównano wybrane parametry środowiskowe wokół schronień zajmowanych przez nietoperze z parametrami punktów losowych wytypowanych w obrębie arealów osobniczych.

4.3. Ocena aktywności sezonowej i nocnej podczas rojenia przy jaskiniach

W celu poznania dynamiki przebiegu rojenia się nocków wąsatków, w latach 2004-2010 prowadzono odłowy nietoperzy za pomocą sieci chiropterologicznych w 15 punktach przy kompleksach jaskiń lub skałek. Oprócz części jaskiń monitorowanych podczas zimowania, odłowy prowadzono także w pobliżu kompleksu jaskiń na górze Ostre (Beskid Śląski), przy jaskini Pod Hałą Miziową (Beskid Żywiecki), przy jaskiniach Czarne Działy oraz przy jaskiniach w Wąwozie Czoło (Beskid Mały). Odłowy prowadzono również przy skupiskach skałek w Wąwozie Zbójnickim i na końcu Doliny Twardorzeczki (Beskid Śląski) oraz na szczycie Romanki (Beskid Żywiecki). Kontrolnie przeprowadzono też dwie noce odłowów w nieczynnych kamieniołomach w Twardorzeczce (Beskid Śląski) i Straconce (Kotlina Żywiecka). Duża liczba punktów odłowów (n=21) pozwalała zminimalizować wpływ czynników lokalnych (takich jak położenie lub wielkość jaskini). Odległość pomiędzy poszczególnymi stanowiskami wynosiła od 1,2 do 32,5 km (średnio 16,1 km), a wysokość nad poziomem morza od 720 do 1305 m n.p.m. (średnio 961 m n.p.m.). Za czynniki wpływające na przebieg rojenia uznawane są opady atmosferyczne oraz niekorzystne warunki pogodowe (Parsons i in. 2003; Berková i Zukal 2009), podczas gdy same odłowy nie wydają się istotnie wpływać na aktywność nietoperzy (Parsons i in. 2003). W związku z tym do analiz dotyczących rojenia się wykorzystano dane z odłowów tylko z nocy bezdeszczowych oraz takich, gdzie odłowy trwały minimum 7 godzin (długość trwania nocy w lipcu).

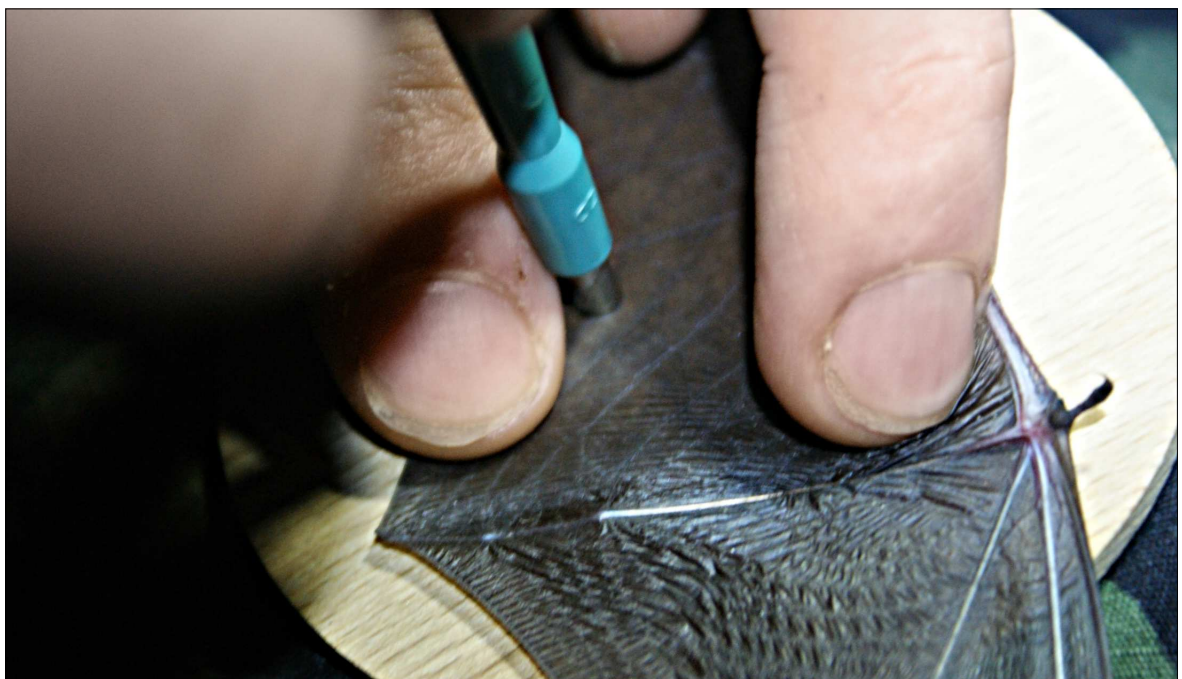
4.4. Analizy genetyczne

Tkanki nietoperzy do analiz genetycznych pobierano wykonując biopsję błony lotnej i wycinając fragment o średnicy 3 mm (Fot. 7). Jest to najmniej inwazyjna i szybka metoda pobrania tkanek, niewymagająca uśmiercenia lub stosowania znieczulenia (Worthington-Wilmer i Barrat 1996). Błona skrzydłowa, w miejscu wykonania biopsji, zrasta się w przeciągu dwóch do czterech tygodni (Kerth i in. 2000). Zebrano w sumie 206 fragmentów tkanek (186 od osobników oznaczonych po cechach morfologicznych jako

nocek wąsatek, 1 od osobnika oznaczonego jako nocek Alkatoe oraz 19 od samic oznaczonych w terenie jako nocek Brandta). Próby przechowywano w lodówce w roztworze 96% alkoholu etylowego.

Analizy laboratoryjne DNA wykonała dr Ana Stanković i dr Danijela Popović z Instytutu Genetyki i Biotechnologii Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego. Izolację DNA przeprowadzono za pomocą zestawu do płytkowej izolacji genomowego DNA Wizard® SV 96 Genomic DNA Purification System (Promega), według procedury opisanej przez producenta. DNA zawieszano w objętości 150 μ l wolnej od DNA wody i przechowywano w temperaturze +4°C.

Za pomocą starterów 12S_Myo3_F i 12S_Myo4_R zamplifikowano ok. 400 par zasad genu mitochondrialnego DNA kodującego 12S rRNA. Reakcje PCR (wg Boston i in. 2011) przeprowadzono w mieszaninie reakcyjnej (25 μ l), zawierającej PCR Master Mix (Bioline, Wielka Brytania), 0,2 μ M każdego ze starterów i 2 μ l genomowego DNA. Sekwencjonowanie otrzymanych produktów PCR mitochondrialnego DNA wykonano zgodnie ze zmodyfikowaną metodą Sangera przy użyciu Sekwatora ABI PRISM 377 DNA (Applied Biosystems, USA) i odczytano chromatogramy za pomocą programu FinchTV (Geospiza, USA).



Fot. 7. Biopsja fragmentu błony lotnej nocka wąsatek (Fot. J. Garstka).

Na podstawie 259 par zasad przeprowadzono identyfikację gatunkową, używając referencyjnych sekwencji *M. alcahoe*, *M. brandtii* i *M. mystacinus* zdeponowanych w GenBanku (PopSet: 332802968; nr dostępu w bazie GenBank: HQ529679 i HQ529680 dla *M. alcahoe*; HQ529660, HQ529665 i HQ529670 dla *M. brandtii* oraz HQ529638 i HQ529650 dla *M. mystacinus*).

Za pomocą programu MEGA v5.05 (Tamura i in. 2011) skonstruowano drzewo filogenetyczne metodą łączenia najbliższych sąsiadów (ang. *Neighbour Joining Method*) używając modelu T92+G (Tamura 1992). Wiarygodność drzewa oszacowano za pomocą metody samopróbkowania (1000 powtórzeń). Grupę zewnętrzną stanowiła sekwencja *M. formosus* (nr dostępu w bazie GenBank: NC_015828). Do określenia zależności i dystansów genetycznych między haplotypami mtDNA stwierdzonymi na badanym terenie, została stworzona sieć haplotypów (opcja *Median Joining*) w programie NETWORK ver. 4.6.1.1. (Bandelt et al. 1999). Do określenia liczby miejsc polimorficznych i różnorodności haplotypowej wykorzystano program DNAsp (Librado i Rozas 2009), różnorodność nukleotydową określono w programie Arlequin (Excoffier i in. 2005).

5. WYNIKI

5.1. Nocek wąsatek w zespole nietoperzy – struktura płci, wieku i wielkości odławianych osobników

W zespole nietoperzy Karpat Zachodnich nocek wąsatek był drugim, po nocku rudym, gatunkiem dominującym na żerowiskach i stanowił 21,2% odławianych osobników (Tabela 5). Przy otworach jaskiń podczas rojenia, jego udział wynosił 13,6%, natomiast na zimowiskach w jaskiniach spadał do 4,5%. Różnica pomiędzy żerowiskami a miejscami rojenia nie była istotna statystycznie (test G, $df=1$, $G=1,974$, $p>0,1$), z kolei udział na zimowiskach był istotnie mniejszy zarówno w odniesieniu do żerowisk, jak i miejsc rojenia (odpowiednio $df=1$, $G=13,267$, $p<0,001$ i $df=1$, $G=5,246$, $p<0,03$). Najwyższą różnorodność biologiczną zespołu nietoperzy obserwowano podczas rojenia ($H'=2,1$), a najniższą na zimowiskach ($H'=1,2$). Najwięcej gatunków (17) wykryto podczas rojenia, a najmniej (10) w trakcie hibernacji (Tabela 5).

Na żerowiskach liczniej odławiane były osobniki dorosłe niż młodociane. Struktura płci przesunięta na korzyść samców okazała się być istotna statystycznie tylko w odniesieniu do osobników dorosłych (Tabela 6). W miejscach rojenia dominowały samce (w każdym przypadku) i osobniki dorosłe. Podczas hibernacji nie stwierdzono żadnych istotnych statystycznie różnic pomiędzy kategoriami osobników nocka wąsatek (Tabela 6).

Proporcja samców i samic nocków wąsatek zmieniała się istotnie pomiędzy żerowiskami, miejscami rojenia oraz zimowiskami (test G, $df=2$, $G=9,264$, $p<0,01$). Udział osobników dorosłych i młodocianych (urodzonych w danym sezonie) był także różny ($df=2$, $G=12,624$, $p<0,01$) (Tabela 6). Zmiana proporcji płci w tych trzech typach miejsc była istotna statystycznie zarówno w odniesieniu do osobników dorosłych ($df=2$, $G=22,287$, $p<0,001$) jak i młodocianych ($df=2$, $G=18,281$, $p<0,001$).

Średnia długość przedramienia samic nocka wąsatek (34,55 mm, SE \pm 0,09, zakres: 31,2-37,6; $n=151$) była o 1,7 % większa niż u samców (33,99 mm, SE \pm 0,05, zakres: 31,0-36,6; $n=346$), a różnica ta była istotna statystycznie (test t Studenta, $t=-5,464$, $df=260,2$, $p<0,001$). Średnia masa ciała również była większa w przypadku samic (5,50 g,

Tabela. 5. Procentowy udział nocka wąsatka w zespole nietoperzy Karpat Zachodnich do roku 2012, z rozbiciem na żerowiska (dane od roku 2000), miejsca rojenia (dane od roku 2004) oraz zimowiska (dane od roku 1992).

Gatunek	Odłowy w miejscach:		Liczenia w miejscach hibernacji (listopad-marzec)
	żerowania (maj-wrzesień)	rojenia (lipiec-wrzesień)	
Nocek rudy	46,5	23,7	0,5
Nocek wąsatek	21,2	13,6	4,5*
Nocek Brandta	13,3	7,8	4,7*
Nocek Alkatoe**	0,3	0,5	–
Nocek duży	1,9	3,8	15,6
Nocek Natterera	1,5	7,0	2,7
Nocek orzęsiony	0,3	6,6	4,1
Nocek Bechsteina	0,4	2,7	–
Gacek brunatny	4,0	26,0	1,1
Mroczek posrebrzany	5,7	0,1	–
Mroczek późny	0,2	0,3	–
Mroczek posłocisty	3,0	2,7	0,2
Borowiaczek	0,6	0,2	–
Borowiec wielki	0,1	0,4	–
Karlik większy	0,3	0,05	–
Mopek zachodni	–	0,05	1,1
Podkowiec mały	0,7	4,5	65,5
N osobników / gatunków	1065 / 16	2142 / 17	2535 / 10
Lata	2000-2012	2004-2012	1992-2012
Wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera (H')	1,6	2,1	1,2
Wskaźnik równomierności Shannona-Wienera (J')	0,6	0,7	0,5

* Udział grupy *Myotis mystacinus* complex określono szacunkowo w oparciu o 82 osobniki oznaczone do gatunku na zimowisku.

** Całkowity udział nocka Alkatoe w zespole został oszacowany w odniesieniu do próby osobników zweryfikowanych genetycznie. W przypadku żerowisk 1 z 70 osobników oznaczonych jako nocek wąsatek okazał się być nockiem Alkatoe, podczas rojenia 2 na 77 osobników oznaczonych jako nocek wąsatek okazało się być nockiem Alkatoe oraz 1 na 8 samic nocka Brandta okazała się być nockiem Alkatoe. Badania genetyczne nie wykazały nocka Alkatoe pośród nietoperzy zimujących (34 sprawdzone osobniki).

Tabela 6. Udział poszczególnych kategorii osobników nocka wąsatka w Karpatach Zachodnich, z podziałem na żerowiska (odłowy z lat 2000-2012), miejsca rojenia (odłowy z lat 2004-2012) i miejsca zimowania (liczenia w latach 1992-2012). Istotność statystyczną różnic od proporcji 1:1 sprawdzono testem χ^2 z poprawką Yatesa (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$).

Płeć	Wiek	Grupa osobników					
		Żerowisko		Rojenie		Hibernacja	
		N	%	N	%	N	%
♂♂	ad.	115	62,2	151	78,6	7	46,7
♀♀	ad.	70	37,8	41	21,4	8	53,3
p		*		***		ns	
♂♂	juv.	14	38,9	72	66,7	5	62,5
♀♀	juv.	22	61,6	36	33,3	3	37,5
p		ns		*		ns	
♂♂	—	130	58,6	273	74,3	22	55,0
♀♀	—	92	41,4	77	25,7	18	45,0
p		ns		***		ns	
—	ad.	185	83,7	192	64,0	15	65,2
—	juv.	36	16,3	108	36,0	8	34,8
p		***		***		ns	

SE \pm 0,07, zakres: 4,0-8,0; n=144) niż samców (5,06 g, SE \pm 0,03, zakres: 3,5-7,0; n=334). Różnica ta wynosiła 8,7% i była istotna statystycznie (test t Studenta; $t = -5,707$, $df = 197,1$, $p < 0,001$).

Średni wskaźnik kondycji (BCI – *body condition index*, traktowany jako iloraz masy ciała i długości przedramienia) był wyższy w przypadku samic (0,16, SE \pm 0, zakres: 0,11-0,23; n=144) niż samców (0,15, SE \pm 0, zakres: 0,10-0,21; n=333). Różnica ta była istotna statystycznie ($t = -4,545$, $df = 190,7$, $p < 0,001$).

Na żerowiskach w każdej grupie samice cechowały się większą niż samce długością przedramienia i masą ciała (Tabela 7). Wskaźnik kondycji osobnika (BCI) przybierał niższe wartości w przypadku samców, z wyjątkiem grupy osobników młodocianych, gdzie

Tabela 7. Wybrane parametry biometryczne poszczególnych kategorii osobników nocka wąsatka występujących w Karpatach Zachodnich do roku 2012, z rozbiem na żerowiska, miejsca rojenia oraz zimowiska. BCI (*body condition index*), traktowany jako iloraz masy ciała i długości przedramienia, jest wskaźnikiem umożliwiającym względne porównanie kondycji fizycznej osobników. Istotność statystyczną sprawdzono testem t Studenta (* p<0.05, ** p<0,01, *** p<0,001).

Płeć	Wiek	Żerowisko				Rojenie				Hibernacja			
		Długość przedramienia [mm]	Masa [g]	BCI [g/mm]	N osobników	Długość przedramienia [mm]	Masa [g]	BCI [g/mm]	N osobników	Długość przedramienia [mm]	Masa [g]	BCI [g/mm]	N osobników
♂♂	ad.	33,8±0,1	5,1±0,1	0,15±0	97-107	34,0±0,1	5,1±0,1	0,15±0	149-150	34,3±0,5	5,4±0,3	0,16±0,01	6
♀♀	ad.	34,5±0,1	5,6±0,1	0,16±0	46-52	34,4±0,1	5,9±0,2	0,17±0	37-38	35,3±0,3	5,6±0,3	0,16±0,01	5
	p	***	***	**		**	***	***		ns	ns	ns	
♂♂	juv.	33,6±0,2	4,7±0,1	0,14±0	15	34,3±0,1	4,9±0,1	0,14±0	63	34,0±0,6	4,8±0,2	0,14±0,01	5
♀♀	juv.	34,3±0,3	5,2±0,1	0,15±0	20	34,8±0,2	5,1±0,1	0,15±0	34	35,9±0,2	5,5±0,5	0,15±0,01	2
	p	*	*	ns		ns	ns	ns		ns	ns	ns	
♂♂	–	33,8±0,1	5,1±0,1	0,15±0	112-122	34,1±0,1	5,0±0	0,15±0	212-213	34,2±0,4	5,1±0,2	0,15±0	11
♀♀	–	34,4±0,1	5,5±0,1	0,16±0	66-72	34,6±0,1	5,5±0,1	0,16±0	71-72	35,4±0,2	5,6±0,2	0,16±0,01	7
	p	***	***	**		**	***	**		**	ns	ns	
–	ad.	34,2±0,2	5,3±0,1	0,15±0	143-159	34,1±0,1	5,3±0	0,15±0	186-188	34,7±0,2	5,5±0,2	0,16±0	11
–	juv.	34,0±0,2	5,0±0,1	0,14±0	35	34,5±0,1	5,0±0,1	0,14±0	97	34,5±0,6	5,0±0,2	0,14±0,01	7
	p	ns	*	*		*	***	***		ns	ns	ns	

nie wykazano różnic pomiędzy płciami. Biorąc pod uwagę kategorie wiekowe osobników, nie stwierdzono różnic w długości przedramienia między osobnikami dorosłymi a młodocianymi. Natomiast wyższą masę i wyższe wartości wskaźnika kondycji wykazano dla osobników dorosłych (Tabela 7). Wśród dorosłych samic odławianych na żerowiskach od lipca do września, 57,8% nosiło wyraźne ślady karmienia potomstwa.

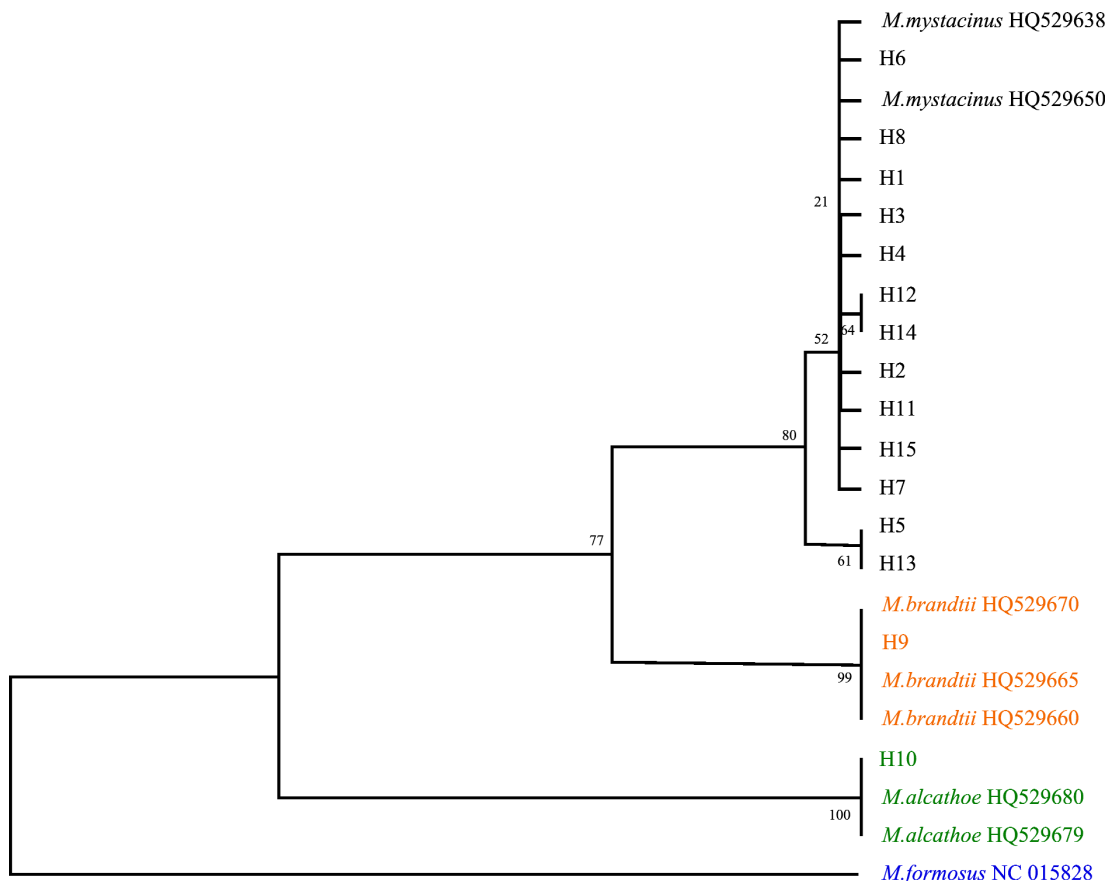
Na rojeniu, dłuższe przedramię stwierdzono w przypadku samic zarówno wśród wszystkichnocków wąsatków, jak i w grupie osobników dorosłych. Nie stwierdzono różnic pomiędzy płciami w grupie osobników młodocianych. Natomiast generalnie odławiane osobniki dorosłe cechowało mniejsze przedramię, niż w przypadku osobników młodocianych (Tabela 7). Masa ciała rojących się samic była większa zarówno w grupie wszystkichnocków wąsatków, jak i wśród osobników dorosłych. W przypadku osobników młodocianych nie wykazano różnic w masie pomiędzy płciami. Osobniki dorosłe w zestawieniu z młodocianymi miały większą masę. We wszystkich grupach występuje sytuacja analogiczna, jak w przypadku masy, w odniesieniu do wskaźnika kondycji (BCI) (Tabela 7). Wśród dorosłych samic, odławianych między lipcem a wrześniem podczas rojenia, udział w rozrodzie potwierdzono w 24,2% przypadków.

Na zimowiskach istotne różnice stwierdzono wyłącznie w przypadku długości przedramienia wśród wszystkich osobników (bez rozbicia na kategorie wiekowe), gdzie wyższe wartości stwierdzono dla samic (Tabela 7).

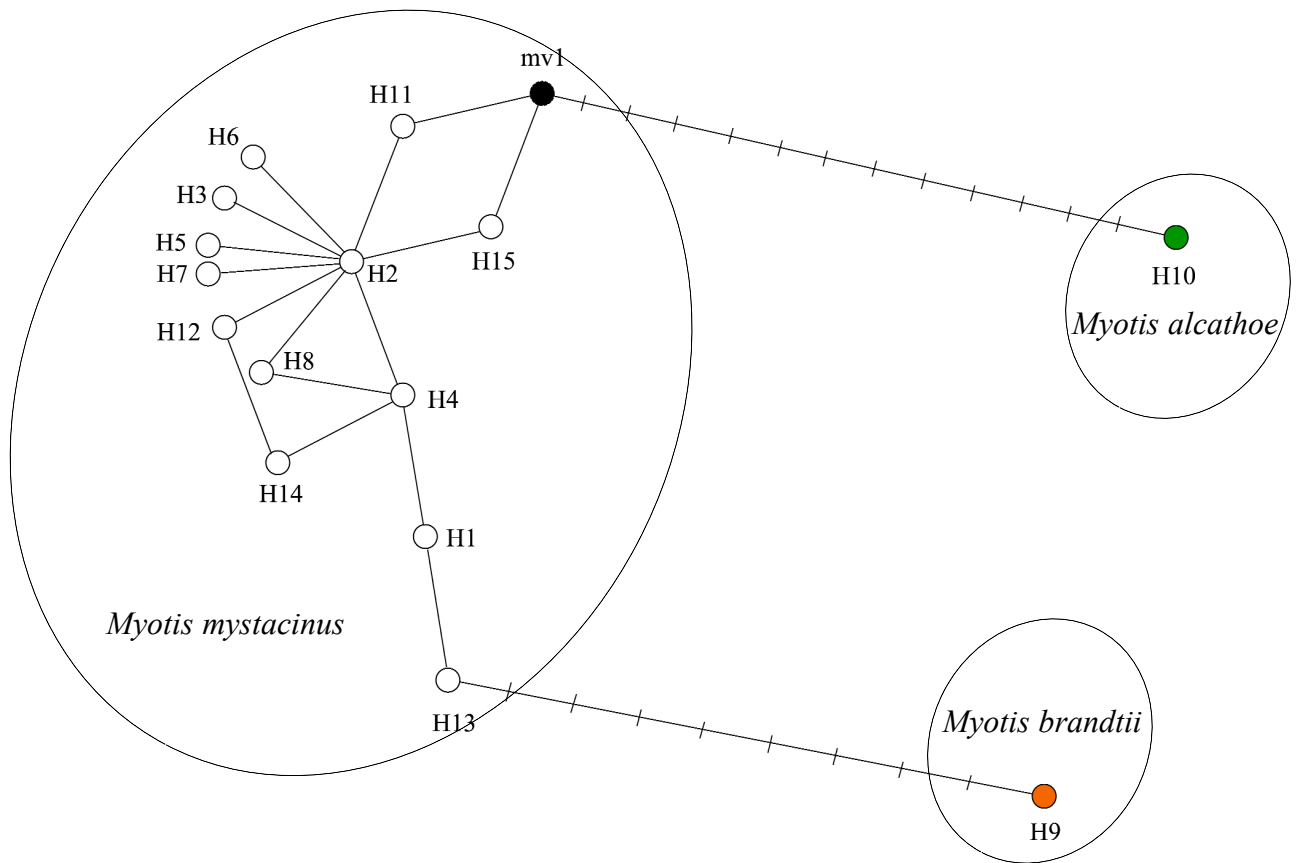
5.2. Zmienność mitochondrialnego DNA

W przebadanej próbie 206 osobników, wykryto 15 haplotypów mitochondrialnego DNA (fragmentu kodującego gen S12 rRNA). Po zestawieniu z haplotypami z bazy GenBanku, 13 z nich zgrupowało się jako nocek wąsatek, jeden jako nocek Brandta, a jeden jako nocek Alkatoe (Ryc. 4).

Analiza drzewa filogenetycznego grupy *Myotis mystacinus* complex wskazuje na wcześniejsze odzielenie się nocka Alkatoe i późniejsze rozdzielenie się nocka wąsatek i nocka Brandta (Ryc. 4). Najbliższe haplotypy nocka wąsatek różniły się 8 i 12 krokami mutacyjnymi od haplotypów odpowiednio: nocka Brandta (H9, wykryty u wszystkich 11 przeanalizowanych osobników) i nocka Alkatoe (H10, wykryty u wszystkich czterech przeanalizowanych osobników) (Ryc. 5).



Ryc. 4. Drzewo filogenetyczne gatunków z grupy *Myotis mystacinus* complex, utworzone metodą łączenia najbliższych sąsiadów (ang. *Neighbour Joining Method*), oparte na sekwencji genu kodującego 12S rybosomowego DNA. Grupę zewnętrzną stanowiła sekwencja *M. formosus*, uzyskana (podobnie jak pozostałe nie pochodzące z terenu badań) z bazy GenBanku.



Ryc. 5. Sieć statystycznej parsymonii haplotypów mitochondrialnych grupy *Myotis mystacinus* complex na podstawie sekwencji genu kodującego 12S rybosomowego DNA. Poprzeczne kreski na gałęziach wskazują na liczbę kroków mutacyjnych, jakie zaszły pomiędzy haplotypami. Ich brak odpowiada pojedynczej mutacji. Punkt „mv1” oznacza brakujące (niewykryte) istniejące połączenie prowadzące do kolejnego kroku mutacyjnego.

