

## A HOLTFA ÉS EGYÉB ERDŐÖKOLÓGIAI TÉNYEZŐK JELENTŐSÉGE A DENEVÉREK SZÁMÁRA

Dobrosi Dénes

*Jász-Nagykun-Szolnok Megyei Kormányhivatal*

### Kivonat

2013-2015 között az Alföldön és a Börzsönyben a saját fejlesztésű ultrahangrögzítő és elemző módszerünk segítségével összesen 685 felmérési ponton 82870 db rögzített hangfájlból 23 denevérfajt sikerült beazonosítanunk. A felmérési pontokon az erdők egyszerű élőhelyi értékelését is elvégeztük, továbbá a holtfa mennyiségét is megbecsültük szemrevételezéssel. Az így kapott erdő természetességi mutatók és a denevérek aktivitása között igyekeztünk kapcsolatokat keresni. Homogenitás vizsgálattal kimutattuk, hogy a természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőségű denevér-fajcsoportok egyedeinek éjszakai aktivitása pozitív korrelációban van az élőhelyek ökológiai minőségével és a holtfa mennyiséggel.

*Kulcsszavak:* denevér, holtfa, élőhely, egyedsűrűség, ultrahang rögzítés, hangelemzés.

### IMPORTANCE OF DEAD WOOD AND OTHER FOREST HABITAT VARIABLES FOR THE BATS

#### Abstract

Between 2013 and 2015 we managed to identify 23 bat species from 82870 audio files recorded at 685 sites in the Alföld and Börzsöny (Hungary) by the ultrasound recording and analysing method we developed ourselves. We prepared a basic forest habitat assessment at each site and estimated the amount of the deadwood. We were aiming to find a connection between the naturalness of the study sites and the activity of the bats. Using a homogeneity examination, we found that the overnight activity of the significant groups of bat species was in positive correlation with the ecological quality of their habitat and the amount of deadwood.

*Keywords:* words: bat, deadwood, habitat, density, ultra sound recording, sound analysis.

## BEVEZETÉS

Az erdő a denevérek számára búvóhely és táplálkozó terület is egyben. A legtöbb hazai denevérfaj nappal faodvakban, fatörzsek repedéseiben és kéreg alatt pihen, sőt kölykeit is itt neveli fel. Vannak azonban olyan denevérfajok, amelyek elsősorban épületekben vagy



barlangokban tanyáznak, ám éjszaka ezek a fajok is felkeresik az erdőket, hiszen a leggazdagabb táplálékforrás, a legtöbb rovar itt található. Nyugodtan állíthatjuk, hogy a hazai denevérfajok nagyon kötődnek az erdőkhöz, legyen az sík-, domb- vagy hegyvidéki fekvésű. Minél természetesebb az erdő, általában annál bőségebb a rovarokból származó táplálékészlet a denevérek számára (Magura és mtsai 2000; Ódor 2014). Vizsgálataink célja az volt, hogy megtudjuk, milyen erdőkben fordulnak elő leggyakrabban a denevérek. Feltételeztük, hogy ahol sok a táplálék, ott nagyobb a denevérek aktivitása, egyedsűrűsége. Egyszerűsített hipotézisünk szerint az erdő természetességi mutatója és a denevérek aktivitása között szoros kapcsolat van. Tanulmányunk során ennek az állításnak a valóságát szeretnénk volna bizonyítani vagy elvetni.