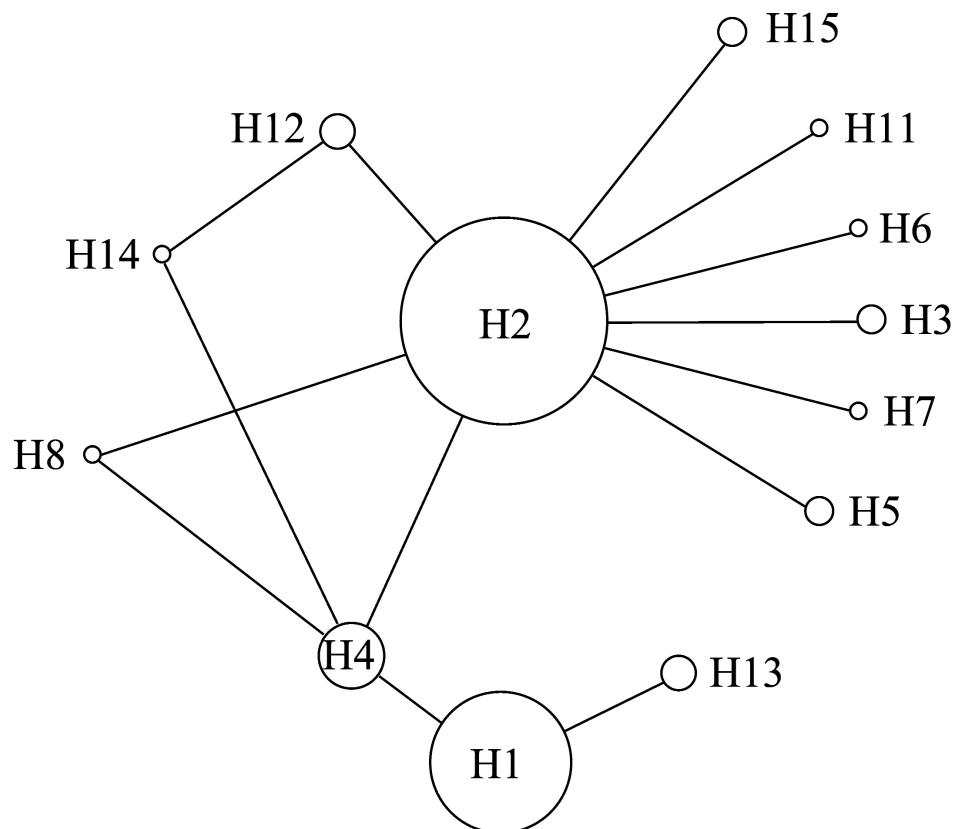
Wyniki analiz genetycznych wskazują na znaczące prawdopodobieństwo popełnienia błędu przy oznaczaniu nietoperzy z grupy *Myotis mystacinus* complex wyłącznie po cechach morfologicznych (Tabela 8). W trakcie badań poprawność rozpoznawania nocka wąsatka była duża i wynosiła 97%. Jedynie w pięciu przypadkach (na 186) weryfikacja genetyczna nie potwierdziła dokonanego oznaczenia. Natomiast poprawność oznaczenia gatunku w przypadku samic nocka Brandta wyniosła tylko 37%. Na 19 analizowanych przypadków tylko w 7 analizy genetyczne potwierdziły oznaczenie gatunkowe. W dwóch przypadkach osobniki zostały genetycznie określony jako norek Alkatoe i aż 10 samic o uzębieniu typowym dla nocka Brandta okazało się posiadać mitochondrialne DNA nocka wąsatka.

Tabela 8. Różnice w oznaczeniach gatunku nietoperzy z grupy *Myotis mystacinus* complex w Karpatach Zachodnich na podstawie cech morfologicznych oraz analiz genetycznych mitochondrialnego DNA (sekwencji genu kodującego 12S rybosomowego DNA). W tabeli podano liczbę osobników.

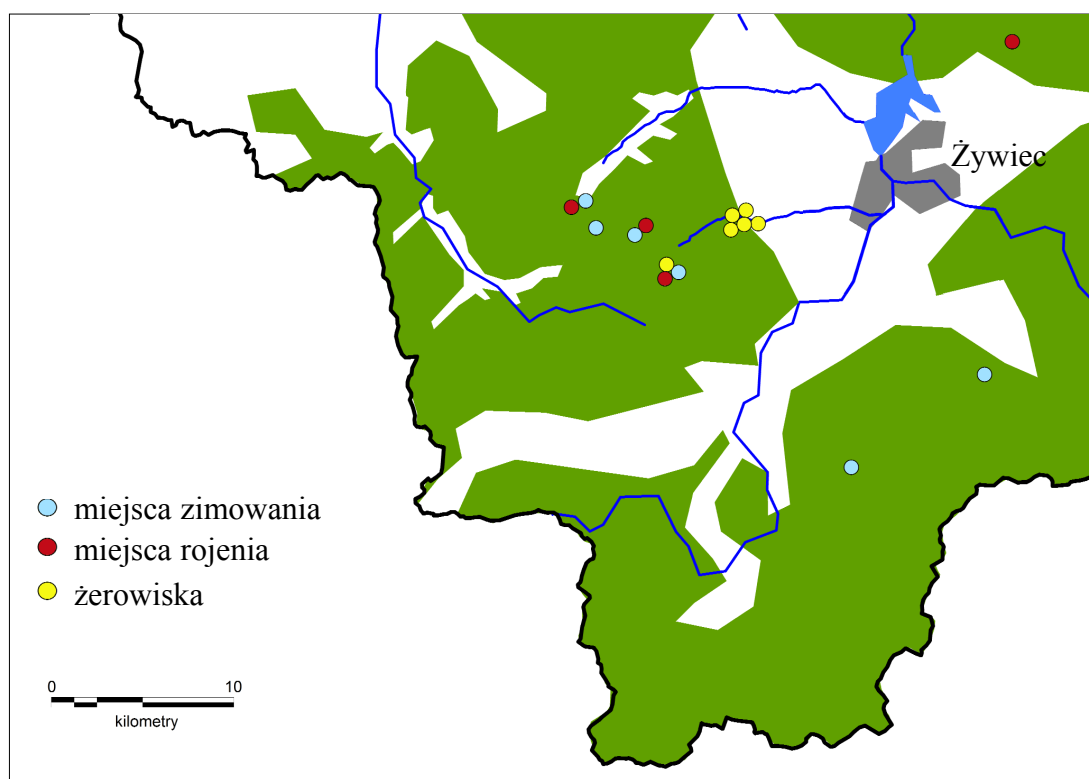
Gatunek oznaczony w terenie na podstawie cech morfologicznych		Gatunek oznaczony na podstawie analiz mtDNA		
		<i>M. mystacinus</i>	<i>M. alcathoe</i>	<i>M. brandtii</i>
<i>M. mystacinus</i>	186	181	2	3
<i>M. alcathoe</i> ♀♀	1	–	–	1
<i>M. brandtii</i> ♀♀	19	10	2	7
Suma	206	191	4	11

Analiza 184 osobników, oznaczonych genetycznie jako nocek wąsatek wykryła 9 miejsc polimorficznych i 13 haplotypów (H1-H8, H11-H15), których zróżnicowanie mutacyjne było nieduże (Ryc. 6) i wśród których najczęściej występującym (55,5%) był haplotyp H2 (Tabela 9). Różnorodność haplotypowa badanej populacji wynosiła $Hd=0,608$ ($SE \pm 0,030$), a różnorodność nukleotydowa $Nd=0,120$ ($SE \pm 0,088$). Większość (9) mało licznych haplotypów powstała z jednego, najliczniejszego haplotypu H2 (Ryc. 6).

Porównano materiał genetyczny osobników pochodzących z żerowisk, miejsc rojenia oraz zimowisk (Ryc. 7). Cztery haplotypy (H3, H6, H7, H13) okazały się być unikalne dla żerowisk, gdzie stanowiły 10,4% haplotypów tam stwierdzanych (Tabela 9). Trzy (H5, H11, H14) zostały wykryte wyłącznie wśród osobników rojących się przy otworach jaskiń (łącznie u 5,2% rojących się nocków wąsatków), a jeden haplotyp (H8) wystąpił wyłącznie wśród osobników zimujących (u jednego osobnika). Haplotyp H15 został wykryty podczas rojenia i zimowania. Cztery haplotypy (H1, H2, H4, H12) zostały stwierdzone we wszystkich analizowanych grupach (Tabela 9). Biorąc pod uwagę frekwencję występowania wszystkich haplotypów w rozpatrywanych trzech typach miejsc, nie znaleziono istotnych statystycznie różnic w strukturze genetycznej nietoperzy odławianych na żerowiskach, rojeniu i zimowiskach (test G, $df=4$, $G=0,557$, $p>0,96$).



Ryc. 6. Sieć statystycznej parsymonii haplotypów mitochondrialnychnocków wążatków odławianych w Karpatach Zachodnich (w latach 2009-2011) na podstawie sekwencji 259 par zasad genu kodującego 12S rybosomowego DNA. Wielkość koła jest proporcjonalna do udziału danego haplotypu w badanej populacji.



Ryc. 7. Rozmieszczenie stanowisk, na których w latach 2009-2011 pobierano próbki tkaneknocków wążatków do analiz genetycznych.

Tabela 9. Udział poszczególnych haplotypów stwierdzonych u nocków wąsatków, w miejscach żerowania, rojenia i zimowania na obszarze Karpat Zachodnich.

Haplotyp	Żerowiska		Rojenie		Zimowanie		Łącznie	
	N	%	N	%	N	%	N	%
H1	20	26,0	23	29,9	9	30,0	52	28,3
H2	44	57,1	42	54,5	16	53,4	102	55,5
H3	2	2,6	–	–	–	–	2	1,1
H4	4	5,2	6	7,8	2	6,7	12	6,5
H5	–	–	2	2,6	–	–	2	1,1
H6	1	1,3	–	–	–	–	1	0,5
H7	1	1,3	–	–	–	–	1	0,5
H8	–	–	–	–	1	3,3	1	0,5
H11	–	–	1	1,3	–	–	1	0,5
H12	1	1,3	1	1,3	1	3,3	3	1,6
H13	4	5,2	–	–	–	–	4	2,3
H14	–	–	1	1,3	–	–	1	0,5
H15	–	–	1	1,3	1	3,3	2	1,1
Suma	77	100	77	100	30	100	184	100

5.3. Użytkowanie przestrzeni

5.3.1. Arealy osobnicze

Wszystkie osobniki nocka wąsatka śledzone radiotelemetrycznie ($n=33$) poddano analizie genetycznej, która potwierdziła poprawność oznaczenia gatunku. Czas śledzenia i liczba uzyskanych lokalizacji różniła się w przypadku poszczególnych osobników (Dodatek: Tabela 22). Wśród nocków wąsatków wybranych do analiz arealów, były osobniki śledzone od 5 do 14 nocy (średnio 9,1, SE \pm 0,6), od których uzyskano od 162 do 593 lokalizacji (średnio 319, SE \pm 25,3). Nie wykazano jednak istotnego wpływu liczby namiarów na oszacowaną wielkość arealów osobniczych ($r=-0,43$, $p=0,19$).

Średni areal osobniczy nocka wąsatka, użytkowany między czerwcem a wrześniem, wynosił 26,3 ha (SE \pm 3,2) (Tabela 10). Średnie arealy osobnicze samic (29,3, SE \pm 4,9) były nieznacznie większe niż samców (23,7, SE \pm 4,2). Różnica ta nie była istotna statystycznie (test Manna-Whitneya, $W=67,5$, $p=0,40$).

Arealy nocków wąsatków składały się z niewielkich obszarów zlokalizowanych wokół kryjówek dziennych i żerowisk. Wykryte arealy miały charakter zwarty (8 przypadków) lub rozerwany (13 przypadków) (Ryc. 8 i 9), składający się z dwóch lub trzech płatów, pomiędzy którymi nietoperze regularnie się przemieszczały, najczęściej wzdłuż obiektów liniowych (roślinność porastająca brzegi potoków, szpalery drzew). W przypadku arealów zwartych, odległości pomiędzy żerowiskami i/lub kryjówkami były nieduże, lub też nietoperze najprawdopodobniej dodatkowo żerowały podczas powolnego przemieszczania się między nimi.

W obrębie arealu nocków wąsatków znajdowało się od 1 do 3 żerowisk (średnio 1,9, SE \pm 40,2) (Tabela 10, Fot. 8-10). Różnice w liczbie wykorzystywanych żerowisk pomiędzy płciami (Tabela 10), nie były istotne statystycznie (test Manna-Whitneya, $W=59$, $p=0,79$). Nocki wąsatki użytkowały wszystkie swoje żerowiska prawie każdej nocy. Aktywność ograniczona do odwiedzenia tylko jednego żerowiska obserwowano, gdy następowało pogorszenie warunków atmosferycznych i nietoperz wcześniej kończył aktywność, powracając na resztę nocy do kryjówki. W trzech przypadkach nietoperze

(dorosłe samce) spędziły od jednej do czterech nocy na żerowisku, oddalonym od regularnie wykorzystywanego schronienia dziennego (Fot. 11). Spędzały wówczas dzień w kryjówkach w pobliżu odwiedzanego żerowiska.

Nocki wąsatki zajmowały średnio 2,0 (SE \pm 0,3) kryjówki w obrębie własnego arealu. Samice wykorzystywały od 1 do 6 schronień, samce – od 1 do 4 (Tabela 10). Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic pomiędzy samcami i samicami w liczbie wykorzystywanych schronień (test Manna-Whitneya, $W=53,5$, $p=0,94$).

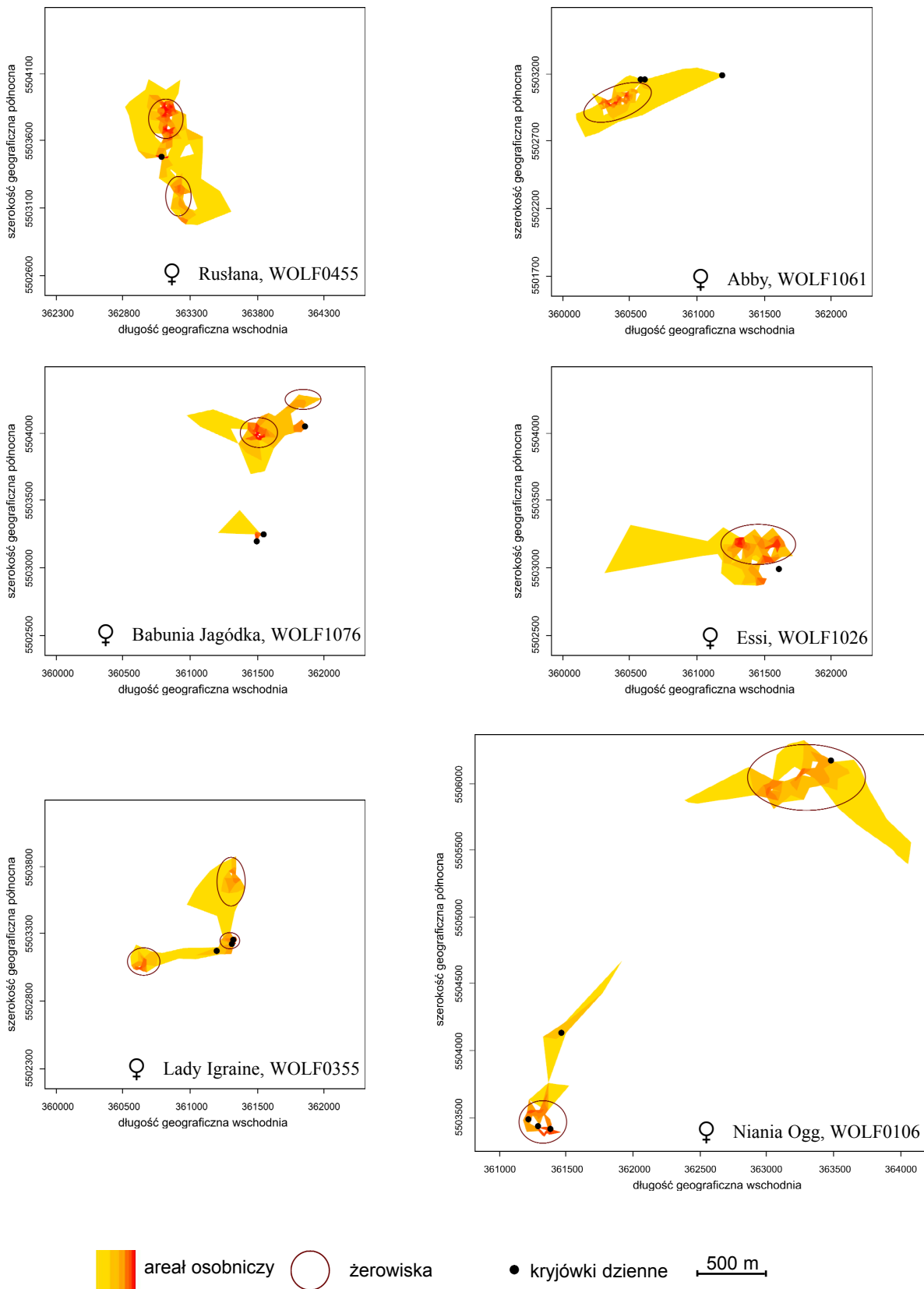
Tabela 10. Wielkość arealów osobniczych, liczba żerowisk w arealach oraz liczba kryjówek dziennych samic i samców nocka wąsatka, śledzonych radiotelemetrycznie między czerwcem a wrześniem w latach 2009-2011 w Karpatach Zachodnich. Szczegółowe informacje dotyczące śledzonych osobników zamieszczone są w Dodatku, w Tabeli 22.

Osobnik i nr obrączki	Czas śledzenia [noce]	N namiarów	Areal [ha] LoCoH 100%	N żerowisk	N kryjówek
Samice					
F01 Rusłana WOLF 0455	9	337	38	2	1
F02 Niania Ogg WOLF 0106	7	325	61	2	6
F03 Papaya WOLF 0140	8	346	23	2	1
F04 Renfri WOLF 0436	7	381	12	2	2
F05 Beatka WOLF 0812	21	307	47	2	1
F08 Visenna WOLF 0587	24	164	17	3	1
F09 Lady Igraine WOLF 0355	19	241	20	3	3
F11 Abby WOLF 1061	11	346	19	1	3

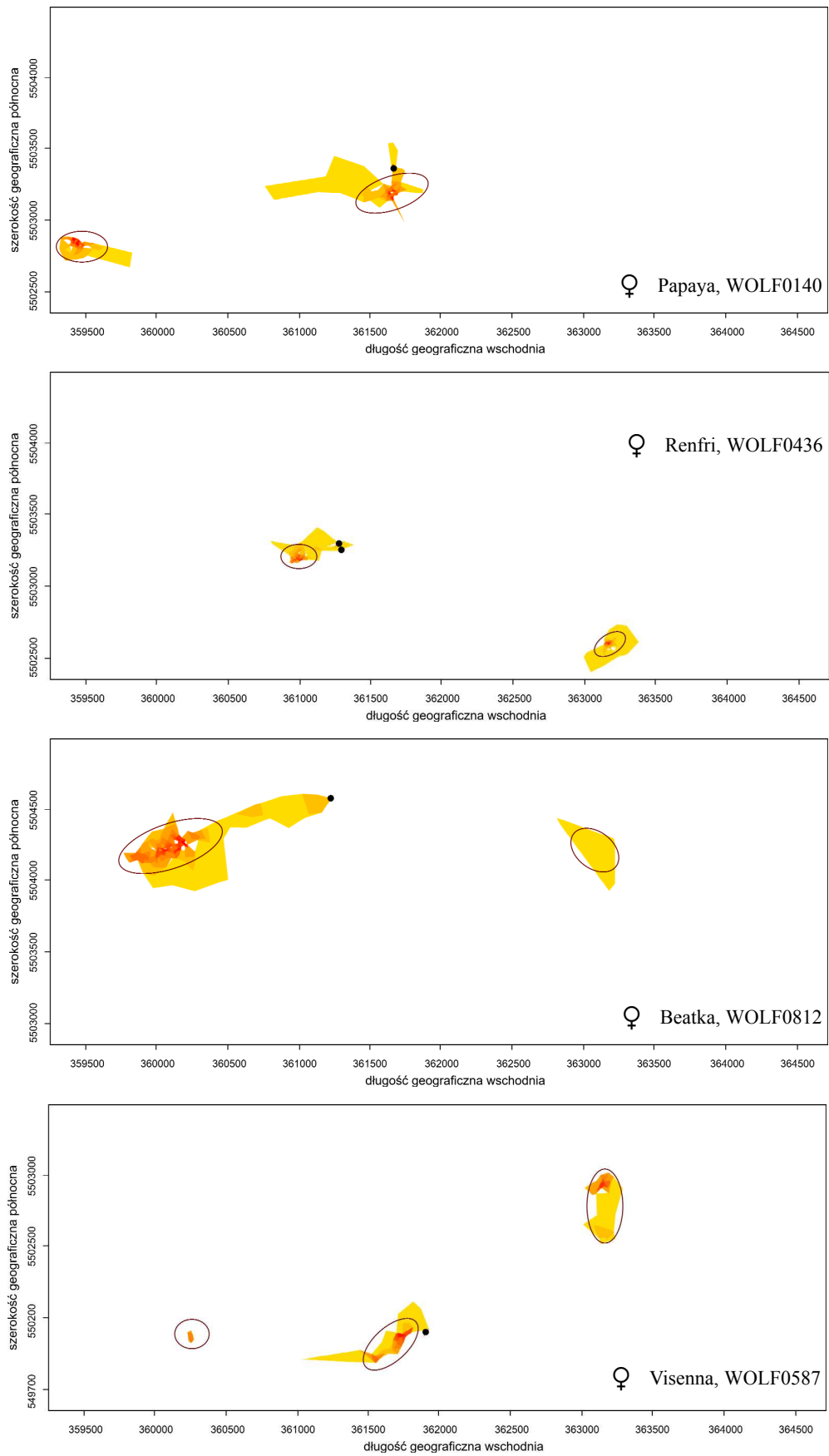
c.d. na następnej stronie

Tabela. 10. – dokończenie.

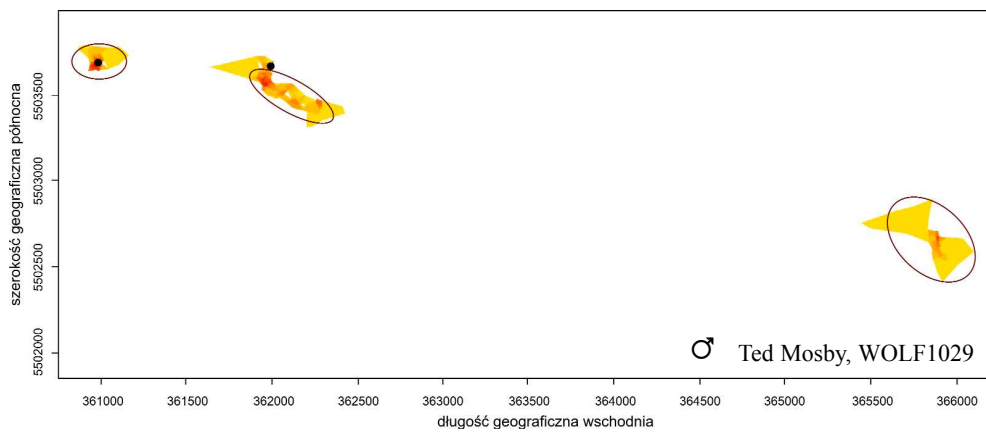
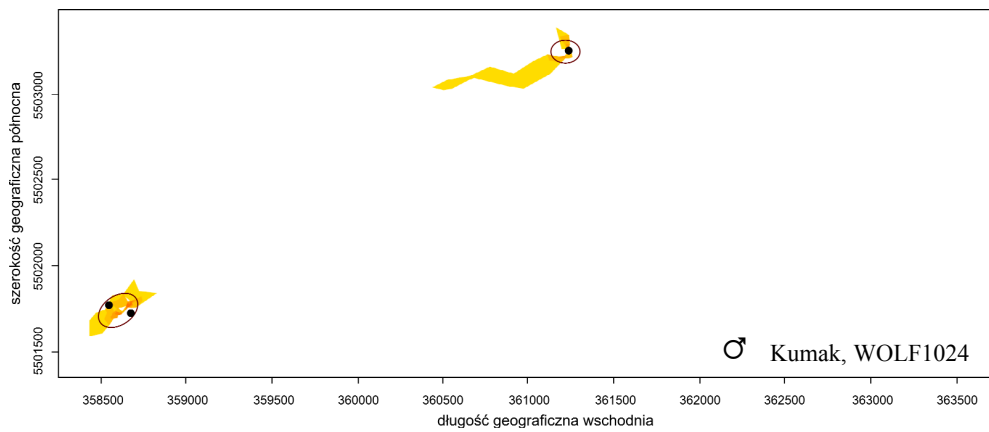
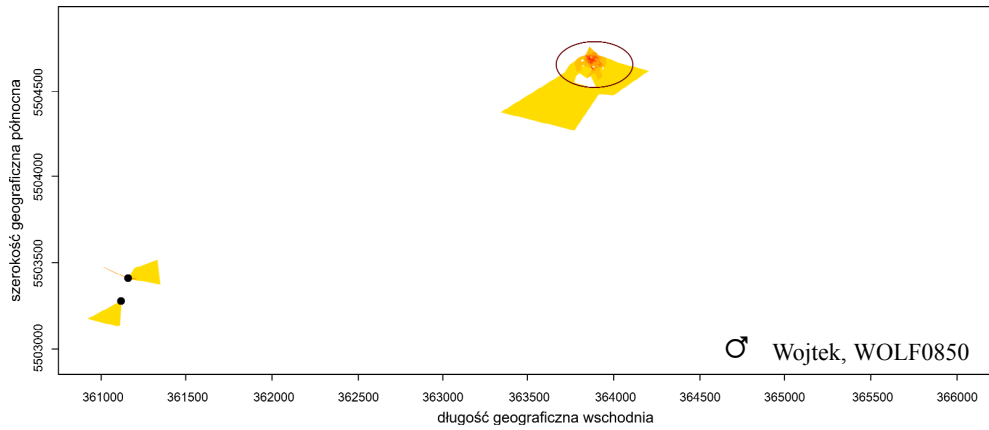
Osobnik i nr obrączki	Czas śledzenia [noce]	N namiarów	Areal [ha] LoCoH 100%	N żerowisk	N kryjówek
Samice – c.d.					
F12 Babunia Jagódka WOLF 1076	7	160	23	2	3
F15 Essi WOLF 1026	15	178	32	1	1
Średnia ± SE (samice)	12,8±2,0	278,5±26,8	29,2±4,9	2,0±0,2	2,29±0,29
Samce					
M02 Sauron WOLF 0101	15	586	12	1	1
M03 Geralt WOLF 0103	8	355	49	1	3
M05 Wojtek WOLF 0850	6	441	24	1	2
M06 Arthur Pendragon WOLF 0570	11	244	25	3	2
M07 Merlin WOLF 0600	23	216	43	3	1
M08 Bączek WOLF 0594	8	223	38	2	3
M13 Regis WOLF 1074	14	285	15	2	1
M15 Kumak WOLF 1024	15	352	11	2	3
M16 Strzygoń WOLF 1015	15	206	15	2	2
M17 Stitch WOLF 1028	9	409	9	1	1
M18 Ted Mosby WOLF 1029	9	534	20	3	2
Średnia ± SE (samce)	12,1±1,5	350,1±39,5	23,7±4,2	1,9±0,2	2,0±0,3
Średnia ± SE (całość)	12,4±1,2	316,1±25,0	26,3±3,2	1,9±0,2	2,0±0,2



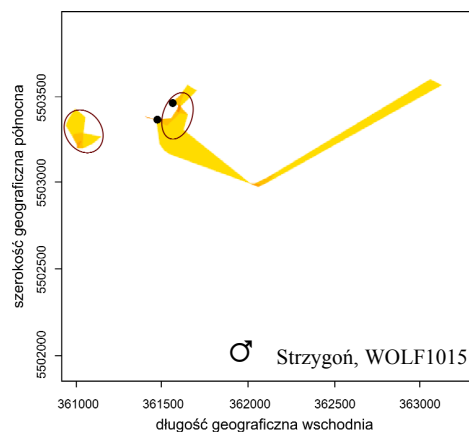
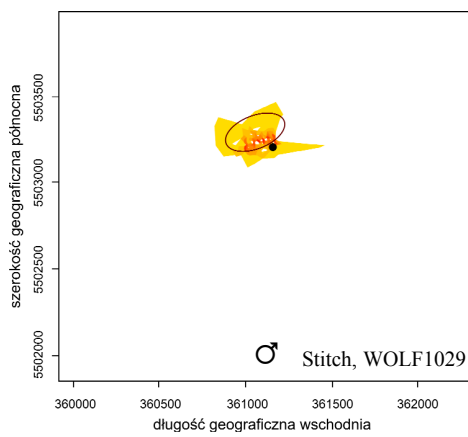
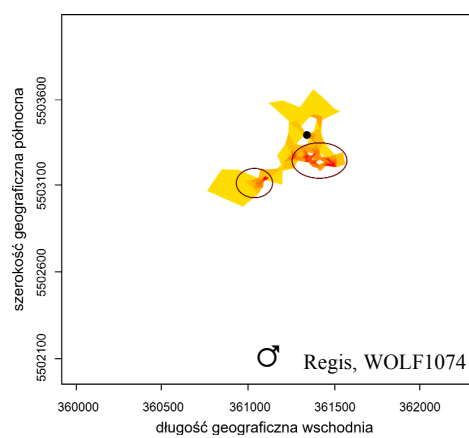
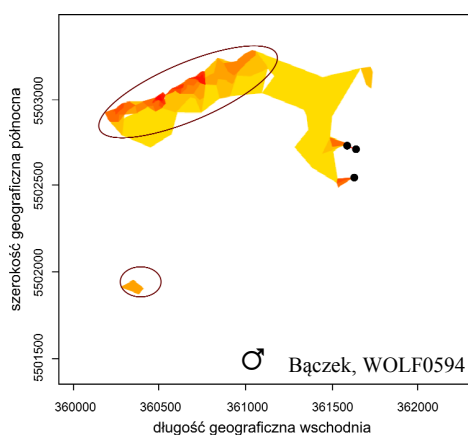
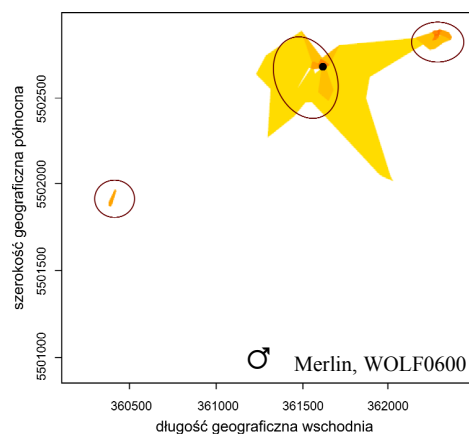
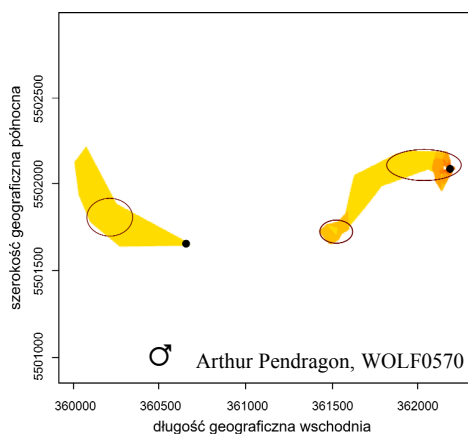
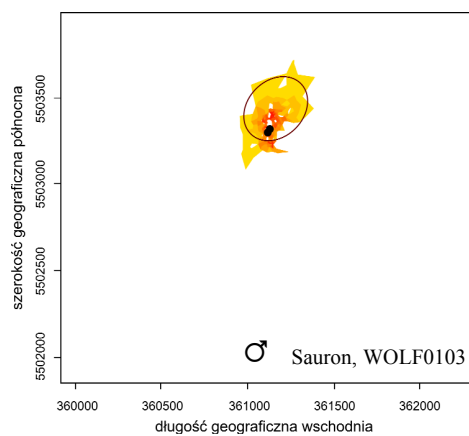
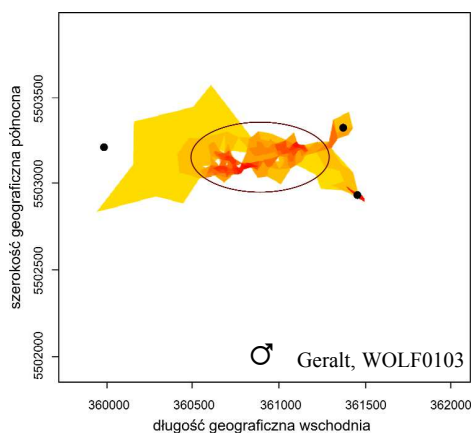
Ryc. 8. Arealy osobnicze (określone metodą LoCoH 100%) samic nocka wąsatka śledzonych radiotelemetrycznie między lipcem a wrześniem w latach 2009-2011 w Karpatach Zachodnich. Intensywność zabarwienia odzwierciedla liczbę lokalizacji przypadających na dany obszar arealu. Szczegółowe informacje dotyczące osobników zamieszczone są w Dodatku, Tabela 22 i 23.



Ryc. 8. – dokończenie.



Ryc. 9. Arealy osobnicze (określone metodą LoCoH 100%) samców nocka wąsatka śledzonych radiotelemetrycznie między czerwcem a wrześniem w latach 2009-2011 w Karpatach Zachodnich. Oznaczenia i dane jak na Ryc. 8.



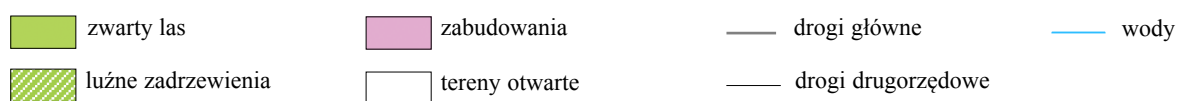
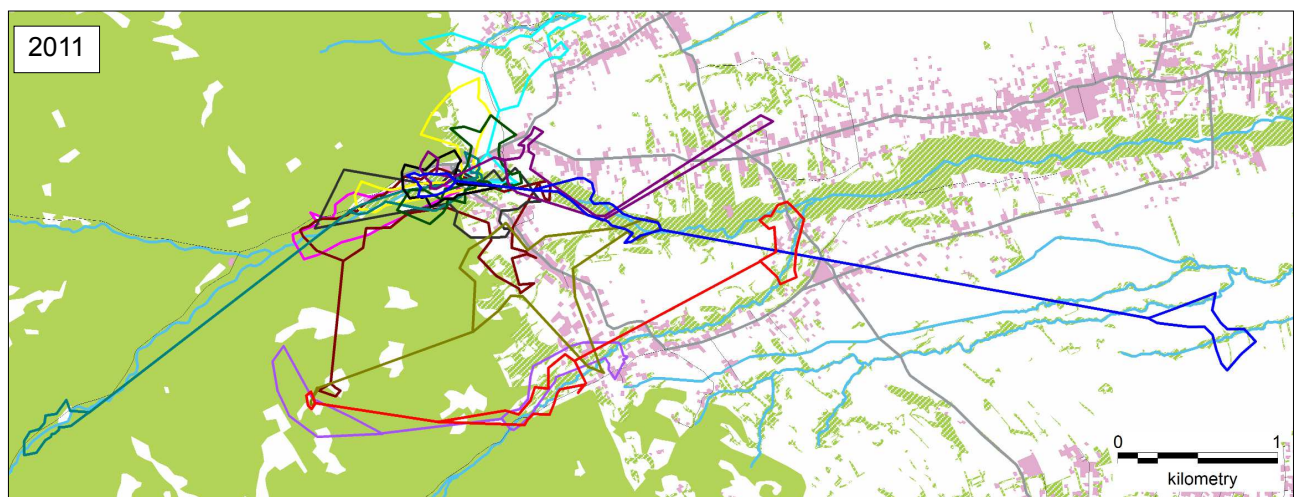
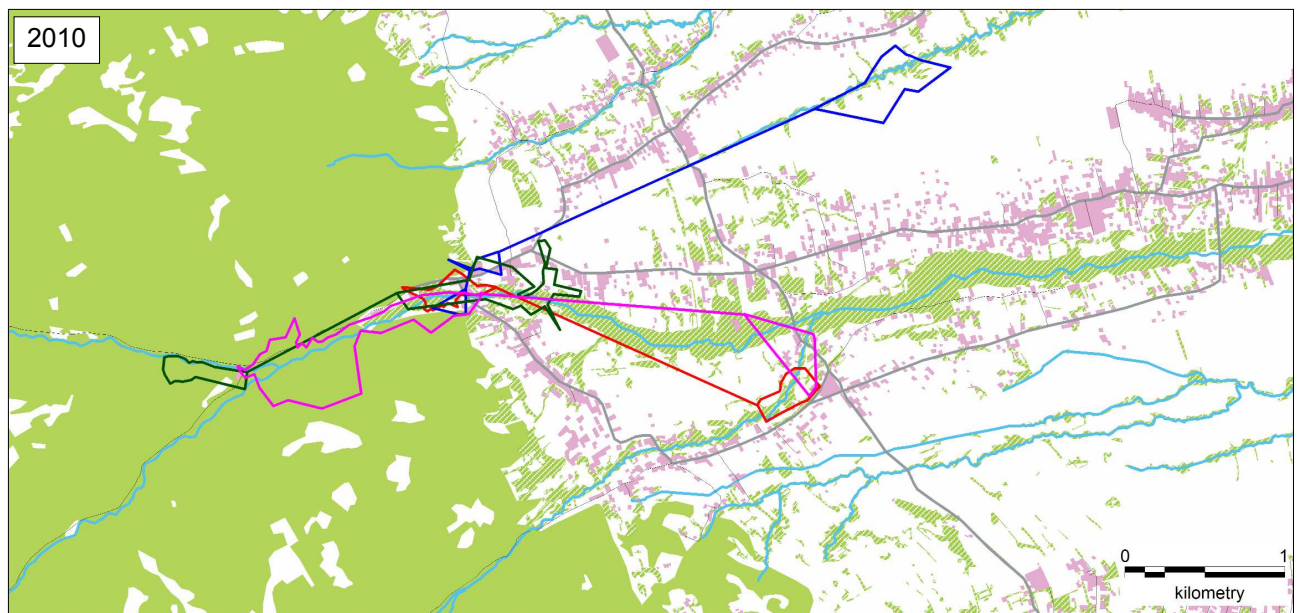
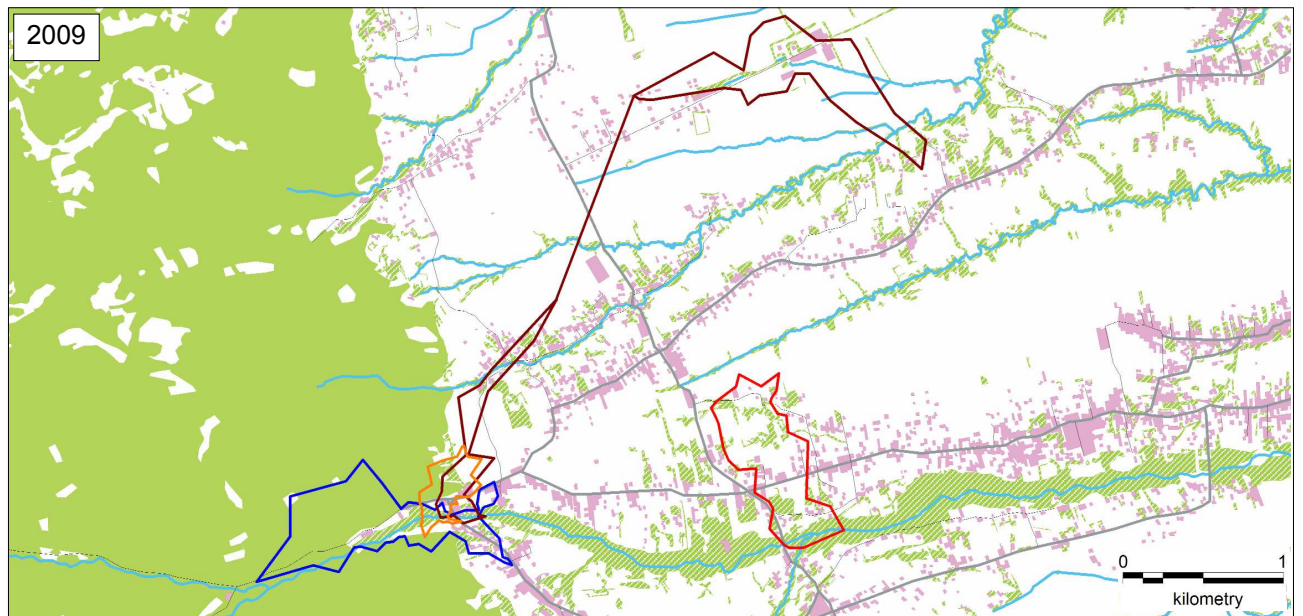
Ryc. 9. – dokończenie.

5.3.2. Preferencje środowiskowe

Arealy większości osobników nakładały się i były zlokalizowane na granicy Kotliny Żywieckiej i Beskidu Śląskiego, obejmując tym samym obszary leśne i tereny otwarte (Ryc. 10). Na obszarze objętym badaniami wyróżniono kilka głównych typów środowisk: zwarty las, luźne zadrzewienia o charakterze ekotonowym (śródpolne wyspy leśne, wąskie pasy zadrzewień rozciągających się wzdłuż potoków), tereny otwarte (łąki, nieużytki, pola uprawne) oraz obszary zabudowane. Zarówno w obrębie terenu badań (określonego jako obszar zawierający wszystkie lokalizacje telemetryczne wszystkich osobników wyznaczony metodą Minimum Convex Polygon), jak i w obrębie arealów osobniczychnocków wąsatków dominującą kategorię środowiska stanowiły tereny otwarte (55,2% dla terenu badań i średnio 41,5%, SE \pm 4,5 dla arealów nietoperzy) (Tabela 11). Zwarty las stanowił odpowiednio 32,8% i średnio 24,8% (SE \pm 5,2), luźne zadrzewienia – 8,1% i średnio 27,0% (SE \pm 2,5). Najmniejszy udział stanowiły obszary zabudowane – 3,9% w obrębie terenu badawczego i średnio 6,7% (SE \pm 1,3) w obrębie arealównocków wąsatków.

Najwyższy procent średniej długości aktywności nietoperzy zarejestrowano wśród luźnych zadrzewień o charakterze ekotonowym, gdzie nietoperze spędzały średnio 40,8% (SE \pm 5,0) czasu poświęcanego na żerowanie. Na obszarze zwartego lasu i wśród terenów otwartychnocki wąsatki spędzały powyżej 27% czasu, a w terenie zabudowanym – poniżej 4% (Tabela 11).

Biorąc pod uwagę lokalizację arealów osobniczych,nocki wąsatki wyraźnie preferowały luźne zadrzewienia (wskaźnik selektywności $D=0,56$, SE \pm 0,04). Słabiej preferowały tereny zabudowane ($D=0,13$, SE \pm 0,08), gdzie lokalizowały schronienia dzienne, natomiast unikały obszarów leśnych ($D=-0,22$, SE \pm 0,12) i terenów otwartych ($D=-0,26$, SE \pm 0,09) (Tabela 12). Porównanie czasu aktywności spędzanego przez nietoperze w danym środowisku z jego udziałem w powierzchni areału wykazało, że nietoperze preferowały luźne zadrzewienia ($D=0,10$, SE \pm 0,10), unikając zabudowań ($D=-0,34$, SE \pm 0,08) i terenów otwartych ($D=-0,36$, SE \pm 0,10) (Tabela 12).



Ryc. 10. Struktura środowiska i nakładanie się arealów osobniczych nocków wąsatków śledzonych radiotelemetrycznie w Karpatach Zachodnich, między czerwcem a wrześniem, w latach 2009 (2 ♀♀ i 2 ♂♂), 2010 (3 ♀♀ i 1 ♂) i 2011 (5 ♀♀ i 8 ♂♂). Pojedyncze płyty arealów rozerwanych zostały połączone linią. Szczegółowe areale poszczególnych osobników zostały przedstawione na Ryc. 8 i 9.

Mimo, iż samice silniej unikały terenów nieprzydatnych jako potencjalne żerowiska (tereny otwarte, zabudowania) i nieco chętniej niż samce żerowały w lasach, preferencje środowiskowe obu płci były zbliżone (Tabela 12). Nie stwierdzono między nimi statystycznie istotnych różnic zarówno na poziomie preferencji wobec lokalizowania arealów (test t Studenta: $t=-0,3093$; $df=16,2$; $p=0,76$ dla lasów, $t=0,0714$; $df=19,0$; $p=0,94$ dla luźnych zadrzewień; $t=0,7375$; $df=18,9$; $p=0,47$ dla zabudowań; $t=0,069$; $df=16,9$; $p=0,95$ dla terenów otwartych), jak i długości aktywności w ich obrębie ($t=0,6843$; $df=13,6$; $p=0,50$ dla lasów, $t=-0,0715$; $df=14,5$; $p=0,94$ dla luźnych zadrzewień; $t=-1,4947$; $df=19,0$; $p=0,15$ dla zabudowań; $t=-1,2474$; $df=17,9$; $p=0,23$ dla terenów otwartych)

Tabela 11. Procentowy udział środowisk w obrębie terenu badań (rozumianego jako obszar zawierający lokalizacje telemetryczne wszystkich osobników wyznaczony metodą Minimum Convex Polygon) i arealów noków wąsatków oraz procentowy udział aktywności nietoperzy przypadającej na poszczególne kategorie środowiska.

Udział procentowy środowiska	Las	Luźne zadrzewienia	Zabudowania	Teren otwarty
Teren badań	32,8	8,1	3,9	55,2
Areal samic	23,8±8,0	26,7±3,3	8,0±2,5	41,4±7,7
Areal samców	25,6±7,0	27,2±3,8	5,6±1,0	41,6±5,6
Areały osobników obu płci	24,8±5,2	27,0±2,5	6,7±1,3	41,5±4,5
Aktywność samic	30,0±11,8	43,1±7,1	3,3±1,2	23,6±5,5
Aktywność samców	25,1±8,5	38,6±7,2	4,4±1,2	31,9±7,0
Aktywność osobników obu płci	27,4±7,0	40,8±5,0	3,9±0,8	27,9±4,5

Tabela. 12. Średni wskaźnik preferencji Ivleva w modyfikacji Jacobsa (1974), wraz z błędem standardowym średniej, dla głównych kategorii środowiska użytkowanych przez nocki wąsatki w oparciu o udział poszczególnych kategorii środowisk w obrębie arealów nietoperzy (LoCoH 100%) oraz w odniesieniu do długości aktywności nietoperzy, jaki przypadał na daną kategorię środowiska. Wyliczone na podstawie danych z Tabeli 11 i Dodatku: Tabela 23.

Sposób wyliczenia wskaźnika	Las	Luźne zadrzewienia	Zabudowania	Teren otwarty
Samice				
Arealy nietoperzy wobec terenu badań	-0,26±0,20	0,57±0,06	0,19±0,11	-0,25±0,15
Aktywność nietoperzy wobec ich arealów	0,07±0,20	0,10±0,19	-0,46±0,11	-0,48±0,15
Samce				
Arealy nietoperzy wobec terenu badań	-0,18±0,17	0,56±0,06	0,08±0,11	-0,26±0,11
Aktywność nietoperzy wobec ich arealów	-0,10±0,14	0,11±0,11	-0,23±0,11	-0,24±0,12
Łącznie				
Arealy nietoperzy wobec terenu badań	-0,22±0,12	0,56±0,04	0,13±0,08	-0,26±0,09
Aktywność nietoperzy wobec ich arealów	-0,01±0,12	0,10±0,10	-0,34±0,08	-0,36±0,10



Fot. 8. Kępa zadrzewień śródpolnych – typowe miejsce żerowania nocków wąsatków (Fot. A. Rusek).



Fot. 9. Liniowy ciąg zadrzewień porastający brzeg potoku – żerowisko i ciąg komunikacyjny wykorzystywany przez nocki wąsatki (Fot. E. Komar).



Fot. 10. Roślinność porastająca brzeg potoku, wśród której żerowały nocki wąsatki (Fot. E. Komar).



Fot. 11. Skład na ścinane kłody drewna, stanowiący lukę w ciągłości drzewostanu, wykorzystywany jako żerowisko przez nocki wąsatki (Fot. K. Kurek).

5.3.3. Kryjówki dzienne

W trakcie prowadzenia narmiarów radiotelemetrycznych 191 razy odnaleziono śledzonego osobnika w jego schronieniu dziennym. W sumie odnaleziono 38 kryjówek, których średnie położenie mieściło się w strefie pogórza na wysokości 547,9 (SE \pm 8,3) m n.p.m. W 97,9% przypadków nietoperze przebywały w kryjówkach pochodzenia antropogenicznego, przede wszystkim w domach mieszkalnych (23 kryjówki, na które przypadało 65,4% stwierdzeń) (Fot. 12-14) i domkach letniskowych lub domach opuszczonych (5 kryjówek, 23,6% stwierdzeń) (Tabela 13). Częstość użytkowania poszczególnych rodzajów kryjówek nie była związana z ich liczbą (test G, $df=2$, $G=7,0$, $p<0,03$ dla samic; $df=3$, $G=143,82$, $p<0,001$ dla samców; $df=3$, $G=82,07$, $p<0,001$ dla wszystkich osobników). Rzadziej stwierdzane kryjówki antropogeniczne (takie jak domki letniskowe, budynki gospodarcze) były wykorzystywane chętniej niż kryjówki naturalne, wykryte w podobnej liczbie (Tabela 13). Samice stwierdzane były wyłącznie w zabudowaniach gospodarczych lub domach mieszkalnych. W przypadku samców ta kategoria schronień stanowiła 94,0%, pozostałymi kryjówkami były: paśnik i budka dla ptaków (2,0%) oraz kryjówki naturalne – w gałęziach drzew (4%). Kryjówki naturalne zlokalizowane w lesie znajdowały się na wysokości średnio 667,2 (SE \pm 88,3) m n.p.m. Na tych wysokościach nie ma już zabudowań.

Analizując lokalizację kryjówek wybieranych przez nietoperze, wzięto pod uwagę następujące parametry środowiska: minimalną odległość od (1) najbliższej drogi, (2) źródła wody, (3) luźnych zadrzewień, (4) terenu otwartego, (5) zwartego lasu, a także (6) wysokość nad poziomem morza. Do porównań wykorzystano punkty losowe wyznaczone w obrębie arealów osobniczych nietoperzy, w miejscach istnienia budynków, stanowiących potencjalne kryjówki nietoperzy. Macierz korelacji analizowanych czynników wskazuje na brak zależności pomiędzy czynnikami, z wyjątkiem związku między minimalną odległością kryjówki (rzeczywistej lub potencjalnej) od zwartego lasu a wysokością nad poziomem morza ($r=-0,96$) oraz między minimalną odległością od luźnych zadrzewień i minimalną odległością od terenów otwartych ($r=0,96$).

Tabela 13. Charakterystyka kryjówek dziennych nocka wąsatka odnalezionych w trakcie prowadzenia namiarów radiotelemetrycznych między majem a wrześniem w latach 2009-2011 na obszarze Karpat Zachodnich. * średnia wysokość ważona częstością korzystania z danej kryjówki.

Lokalizacja i rodzaj kryjówki	Kryjówki danego rodzaju		Stwierdzenia w kryjówkach		Zakres wysokości [m n.p.m.]	Średnia wysokość [m n.p.m.] ±SE	
	N	%	N	%		położenia kryjówki	przebywania nietoperza*
Samice							
Wieś, dom mieszkalny	14	77,8	79	87,8	423-572	526,1±9,9	532,2±2,9
Wieś, dom letniskowy lub opuszczony	2	11,1	9	10,0	531-537	534,0±3,0	533,0±1,0
Wieś, budynki gospodarcze	2	11,1	2	2,2	520-538	529,0±9,0	529,0±9,0
Suma	18	100	90	100	423-572	529,1±6,4	532,2±2,6
Samce							
Wieś, dom mieszkalny	10	43,5	46	45,5	509-561	536,8±4,7	534,7±1,8
Wieś, dom letniskowy lub opuszczony	4	17,4	36	35,6	526-587	557,2±16,6	558,7±5,0
Wieś, budynki gospodarcze	3	13,1	13	12,9	520-527	523,3±2,0	529,9±0,6
Wieś, budka dla ptaków	1	4,3	1	1,0	540	–	–
Las, paśnik dla zwierząt	1	4,3	1	1,0	649	–	–
Las, drzewo	4	17,4	4	4,0	540-818	667,2±58,3	667,2±58,3
Suma	23	100	101	100	509-818	565,1±14,1	548,2±4,1

c.d. na następnej stronie

Tabela 13. – dokończenie.

Lokalizacja i rodzaj kryjówki	Kryjówki danego rodzaju		Stwierdzenia w kryjówkach		Zakres wysokości [m n.p.m.]	Średnia wysokość [m n.p.m.] ±SE	
	N	%	N	%		położenia kryjówki	przebywania nietoperza*
	Łącznie						
Wieś, dom mieszkalny	23	60,6	125	65,4	423-572	530,2±6,4	533,1±2,0
Wieś, dom letniskowy lub opuszczony	5	13,2	45	23,6	526-587	547,7±10,0	553,6±4,3
Wieś, budynki gospodarcze	4	10,5	15	7,9	520-538	527,0±3,9	523,7±1,2
Wieś, budka dla ptaków	1	2,6	1	0,5	540	–	–
Las, paśnik dla zwierząt	1	2,6	1	0,5	649	–	–
Las, drzewo	4	10,5	4	2,1	540-818	667,2±58,3	667,2±58,3
Suma	38	100	191	100	423-818	547,9±8,3	540,7±2,5



Fot. 12. Sieci rozstawione pod otworem wylotowym (strzałka) kolonii rozrodczej nocyków wąsatek zasiedlającej szczelinę pod dachem domu mieszkalnego (Fot. K. Kurek).



Fot. 13. Dom mieszkalny, w którym kolonia nocyków wąsatek zasiedlała szczelinę pod odeskowaniem (Fot. E. Komar / K. Kurek).



Fot. 14. Dom mieszkalny, w którym kolonia rozrodcza nocków wąsatków znajdowała się w szczycie dachu – otwór wylotowy zaznaczono strzałką (Fot. E. Komar).

Kryjówki dzienne nietoperzy położone były istotnie bliżej zwartego lasu (430 m, SE \pm 14 dla samic; 230 m, SE \pm 4 dla samców), a dalej od terenów otwartych (100 m, SE \pm 3 dla samic; 60 m, SE \pm 3 dla samców) niż punkty losowe (Tabela 14). Nie stwierdzono różnic w tym zakresie pomiędzy płciami (test U Mann-Whitney'a, W=221, p=0,54 dla odległości minimalnej od zwartego lasu; W=253,5, p=0,13 dla odległości minimalnej od terenu otwartego). Schronienia nietoperzy położone były wyżej nad poziomem morza (533,6 m n.p.m., SE \pm 4,2) niż punkty losowe (505,8 m n.p.m., SE \pm 6,9). Różnica ta była istotna statystycznie (W=608,5, p=0,01). Wynika to z korelacji wysokości nad poziomem morza z minimalną odległością od zwartego lasu (potencjalne miejsca żerowania nietoperzy), którą w tym przypadku należałoby traktować jako czynnik ekologicznie istotny. Kryjówki dzienne nocków wąsatków były położone średnio 80 m (SE \pm 2) od najbliższej drogi, 167 m (SE \pm 2) od źródła wody oraz 61 m (SE \pm 8) od luźnych zadrzewień. Nie było istotnych różnic w odniesieniu do tych paramterów w porównaniu do punktów losowych (test U Mann-Whitney'a odpowiednio: W=825,5, p=0,51; W=859, p=0,72 i W=1088,5, p=0,10).

Kontrole obecności nietoperzy w poszczególnych kryjówkach prowadzono od 5 do 22 dni (średnio 9,4, SE \pm 0,9). W tym okresie nietoperze spędzały w jednej kryjówce od 1 do 11 dni (średnio 5,4, SE \pm 0,7). Średnio nocki wąsatki wykorzystywały 0,28 kryjówki na dobę (Tabela 15). W trakcie prowadzenia badań 7 osobników (5 samic i 2 samce) nie zmieniło schronień dziennych ani razu. Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic pomiędzy samcami i samicami w częstości dokonywanych zmian pomiędzy kryjówkami (test Manna-Whitney'a, $W=52,5$, $p=0,89$).

Tabela 14. Parametry środowiskowe charakteryzujące miejsca wybierane na kryjówki w budynkach przez nocki wąsatki (♀♀ $n=22$; ♂♂ $n=21$), śledzone radiotelemetrycznie w Karpatach Zachodnich oraz punkty z losowo wybranych budynków ($n=44$). Istotność statystyczną sprawdzono testem U Mann-Whitney'a.