## ANYAG ÉS MÓDSZER

### Az adatgyűjtés módszere

A terepi vizsgálatok révén egy olyan adatbázis felépítésére törekedtünk, amely különféle erdőkben, nagyszámú mintavételi ponton, a denevérek mozgásintenzitását, az egyes élőhelyek „hasznosításának” aktivitását mért adatokkal, reprezentatív módon jellemzi. A denevérek zavarásra érzékeny, éjszaka aktív állatok, ezért olyan mintavételi módszert kellett választanunk, amely nem befolyásolja az állatok viselkedését. Hálózással vagy egyéb módon történő élve befogás szóba sem jöhetett, mert ilyen módszer mellett az állatok könnyen megijednek, repülési útvonalait megváltoztatják, s így akár a kolóniák ideiglenes elköltözésével is számolni kellett volna. Mivel a denevérek röptükben parányi megszakításokkal, folyamatosan adnak ki ultrahangokat, ezért azt a módszert követtük, hogy ultrahang-detektorok segítségével mértük a denevérek aktivitását az erdők adott pontjain. Az ultrahang-detektorokat a bőregerek egyáltalán nem érzékelik, így a legkisebb zavarás nélkül tudtuk őket vizsgálni.

A denevérek mozgásintenzitásának mérésére és a fajhatározásra a saját fejlesztésű denevérdetektorainkat használtuk. A műszereket a fák ágaira akasztottuk fel 5-8 méter magasságba, úgy hogy azok az ott elrepülő denevérek hangját jól fel tudják venni. Egy mintavételi helyen 1, esetleg 2 éjszakán át működtettük az eszközöket, majd az akkumulátoraik töltésére beszedtük, s a következő alkalommal újabb helyeken raktuk ki. A saját fejlesztésű detektorainkat kezdetben folyamatosan 1db IBATS detektorral, később 1 db Pettersson D500x típusú denevérdetektorral is teszteltük.

Minden elrepülő denevér ultrahangokat bocsát ki, s ezeket a rezgéseket a detektoraink az erős hangokat adó fajok esetében akár már 20-50 méter távolságból érzékelik, a gyengébb jeleket kibocsátó fajok esetében a hatótávolság mintegy 10 méterre csökken. A detektorok a denevérek ultrahangját érzékelve, a hanghullámokat memóriakártyájukon hangfájlként rögzítették.

Egyszerre általában 10-20 db detektort helyeztünk ki egy mintahelyen, de esetenként 30 db dolgozott egyszerre. A detektorok azonos érzékenységre voltak állítva, így a denevérhangokat rögzítő hangfájlok száma mindig utalt az erdőben mozgó egyedek aktivitására, s ezzel összehasonlítható elemzésre is alkalmassá vált a módszer.

A detektorokat legfőképpen olyan helyekre raktuk ki, ahol jelentős esélye volt annak, hogy ott denevérek röpködjenek. Hosszú évek kutatási tapasztalatai alapján rájöttünk arra, hogy nagyon sűrű, zárt erdőállományokban a denevérek ritkán vadásznak. Táplálkozni szívesebben keresik fel az erdőn belül azokat a szabad légi folyosókat, ahol egyrészt a rovarok is előszeretettel rajzanak, továbbá ott könnyebb is őket elkapniuk a denevéreknek. Ilyen légcsatornák a patak völgyek ligetei, az erek, vízfolyások fölötti szabaddá váló légterek, a nyiladékok folyosói, a kidőlt vagy kivágott fák helyén kialakuló lécek, tisztások, a termőhelyi okból záródásihiányos erdőrészek és az erdőben kialakuló mocsarak, időszakos vízállások, dagonyák felnyíló foltjai. A denevérek ezeket a légifolyosókat az éjszaka folyamán rendszeresen használják, időről-időre ismételten meglátogatják, s ahol bő rovartáplálékot találnak, ott hosszabban elidőznek és ez által nagyobb egyedsűrűségben vannak jelen.