Minimalna odległość [km] od:	Kryjówki dzienne nietoperzy		Punkty losowe		Istotność
	średnia \pm SE	zakres	średnia \pm SE	zakres	
Samice					
Terenu otwartego	0,10 \pm 0,03	0-0,43	0 \pm 0	0-0,05	$p<0,001$
Zwartego lasu	0,43 \pm 0,14	0,01-2,77	0,97 \pm 0,14	0-3,11	$p=0,03$
Samce					
Terenu otwartego	0,06 \pm 0,03	0-0,54	0 \pm 0	0-0,05	$p<0,001$
Zwartego lasu	0,23 \pm 0,04	0-0,04	0,97 \pm 0,14	0-3,11	$p=0,006$
Łącznie					
Terenu otwartego	0,08 \pm 0,02	0-0,54	0 \pm 0	0-0,05	$p<0,001$
Zwartego lasu	0,34 \pm 0,08	0,01-2,77	0,97 \pm 0,14	0-3,11	$p=0,002$

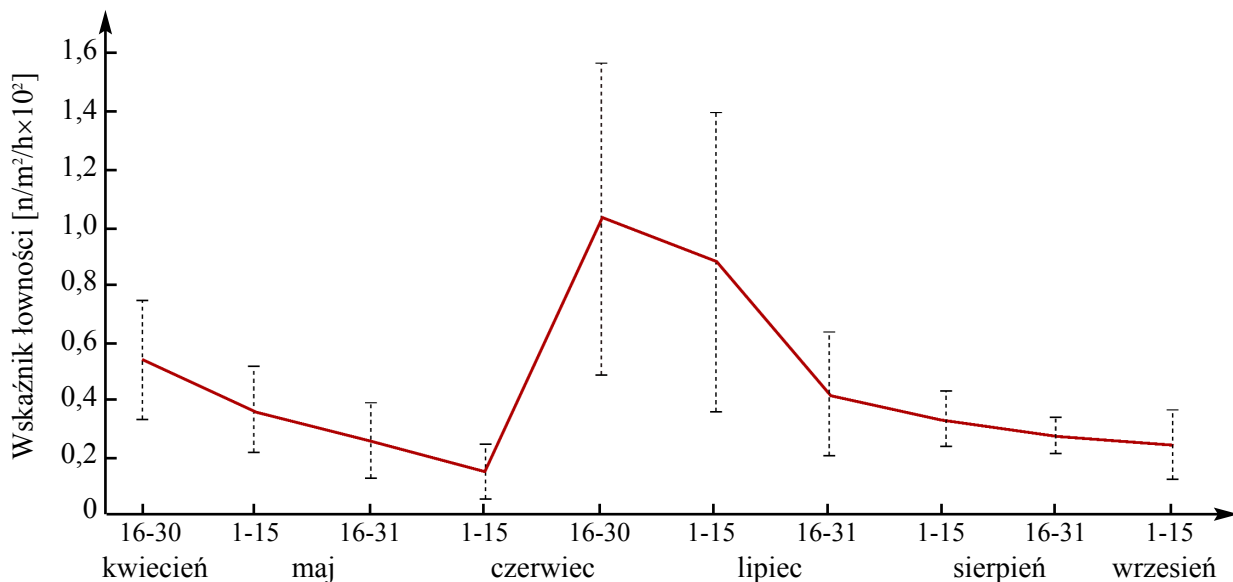
Tabela 15. Liczba wykorzystywanych schronień dziennych oraz częstość zmian kryjówek przez samice ($n=10$) i samce ($n=11$) nocka wąsatka, śledzone radiotelemetrycznie w Karpatach Zachodnich.

Parametr	Samice		Samce		Łącznie
	Średnia \pm SE	Zakres	Średnia \pm SE	Zakres	Średnia \pm SE
N kryjówek / dobę	0,27 \pm 0,08	0,09-1,00	0,29 \pm 0,05	0,09-0,50	0,28 \pm 0,05
N zmian / dobę	0,21 \pm 0,08	0-0,83	0,18 \pm 0,04	0-0,50	0,19 \pm 0,04

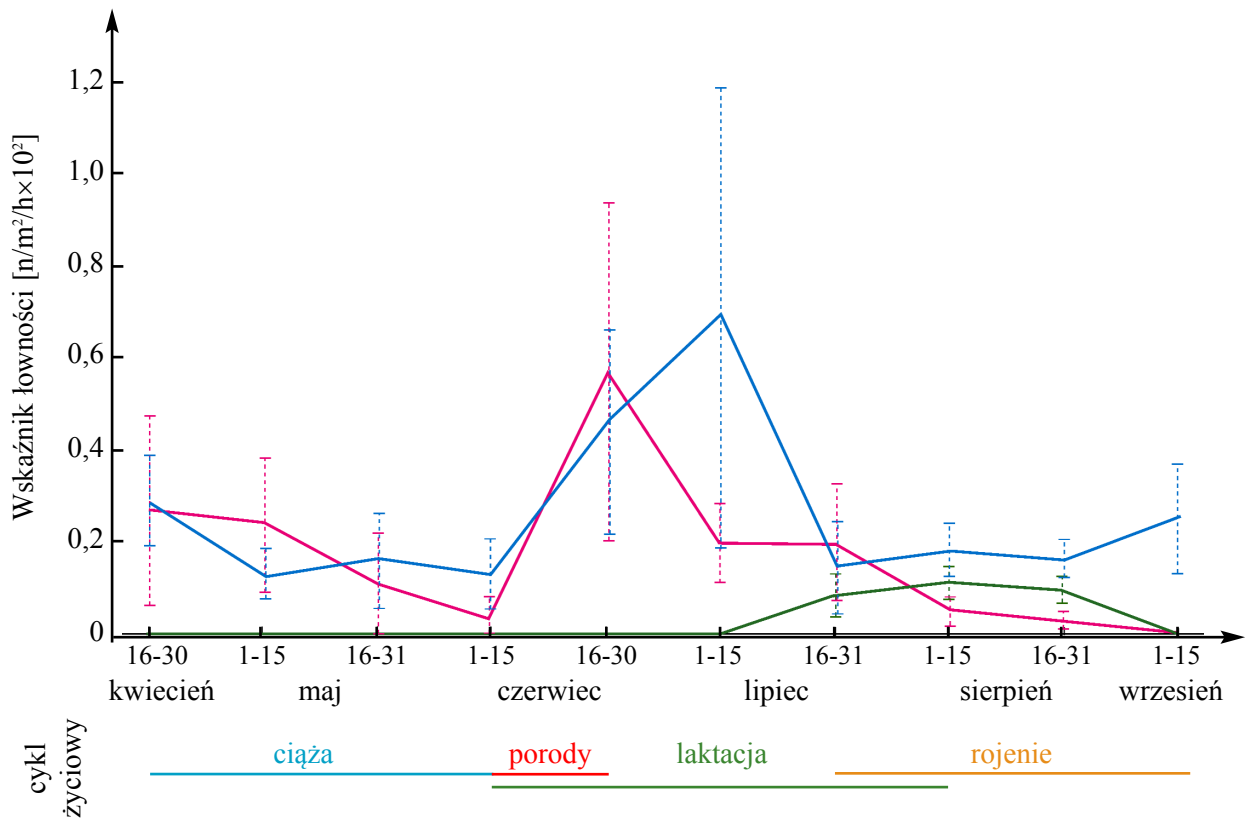
5.4. Aktywność sezonowa i dobowa

5.4.1. Aktywność na żerowiskach

W oparciu o dane z odłowów prowadzonych przez minimum 2,5 godziny nocy, między kwietniem a wrześniem w latach 2001-2012 określono wzorzec sezonowej aktywności nocka wąsatka na żerowiskach (Ryc. 11). Najmniej nietoperzy użytkowało żerowiska w pierwszej połowie czerwca, zaś szczyt aktywności przypadał na drugą połowę czerwca i pierwszą połowę lipca. Średnia aktywność sezonowa samic (Ryc. 12) spadała od kwietnia, osiągając bardzo niski poziom w pierwszej połowie czerwca (okres okołoporodowy). Szczyt aktywności przypadał bezpośrednio potem – w drugiej połowie czerwca, kiedy rozpoczynała się laktacja, a samice zmuszone były intensywnie żerować, żeby wykarmić potomstwo. Od lipca aktywność samic stopniowo malała do września. Szczyt aktywności samców przypadał na drugą połowę czerwca i pierwszą połowę lipca, co najprawdopodobniej związane jest z przygotowaniem do kosztownego energetycznie rojenia. W pozostałym okresie aktywność samców była niższa i utrzymywała się na względnie stałym poziomie (Ryc. 12). Różnice w sezonowym wzorcu aktywności między



Ryc. 11. Wzorzec sezonowej aktywności nocka wąsatka na żerowiskach na podstawie odłowów w sieci chiropterologiczne (n=190 osobników) w latach 2001-2012 w Karpatach Zachodnich. Łowność podano jako liczbę nietoperzy odławianą na m² sieci w ciągu jednej godziny odłowów, zaznaczono również błąd standardowy średniej.



Ryc. 12. Wzorzec sezonowej aktywności noca wąsatka na żerowiskach, z podziałem na: dorosłe samice (linia różowa, n=59), dorosłe samce (linia niebieska, n=97) i osobniki młodociane (linia zielona, n=34). Dane uzyskano z odłowów w sieci chiropterologiczne w latach 2001-2012. Zaznaczono elementy cyklu rocznego nietoperzy strefy klimatu umiarkowanego. Inne oznaczenia jak na Ryc. 11.

placiami są istotnie statystycznie (test G, $df=9$, $G=60,25$, $p<0,001$). Młode pojawiały się na żerowiskach od drugiej połowy lipca (około 30 dni po urodzeniu) do końca sierpnia. Ich wzorzec sezonowej aktywności istotnie różnił się zarówno od wzorca aktywności samic ($df=9$, $G=175,42$, $p<0,001$), jak i samców ($df=9$, $G=172,77$, $p<0,001$).

Rytm aktywności dobowej nocy wąsatków zbadano w oparciu o dane uzyskane z radiotelemetrii. W 8 przypadkach (na 96 osobniko-nocy) nietoperze nie opuściły swoich kryjówek, pozostając w nich przez całą noc (Ryc. 13). W pozostałych przypadkach opuszczały schronienia średnio w 19 minut po zachodzie słońca (Tabela 16). Nie stwierdzono różnic w czasie opuszczania rozpoczynania aktywności pomiędzy samcami i samicami (test U Manna-Whitney'a, $W=974$, $p=0,815$). W przypadku 73 osobniko-nocy uzyskano pełne informacje dotyczące aktywności nocy wąsatków



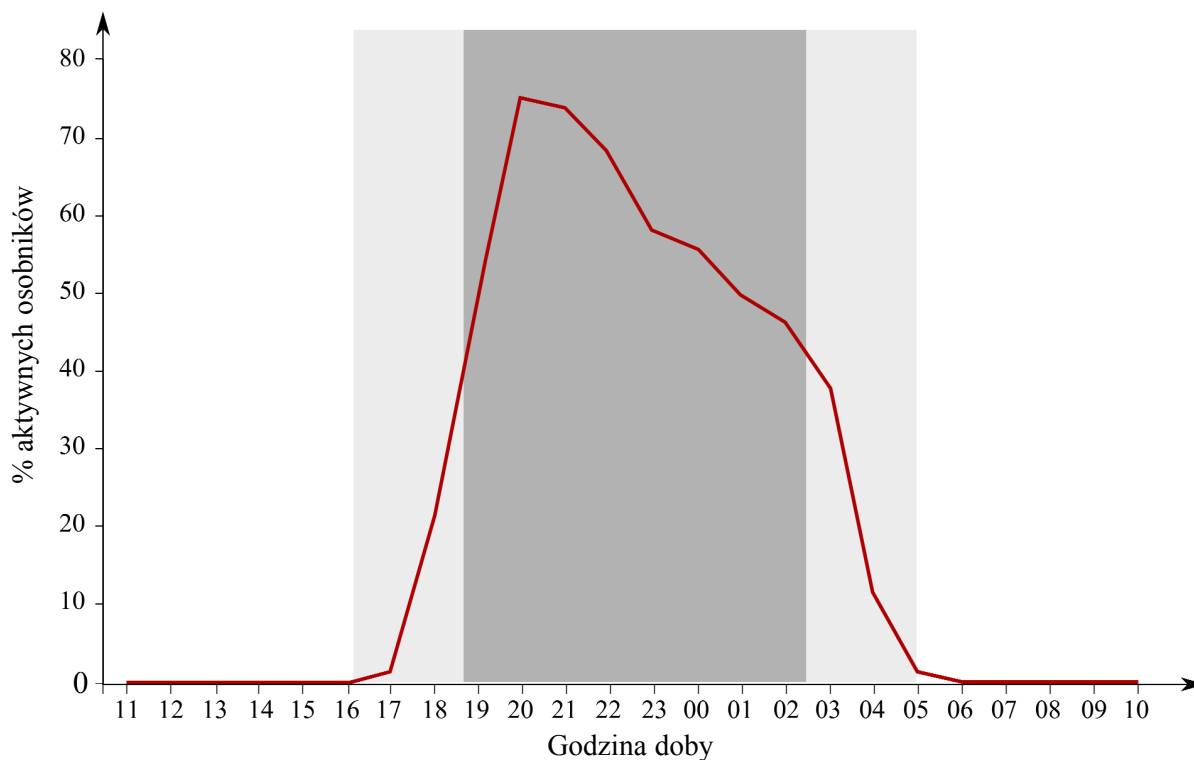
Tabela 16. Czas opuszczania kryjówki dziennej i powrotu do niej w odniesieniu do zachodu i wschodu słońca przez nocki wąsatki śledzone radiotelemetrycznie między majem a wrześniem w latach 2009-2011 w Karpatach Zachodnich.

Grupa osobników	Opuszczenie kryjówki dziennej [min po zachodzie słońca]				Powrót do kryjówki dziennej [min przed wschodem słońca]			
	Średnia±SE	Mediana	Zakres	N	Średnia±SE	Mediana	Zakres	N
Samice	19,3±2,6	17,5	0-113	44	143,5±33,2	30,5	0-578	44
Samce	18,6±2,3	18,0	0-63	43	239,4±37,9	140	2-658	43
Łącznie	18,9±1,7	18,0	0-113	87	198,1±26,4	90	0-658	87

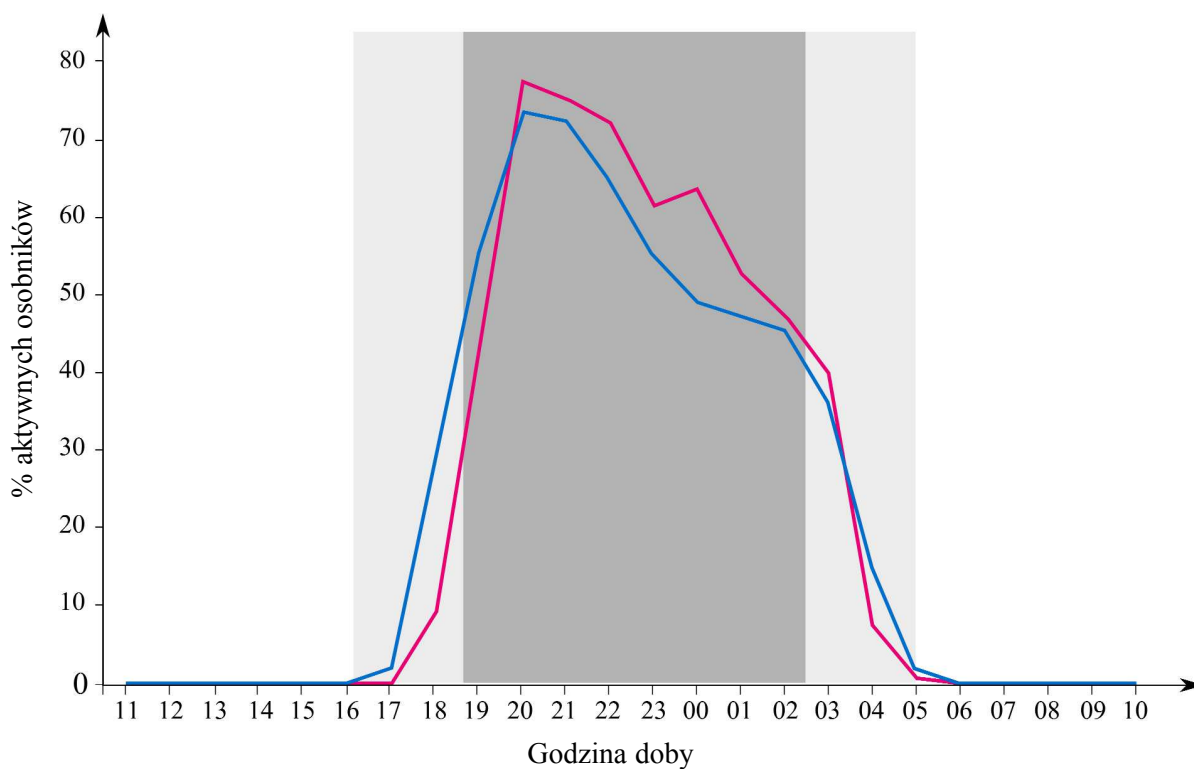
od opuszczenia kryjówki aż do powrotu do niej. Zakończenie aktywności (powrót do schronienia) przypadało średnio na 198 minut (SE ± 26) przed wschodem słońca. Samce powracały do kryjówek wcześniej niż samice (średnio o ok. 96 minut) (Tabela 16), choć ze względu na dużą zmienność osobniczą różnica ta nie jest istotna statystycznie (W=371,5, p=0,053).

W większości przypadków nocki wąsatki cechowała aktywność ciągła, a powrót do kryjówki oznaczał zakończenie aktywności. Jedynie w 13 przypadkach nietoperze przerywały aktywność, powracając do kryjówki na 10-60 minut (Ryc. 13). Nocki wąsatki były aktywne między 17.00 a 5.00 czasu uniwersalnego (Ryc. 13-15). Szczyt ich aktywności przypadał na 2. i 3. godzinę po zachodzie słońca, kiedy na żerowiskach przebywało 76,25% osobników (Ryc. 16). W 7.-8. godzinie po zachodzie słońca aktywnych jest 47,5% osobników, po czym następuje znaczne ograniczenie aktywności do zaledwie 2,5% aktywnych osobników w 12. godzinie po zachodzie słońca, choć na wyniki wpływa też fakt, że tak długie noce były we wrześniu (i stanowiły niewiele ponad 20% wszystkich rozpatrywanych). Dobowy rytm aktywności różnił się pomiędzy płciami (test G, G=506,8, p<0,01): szczyt aktywności samic utrzymywał się o godzinę dłużej niż u samców (Ryc. 15 i 17).

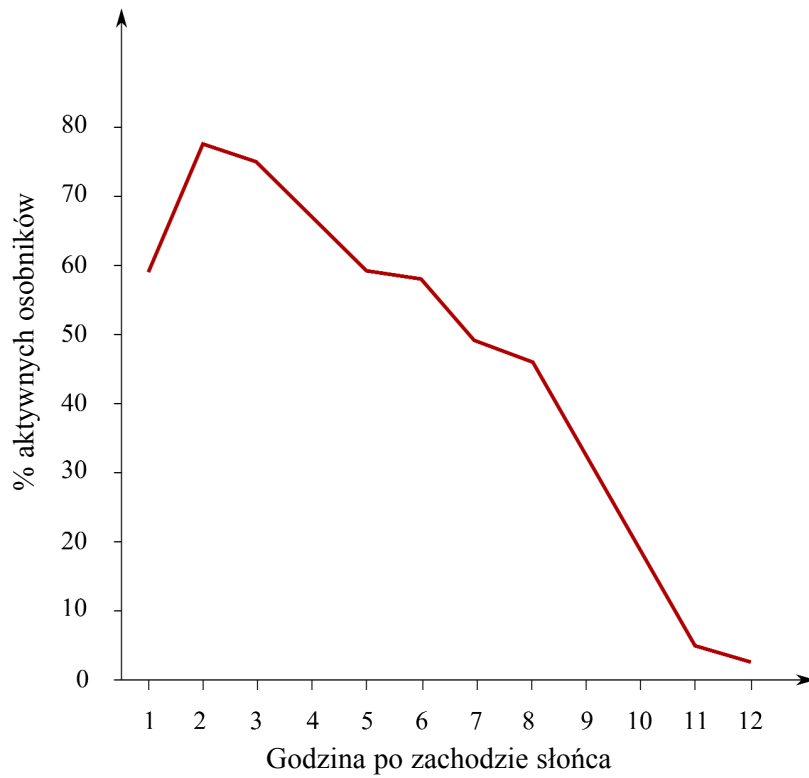
← Ryc. 13. Długość dobowej aktywności nocków wąsatków śledzonych telemetrycznie od maja do czerwca w latach 2009-2011 (kolorem niebieskim zaznaczono samce, kolorem szarym – samice). Pionowymi kreskami zaznaczono zachód i wschód słońca. Podano czas uniwersalny (UT+1).



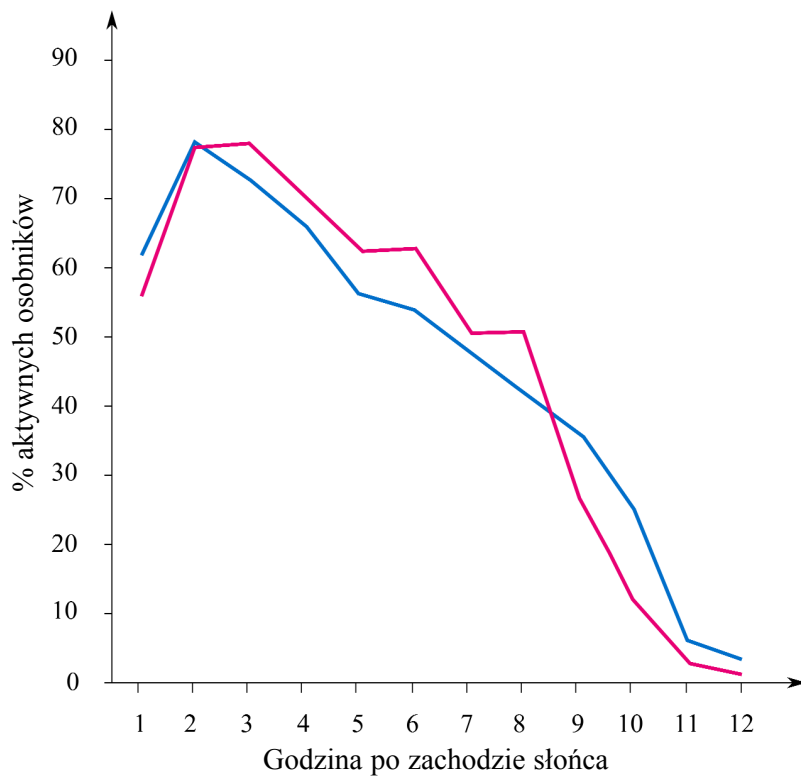
Ryc. 14. Rytm aktywności dobowej nocka wąsatka, na podstawie radiotelemetrii. Zaciemniony obszar obrazuje godziny nocne, jaśniejsze (skrajne) pola wskazują na zmiany w godzinach zachodu i wschodu słońca. Podano czas uniwersalny (UT+1).



Ryc. 15. Rytm aktywności dobowej samic (linia różowa) i samców (linia niebieska) nocka wąsatka na podstawie radiotelemetrii. Oznaczenia jak na Ryc. 14.



Ryc. 16. Wzorec aktywności nocka wąsatka w kolejnych godzinach po zachodzie słońca.



Ryc. 17. Wzorec aktywności samic (linia różowa) i samców (linia niebieska) nocka wąsatka w kolejnych godzinach po zachodzie słońca.

Nocki wąsatki były aktywne średnio przez 5,5 godziny (od 0 do 11 godzin) w ciągu doby. Nie stwierdzono istotnych różnic w długości aktywności samców i samic (Tabela 17). Średnia długość aktywności dobowej nietoperzy obu płci istotnie wzrastała między lipcem (4 h 10 min), a sierpniem (7 h 20 min) (test U Manna-Whitney'a, $p < 0,001$). W przypadku samic czas trwania aktywności wydłużał się między lipcem a sierpniem ($W=44$, $p < 0,01$) i pozostawał wysoki także we wrześniu (Tabela 17). Natomiast u samców czas aktywności wzrastał między lipcem a sierpniem, by następnie spaść we wrześniu. Ze względu na dużą zmienność osobniczą różnice sezonowe obserwowane u samców nocka wąsatka nie były istotne statystycznie.

Zbadano wpływ czynników atmosferycznych (temperatura nocy, wilgotność, długość trwania opadów) i cech osobniczych (płeć, wielkość, kondycja osobnika) na długość aktywności dobowej. Jedynie temperatura i opady okazały się istotnie wpływać na aktywność nietoperzy. Średnia temperatura nocy i długość trwania deszczu najlepiej wyjaśniały zmiany aktywności nietoperzy, tłumacząc 48% zmienności ($R^2=0,48$, $n=73$,

Tabela 17. Średni dobowy czas trwania aktywności nocków wąsatków w poszczególnych miesiącach wraz z błędem standardowym średniej (dane uzyskane z radiotelemetrii). Istotność statystyczną sprawdzono testem U Manna-Whitney'a, w tabeli podano otrzymane prawdopodobieństwo (p) oraz wartość statystyki (W), h – liczba godzin.

Grupa	Średni dobowy czas aktywności			
	Lipiec	Sierpień	Wrzesień	Łącznie
Samice	3 h 57 min ± 46 min (n=19)	6 h 54min ± 46 min (n=12)	7 h 36min ± 1 h 32min (n=6)	5 h 30min ± 34 min (n=37)
Samce	4 h 44 min ± 1 h 16 min (n=7)	7 h 20 min ± 38 min (n=14)	4 h 19min ± 1 h 3min (n=17)	5 h 30min ± 36min (n=38)
p (W)	0,56 (77)	0,66 (93)	0,09 (26)	0,87 (719)
Łącznie	4 h 10 min ± 39 min (n=26)	7 h 8 min ± 29 min (n=26)	5 h 10 min ± 55 min (n=23)	5 h 30 min ± 25 min (n=75)

$sr^2_{Temp}=0,28$, $sr^2_{Deszcz}=0,20$). Zależność tę można opisać równaniem:

$$Akt_{all} = -117,20 + 38,12 Temp - 0,54 Deszcz,$$

gdzie: Akt_{all} – czas trwania aktywności nocka wąsatka; Temp – temperatura średnia nocy; Deszcz – czas trwania deszczu.

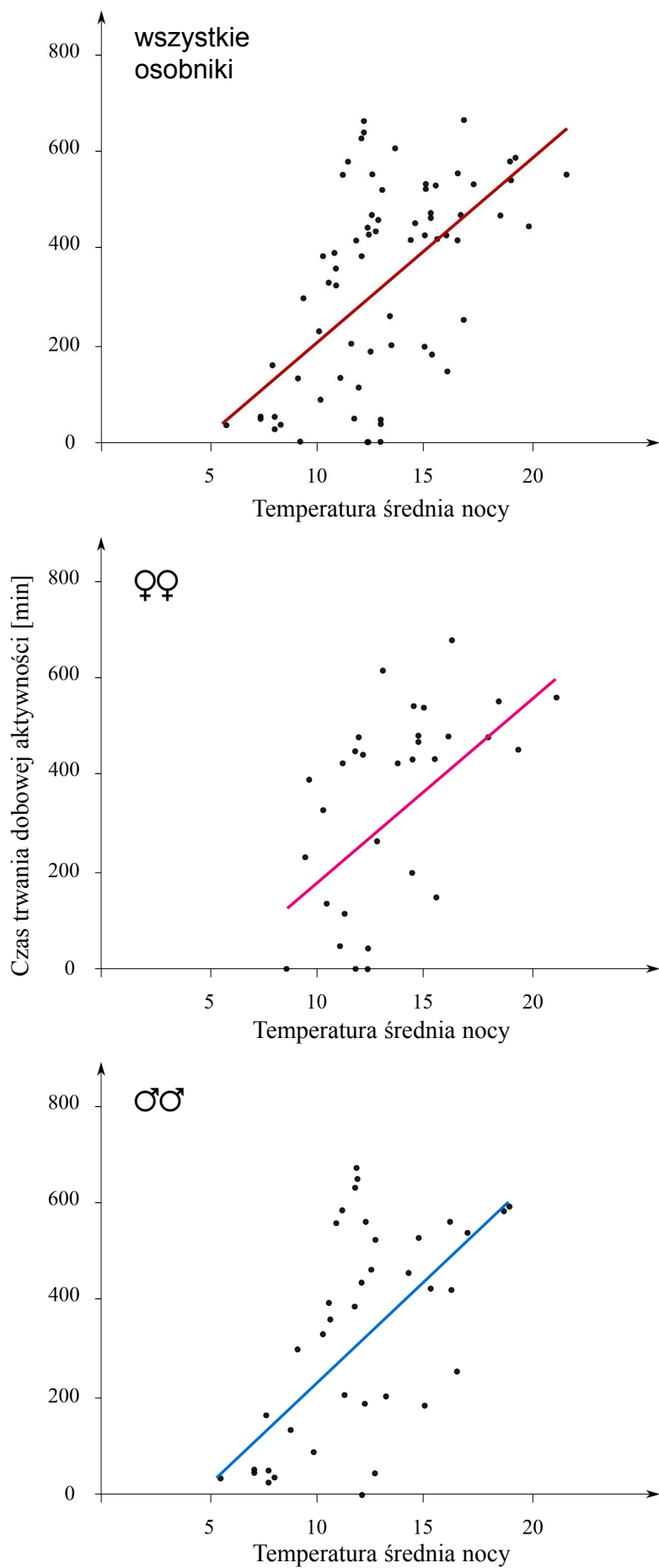
Analizowane zmienne wyjaśniają 54% zmienności w czasie aktywności dobowej samic ($R^2=0,54$, $n=33$, $sr^2_{Temp}=0,24$, $sr^2_{Deszcz}=0,23$), a zależność opisuje równanie:

$$Akt_{\text{♀}} = -137,76 + 37,91 Temp - 0,57 Deszcz.$$

W przypadku samców, te dwie zmienne niezależne wyjaśniają 47% obserwowanej zmienności ($R^2=0,47$, $n=40$, $sr^2_{Temp}=0,33$, $sr^2_{Deszcz}=0,16$), a zależność opisuje równanie:

$$Akt_{\text{♂}} = -149,27 + 42,32 Temp - 0,51 Deszcz.$$

Do równania regresji wielorakiej, pod zmienną „Deszcz” podstawiono średni czas trwania deszczu (dla właściwej bazy danych), uzyskując w ten sposób zależność czasu trwania aktywności od średniej temperatury nocy z wyłączonym wpływem deszczu (Ryc. 18). W oparciu o tę zależność oszacowano, że aktywność nocka wąsatka obu płci ustaje, gdy średnia temperatura nocy spada do około 5°C. Najniższa zanotowana średnia temperatura nocy w trakcie prowadzenia namiarów radiotelemetrycznych wynosiła 6°C.



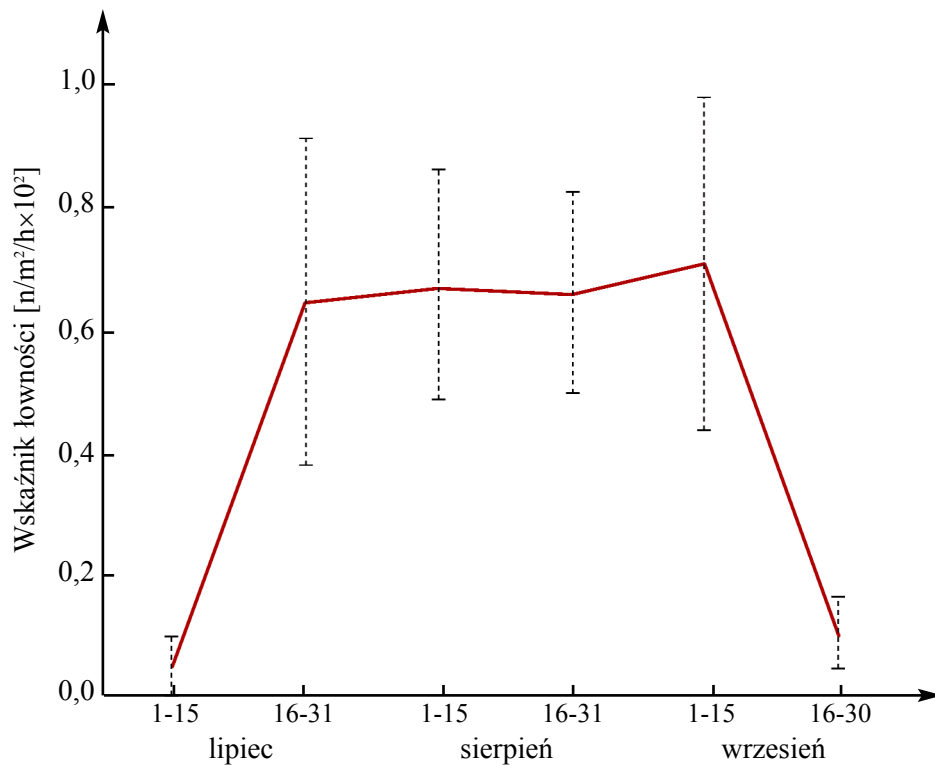
Ryc. 18. Czas trwania dobowej aktywności nietoperzy (dane z radiotelemetrii prowadzonej między majem a wrześniem, w latach 2009-2011 w Karpatach Zachodnich) w zależności od temperatury średniej nocy, z wyłączonym wpływem deszczu.

5.4.2. Przebieg rojenia i zimowanie

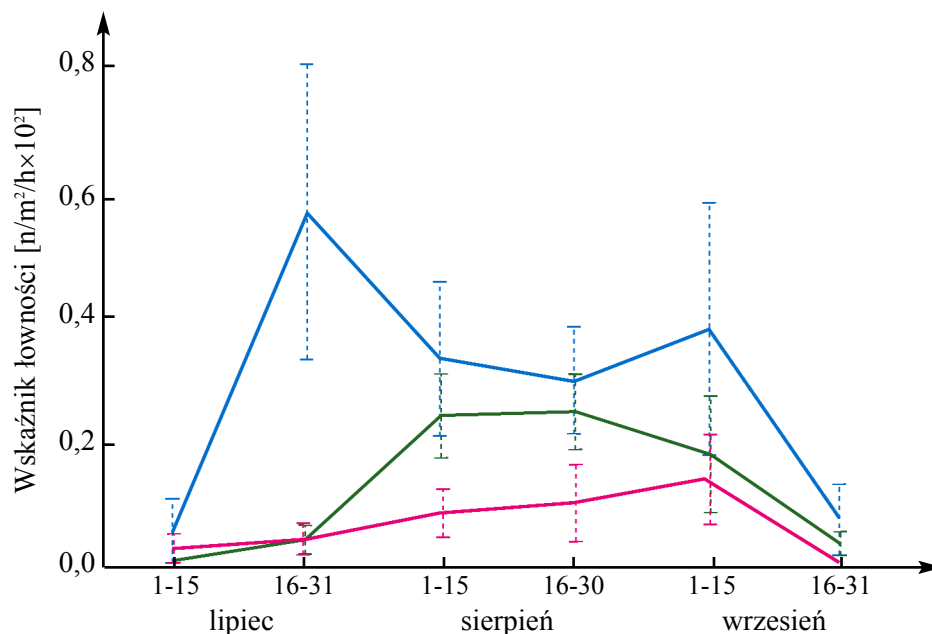
Podczas rojenia wyznakowano nadajnikami radiotelemetrycznymi 9 osobników nocka wąsatka, z których wszystkie opuściły okolicę w ciągu 1 do 6 nocy (średnio 3,2; SE \pm 0,9). Tylko jeden samiec został odnaleziony w odległości 10 km w linii prostej od miejsca wyznakowania, pozostałe nietoperze nie zostały odnalezione w terenie badań. W związku z tym do analiz dotyczących przebiegu rojenia wykorzystano wyniki uzyskane z odłowów nietoperzy. Wśród chwytych podczas rojenia osobników nocka wąsatka (n=300) dominowały dorosłe samce (50,3%). Dorosłe samice stanowiły 13,7%, a osobniki młodociane obu płci – 36,0%.

Rojenie się nocka wąsatka trwało od drugiej połowy lipca do początków września, utrzymując się na względnie stałym poziomie (Ryc. 19). Wzorce aktywności sezonowej osobników młodocianych i osobników dorosłych (zarówno samców jak i samic) istotnie się od siebie różniły (test G, df=5, G=147,61, p<0,001 w odniesieniu do samic oraz df=5, G=150,57, p<0,001 w odniesieniu do samców). Szczyt aktywności samców przypadł na drugą połowę lipca, a drugi, mniejszy, na pierwszą połowę września. Aktywność samic była odmienna (df=5, G=153,97, p<0,001), wzrastała stopniowo osiągając maksimum pod koniec rojenia, w pierwszej połowie września. Osobniki młodociane obserwowane były od sierpnia do pierwszej połowy września, kiedy następował spadek ich sezonowej aktywności (Ryc. 20).

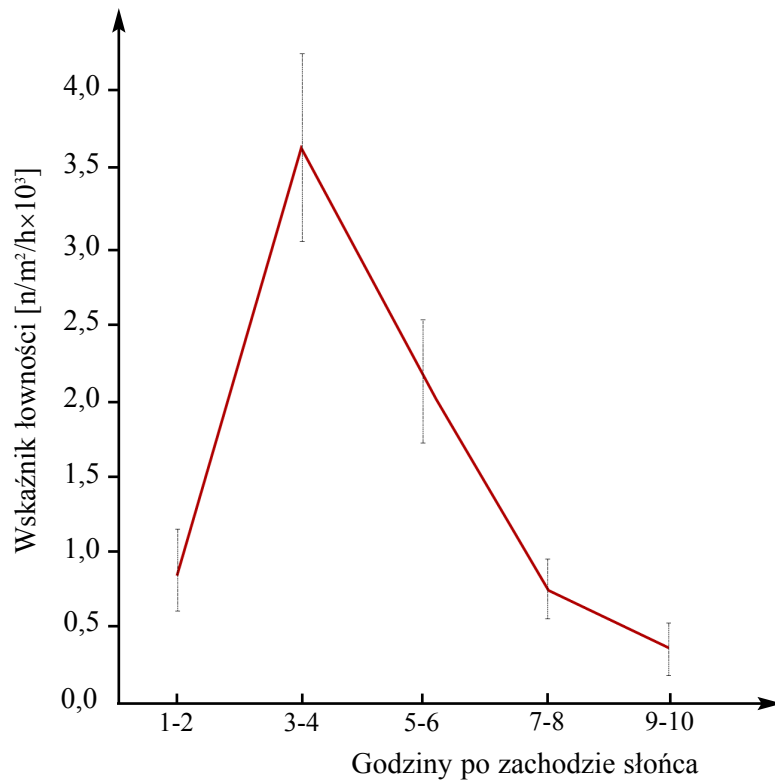
Rytm aktywności dobowej nietoperzy podczas rojenia przedstawiono w zależności od godziny po zachodzie słońca (Ryc. 21). Szczyt aktywności dobowej nocków wąsatków przypadł na 3. i 4. godzinę po zachodzie słońca, potem następował szybki spadek i zakończenie aktywności przed wschodem słońca (Ryc. 21). U samic aktywność była rozciągnięta w czasie (między 3. a 6. godziną po zachodzie słońca) i jej obniżenie następowało dopiero w 7.-8. godzinie po zachodzie. Szczyt aktywności samców przypadł na 3. i 4. godzinę po zachodzie słońca, po czym spadał i od 7.-8. godziny utrzymywał się na obniżonym poziomie (Ryc. 22). Różnice w rytmie aktywności pomiędzy płciami nie były istotne statystycznie (test G, df=4, G=7,02, p>0,1). Osobniki młodociane podobnie jak



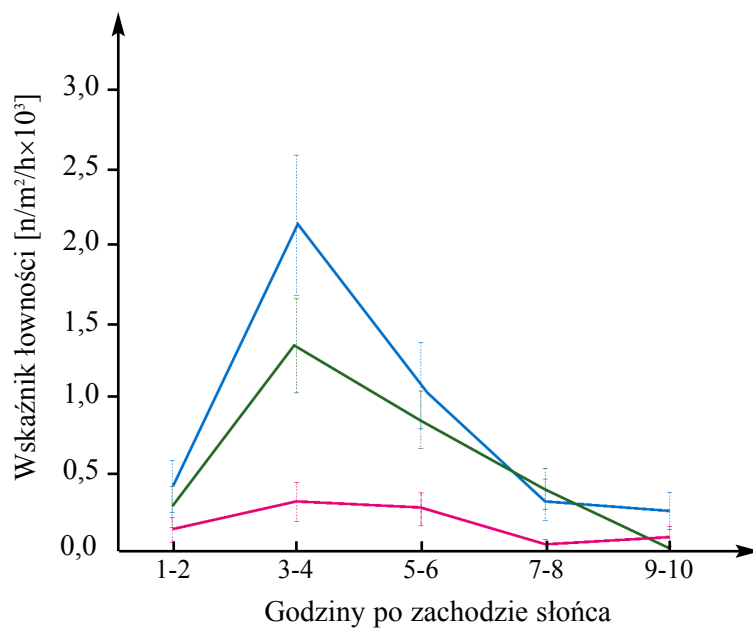
Ryc. 19. Wzorec sezonowej aktywności nocka wąsatka (n=254) w miejscach rojenia w oparciu o odłowy przy otworach jaskiń w Karpatach Zachodnich prowadzone w latach 2004-2011. Łowność osobników podano jako ich liczbę odławianą na m² sieci w ciągu 1 godziny odłowów, zaznaczono również błąd standardowy średniej.



Ryc. 20. Wzorec sezonowej aktywności nocka wąsatka w miejscach rojenia się z podziałem na: dorosłe samice (linia różowa, n=33), osobniki młodociane obu płci (linia zielona, n=91) i dorosłe samce (linia niebieska, n=131). Wskaźnik łowności jak na Ryc. 19.



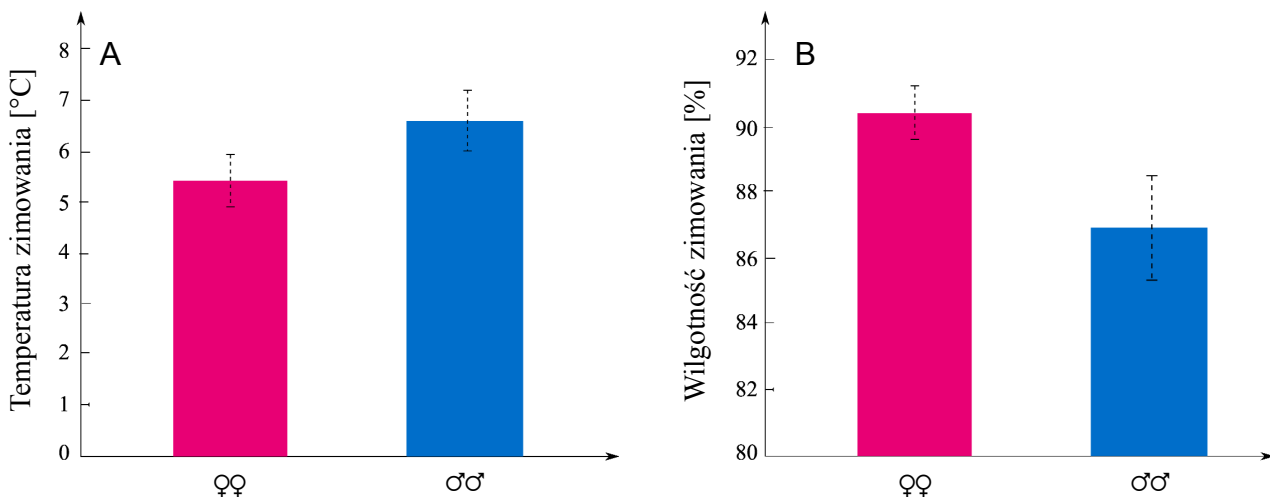
Ryc. 21. Rytm dobowej aktywności nocka wąsatka (n=217) w miejscach rojenia się, w oparciu o odłowy przy otworach jaskiń w Karpatach Zachodnich prowadzone w latach 2004-2011. Wskaźnik łowności jak na Ryc. 19.



Ryc. 22. Rytm dobowej aktywności nocka wąsatka w miejscach rojenia się, z podziałem na: dorosłe samice (linia różowa, n=25), osobniki młodociane obu płci (linia zielona, n=79) i dorosłe samce (linia niebieska, n=113). Wskaźnik łowności jak na Ryc. 19.

Samce najintensywniej pojawiały się w miejscach rojenia w 3.-4. godzinie po zachodzie słońca, po czym ich aktywność malała aż do całkowitego ustania w 9.-10. godzinie po zachodzie. Wyraźny jednoszczytowy rytm aktywności upodabnia ten wzorec do rytmu aktywności samców ($df=4$, $G=7,62$, $p>0,1$). Ostre ograniczenie aktywności sprawia, że wzorec ten istotnie statystycznie różni się od wzorca samic ($df=4$, $G=20,29$, $p<0,001$).

W trakcie zimowych kontroli jaskiń, w 37 przypadkach dokonano pomiarów temperatury i wilgotności w miejscach zimowania nocka wąsatka. Średnia temperatura zimowania nietoperzy wynosiła $6,0^{\circ}\text{C}$ ($SE \pm 0,4$), a wilgotność $88,5\%$ ($SE \pm 1,0$). Samice zimowały w miejscach nieznacznie chłodniejszych i o wyższej wilgotności niż samce (Ryc. 23), choć różnice nie były istotne (test Mana-Whitney'a, $W=124,5$, $p=0,17$ dla temperatury i $W=211,5$, $p=0,21$ dla wilgotności).



Ryc. 23. Średnia temperatura (A) i wilgotność (B) zimowania samic ($n=17$) i samców ($n=20$) nocka wąsatka, stwierdzanych w jaskiniach Karpat Zachodnich, podczas kontroli prowadzonych od listopada do marca w latach 2009-2011, wraz z błędem standardowym średniej.

5.5. Informacje zwrotne z obrączkowania

W latach 2005-2012 zaznakowano obrączkami 448nocków wąsatków. Uzyskano 29 informacji zwrotnych (od 29 osobników), co stanowi ogólnie 6,5% osobników zaobrączkowanych. Na żerowiskach i w pobliżu kolonii rozrodczych oznakowano 165 osobników i uzyskano 16 informacji zwrotnych (9,7%). W pobliżu jaskiń (zarówno podczas rojenia jak i hibernacji) oznakowano 283 osobniki, z czego uzyskano 13 informacji zwrotnych (4,6%) (Tabela 18). Różnica ta nie jest istotna statystycznie (test χ^2 z poprawką Yatesa; $\chi^2=3,151$; $df=1$; $p=0,076$). Na żerowiskach procent informacji zwrotnych uzyskany od samic (14,3%) był wyższy od tego uzyskanego od samców (5,7%). Podobna sytuacja była obserwowana w odniesieniu do nietoperzy chwytyanych przy jaskiniach (5,7% informacji zwrotnych dla samic, 4,2% – dla samców). W obu przypadkach różnica nie była istotna statystycznie (test χ^2 z poprawką Yatesa; dla żerowiska i kolonii: $\chi^2=2,032$; $df=1$; $p=0,154$; dla jaskiń: $\chi^2=0,027$; $df=1$; $p=0,870$).

Większość ponownych stwierdzeńnocków wąsatków pochodziła z miejsca zaobrączkowania. W 12 przypadkach zanotowano nieduże przeloty (Dodatek: Tabela 24, Ryc. 25). W dwóch przypadkach informacje pochodziły z tej samej zimy (nietoperz nie zmienił miejsca zimowania po zaobrączkowaniu). Ponowne odłowienie osobnika następowało od 0 (tej samej nocy) do 1481 nocy (ok. 4 lat) od chwili zaobrączkowania, średnio po 503 (SE \pm 78,0) nocach (mediana=346). Dystans pomiędzy punktem zaobrączkowania a punktem ponownego odłowienia wynosił od 0 do 2,1 km (średnio 0,2, SE \pm 0,1). Osobniki zaznakowane na żerowiskach i w pobliżu kolonii nigdy nie zostały stwierdzone w pobliskich jaskiniach na rojeniu ani zimowaniu. Z kolei osobniki zaobrączkowane przy jaskiniach stwierdzane były dokładnie w tych samych miejscach, zarówno podczas rojenia, zimowania, jak i podczas odłowów prowadzonych przy jaskiniach wiosną (Tabela 59).

Tabela 18. Charakterystyka kategorii znakowanych osobnikównocków wąsatków, odławianych w Karpatach Zachodnich w latach 2005-2012 i uzyskanych później informacji zwrotnych.

Kategoria		N wyznakowanych osobników	N informacji zwrotnych	% informacji zwrotnych
Żerowiska	Samce	88	5	5,7
	Samice	77	11	14,3
	razem	165	16	9,7
Rojenie i zimowanie	Samce	213	9	4,2
	Samice	70	4	5,7
	razem	283	13	4,6

Tabela 19. Charakterystyka ponownych stwierdzeń znakowanychnocków wąsatków, odławianych w Karpatach Zachodnich w latach 2005-2012 w odniesieniu do miejsca i cyklu życiowego nietoperzy.

Miejsce obrączkowania	Miejsce ponownego stwierdzenia			
	Żerowiska	Jaskinie		
		Rojenie	Hibernacja	Odłowy w maju
Żerowiska	16	–	–	–
Jaskinie				
Rojenie	–	4	2	2
Hibernacja	–	1	4	–
Liczba osobników zaobrączkowanych	165	247	34	2
Liczba informacji zwrotnych	16	8	5	0
Procent informacji zwrotnych	9,7	3,2	14,7	0

6. DYSKUSJA

6.1. Rekapitulacja wyników

Nocek wąsatek w Karpatach Zachodnich jest gatunkiem pospolitym, stanowiącym około 17% odławianych nietoperzy. Potwierdza to dotychczasowe doniesienia wskazujące, że gatunek ten licznie występuje na południu Polski, w rejonach górskich (Ruprecht 1983; Lesiński i Gwardjan 2001; Sachanowicz i in. 2006). Średnia długość przedramienia i masy ciała odławianych samic były większe niż u samców, co jest typowym przykładem dymorfizmu płciowego obserwowanego u nietoperzy (Myers 1978).

W 97% przypadków morfologiczne oznaczenie nocka wąsatka zostało potwierdzone w analizach genetycznych. Wśród przebadanych osobników stwierdzono 4 nocki Alkatoo. Wykryto 13 haplotypów mtDNA, które zgrupowały się jako nocek wąsatek. Ich zróżnicowanie mutacyjne okazało się nieduże, a układ (większość haplotypów powstała z jednego, najliczniejszego) świadczy o tym, że populacja jest w fazie ekspansji lub w przeszłości nagle, intensywnie zwiększyła swoją liczebność (Slatkin i Hudson 1991; Hundertmark i in. 2002). Biorąc pod uwagę frekwencję występowania haplotypów, struktura genetyczna populacji nietoperzy odławianych na żerowiskach, zimowiskach i w miejscach rojenia może być uznana za jednolitą, jednak cztery haplotypy stwierdzono wyłącznie wśród nietoperzy odławianych na żerowiskach, trzy tylko wśród nietoperzy odławianych podczas rojenia, a jeden – podczas zimowania.

Na żerowiskach nocek wąsatek był drugim, pod względem liczby odławianych osobników, gatunkiem. Przesunięcie struktury płci na korzyść samców było typowe dla populacji zasiedlających góry. W oparciu o odłowy na żerowiskach i w pobliżu kolonii rozrodczych, oszacowano że blisko 60% samic skutecznie odchowywało potomstwo.

Areały osobnicze (o średniej wielkości 26 ha) składały się z niewielkich obszarów zlokalizowanych wokół kryjówek dziennych i żerowisk. Areały miały charakter zwarty lub rozerwany i zawierały 2–3 płyty środowiska, regularnie wykorzystywane przez nietoperze. Stwierdzono wyraźną preferencję zadrzewień śródpolnych lub porastających brzegi potoków oraz unikanie terenów otwartych. W zwartym lesie

nietoperze żerowały niechętnie, wykorzystując najczęściej luki w drzewostanie lub polując na granicy lasu.

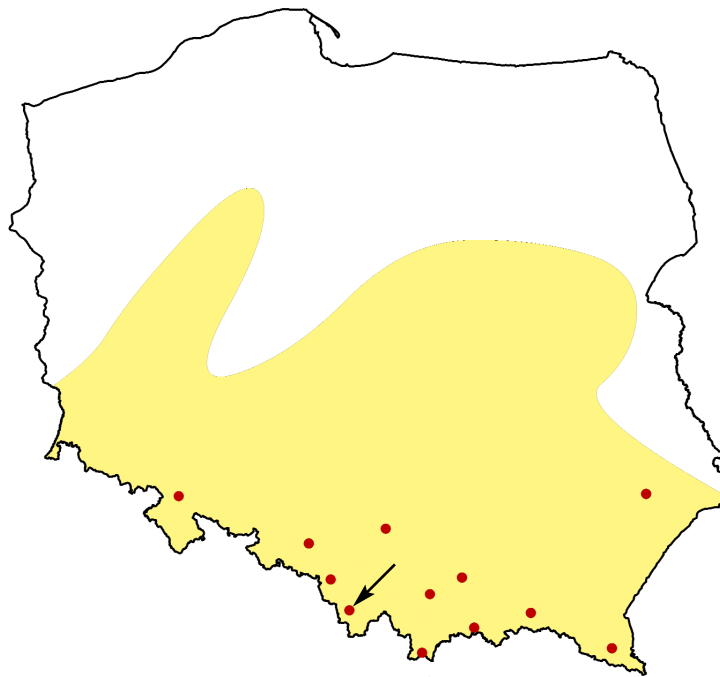
Szczyt aktywności dobowej na żerowiskach przypadał na 2. i 3. godzinę po zachodzie słońca. Średnia temperatura nocy i długość trwania opadów deszczu najlepiej wyjaśniały zmiany aktywności nietoperzy, tłumacząc 48% zmienności. Nocki wąsatki preferowały kryjówki pochodzenia antropogenicznego – głównie zabudowania gospodarcze i domy mieszkalne.

Podczas rojenia się nocek wąsatek był trzecim co do liczebności gatunkiem. Wśród odławianych osobników dominowały samce. Samice w około 24% nosiły ślady karmienia potomstwa. Rojenie rozpoczynało się w drugiej połowie lipca, kiedy w okolice jaskiń przybywały samce, a kończyło się w pierwszej połowie września, kiedy przypadał szczyt aktywności sezonowej samic. W miejscach rojenia szczyt aktywności dobowej samców i osobników młodocianych notowano w 3.-4. godzinie po zachodzie słońca, podczas gdy u samic był on rozciągnięty również na 5.-6. godzinę po zachodzie. Na zimowiskach udział nocka wąsatka wynosił zaledwie 4,5% zgrupowania nietoperzy.

Mimo intensywnego obrączkowania nie stwierdzono przelotów pomiędzy żerowiskami a miejscami rojenia. Ponadto wszystkie zaznakowane radiotelemetrycznie podczas rojenia przy jaskiniach osobniki, w 1-6 dni później opuściły teren badań. Sugeruje to, że nietoperze rojące się przy otworach jaskiń stanowią inną grupę osobników, niż populacja rozmnażająca się w beskidzkiej części Karpat Zachodnich.

6.2. Genetyczna identyfikacja gatunku i różnorodność haplotypowa zachodniokarpackich nocków wąsatków

Podczas badań odkryto nowe stanowisko nocka Alkatoe (Beskid Śląski), które wpisuje się w dotychczas poznany zasięg tego gatunku w Polsce (Ryc. 24). Analizy zmienności mitochondrialnego DNA wykryły obecność nocka Alkatoe zarówno wśród nietoperzy oznaczonych w terenie jako nocek wąsatek, jak i wśród samic określonych jako nocek Brandta. Na terenie objętym badaniami nietoperze z grupy *Myotis mystacinus* complex były stosunkowo jasne, a wyraźnie ciemniejsze ubarwienie nocka wąsatka (Dietz i Helversen 2004) często nie występowało, nie może być zatem traktowane jako użyteczna cecha diagnostyczna. Również niektóre biometryczne cechy nocka Alkatoe, podawane jako cechy diagnostyczne (przedramienia, długość koziolka w uchu), nie sprawdziły się w przypadku nocków Alkatoe odłowionych w terenie badań (Tabela 20).



Ryc. 24. Potwierdzone stanowiska nocka Alkatoe *Myotis alcathoe* (punkty czerwone) na tle zasięgu nocka wąsatka w Polsce (kolor żółty) w oparciu o prace: Bashta i in. (2011), Bogdanowicz i in. (2012a,b), Sachanowicz i in. (2012). Strzałką zaznaczono nowe stanowisko stwierdzone w niniejszej pracy – Beskid Śląski.

Tabela 20. Charakterystyka osobników określonych w oparciu o analizy genetyczne jako nocek Alkatoe odłowionych w latach 2009-2011 na obszarze Karpat Zachodnich. W tabeli podano podstawowe cechy biometryczne (masa ciała, DP – długość przedramienia), a także opis koziołka (*tragus*) – wyrostka w uchu nietoperzy, którego kształt jest uważany za jedną z cech diagnostycznych. W opisie miejsc zastosowano skrót J. – jaskinia.

Data	Miejsce odłowienia	Płeć	Wiek	DP [mm]	Masa [g]	Oznaczenie gatunku w terenie	<i>Tragus</i>
29.07.2009	Beskid Śląski (J. Wiślańskie) rojenie	♂	ad.	34,2	5,0	nocek wąsatek	wydłużony, sięga poza granicę wcięcia w uchu
30.07.2009	Beskid Śląski (Ostre, potok Leśnianka) żerowisko	♀	ad.	34,3	5,0	nocek Brandta	wydłużony, sięga poza granicę wcięcia w uchu
11.09.2009	Beskid Śląski (J. Wiślańskie) rojenie	♂	juv.	32,3	4,5	nocek wąsatek	wydłużony, sięga poza granicę wcięcia w uchu
08.05.2010	Beskid Śląski (J. Wiślańskie) rojenie	♀	ad.	35,5	5,0	nocek Brandta	wydłużony, sięga poza granicę wcięcia w uchu

Podczas badań nad różnorodnością genetyczną nietoperzy z grupy *Myotis mystacinus* complex rojących się na terenie Polski (w oparciu o markery mikrosatelitarnego DNA) wykryto obecność mieszańców międzygatunkowych (Bogdanowicz i in. 2012b). W zależności od zastosowanej metody oszacowano, że hybrydy stanowiły 2,1-4,6% wśród osobników określonych jako nocek wąsatek; 3,0-3,7% wśród osobników nocka Brandta i 6,5-30,4% wśród nocków Alkatoe. Introgresja mitochondrialnego DNA pomiędzy gatunkami została wykryta w obie strony między nockiem wąsatkiem i nockiem Alkatoe, oraz od każdego z tych gatunków w kierunku nocka Brandta. Nie wykryto obecności mitochondrialnego DNA nocka Brandta u innych gatunków (Bogdanowicz i in. 2012b). W związku z tym weryfikacja oznaczeń gatunkowych oparta jedynie o analizy mitochondrialnego DNA może nie oddawać stanu faktycznego i warto uzupełnić ją analizą jądrowego DNA.

W niniejszych badaniach większość oznaczeń morfologicznych gatunku pokrywa się z oznaczeniami w oparciu o mitochondrialne DNA. Nieliczne osobniki nocka Alkatoe wykryto wśród nietoperzy oznaczonych jako nocek wąsatek i samice nocka Brandta. Potwierdza to konkluzję Bogdanowicza i in. (2012b), że jedynie samce nocka Brandta, ze względu na charakterystyczny kształt penisa, są łatwe do odróżnienia od pozostałych dwóch gatunków.

Analizy mitochondrialnego DNA nocków wąsatek pozwoliły stwierdzić, że zachodniokarpacka populacja tego gatunku reprezentuje jedną linię filogenetyczną. Dokładniejsze poznanie zmienności genetycznej lokalnej populacji możliwe będzie po przebadaniu mikrosatelitarnych sekwencji DNA jądrowego, co będzie przedmiotem dalszych analiz zebranego materiału. Pozwolą one także na wykrycie ewentualnych hybryd między nockiem wąsatekim, nockiem Brandta i nockiem Alkatoe.

6.3. Rozmnażająca się populacja nocka wąsatka

W zachodniokarpackiej populacji nocka wąsatka struktura płci była bardziej wyrównana niż w przypadku innych gatunków (udział samców: 90,9% u nocka rudego; 84,4% u nocka Brandta; 98,4% u mrocza posrebrzanego – Kurek i in. 2008; oraz niepublikowane dane własne). Udział osobników młodocianych (urodzonych w danym roku) w populacji wydaje się nieduży (16,3%). Jednak biorąc pod uwagę, że u nietoperzy samica najczęściej wydaje na świat jedno młode (Richardson 2002) oraz że około 40% badanych samic nie wyprowadzała potomstwa (nie przystępowała do rozrodu, bądź wkrótce po porodzie utraciła młode), to po uzyskaniu przez młode zdolności lotu, stosunek dorosłych samic biorących udział w rozrodzie do osobników młodocianych wynosił 1:1.

Wielkość arealów zwierząt najczęściej określa się w oparciu o metodę MCP (Minimum Convex Polygon), a intensywność ich użytkowania poprzez gęstości punktów, np. różne wersje Kernela (Powell 2000). Obie metody mają ograniczenia i wydają się być nieprzydatne przy opracowywaniu danych dotyczących użytkowania przestrzeni przez nietoperze. MCP nie sprawdza się w przypadku arealów, które z natury nie mają charakteru

wielokątów wypukłych (Burgman i Fox 2003) lub też mają charakter areałów rozerwanych, jak to ma miejsce u nocka wąsatka. Z kolei różne wersje Kernela dają duże błędy, gdy w środowisku obecne są ostre granice, takie jak: rzeki, wyraźnie odmienna roślinność, lub inne czynniki wykluczające obecność danego gatunku. Z tych powodów do analizy danych wykorzystano metodę LoCoH (Getz i Wilmers 2004), decydując się na wyniki bardziej zbliżone do rzeczywistości, choć mniej porównywalne z pracami innych autorów.

Średni areał nocka wąsatka w Karpatach Zachodnich oszacowany został na 26 ha (110 ha stosując metodę MCP). Areały te są mniejsze niż w badaniach w Irlandii, gdzie MCP określono na około 228 ha, a ich centra będące głównymi żerowiskami (oszacowane w oparciu o Kernela) na około 59 ha (Buckley i in. 2012). Różnice te mogą wynikać z przestrzennego rozmieszczenia płatów środowiska stanowiącego preferowane żerowiska nietoperzy. W Karpatach Zachodnich kępy zadrzewień nie były tak silnie rozdzielone (m.in. taflą jeziora) jak w Irlandii. W Karpatach Zachodnich, podobnie jak w populacji irlandzkiej, areały nocków wąsatków skoncentrowane były wokół ich głównych kryjówek i nakładały się na siebie, co wskazuje na brak terytorializmu u tego gatunku. U innych nietoperzy również obserwowano mniejsze (mopek, Hillen i in. 2009; nocek Bechsteina, Kerth i in. 2001) lub większe (mroczek późny, Robinson i Stebbings 1997; karlik drobny, karlik malutki, Nicholls i Racey 2006; borowiec wielki, Mackie i Racey 2007) nakładanie się areałów osobniczych i nie wykazano obecności zachowań terytorialnych. Wydaje się więc, że nocki wąsatki ignorują obecność na swoich żerowiskach innych osobników, a w przypadku niektórych (zapewne obfitych i okresowych) żerowisk wykorzystują je licznie i równocześnie (obserwacje własne), co nie potwierdza starszych doniesień o obronie żerowisk przez ten gatunek (Nyholm 1965, za Robinson i Stebbings 1997).

Śledzone radiotelemetrycznie osobniki wykazywały przywiązanie do swoich żerowisk zarówno w trakcie prowadzenia namiarów, jak i pomiędzy sezonami (dane uzyskane z obrączkowania). Wyraźne przywiązanie do miejsca rozrodu, w tym do żerowisk (Kapfer i in. 2008) może być istotnym czynnikiem decydującym o rozmieszczeniu areałów osobniczych nietoperzy (Hillen i in. 2009). Korzyści wynikające z dobrej znajomości

żerowisk mogą być przyczyną tak wyraźnego przywiązania i regularnego użytkowania przestrzeni przez nietoperze (Kerth i in. 2001).

Badacze nie są zgodni co do preferencji środowiskowych nocka wąsatka. Jedni wskazywali na tereny otwarte i roślinność porastającą brzegi cieków, jako główne miejsca żerowania tego gatunku (Taake 1984), inni zaś uważali go za generalistę, związanego jednak z różnego typu lasami (Kaňuch i in. 2008). Badania z wykorzystaniem radiotelemetrii przeprowadzone w Irlandii, na skraju zasięgu gatunku, wykazały żerowanie przede wszystkim wśród zadrzewień porastających brzegi potoków oraz w lasach mieszanych o niewielkiej powierzchni (Buckley i in. 2012), które jednak należałoby traktować jako zadrzewione wyspy śródpolne, a nie zwarty kompleks leśny. W badaniach tych wykazano także unikanie przez nietoperze jeziora oraz terenów otwartych (pastwisk, trawników i terenów rekreacyjnych). W Karpatach Zachodnich nocki wąsatki podczas żerowania preferowały luźne zadrzewienia – zarówno wyspy śródpolne, jak i roślinność porastającą brzegi potoków, natomiast unikały terenów otwartych. W zwartym lesie nietoperze żerowały niechętnie i okazjonalnie (głównie w lipcu), korzystając zapewne z okresowej obfitości pojawiających się tam owadów, obserwowanych podczas prowadzenia badań. Wyniki te są zbliżone do uzyskanych w Irlandii (Buckley i in. 2012). Również badania prowadzone w Anglii wskazały na preferencję pastwisk i łąk przecinanych żywopłotami (Berge 2007, za Buckley i in. 2012). Potwierdza to kluczową rolę zadrzewień dla funkcjonowania populacji tego gatunku. Biorąc pod uwagę, że jeden z bliźniaczych gatunków nietoperzy, nocek Brandta, wybiera obszary leśne (Ekman i De Jong 1996; Berge 2007, za Buckley i in. 2012), różne preferencje środowiskowe mogą być mechanizmem ograniczania konkurencji między nimi, tak jak to ma miejsce między karlikiem drobnym i karlikiem malutkim (Davidson-Watts i in. 2006).

Szczyt aktywności nocków wąsatków na żerowiskach przypadał na 2. i 3. godzinę po zachodzie słońca, co jest wzorcem często spotykanym wśród nietoperzy (Kunz 1974; Taylor i O'Neill 1988; Zielinski i Gellman 1998). W 82% przypadków nietoperze nie dokonywały przerwy podczas żerowania na powrót do kryjówki. Powrót najczęściej wymuszony był załamaniem się warunków pogodowych lub koniecznością nakarmienia

potomstwa przez samice. W okresie laktacji samice w Irlandii regularnie przerywały żerowanie i wracały do kolonii (Buckley 2012). Wyniki te wskazują, że nocki wąsatki, o ile mają taką możliwość (niewymuszoną czynnikami zewnętrznymi), żerują nieprzerwanie, a po powrocie do kryjówki niechętnie już ją opuszczają.

Nocki wąsatki były aktywne średnio przez 5,5 godziny, co stanowi 23% doby (56% nocy). Badania prowadzone w Niemczech nad samcami nocka rudego pokazały, że średnia długość aktywności osobników tego gatunku była podobna (60% nocy) (Encarnação i in. 2006). Wydaje się więc, że potencjalna baza pokarmowa nietoperzy jest na tyle obfita, że nie stanowiła czynnika ograniczającego, zwłaszcza że wykazano brak związku między zasobnością żerowisk a obserwowaną na nich aktywnością nietoperzy (Grindal i Brigham 1999; Kush i in. 2004; Kurek i in. 2008).

Głównymi czynnikami skracającymi czas żerowania nocków wąsatków okazała się średnia temperatura nocy i długość trwania opadów atmosferycznych. Nietoperze są podatne na wpływ niskich temperatur zarówno z powodu małych rozmiarów ciała, a w efekcie niekorzystnego stosunku powierzchni do objętości powodującego wychładzanie się organizmu, jak i pośrednio ze względu na żerowanie na ektotermicznych ofiarach, których aktywność jest silnie uzależniona od warunków pogodowych (Humphrey i in. 1977; Anthony i in 1981; Grindal i in. 1992; Lewis 1993). Opady atmosferyczne wpływają na nietoperze zarówno bezpośrednio, mocząc sierść i pozbawiając zwierzęta tej warstwy izolującej (Tuttle i Stevenson 1982) oraz utrudniając echolokację (Griffin 1971), ale także pośrednio – ograniczając liczbę owadów latających (Anthony i in. 1981).

W oparciu o model wpływu średniej temperatury nocy (z wyłączeniem wpływu deszczu) na długość dobowej aktywności nocka wąsatka można przewidywać, że ustanie aktywności następuje przy temperaturze poniżej 5°C. Takie wartości średniej temperatury nocy mogą być czynnikiem decydującym o rozpoczęciu zimowania przez ten gatunek.

Analiza sezonowego wzorca aktywności nocków wąsatków na żerowiskach potwierdza ich stałą obecność w Karpatach Zachodnich od wiosny (kwiecień) do początku jesieni

(wrzesień). Wyraźne obniżenie aktywności samic w pierwszej połowie czerwca wynika z okresu okołoporodowego, kiedy samice bezpośrednio po porodzie nie udają się na żerowiska, korzystając z zapasów tkanki tłuszczowej. Szczyt aktywności samic, przypadający na drugą połowę czerwca, związany jest z okresem laktacji, gdy samice intensywnie poszukują pokarmu, by zaspokoić wysokie wymagania energetyczne związane z wykarmieniem potomstwa. Po tym okresie (od lipca), następuje stopniowe rozpraszanie się kolonii oraz rzadsze powroty do kryjówek, co skutkuje spadkiem liczby odławianych osobników. Po wylocie młodych (druga połowa lipca), udział samic na żerowiskach stopniowo spada, najprawdopodobniej w wyniku opuszczania przez nie terenów rozrodczych. U dorosłych samców zwiększona aktywność na żerowiskach trwała dłużej: od drugiej połowy czerwca do pierwszej połowy lipca, kiedy to przypadał jej szczyt. Zapewne ma to związek z akumulacją zapasów niezbędnych do kosztownych energetycznie godów, które prawdopodobnie rozpoczynają się już w połowie lipca, po zakończeniu wychowu młodych.

Na Wyspach Brytyjskich kryjówkami dziennymi nocków wąsatków były przede wszystkim domy i budynki gospodarskie (Berge 2007, za Buckley i in. 2012; Buckley i in. 2012). W Karpatach Zachodnich nietoperze preferowały kryjówki oddalone od terenów otwartych, zlokalizowane w budynkach, w miejscach sąsiadujących z roślinnością drzewiastą. Kryjówki naturalne, na drzewach, były kryjówkami przypadkowymi, wybieranymi zapewne w pobliżu obfitych żerowisk. W badaniach innych autorów kryjówek naturalnych nie wykryto w ogóle (Berge 2007, za Buckley i in. 2012) lub ich udział był nieduży (Buckley i in. 2012).

Zarówno samce, jak i samice nie były przywiązane na stałe do jednej kryjówki i zmieniały je średnio co 3,6 doby, wykorzystując od 1 do 6 różnych schronień. Samice badane w Irlandii wykorzystywały od 1 do 4 różnych schronień, a zmiana kryjówek następowała średnio po 2,8 doby (Buckley i in. 2012). Różnice te są nieznaczne i wynikają najprawdopodobniej z różnego czasu prowadzenia namiarów. Nocki wąsatki w Karpatach były śledzone radiotelemetrycznie od 5 do 14 dni (średnio 9), podczas gdy zespół irlandzki prowadził namiary każdego osobnika przez 4-5 dni (średnio 4,8). Jedną

z przyczyn częstych zmian kryjówek jest potrzeba skrócenia odległości pomiędzy schronieniem a żerowiskiem (Lewis 1995). Ta hipoteza nie tłumaczy jednak zmian kryjówek pomiędzy blisko stojącymi domami. Mogło to być związane z wybieraniem schronień zapewniających odpoczynek samicy karmiącej potomstwo, np. dwie z samic schwytych na wylocie z kolonii, w której stwierdzono obecność młodych, użytkowały inne schronienia, a do kolonii powracały jedynie na około 10 minut w kolejnych nocach, zapewne by nakarmić młode. Tego typu zachowania były obserwowane u samic borowca wielkiego (Dietz in. 2009). Inną przyczyną zmian kryjówek mogą być gody z samcami rezydującymi w pobliżu kolonii rozrodczych. Mechanizm taki został opisany dla nocka dużego: podczas rozpraszania się kolonii rozrodczych samice spędzały średnio 4 dni w kryjówkach poszczególnych samców, gdzie dochodziło do kopulacji (Zahn i Dippel 1997). Pod koniec lata, u nietoperzy z rodzaju *Myotis*, strategia polegająca na monopolizowaniu samic ulega zmianie ze względu na zjawisko rojenia, kiedy również może dochodzić do kopulacji (Thomas i in. 1979; Piksa 2008).

6.4. Rojenie i zimowanie

Funkcja rojenia nietoperzy wciąż jest przedmiotem dyskusji. Może ono stanowić element godów nietoperzy, miejsca przystankowe podczas migracji, umożliwiać transfer informacji między osobnikami na temat potencjalnych zimowisk, lub pełnić 2-3 funkcje równocześnie.

W badaniach nad nockiem Bechsteina prowadzonych w Niemczech stwierdzono, że tylko 25% młodych jest potomstwem samców rezydujących w pobliżu kolonii samic, a w pozostałych przypadkach zapłodnienie musiało mieć miejsce poza letnimi terenami rozrodczymi, np. podczas rojenia (Kerth i Morf 2004; Kerth i in. 2003). Analizy ojcostwa u nocków rudych odławianych na nizinach i na średnich wysokościach nad poziomem morza w Wielkiej Brytanii, wskazywały na różnice w prawdopodobieństwie ojcostwa samców rezydujących. W koloniach na nizinach, gdzie udział samców był nieduży (13%), większość potomstwa należała do samców odławianych podczas rojenia, z kolei

na średnich wysokościach (41% samców) większe szanse na potomstwo miały samce rezydujące (Senior i in. 2005; Angell i in. 2013). Najprawdopodobniej obie strategie rozrodcze współwystępują w populacji nocka wąsatka. Część samic, które wyprowadziły potomstwo i dłużej pozostają na żerowiskach, może odbywać gody z samcami rezydującymi, podczas gdy pozostałe samice, w tym samice młodociane zdolne do zajścia w ciążę już w pierwszym roku życia (Dietz i in. 2009), mogą odbywać gody podczas rojenia (Piksa 2008).

Analizy struktury genetycznej rojących się nietoperzy z grupy *Myotis mystacinus* complex wskazują na duże prawdopodobieństwo, że ten sam samiec zostaje ojcem potomstwa jednej samicy w kolejnych sezonach rozrodczych (Bogdanowicz i in. 2012a). Taka sytuacja możliwa jest w przypadku samców rezydujących przy koloniach rozrodczych lub też przy silnie zsynchronizowanej wędrówce osobników z różnych terenów rozrodczych. Zróżnicowanie genetyczne nocków wąsatków rojących się przy jaskiniach (określone na podstawie markerów mikrosatelitarnych) było, typowo dla rojących się nietoperzy, wysokie. Wydaje się więc być efektem zbierania się osobników z dużego obszaru, z różnych kolonii rozrodczych (Bogdanowicz i in. 2012a). Obecność hybrydów międzygatunkowych w obrębie grupy *Myotis mystacinus* complex (Bogdanowicz i in. 2012b) sugeruje, że podczas rojenia dochodzi do przypadkowych kopulacji nawet między osobnikami różnych gatunków. Dominacja samców podczas rojenia, obserwowana u wielu gatunków (Davis i Hitchcock 1965; Thomas i in. 1979; Kerth i in. 2003; Parsons i in. 2003) może sprzyjać temu zjawisku. Struktura płci nocka wąsatka odławianego przy jaskiniach w Karpatach Zachodnich również była przesunięta na korzyść samców.

W niniejszych badaniach, mimo intensywnego znakowania obrączkami osobników na żerowiskach oraz w pobliskich miejscach rojenia, nie zanotowano ani jednego przelotu pomiędzy miejscami żerowania, a miejscami rojenia. Przywiązanie poszczególnych osobników do konkretnych jaskiń i mały procent informacji zwrotnych (4,6%), wskazuje na dużą wymianę osobników rojących się przy jaskiniach oraz sugeruje, że odławiane podczas rojenia nietoperze są osobnikami przelatującymi. Fakt, że wszystkie

(n=9) osobniki zaznakowane radiotelemetrycznie podczas rojenia przy jaskiniach opuściły teren badań (po średnio 3 dniach) potwierdza tę hipotezę. Tylko w jednym przypadku odnaleziono zaznakowanego samca na żerowiskach oddalonych 10 km w linii prostej od jaskini, przy której został odłowiony.

Aktywność nocna przy otworach jaskiń była niska w pierwszych dwóch godzinach po zachodzie słońca, a jej szczyt przypadał na 3. i 4. godzinę po zachodzie. W przypadku samic dodatkowo był rozciągnięty na 5. i 6. godzinę po zachodzie słońca. Pośrednio dowodzi to, że nietoperze najpierw żerują, a potem udają się na rojenie, w większości nie traktując jaskiń jako schronienia dziennie.

Badania w Tatrach nad przebiegiem rojenia pokazały, że na wysokości 880 m n.p.m. udział nocka wąsatka wśród wszystkich nietoperzy był niewielki (1,5%) i wzrastał wraz z wysokością (36% na wysokości 1300-1400 m n.p.m. oraz 86% na wysokości 1900 m n.p.m.; Piksa i in. 2011). Jaskinie, przy których prowadzono odłowy nietoperzy w trakcie badań w Karpatach Zachodnich zlokalizowane były w reglu dolnym, na średniej wysokości 961 m n.p.m., a udział badanego gatunku w zespole rojących się nietoperzy wynosił 13,6%. W związku z tym, że nocek wąsatek zimuje na znacznych wysokościach nad poziomem morza (Piksa i in. 2013), wzrost udziału tych nietoperzy w zgrupowaniu podczas rojenia zależny od wysokości, sugeruje, że poszczególne jaskinie stanowią również punkty przestankowe dla nocków wąsatków na trasie ich wędrówki na zimowiska, co wspiera hipotezę o takiej roli rojenia (Whitaker 1998).

Porównanie dynamiki rojenia nocków wąsatków w Beskidzie Śląskim i Żywieckim (niniejsze badania) z dynamiką rojenia w Tatrach na wysokości powyżej 1900 m n.p.m. (Piksa 2008) jest trudne ze względu na odmienne punkty czasowe przyjęte w obu pracach. W jednym i drugim przypadku wzorzec aktywności samic i osobników młodocianych był jednoszczytowy, choć tylko w Tatrach był on dla obu grup zsynchronizowany. Przy wyżej położonej jaskini w Tatrach aktywność samców była dwuszczytowa. Na niższych wysokościach tak wyraźnego obniżenia aktywności w sierpniu nie obserwowano, za to rojenie ustawało w drugiej połowie września (Piksa 2008; Piksa i in. 2011). Wydaje się

więc, że rojenie rozpoczynają samce, zajmując miejsca w pobliżu jaskiń na trasie przelotów samic. Do właściwych hibernakulów położonych powyżej 1000 m n.p.m. docierają później, co skutkuje drugim szczytem pod koniec września.

W Tatrach grupa *Myotis mystacinus* complex (której szacunkowo ponad 90% to nocki wąsatki) stanowiła nawet do 88% zimujących nietoperzy (Piksa i in. 2013). Niewielki udział nocków wąsatków w zgrupowaniach osobników zimujących w jaskiniach objętych monitoringiem w niniejszych badaniach i brak ponownych stwierdzeń tych samych osobników zimujących w kolejnych sezonach dowodzi, że Beskidy nie są głównym zimowiskiem tego gatunku. W trzech przypadkach stwierdzono te same osobniki podczas zimowania i rojenia. Jeśli hipoteza o przemieszczaniu się nocków wąsatków na zimowiska w wyższe partie gór jest prawdziwa, to miejsca rojenia na niższych wysokościach przy otworach jaskiń są również punktami przestankowymi, gwarantującymi bezpieczne schronienie na wypadek gwałtownego załamania warunków pogodowych i braku możliwości dotarcia do właściwych zimowisk.

Prace eksperymentalne poświęcone wyszukiwaniu schronień przez nietoperze wykazały, że jednym z ważniejszych czynników skracających czas odnalezienia schronienia są odgłosy innych osobników (Ruczyński i in. 2007). Istnienie mechanizmów fizjologicznych chroniących pamięć nietoperzy podczas zimowania (Ruczyński i Siemers 2011) sugerują, że doświadczone osobniki znające lokalizacje poszczególnych schronień mogą pełnić kluczową rolę dla możliwości odbycia bezpiecznej wędrówki przez młodociane nietoperze, które w miejscach rojenia mogą zbierać się dzięki „podśluchiwaniu” bardziej doświadczonych osobników. Wydaje się to być szczególnie ważne dla gatunków mniej zwrotnych i o głośniejszych sygnałach echolokacyjnych, które właśnie w ten sposób odnajdują kryjówki (Ruczyński i in. 2007, 2009). Wyniki modelowania zachowań nietoperzy wskazały, że transfer informacji między osobnikami miał szczególne znaczenie, gdy ryzyko popełnienia błędu podczas wyszukiwania schronień było duże lub gdy osobniki miały niskie umiejętności kwalifikowania obiektów (Ruczyński i Bartoń 2012). W kontekście przytoczonych prac zjawisko rojenia, zwłaszcza

w odniesieniu do nietoperzy wędrujących na docelowe zimowiska, może być istotnym mechanizmem transferu informacji między osobnikami.

Nocek wąsatek wydaje się być gatunkiem o szerokim zakresie tolerancji ekologicznej w odniesieniu do temperatury, dobrze znoszącym również chłodniejsze jaskinie (Piksa i in. 2013). Wyniki z pomiarów temperatury przy nietoperzach zimujących w jaskiniach beskidzkich potwierdzają te obserwacje.

W nawiązaniu do dyskusji na temat funkcji rojenia, wyniki niniejszych badań wskazują, że dla nocka wąsatka jaskinie stanowią stałe punkty przestankowe na trasie wędrówki między terenami rozrodczymi a zimowiskami. Dodatkowo w tych miejscach pojawia się okazja do odbycia godów, co jest szczególnie istotne dla tych samców, które nie miały możliwości zmonopolizowania dostępu do samic w pobliżu kolonii rozrodczych.

6.5. Podsumowanie i aspekty ochronne

Nocek wąsatek w Karpatach Zachodnich nie stanowił populacji osiadłej, realizującej cały swój roczny cykl życiowy na jednym obszarze. Najprawdopodobniej gatunek ten przystępuje do rozrodu w jednym rejonie, a następnie odbywa sezonowe wędrówki w inne (wyżej położone nad poziomem morza) miejsca zimowania.

Liczniesze występowanie nocka wąsatka na terenie Polski jest ograniczone do niewielkiego obszaru na południu kraju (Tatry, Beskidy). W trakcie roku nietoperz ten potrzebuje luźnych zadrzewień o charakterze ekotonowym, gdzie żeruje; kryjówek antropogenicznych oraz sieci jaskiń, które stanowią miejsca rojenia oraz docelowe zimowiska. Do pełnego cyklu życiowego konieczna jest konfiguracja wszystkich wymienionych czynników na względnie niedużym obszarze, ograniczonym możliwościami migracyjnymi gatunku. W warunkach naszego kraju ta specyficzna konfiguracja występuje właśnie w tym obszarze Karpat Zachodnich, gromadząc tu większość polskiej populacji nocka wąsatka.

Do głównych zagrożeń dla stabilności populacji zaliczyć trzeba remonty dachów przeprowadzane w okresie, kiedy pod odeskowaniem przebywają młode. Niewłaściwie prowadzone czynności konserwacyjne domów prowadzą zarówno do utraty potomstwa w danym roku, jak i stwarzają ryzyko trwałego opuszczenia kryjówki przez osobniki dorosłe. Drugim poważnym zagrożeniem jest dewastacja jaskiń – zarówno w wyniku nieprzemyślanej gospodarki leśnej, jak i przez nadmierną penetrację jaskiń przez turystów, lub akty wandalizmu. Odpady powstałe przy ścinie drzew są gromadzone, a niekiedy nawet podpalane, w szczelinach skalnych i otworach wejściowych do jaskiń (Mysłajek i in. 2008b). Takie działania prowadzą do utraty miejsc rojenia, a także zaburzają warunki panujące we wnętrzu jaskini. Dodatkowo nagłe i znaczne zmiany w strukturze krajobrazu, spowodowane nieprzemyślaną gospodarką leśną, mogą utrudniać nietoperzom docieranie do znanych im obiektów i miejsc rojenia, pozbawiając nietoperzy wskazówek związanych z lokalizacją jaskiń. Charakterystyczne elementy otoczenia mogą być przez nietoperze traktowane jako istotne punkty informacyjne, zarówno w postaci znaczników akustycznych (Jensen i in. 2005) jak i wzrokowych (Ruczyński i in. 2011).

Dramatyczne konsekwencje dla zimujących nietoperzy mogą mieć zwyczajne akty wandalizmu czy niewłaściwie prowadzona turystyka, co dotyczy najczęściej obiektów, do których prowadzą szlaki turystyczne. Nadmierna penetracja jaskiń przez ludzi, której mogą towarzyszyć niewłaściwe sposoby oświetlania (np. przy pomocy własnoręcznie robionych pochodni) mogą stanowić bezpośrednie zagrożenie dla życia zimujących nietoperzy lub zmuszać je do znalezienia nowych zimowisk, co w konsekwencji zmniejsza ich szanse przetrwania do wiosny (Lesiński 2006; Mysłajek 2001; Mysłajek i in. 2008b).

Aby przeciwdziałać zagrożeniom, konieczna jest działalność edukacyjna na poziomie lokalnym, uwrażliwiająca mieszkańców na obecność w ich sąsiedztwie nietoperzy. W przypadku szczególnie cennych jaskiń konieczne wydaje się ograniczenie lub zakaz wstępu ludzi. Podejmowane działania ochronne muszą być jednak poparte uprzednimi badaniami naukowymi, żeby uniknąć działań nieadekwatnych do realnych potrzeb poszczególnych gatunków (Mysłajek i in. 2013).

7. Wnioski

1. Nocek wąsatek w Karpatach Zachodnich był gatunkiem licznym, odławianym zarówno na żerowiskach (21% odławianych nietoperzy), jak i przy otworach jaskiń podczas rojenia (14%). Karpaty Zachodnie nie są głównym miejscem zimowania nocków wąsatków; ich udział wśród zimujących nietoperzy nie przekraczał 5%.
2. Analizy genetyczne mitochondrialnego DNA wskazują, że cechy morfologiczne stosowane przy oznaczaniu nietoperzy z grupy *Myotis mystacinus* complex nie są wystarczające do identyfikacji gatunku. Na terenie Beskidu Śląskiego wśród osobników oznaczonych jako nocek wąsatek lub nocek Brandta wykryto kryptyczny gatunek – nocka Alkatoe. Na podstawie zweryfikowanych genetycznie osobników oszacowano jego udział na 0,3% na żerowiskach i 0,5% podczas rojenia. Nie stwierdzono tego gatunku na zimowiskach.
3. W zachodniokarpackiej populacji nocka wąsatka wykryto 13 haplotypów mitochondrialnego DNA należących do jednej linii filogenetycznej. Mimo iż na żerowiskach, rojeniu i zimowaniu dominuje ten sam haplotyp, w każdym z tych typów miejsc stwierdzono (nielicznie) haplotypy unikalne.
4. W trakcie sezonu rozrodczego nocki wąsatki wykorzystywały tradycyjny rolniczy krajobraz, żerując w kępach zadrzewień śródpolnych oraz porastających brzegi potoków i unikając terenów otwartych. Areeły osobnicze średnio miały 26 ha i obejmowały od 1 do 3 płątów środowiska, regularnie wykorzystywanych przez osobnika w trakcie sezonu. Nie stwierdzono zachowań terytorialnych, a poszczególne żerowiska były wykorzystywane przez różne osobniki.
5. Na schronienia dzienne nocki wąsatki wybierały szczeliny w domach mieszkalnych i budynkach gospodarczych, co sugeruje że gatunek ten należy uznać za synantropijny. W związku z rozmieszczeniem i dostępnością

kryjówek antropogenicznych większą część czasu nietoperze spędzały w paśmie pogórza.

6. Nietoperze na żerowiskach były najbardziej aktywne w 2. i 3. godzinie po zachodzie słońca. Średnia długość aktywności dobowej wynosiła 5,5 godziny, a głównymi czynnikami ją kształtującymi były średnia temperatura nocy i czas trwania opadów deszczu.
7. Rojenie się nocka wąsatka przy otworach jaskiń w Karpatach Zachodnich było rozciągnięte w czasie i trwało od drugiej połowy lipca do pierwszej połowy września. Jako pierwsze w tereny skaliste przylatywały dorosłe samce. Osobniki młodociane dołączały po uzyskaniu samodzielności, natomiast udział samic stopniowo wzrastał, osiągając szczyt na koniec rojenia – w pierwszej połowie września.
8. Zjawisko rojenia pełni podwójną funkcję dla nocka wąsatka. Jaskinie przy których gromadzą się nietoperze stanowią punkty przestankowe podczas ich wędrówki na zimowiska, a także są miejscem odbywania godów.
9. Badana populacja nocka wąsatka nie była populacją osiadłą. W oparciu o dane z obrączkowania oraz radiotelemetrii ustalono, że osobniki które rozmnażały się w Beskidach w większości stanowiły inną grupę niż nietoperze odławiane podczas rojenia i stwierdzane na zimowiskach.
10. Nocek wąsatek na obszarze Polski jest rzadki, a liczniej występuje jedynie w Karpatach Zachodnich (Beskidy i Tatry), gdzie znajduje optymalną konfigurację środowisk niezbędną do żerowania, odpoczynku, rojenia się i zimowania. Aby zapewnić stabilność populacji należy w szczególności zadbać o ochronę jaskiń, a także wpłynąć na zwiększenie świadomości społecznej, aby konieczne prace remontowe dachów prowadzone były z uwzględnieniem potrzeb tego gatunku.

8. Literatura

1. Adams R. A. 2000. Wing ontogeny, shifting niche dimensions, and adaptive landscapes. W: Adams R. A., Pedersen S. C. (red.) Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats. Str. 275-315. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, Sao Paulo.
2. Altringham J. D. 2011. Bats. From evolution to conservation. Oxford University Press, Oxford, New York.
3. Angell R. L., Butlin R. K., Altringham J. D. 2013. Sexual segregation and flexible mating patterns in temperate bats. PLOS ONE 8: e54194.
4. Anthony E. L. P., Stack M. H., Kunz T. H. 1981. Night roosting and nocturnal time budget of the little brown bat *Myotis lucifugus*: effects of reproductive status, prey density and environmental conditions. Oecologia 51: 151-156.
5. Arlettaz R. 1996. Foraging behaviour of the gleaning bat *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Swiss Alps. Mammalia 60: 181-186.
6. Bandelt H. J., Forster P., Rohlf A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Molecular Biology and Evolution 16: 37-48.
7. Bashta A. T., Piskorski M., Mysłajek R. W., Tereba A., Kurek K., Sachanowicz K. 2011. *Myotis alcathoe* in Poland and Ukraine: new data on its status and habitat in Central Europe. Folia Zoologica 60: 1-4.
8. Bator A., Szkudlarek R., Węgiel A. 2008. Skład gatunkowy i struktura populacji nietoperzy odławianych na terenie Ciężkowicko-Rożnowskiego Parku Krajobrazowego. Nietoperze 9: 193-202.
9. Baza Obiektów Jaskiniowych Polskich Karpat Fliszowych Speleoklubu Bielsko-Biała <http://jkf.m3.net.pl/> [Dostęp 10.11.2013]
10. Bednarek R., Prusinkiewicz Z. 1997. Geografia gleb. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

11. Benda P., Tsytsulina K. A. 2000. Taxonomic revision of *Myotis mystacinus* group, Mammalia: Chiroptera in the western Palearctic. Acta Societatis Zoologicae Bohemicae 64: 331-398.
12. Berge L. 2007. Resource partitioning between the cryptic species Brandt's bat (*Myotis brandtii*) and the whiskered bat (*Myotis mystacinus*). Ph.D. Thesis, University of Bristol, Bristol.
13. Berková H., Zupal J. 2009. Cave visitation by temperate zone bats: effects of climatic factors. Journal of Zoology 280: 387-395.
14. Bogdanowicz W., Piksa K., Tereba A. 2012a. Genetic structure in three species of whiskered bats (genus *Myotis*) during swarming. Journal of Mammalogy 93: 799-807.
15. Bogdanowicz W., Piksa K., Tereba A. 2012b. Hybridization hotspots at bat swarming sites. PLOS ONE 7: e53334.
16. Boston E. S. M., Hanrahan N., Puechemaille S. J., Ruedi M., Buckley D. J., Lundy M., Scott D. D., Prodohl P. A., Montgomery W. I. and Teeling E. C. 2011. A rapid PCR-based assay for identification of cryptic *Myotis* spp. (*M. mystacinus*, *M. brandtii* and *M. alcaethoe*). Conservation Genetics Resources 3: 557-563.
17. Broda M., Mastaj J. (red.) 2003a. Park Krajobrazowy Beskidu Śląskiego – informator. Zespół Parków Krajobrazowych Województwa Śląskiego, Będzin.
18. Broda M., Mastaj J. (red.) 2003b. Park Krajobrazowy Beskidu Małego – informator. Zespół Parków Krajobrazowych Województwa Śląskiego, Będzin.
19. Brown J. H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. Global Ecology and Biogeography 10: 101-109.
20. Bruchwald A., Dmyterko E. 2010. Lasy Beskidu Śląskiego i Żywieckiego – zagrożenia, nadzieja. Instytut Badawczy Leśnictwa, Sękocin Stary.
21. Brunet-Rossinni A. K., Wilkinson G. S. 2009. Methods for age estimation and the study of senescence in bats. W: Kunz, T. H., Parsons S. (red.) Ecological and behavioral

methods for the study of bats. Second Edition. Str. 315-325. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

22. Buckley D. J., Lundy M. G., Boston E. S. M., Scott D. D., Gager Y., Prodöhl P., Marnell F., Montgomery W. I., Teeling E. C. 2012. The spatial ecology of the whiskered bat (*Myotis mystacinus*) at the western extreme of its range provides evidence of regional adaptation. *Mammalian Biology* 78: 198-204.
23. Burgman M. A., Fox J. C. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* 6: 19-28.
24. Centralna Baza Danych Geologicznych: Jaskinie Polski. Państwowy Instytut Geologiczny, <http://www.pgi.gov.pl/pl/geologiczne-bazy-danych.html>. [Dostęp: 10.11.2013].
25. Cichocki J., Łupicki D. 2006. Nietoperze (Chiroptera) okolic Cybinki (Środkowe Nadodrze). *Nietoperze* 7: 57-65.
26. Ciechanowski M. 2002. Community structure and activity of bats (Chiroptera) over different water bodies. *Mammalian Biology* 67: 276-285.
27. Ciechanowski M. 2003. Chiropterofauna Puszczy Darżlubskiej. *Nietoperze* 4: 45-59.
28. Ciechanowski M., Duriasz J. 2005. Nietoperze (Chiroptera) Parku Krajobrazowego Wzgórz Dylewskich. *Nietoperze* 6: 25-36.
29. Ciechanowski M., Koziróg L., Duriasz J., Przesmycka A., Świątkowska A., Kisicka I., Kasprzyk K. 2002. Bat fauna of the Iława Lakeland Landscape Park (northern Poland). *Myotis* 40: 33-45.
30. Ciechanowski M., Anikowska U., Nalewaja A., Przesmycka A., Biała A. 2006a. Nietoperze (Chiroptera) Parku Krajobrazowego „Dolina Słupi”. *Nietoperze* 7: 19-37.
31. Ciechanowski M., Przesmycka A., Sachanowicz K. 2006b. Nietoperze (Chiroptera) Wdzydzkiego Parku Krajobrazowego. *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody* 25(4): 85-100.

32. Ciechanowski M., Czablewska A., Mączyńska M., Narczyński T., Przesmycka A., Zapart A., Jarzembowski T., Rachwald A. 2008. Nietoperze (Chiroptera) Parku Krajobrazowego „Mierzeja Wiślana”. *Nietoperze* 9: 203-224.
33. Ciechanowski M., Przesmycka A. 2001. Stwierdzenie nocka łydkowłosego *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) i nocka wąsatka *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817) w Gdańsku. *Nietoperze* 2: 69-73.
34. Davidson-Watts I., Walls S., Jones G. 2006. Differential habitat selection by *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus* identifies distinct conservation needs for cryptic species of echolocating bats. *Biological Conservation* 133: 118-127.
35. Davis W. H. 1964. Fall swarming of bats at Dixon cave, Kentucky. *Bulletin of the National Speleological Society* 26: 82-83.
36. Davis W. H., Hitchcock H. B. 1965. Biology and migration of the bat, *Myotis lucifugus* in New England. *Journal of Mammalogy* 46: 296-313.
37. Dietz C., Helversen O. von. 2004. Illustrated identification key to the bats of Europe. Version 1.0 – electronical publication. <http://www.fledermaus-dietz.de/publications/publications.html> [Dostęp: 10.11.2013].
38. Dietz Ch., Helversen O. von, Nill D. 2009. Nietoperze Europy i Afryki północno-zachodniej. Biologia, rozpoznawanie, zagrożenia. Multico Oficyna Wydawnicza, Warszawa.
39. Dudek I., Szkudlarek R., Cieślak M. 2001. Nietoperze Parku Krajobrazowego „Chełmy” – obserwacje wstępne. *Nietoperze* 2: 141-142.
40. Ekman, M., De Jong, J., 1996. Local patterns of distribution and resource utilisation of four bat species (*Myotis brandtii*, *Eptesicus nilssonii*, *Plecotus auritus* and *Pipistrellus pipistrellus*) in patch and continuous environments. *Journal of Zoology* 238: 571-580.
41. Encarnação J. A., Kierdorf U., Wolters V. 2006. Seasonal variation in nocturnal

- activity of male Daubenton's bats, *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Folia Zoologica* 55: 237-246.
42. Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47-50.
43. Fenton M. B. 1969. Summer activity of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) at hibernacula in Ontario and Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 47: 597-602.
44. Fenton M. B., Bogdanowicz W. 2002. Relationships between external morphology and foraging behaviour: bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1004-1013.
45. Getz W. M., Wilmsers C. C. 2004. A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. *Ecography* 27: 489-505.
46. Getz W. M., Fortmann-Roe S., Cross P. C., Lyons A. J., Ryan S. J., Wilmsers C. C. 2007. LoCoH: Nonparametric kernel methods for constructing home ranges and utilizations. *PLOS ONE* 2: e207.
47. Główny Urząd Statystyczny. 2011. Powierzchnia i ludność w przekroju terytorialnym – 2011 r. http://www.stat.gov.pl/gus/5840_1869_PLK_HTML.htm [Dostęp: 10.11.2013].
48. Godmann O. 1995. Beobachtungen eines Wochenstubenquartiers der Kleinen Bartfledermaus. – *Natur und Museum* 125: 26-29.
49. Griffin D. R. 1971. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats. *Animal Behaviour* 19: 55-61.
50. Grindal S. D., Collar T. S., Brigham R. M., Barclay R. M. R. 1992. The influence of precipitation on reproduction by *Myotis* bats in British Columbia. *American Midland Naturalist* 128: 339-344.
51. Grindal S. D., Brigham R. M. 1999. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience* 6: 25-34.

52. Grodzińska K., Szarek-Łukaszewska G. 1997. Polish mountain forests: past, present and future. *Environmental Pollution* 98: 369-374.
53. Hejduk J., Stopczyński M., Pawenta W., Róg M., Domański J. 2001. Chiropterofauna Przedborskiego Parku Krajobrazowego – wstępne wyniki badań. XV Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna, 9-11 listopada 2001, Gdańsk-Sobieszowo. Materiały konferencyjne: 36.
54. Hejduk J., Górecki M. T., Zieleniak A., Pawenta W., Gajęcka K., Ruta S. 2004. Chiropterofauna Bolimowskiego Parku Krajobrazowego. XVIII Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna, 5-7 listopada 2004, Toruń. Materiały konferencyjne: 33.
55. Hejduk J., Róg M., Olczyk M., Zieleniak A., Górecki M., Błaszczuk T. 2007. Chiropterofauna obszaru Natura 2000 „Pradolina Warszawsko-Berlińska”. XX Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna, 9-11 listopad, Sękocin. Streszczenia wystąpień: 6-7.
56. Helversen O. von, Heller K. G., Mayer F., Nemeth A., Volleth M., Gombkötö P. 2001. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcathoe* n. sp.) in Europe. *Naturwissenschaften* 88: 217-223.
57. Hess M. 1965. Piętra klimatyczne w polskich Karpatach zachodnich. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Jagiellońskiego* 115, *Prace Geograficzne* 11: 1-265.
58. Hillen J., Kiefer A., Veith M. 2009. Foraging site fidelity shapes the spatial organization of a population of female western barbastelle bats. *Biological Conservation* 142: 817-823.
59. Hübner G. 2004. Once hot, once cold – temperature dynamics inside maternity roosts of *Myotis mystacinus*. *Nyctalus (NF)* 9: 396-404.
60. Humprey S. R., Richter A. R., Cope J. B. 1977. Summer habitat and ecology of the endangered Indiana bat, *Myotis sodalist*. *Journal of Mammalogy* 58: 334-346.
61. Hundertmark K. J., Shields G. F., Udina I. G., Bowyer R. T., Danilkin A. A., Schwartz Ch. C. 2002. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): Late

- Pleistocene divergence and population expansion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 375-387.
62. Hutson A. M., Spitzenberger F., Aulagnier S., Coroiu, I. 2008. *Myotis mystacinus*. W: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. www.iucnredlist.org. [Dostęp: 10.11.2013.].
63. Hutterer R. T., Ivanova C., Meyer-Cords C., Rodrigues L. 2005. Bat migrations in Europe: a review of literature and analysis banding data. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 28: 1-172.
64. Ignaczak M. 2003. Nietoperze rezerwatu „Bukowa Góra”. *Nietoperze* 4: 101-102.
65. Ignaczak M., Radzicki G., Domański J. 2001. Nietoperze Parku Krajobrazowego Międzyrzecza Warty i Widawki. *Nietoperze* 2: 125-134.
66. Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413-417.
67. Jarzembowski T., Stępniewska A. 1996. Bats of the Trójmiejski Landscape Park. W: Wołoszyn B. (red.) *The actual problems of bat protection in Poland*. Str. 69-77. Chiropterological Information Center ISEZ PAN, Kraków.
68. Jarzembowski T., Ostrach-Kowalska A., Rymarzak G. 1997. Chiropterofauna Kaszubskiego Parku Krajobrazowego. *Przegląd Przyrodniczy* 8(3): 123-127.
69. Jensen M. E., Moss C.F., Surlykke A. 2005. Echolocating bats can use acoustic landmarks for spatial orientation. *The Journal of Experimental Biology* 208: 4399-4410.
70. Jones A., Montanarella L., Jones R. 2006. *Soil atlas of Europe*. Joint Research Center, European Commission, Brussels.
71. Jones G., Barratt E. M. 1999. *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1774 and *V. pygmaeus* Leach, 1825 (currently *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*; Mammalia, Chiroptera): proposed designation of neotypes. *The Bulletin of Zoological Nomenclature* 56: 182-186.

72. Kaňuch P., Danko Š., Ceľuch M., Krištín A., Pjencák P., Matis Š., Šmídt J. 2008. Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammalian Biology* 73: 147-155.
73. Kapfer G., Rigot 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.
74. Kasprzyk K. 1997. Fauna nietoperzy Polski Północno-Wschodniej – aktualny stan wiedzy. *Acta Universitatis Nicolai Copernici, Biologia* 53: 77-85.
75. Kerth G., Mayer F., König B. 2000. Mitochondrial DNA (mtDNA) reveals that females Bechstein's bats live in closed societies. *Molecular Ecology* 9: 793-800.
76. Kerth G., Wagner M., König B. 2001. Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 50: 283-291.
77. Kerth G., Kiefer A., Trappmann C., Weishaar M. 2003. High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics* 4: 491-499.
78. Kerth G., Morf L. 2004. Behavioural and genetic data suggest that Bechstein's bats predominantly mate outside the breeding habitat. *Ecology* 110: 987-999.
79. Kmiecik A., Kmiecik P., Grzywiński W. 2010. Chiropterofauna Wigierskiego Parku Narodowego. *Nietoperze* 11: 11-29.
80. Kondracki J. 2002. *Geografia regionalna Polski*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
81. Körner C. 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Heidelberg.
82. Kowalski M., Ostrach-Kowalska A., Krasnodębski I., Sachanowicz K., Ignaczak M., Rusin A. 2001. Nietoperze Parków Krajobrazowych Górznieńsko-Lidzbarskiego i Welskiego. *Nietoperze* 2: 117-124

83. Kunz T. H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). Ecology 55: 693-711.
84. Kunz T. H., Hodgkison R., Weise C. D. 2009. Methods of capturing and handling bats. W: Kunz T.H., Parsons S. (red.) Ecological and behavioral methods for the study of bats. Str. 3-35. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
85. Kurek K., Mysłajek R. W., Orysiak P., Nowak S., Kozakiewicz M. 2008. Activity of male-dominated bat communities above streams in the forests of the Western Carpathians (Poland). Vespertilio 12: 33-39.
86. Kush J., Weber C., Idelberger S., Koob T. 2004. Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. Folia Zoologica 53: 113-128.
87. Lesiński G. 2006. Wpływ antropogenicznych przekształceń krajobrazu na strukturę i funkcjonowanie zespołów nietoperzy w Polsce. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
88. Lesiński G., Gulatowska J., Kowalski M., Fuszara E., Fuszara M., Wojtowicz B. 2006. Nietoperze Wysoczyzny Płońskiej. Nietoperze 7: 39-55.
89. Lesiński G., Gwardjan M. 2001. Nocek wąsatek *Myotis mystacinus* i nocek Brandta *M. brandtii* jako ofiary kolizji z pojazdami na drogach w środkowej Polsce. Nietoperze 2: 135-138.
90. Lesiński G., Kowalski M., Wojtowicz B., Gulatowska J., Lisowska A. 2007. Bats on forest islands of different size in an agricultural landscape. Folia Zoologica 56: 153-161.
91. Lewis S. E. 1993. Effects of climatic variation on reproduction by pallid bats (*Antrozous pallidus*). Canadian Journal of Zoology 71: 1429-1433.
92. Lewis S. E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. Journal of Mammalogy 76: 481-496.
93. Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. Bioinformatics 25: 1451-1452.

94. Łochyński M. 2001. Chiropterofauna Żerkowsko-Czeszewskiego Parku Krajobrazowego. Biuletyn Parków Krajobrazowych Wielkopolski 7: 139-142.
95. Łochyński M., Grzywiński W. 2009. Nietoperze Parku Krajobrazowego Puszcza Zielonka. Nietoperze 10: 23-35.
96. Mackie I. J., Racey P. A. 2007. Habitat use varies with reproductive state in noctule bats (*Nyctalus noctula*): implications for conservation. Biological Conservation 140: 70-77.
97. Main-Knorn M., Hostert P., Kozak J., Kuemmerle T. 2009. How pollution legacies and land use histories shape post-communist forest cover trends in the Western Carpathians. Forest Ecology and Management 258: 60-70.
98. Margielewski W. 2006. Structural control and types of movements of rock mass in anisotropic rocks: Case studies in the Polish Flysch Carpathians. Geomorphology 77: 47-68.
99. Matuszkiewicz J. M. 2002. Zespoły leśne Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
100. Mech L. D. 1983. Handbook of animal radio-tracking. University of Minnesota Press, Minneapolis.
101. Myers P. 1978. Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. The American Naturalist 112: 701-711.
102. Mysłajek R. W. 1998. Zimowe spisy nietoperzy (Chiroptera) w wybranych jaskiniach województwa bielskiego w latach 1996-1997. Zacisk 13: 21-22.
103. Mysłajek R. W. 2001. Jaskinia w Trzech Kopcach w Beskidzie Śląskim – zdewastowany pomnik przyrody. Przyroda Górnego Śląska 26: 4.
104. Mysłajek R. W. 2002. Nietoperze Chiroptera Parku Krajobrazowego Beskidu Małego. Nietoperze 3: 263-269.
105. Mysłajek R. W., Henel K., Nowak S. 2002. Nietoperze Chiroptera rezerwatu „Łęczok” koło Raciborza. Nietoperze 3: 271-276.

106. Mysłajek R. W., Nowak S., Kurek K. 2004. Fauna nietoperzy Kotliny Żywieckiej. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 60(3): 78-85.
107. Mysłajek R. W., Henel K., Kurek K., Urban R., Nowak S. 2005. Fauna nietoperzy Parku Krajobrazowego „Cysterskie Kompozycje Krajobrazowe Rud Wielkich”. *Scripta Rudensia* 14: 5-14.
108. Mysłajek R. W., Kurek K., Szura C., Nowak S., Orysiak P. 2007. Bats (Chiroptera) of the Silesian Beskid Mountains. *Fragmenta Faunistica* 50: 77-85.
109. Mysłajek R. W., Szura C. 2008. Bats of the Jaskinia Miecharska cave. *Zacisk*, numer specjalny: 13.
110. Mysłajek R. W., Szura C., Figura M. 2008a. Zimowe spisy nietoperzy w Beskidzie Śląskim w latach 2007-2008. *Nietoperze* 9: 121-131.
111. Mysłajek R. W., Nowak S., Kurek K. 2008b. Nietoperze Parku Krajobrazowego Beskidu Śląskiego. *Poradnik ochrony. Stowarzyszenie dla Natury „Wilk”, Twardorzeczka.*
112. Mysłajek R. W., Kurek K., Nowak S., Orysiak P. 2010. Nietoperze Chiroptera Żywieckiego Parku Krajobrazowego. *Nietoperze* 11: 31-43.
113. Mysłajek R. W., Figura M., Bogdał D., Kurek K., Nowak S. 2011. Wykorzystanie schronu „Waligóra” w Węgierskiej Górze przez nietoperze w ciągu roku. *Nietoperze* 12: 3-12.
114. Mysłajek R. W., Kurek K., Piksa K., Szura K., Nowak S. 2013. Czy specjalny obszar ochrony siedlisk Natura 2000 Beskid Mały (PLH240023) w wystarczający sposób chroni nietoperze? *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 69: 226-233.
115. Nejfeld P. 2001. Ścieżka przyrodniczo-dydaktyczna „Wzgórza Grojec”. *Starostwo Powiatowe w Żywcu, Żywiec.*
116. Nicholls B., Racey P. A. 2006. Contrasting home-range size and spatial partitioning in cryptic and sympatric pipistrelle bats. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 61: 131-142.

117. Niedźwiedz T. 2012. Climate. W: Lóczy D., Stankoviansky M., Kotarba A. (red.). Recent landform evolution. The Carpatho-Balkan-Dinaric region. Str. 19-29. Springer, Dordrecht.
118. Niermann I., Biedermann M., Bogdanowicz W., Brinkmann R., Le Bris Y., Ciechanowski M., Dietz C., Dietz I., Estók P., von Helversen O. v., Le Houédec A., Paksuz S., Petrov B. P., Özkan B., Piksa K., Rachwald A., Roué S. Y., Sachanowicz K., Schorcht W., Tereba A., Mayer F. 2007. Biogeography of the recently described *Myotis alcathoe* von Helversen and Heller, 2001. *Acta Chiropterologica* 9: 361-378.
119. Nowak R. M. 1994. Walker's bats of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
120. Nyholm E. S. 1965. Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *M. daubentonii* (Leisl.) (Chiroptera). *Annales Zoologici Fennici* 13: 77-123.
121. Parsons K. N., Jones G., Davidson-Watts I., Greenaway F. 2003a. Swarming of bats at underground sites in Britain – implications for conservation. *Biological Conservation* 111: 63-70.
122. Paszkiewicz R., Szkudlarek R., Węgiel A., Węgiel J., Węgiel W. 1998. Materiały do chiropterofauny Pienin – letnie stanowiska nietoperzy. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 6: 31-46.
123. Petrželková K., Downs N. C., Zupal J., Racey P. A. 2006. A comparison between emergence and return activity in pipistrelle bats *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*. *Acta Chiropterologica* 8: 381-390.
124. Piksa K. 2008. Swarming of *Myotis mystacinus* and other bat species at high elevation in the Tatra Mountains, southern Poland. *Acta Chiropterologica* 10: 69-79.
125. Piksa K. 2011. Nocek łydkowłosy *Myotis dasycneme* w polskiej części Karpat. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 67: 568-574.
126. Piksa K., Bogdanowicz W., Tereba A. 2011. Swarming of bats at different elevations in the Carpathian Mountains. *Acta Chiropterologica* 13: 113-122.

127. Piksa K., Gubała W. 2011. Fauna nietoperzy (Chiroptera) rojących się przy otworze jaskini Dymiąca Piwnica (Babiogórski Park Narodowy). *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 67: 128-136.
128. Piksa K., Nowak J., Żmichorski M., Bogdanowicz W. 2013. Nonlinear distribution pattern of hibernating bats in caves along an elevational gradient in Mountain (Carpathians, Southern Poland). *PLOS ONE* 8: e68066.
129. Piskorski M. 2007. Fauna nietoperzy Parku Krajobrazowego Lasy Janowskie. *Nietoperze* 7: 3-11.
130. Piskorski M. 2008. Fauna nietoperzy Lasów Sobiborskich. *Nietoperze* 9: 3-17.
131. Piskorski M., Urban M. 2003. Nietoperze Południoworoztoczańskiego Parku Krajobrazowego. *Nietoperze* 4: 21-25.
132. Piskorski M., Gwardjan M., Kowalski M., Wojtowicz B., Urban M., Bochen R. 2009. Fauna nietoperzy Parku Krajobrazowego Lasy Strzeleckie. *Nietoperze* 10: 15-22.
133. Postawa T., Gas A. 2003. Fauna nietoperzy Wigierskiego Parku Narodowego (Północno-wschodnia Polska). *Studia Chiropterologica* 3-4: 31-42.
134. Powell R. A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. W: Boitani L., Fuller T. K. (red.) *Research techniques in animal ecology*. Str. 65-110. Columbia University Press, New York.
135. Puchalski T., Prusinkiewicz Z. 1975. *Ekologiczne podstawy siedliskoznawstwa leśnego*. PWRiL, Warszawa.
136. Pulina M. (red.) 1997a. *Jaskinie Polskich Karpat Fliszowych. Tom 1. Jaskinie Pogórza Śląskiego, Beskidu Śląskiego, Kotliny Żywieckiej, Beskidu Żywieckiego*. Polskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk o Ziemi, Warszawa.
137. Pulina M. (red.) 1997b. *Jaskinie Polskich Karpat Fliszowych. Tom 2. Jaskinie Beskidu Małego, Beskidu Makowskiego, Pogórza Wiśnickiego, Beskidu Wyspowego, Gorców, Beskidu Sądeckiego, Pogórza Rożnowskiego, Pogórza Ciężkowickiego*. Polskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk o Ziemi, Warszawa.

138. Rachwald A., Boratyński P., Nowakowski W. K. 2001. Species composition and activity of bats flying over rivers in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriologica* 46: 235-242.
139. Richardson P. 2002. Bats. The Natural History Museum, London.
140. Rindle U., Zahn A. 1997. Untersuchungen zum Nahrungsspektrum der Kleinen Bartfledermaus (*Myotis mystacinus*). *Nyctalus* (NF) 6: 304-308.
141. Robinson M. F., Stebbings R. E. 1997. Home range and habitat use by the serotine bat, *Eptesicus serotinus*, in England. *Journal of Zoology* 243: 117-136.
142. Rożen A., Mysłajek R. W., Sobczyk Ł. 2013. Altitude versus vegetation as the factors influencing the diversity and abundance of earthworms and other soil macrofauna in montane habitat (Silesian Beskid Mts, Western Carpatians). *Polish Journal of Ecology* 61: 145-156.
143. Ruczyński I., Kalko E. K. V., Siemers B. M. 2007. The sensory basis of roost finding in a forest bat, *Nyctalus noctula*. *Journal of Experimental Biology* 210: 3607-3615.
144. Ruczyński I., Kalko E. K. V., Siemers B. M. 2009. Calls in the forest: a comparative approach to how bats find tree cavities. *Ethology* 115: 166-176.
145. Ruczyński I., Siemers B. M. 2011. Hibernation does not affect memory retention in bats. *Biology Letters* 7: 153-155.
146. Ruczyński I., Szarlik A., Siemers B.M. 2011. Conspicuous visual cues can help bats to find tree cavities. *Acta Chiropterologica* 13: 385-389.
147. Ruczyński I., Bartoń K. A. 2012. Modelling sensory limitation: the role of tree selection, memory and information transfer in bats' roost searching strategies. *PLOS ONE* 7: e44897.
148. Ruprecht A. L. 1983. Nietoperze (Chiroptera). W: Pucek Z., Ruczyński J. (red.) Atlas rozmieszczenia ssaków w Polsce. Str. 85-138. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
149. Sachanowicz K., Marzec M., Ciechanowski M., Rachwald A. 2001. Nietoperze Puszczy Romnickiej. *Nietoperze* 2: 109-115.

150. Sachanowicz K., Krasnodębski I. 2003. Skład gatunkowy i antropogeniczne kryjówki nietoperzy w Lasach Łukowskich. *Nietoperze* 4: 27-38.
151. Sachanowicz K., Ciechanowski M., Piksa K. 2006. Distribution patterns, species richness and status of bats in Poland. *Vespertilio* 9-10: 151-173.
152. Sachanowicz K., Wower A. 2008. Zimowe stwierdzenia karlika większego w województwie śląskim. *Przyroda Górnego Śląska* 54: 11-13.
153. Sachanowicz K., Mleczek T., Gottfried T., Ignaczak M., Piksa K., Piskorski M. 2012. Winter records of *Myotis alcaethoe* in southern Poland and comments on identification of the species during hibernation. *Acta Zoologica Cracoviensia* 55(1): 97-101.
154. Sachanowicz K., Wower A. 2013. Assemblage structure and use of anthropogenic roosts by bats in the Eastern Carpathians: Case study in the Bieszczady National Park (SE Poland). *Italian Journal of Zoology* 80: 139–148.
155. Senior P., Butlin R. K., Altringham J. D. 2005. Sex and segregation in temperate bats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 272: 2467-2473.
156. Shepherd U. L., Kelt D. A. 1999. Mammalian species richness and morphological complexity along elevation gradient in the arid south-west. *Journal of Biogeography* 26: 843-855.
157. Siemers B. M., Schnitzler H. U. 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature* 429: 657-661.
158. Slatkin M., Hudson R. R. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129: 555-562.
159. Smith P. G., Racey P. A. 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology* 275: 314-322.
160. Starkel L. (red.) 1999. *Geografia Polski. Środowisko przyrodnicze*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

161. Taake K. H. 1984. Strukturelle Unterschiede zwischen den Sommerhabitaten von Kleiner und Großer Bartfledermaus (*Myotis mystacinus* und *M. brandtii*) in Westfalen. *Nyctalus* (NF) 2: 16-32.
162. Taake K. H. 1992. Resource utilization of vespertilionid bats hunting over waters in forests. *Myotis* 30: 7-74.
163. Tamura K. 1992. Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases. *Molecular Biology and Evolution* 9: 678-687.
164. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-273.
165. Taylor R. J., O'Neill A. G. 1988. Summer activity patterns of insectivorous bats and their prey in Tasmania. *Australian Wildlife Research* 15: 533-539.
166. Teeling E. C., Springer M. S., Madsen O., Bates P., O'Brien S. J., Murphy W. J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580-584.
167. Thomas D. W., Fenton M. B., Barclay R. M. R. 1979. Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 129-136.
168. Tomaszczyk M. 2005. Zależność między kierunkami korytarzy jaskiń pseudokrasowych a spękaniem ciosowymi w NE części Beskidu Śląskiego (Karpaty zewnętrzne). *Przegląd Geologiczny* 53: 168-174.
169. Tuttle M. D., Stevenson D. E. 1982. Growth and survival of bats. W: *Ecology of bats*. Kunz T. H. (red.) Str. 105-150. Plenum Press, New York.
170. Unrug R., Bogacz K., Chrzastowski J., Radomski A., Ślaczka A., Węclawik S. 1969. Przewodnik geologiczny po zachodnich Karpatach fliszowych. Wydawnictwo Geologiczne, Warszawa.

171. Węgiel A., Szkudlarek R., Gottfried T. 2004. Skład gatunkowy, aktywność i struktura populacji nietoperzy odławianych latem przy otworach jaskiń w Beskidach. *Nietoperze* 5: 95-105.
172. Whitaker J. O. Jr. 1998. Life history and roost switching in six summer colonies of Eastern Pipistrelles in building. *Journal of Mammalogy* 79: 651-659.
173. Wilczek Z. 1995. Zespoły leśne Beskidu Śląskiego i zachodniej części Beskidu Żywieckiego na tle zbiorowisk leśnych Karpat Zachodnich. Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.
174. Wilczek Z. 2006. Fitosocjologiczne uwarunkowania ochrony przyrody Beskidu Śląskiego (Karpaty Zachodnie). Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.
175. Worthington-Wilmer J., Barrat E. M. 1996. A non-lethal methods of tissue sampling for genetic studies of chiropterans. *Bat Research News* 37: 1-3.
176. Zahn A. Dippel B. 1997. Male roosting habits and mating behaviour of *Myotis myotis*. *Journal of Zoology* 243: 659-674.
177. Zielinski W. J., Gellman S. T. 1998. Bat use of remnant old-growth redwood stands. *Conservation Biology* 13: 160-167.

9. DODATEK

9.1. Udział nocka wąsatka w zespołach nietoperzy w Polsce

Tabela 21. Procentowy udział nocka wąsatka wśród nietoperzy złowionych w sieci podczas badań w różnych miejscach Polski w latach 1997-2012.

Lp.	Udział nocka wąsatka w odłowach [%]	N odłowionych nietoperzy	Źródło
1	0	99	Ciechanowski i in. (2006a)
2	0	216	Ciechanowski (2003)
2	0	132	Ciechanowski (2002)
3	0	31	Jarzemowski i in. (1997)
4	0	133	Ciechanowski i in. (2008)
5	0	87	K. Kurek, dane niepublikowane
6	0	27	Sachanowicz i in. (2001)
7	0	139	Kmiecik i in. (2010)
8	0	146	Postawa i Gas (2003)
9	0	120	Ciechanowski i in. (2006b)
10	0	194	Ciechanowski i in. (2002)
11	0	31	Ciechanowski i Duriasz (2005)
12	0	?	Cichocki i Łupicki (2006)
13	0	289	Łochyński i Grzywiński (2009)
14	0	84	Kowalski i in. (2001)
15	0	452	Rachwald i in. (2001)
16	0	27	Łochyński (2001)
17	4,2	96	Hejduk i in. (2007)
18	1,7	231	Hejduk i in. (2004)
19	1,5	396	Lesiński i in. (2007)
20	1,5	400	Lesiński i in. (2006)
21	0,8	125	Sachanowicz i Krasnodębski (2003)
22	6,8	44	Dudek i in. (2001)
23	3,8	131	Ignaczak i in. (2001)
24	3,0	79	Hejduk i in. (2001)

c.d. na następnej stronie

Tabela 21. – dokończenie.

Lp.	Udział nocka wąsatka w odłowach [%]	N odłowionych nietoperzy	Źródło
25	6,4	62	Ignaczak (2003)
26	2,3	2711	Piksa i in. (2011)
27	1,5	65	Piskorski i Urban (2003)
28	0	116	Piskorski (2008)
29	0	214	Piskorski i in. (2009)
30	7,3	82	Piskorski (2007)
31	2,5	721	Mysłajek i in. (2002, 2005); R. W. Mysłajek i in., dane niepublikowane
32	18,7	91	R. W. Mysłajek in., dane niepublikowane
33	15,9	1795	Mysłajek i in. (2007); R. W. Mysłajek i K. Kurek, dane niepublikowane
34	21,6	306	Mysłajek i in. (2010)
35	17,9	526	Mysłajek i in. (2004); R. W. Mysłajek i K. Kurek, dane niepublikowane
36	8,1	365	Mysłajek i in. (2013)
37	13,8	290	Piksa i Gubała (2011)
38	59,3	3464	Piksa i in. (2011)
39	0,8	130	Paszkiwicz i in. (1998)
40	1,2	348	Bator i in. (2008)
41	2,2	899	Węgiel i in. (2004)
42	3,1	159	Sachanowicz i Wower (2013)

9.2. Charakterystyka osobników nocka wąsatka śledzonych radiotelemetrycznie

Tabela 22. Charakterystyka osobników nocka wąsatka śledzonych radiotelemetrycznie między majem a wrześniem w latach 2009-2011 na terenie Karpat Zachodnich.

Osobnik	Nr obrączki	Wiek	Długość przedramienia [mm]	Masa [g]	Miejsce odłowu	Okres śledzenia	Czas śledzenia [noce]	N uzyskanych lokalizacji
Samice								
F01 Rusłana	WOLF 0455	ad.	34,8	6,0	żerowisko	18.07.2009 – 27.07.2009	9	339
F02 Niania Ogg	WOLF 0106	ad.	33,5	7,5	żerowisko	25.08.2009 – 01.09.2009	7	338
F03 Papaya	WOLF 0140	ad.	35,1	5,0	żerowisko	27.07.2010 – 04.08.2010	5	346
F04 Renfri	WOLF 0436	ad.	35,1	6,0	żerowisko	29.07.2010 – 04.08.2010	5	385
F05 Beatka	WOLF 0812	ad.	35,4	5,0	żerowisko	21.08.2010 – 11.09.2010	9	323
F06 Morgana	WOLF 0814	juv.	34,8	4,5	żerowisko	22.08.2010	1	15
F07 Guinevere	WOLF 0132	ad.	34,2	6,5	jaskinie	07.09.2010 – 10.09.2010	4	167
F08 Visenna	WOLF 0587	ad.	35,1	7,0	żerowisko	10.07.2011 – 03.08.2011	7	164
F09 Lady Igraine	WOLF 0355	ad.	34,4	5,0	kolonia	20.07.2011 – 08.08.2011	13	241
F10 Robin	WOLF 1057	ad.	33,6	5,5	kolonia	20.07.2011 – 25.07.2011	4	127
F11 Abby	WOLF 1061	ad.	35,1	5,5	kolonia	20.07.2011 – 31.07.2011	10	346

c.d. na następnej stronie

Tabela 22. – ciąg dalszy.

Osobnik	Nr obrączki	Wiek	Długość przedramienia [mm]	Masa [g]	Miejsce odłowu	Okres śledzenia	Czas śledzenia [noce]	N uzyskanych lokalizacji
Samice – ciąg dalszy								
F12 Babunia Jagódka	WOLF 1076	ad.	35,1	5,0	żerowisko	11.08.2011 – 18.08.2011	7	162
F13 Helen	WOLF 1003	ad.	35,8	5,5	jaskinie	21.08.2011	1	6
F14 Milva	WOLF 1011	ad.	34,5	5,5	jaskinie	21.08.2011	1	5
F15 Essi	WOLF 1026	juv.	34,0	5,5	żerowisko	10.09.2011 – 25.09.2011	14	178
Samce								
M01 Gollum	WOLF 0800	ad.	34,3	5,0	jaskinie	03.08.2009 – 09.08.2009	6	24
M02 Sauron	WOLF 0101	ad.	34,2	5,0	żerowisko	17.08.2009 – 01.09.2009	13	593
M03 Geralt	WOLF 0103	ad.	34,5	5,0	żerowisko	23.08.2009 – 31.08.2009	8	359
M04 Rybak	WOLF 0354	ad.	32,6	4,5	żerowisko	26.05.2010 – 29.05.2010	4	124
M05 Wojtek	WOLF 0850	ad.	33,5	5,0	żerowisko	09.09.2010 – 15.09.2010	5	442
M06 Arthur Pendragon	WOLF 0570	ad.	34,7	5,5	żerowisko	23.06.2011 – 11.07.2011	11	244
M07 Merlin	WOLF 0600	ad.	34,1	5,0	żerowisko	23.06.2011 – 11.07.2011	14	216
M08 Bączek	WOLF 0594	ad.	35,3	5,0	żerowisko	13.07.2011 – 21.07.2011	7	223

c.d. na następnej stronie

Tabela 22. – dokończenie.

Osobnik	Nr obrączki	Wiek	Długość przedramienia [mm]	Masa [g]	Miejsce odłowu	Okres śledzenia	Czas śledzenia [noce]	N uzyskanych lokalizacji
Samce – ciąg dalszy								
M09 Wuko	WOLF 1064	ad.	35,1	5,0	jaskinie	02.08.2011– 08.08.2011	6	8
M10 Sznurówka	WOLF 1066	ad.	34,5	5,0	jaskinie	02.08.2011 – 10.08.2011	4	104
M11 Myszowór	WOLF1068	ad.	34,5	5,0	jaskinie	02.08.2011 – 10.08.2011	8	21
M12 Jaskier	WOLF 0416	ad.	34,9	5,5	jaskinie	02.08.2011	1	5
M13 Regis	WOLF 1074	ad.	33,3	5,0	żerowisko	11.08.2011 – 25.08.2011	11	285
M14 Stephen	WOLF 1002	ad.	34,7	4,5	żerowisko / rojenie	20.08.2011	1	13
M15 Kumak	WOLF 1024	ad.	32,3	5,0	żerowisko	10.09.2011 – 25.09.2011	9	356
M16 Strzygoń	WOLF 1015	ad.	33,4	5,5	żerowisko	10.09.2011 – 25.09.2011	11	205
M17 Stitch	WOLF 1028	ad.	34,0	6,0	żerowisko	21.09.2011 – 30.09.2011	8	410
M18 Ted Mosby	WOLF	juv.	33,1	5,0	żerowisko	21.09.2011 – 30.09.2011	8	537

9.3. Struktura środowiska w arealach nocków wąsatków śledzonych radiotelemetrycznie

Tabela 23. Powierzchniowy udział 4 typów środowisk w arealach osobniczych nocków wąsatków śledzonych radiotelemetrycznie oraz średni czas przebywania nietoperzy w trakcie nocy (średni czas aktywności) w tych środowiskach.

Osobnik	Nr obrączki	Lasy		Luźne zadrzewienia		Zabudowania		Tereny otwarte	
		udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]	udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]	udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]	udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]
Samice									
F01 Rusłana	WOLF 0455	0	–	28,0	402	6,9	26	65,1	366
F02 Niania Ogg	WOLF 0106	1,5	43	12,5	306	6,4	55	79,6	250
F03 Papaya	WOLF 0140	24,7	464	33,5	331	10,9	11	30,9	55
F04 Renfri	WOLF 0436	2,0	0	46,7	501	7,7	2	43,6	179
F05 Beatka	WOLF 0812	63,0	821	16,6	36	3,0	4	17,4	15
F08 Visenna	WOLF 0587	17,3	89	36,6	157	5,6	4	40,5	23
F09 Lady Igraine	WOLF 0355	16,1	22	25,9	279	5,5	20	52,5	157
F11 Abby	WOLF 1061	70,6	620	15,3	35	1,4	7	12,7	6
F12 Babunia Jagódka	WOLF 1076	6,6	22	25,4	204	4,0	5	64,0	144
F15 Essi	WOLF 1026	36,6	22	26,7	93	28,9	25	7,8	81

c.d. na następnej stronie

Tabela 23. – dokończenie.

Osobnik	Nr obrączki	Lasy		Luźne zadrzewienia		Zabudowania		Tereny otwarte	
		udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]	udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]	udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]	udział w areale [%]	średni czas aktywności [min]
Samce									
M02 Sauron	WOLF 0101	24,4	550	20,6	208	7,1	98	47,9	435
M03 Geralt	WOLF 0103	67,5	332	13,4	299	4,5	26	14,6	139
M05 Wojtek	WOLF 0850	1,2	11	15,4	113	2,2	11	81,2	663
M06 Arthur Pendragon	WOLF 0570	50,3	123	14,0	43	3,1	50	32,6	260
M07 Merlin	WOLF 0600	11,1	21	22,1	214	12,6	39	54,2	56
M08 Bączek	WOLF 0594	36,9	200	24,2	183	6,5	9	32,4	46
M13 Regis	WOLF 1074	23,5	95	39,9	374	8,1	27	28,5	176
M15 Kumak	WOLF 1024	50,7	646	22,9	53	4,3	4	22,1	8
M16 Strzygoń	WOLF 1015	4,5	4	41,7	75	4,9	6	48,8	84
M17 Stitch	WOLF 1028	16,1	27	36,6	319	7,4	21	41,9	182
M18 Ted Mosby	WOLF 1029	0	–	50,5	577	0,5	1	49,0	182

9.4. Informacje zwrotne z obrączkowania ncocków wąsatków

Tabela 24. Informacje zwrotne od ncocków wąsatków obrączkowanych w latach 2004-2012 na obszarze Karpat Zachodnich. Numeracja stanowisk (w kolumnie „miejsce”) zgodna z Ryciną 25 z Dodatku. W opisie miejsc zastosowano skrót J. – jaskinia.

Osobnik	Wiek	I złowienie		II złowienie		Odległość [km] (dni)
		data	miejsce	data	miejsce	
samice						
0063	ad.	14.07. 2005	Kotlina Żywiecka (stanowisko 1) żerowisko	05/06.05. 2009	Kotlina Żywiecka (stanowisko 6) żerowisko	2,1 (1390)
WOLF 0256	juv.	10/11.08. 2008	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	01/02.05. 2009	Beskid Śląski (J.Chłodna) wiosenne rojenie	0 (332)
WOLF 0132	ad.	28.02. 2010	Beskid Śląski (J.Chłodna) zimowanie	07/08.07. 2010	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	0 (131)
WOLF 0140	ad.	07/08.05. 2010	Kotlina Żywiecka (stanowisko 5) żerowisko	27/28.07. 2010	Kotlina Żywiecka (stanowisko 4) okolice kolonii	0,2 (81)
WOLF 0354	ad.	25.05. 2010	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	25.08. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	0 (821)
WOLF 0355	ad.	28.05. 2010	Kotlina Żywiecka (stanowisko 4) okolice kolonii	20.07. 2011	Kotlina Żywiecka (stanowisko 3) okolice kolonii	0,1 (418)
WOLF 0375	ad.	15/16.07. 2010	Kotlina Żywiecka (stanowisko 5) żerowisko	04/05.05. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	0,3 (658)
WOLF 0847	juv.	09.09. 2010	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	04/05.05. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	0 (603)
WOLF 0511	ad.	24/25.09. 2010	Beskid Śląski (J. Wiślańskie) rojenie	12.02. 2012	Beskid Śląski (J. Wiślańskie) zimowanie	0 (505)
WOLF 0543	ad.	28.11. 2010	Beskid ywiecki (J. Boracza) zimowanie	28.12. 2010	Beskid ywiecki (J. Boracza) zimowanie	0 (30)
WOLF 0585	ad.	10/11.07. 2011	Beskid Śląski (stanowisko 7) żerowisko	04.05. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 3) okolice kolonii	1,6 (298)

c.d. na następnej stronie

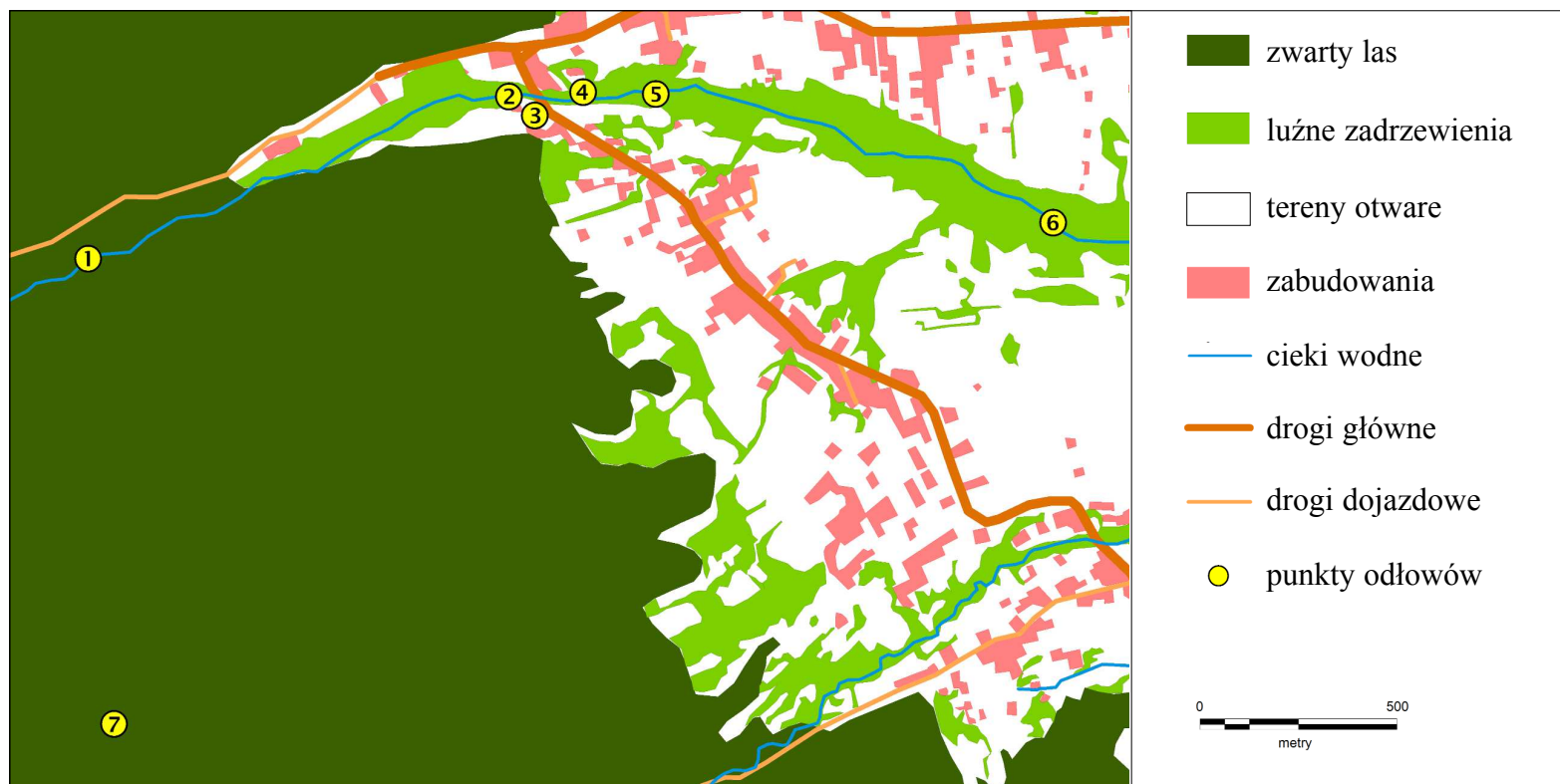
Tabela 24. – c.d.

Osobnik	Wiek	I złowienie		II złowienie		Odległość [km] (dni)
		data	miejsce	data	miejsce	
Samice – c.d.						
WOLF 1061	ad.	20.07. 2011	Kotlina Żywiecka (stanowisko 3) okolice kolonii	28/29.06. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	0,1 (343)
WOLF 1036	ad.	04/05.05. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 3) okolice kolonii	04/05.05. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	0,1 (0)
WOLF 1038	ad.	04/05.05. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 3) okolice kolonii	28/29.06. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	0,1 (54)
WOLF 1039	ad.	04/05.05. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 3) okolice kolonii	01/02.07. 2012	Kotlina Żywiecka (stanowisko 4) okolice kolonii	0,1 (58)
Samce						
0044	ad.	25.06. 2005	Kotlina Żywiecka (stanowisko 6) żerowisko	16.07. 2008	Kotlina Żywiecka (stanowisko 5) żerowisko	0,9 (1126)
0110	juv.	18.08. 2005	Kotlina Żywiecka (stanowisko 5) żerowisko	17.08. 2008	Kotlina Żywiecka (stanowisko 6) żerowisko	0,9 (1094)
0289	ad.	08.09. 2005	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	24/25.08. 2007	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	0 (716)
0312	ad.	20.09. 2005	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	20/21.08. 2008	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	0 (1065)
0340	ad.	11.08. 2006	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	07/08.09. 2010	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	0 (1486)
0532	juv.	27/28.08. 2006	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	16.02. 2009	Beskid Śląski (J.Chłodna) zimowanie	0 (902)
0735	ad.	15/16.07. 2007	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	01/02.05. 2009	Beskid Śląski (J.Chłodna) wiosenne rojenie	0 (655)

c.d. na następnej stronie

Tabela 24. – dokończenie.

Osobnik	Wiek	I złowienie		II złowienie		Odległość [km] (dni)
		data	miejsce	data	miejsce	
Samce – c.d.						
WOLF 0302	–	16.02. 2009.	Beskid Śląski (J.Chłodna) zimowanie	21.11. 2009.	Beskid Śląski (J.Chłodna) zimowanie	0 (279)
WOLF 0097	ad.	11/12.07. 2009.	Kotlina Żywiecka (stanowisko 5) żerowisko	28/29.06. 2012.	Kotlina Żywiecka (stanowisko 2) żerowisko	0,3 (1082)
WOLF 0108	–	21.11. 2009.	Beskid Śląski (J.Chłodna) zimowanie	28.12. 2009.	Beskid Śląski (J.Chłodna) zimowanie	0 (37)
WOLF 0113	ad.	22.11. 2009.	Beskid Żywiecki (J. Boracza) zimowanie	29.12. 2009.	Beskid ywiecki (J. Boracza) zimowanie	0 (37)
WOLF 0416	ad.	22/23.07. 2010.	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	02.08. 2011.	Beskid Śląski (J.Chłodna) rojenie	0 (375)
WOLF 0576	ad.	08.07. 2011.	Beskid Śląski (stanowisko 7) żerowisko	05/06.05. 2012.	Beskid Śląski (stanowisko 7) żerowisko	0 (301)
WOLF 0597	ad.	13/14.07. 2011.	Beskid Śląski (stanowisko 7) żerowisko	29/30.06. 2012.	Beskid Śląski (stanowisko 7) żerowisko	0 (351)



Ryc. 25. Miejsca odłowów w pobliżu wykrytych żerowisk nietoperzy, na których stwierdzano nocki wąsatki obrączkowane w latach 2004-2012. Numery stanowisk zgodnie z Tabelą 24 w Dodatku.