Az időnyújtásos ultrahang-detektor az egyes hangokat külön fájlokba menti. A detektor hangsávja 10-140 kHz, a hangrögzítés bitrátája 64 kHz, a műszer frekvenciaszűrőt nem használ. Egy rögzített hangfájl 826 ms időintervallumra jutó hangokat tartalmaz, ami ideális a különböző denevérfajok fajhatározására. A különböző denevérfajok elkülönítésére a szintén saját fejlesztésű számítógépes programot használtuk. A fajhatározásnál a legfőbb paraméterek a hanggörbe formája, maximális és minimális frekvenciaértéke, az aktív hangtartomány hossza és a hangimpulzus legerősebb jelének frekvenciaértéke, de ezeken túl több egyéb faj specifikus jellemzőket is vizsgálunk a fajhatározás során. A fajcsoportokra jellemző határozóbélyegeket szakirodalmakból vettük át (Ahlén 1981, Ahlén & Baagoe 1999, Barataud 2015, Dietz & Kiefer 2014, Fenton & Bell 1981, Griffin et al. 1960, Jones 1999, Obrist et al. 2004, Russo & Jones 2002, Vaughan et al. 1997, Waters & Jones 1995), illetve részben saját gyűjtésekre és megfigyelésekre alapoztuk. Az egyes paramétereket a számítógépes programunk olvassa be és a változók segítségével egyezőségi valószínűség lévén azonosítja be a hangokat fajra, fajcsoportra vagy nemzetségre. Ahol az egyezési valószínűség 70% alatti volt, ott a beazonosítást a hanggörbe ránézéses vizsgálatával pontosítottuk. Ismert tény, hogy nem minden hang esetében lehet teljes bizonyossággal a denevérfajt meghatározni (Csósz & Szodoray 2009, Szőke & Estók 2013, Zsebők 2003). Egyes fajpárokon vagy fajcsoportokon belül a fajok elkülönítése többnyire csak a tipikus hangok esetében lehetséges (Entwistle et al. 1996, Estók & Görföl 2009, Jensen & Miller 1999, Jones 1995, 1996, Kalko & Schnitzler 1989, Zsebők et al. 2012). Ez pedig a gyűjtött hanganyag erőteljes szelektálását okozta volna, ezért a hangokat a biztosabb beazonosítás érdekében a néhány fajból álló fajcsoportokba soroltuk be. Jelen tanulmány esetében a hanganyag teljes kiértékelése, az adatbázis feltöltése a *Myotis*, a *Barbastella*, a *Plecotus*, a *Pipistrellus* és az általunk „légivadász”-nak nevezett fajcsoport elkülönítése révén jött létre. Az adatfeldolgozást a fajcsoportok adatainak statisztikai elemzésével végeztük el, a teljes hanganyag faji szinten



történő beazonosítására ezért nem volt szükség. Az egyes fajcsoportok jellemzését a következő alfejezetben részletezzük.

A denevérek röptükben folyamatosan tájékozódó ultrahang impulzusokat bocsájtanak ki, de időközben ettől eltérő, úgynevezett „szociális hangokat” is hallatnak. A szociális hangok nem hasonlítanak a tájékozódó hangimpulzusokhoz, s habár ezek is faj specifikusak, ezeket a kommunikációs hangokat nem vettük be az adatbázisba. A szociális hangok között, illetve közvetlen előtte vagy utána szinte kivétel nélkül mindig tájékozódó ultrahangokat is kiáltanak az állatok, ezért nem láttuk célszerűnek a szociális hangokat külön értékelni és számba venni.

Helyenként a keskeny erdei nyiladékokra és vízfelületekre mozgásérzékelővel kombinált automatikus kioldású fényképezőgépeket helyeztünk ki. A repülő denevérekről készített képek jelentős része fajhatározásra is alkalmas volt, s olyan fajok esetében, ahol a hang alapján történő faj szintű határozás nem volt biztos, ott ez a módszer a faj kérdésének tisztázásra adott lehetőséget.

### Az adatgyűjtés helye és ideje

A denevérek hangjait 3 éven keresztül (2013-2015 között), kora tavasztól késő őszig a denevérek aktív időszakában gyűjtöttük. A denevérfajok többsége fagyponthoz feletti éjszakákon már akár március elején elhagyja telelőhelyét, kijár táplálkozni, s elindul a nyári tanyahelye felé, vagyis megkezd a vonulását. Általában április közepén népesülnek be a nyári kolóniákkal a területek, az ezt megelőző időszakban gyűjtött adatokat nem tekinthetjük reprezentatívnak, ezért tanulmányunkban ezeket a kora tavaszi adatsorokat nem szerepeltettük. Az őszi vándorlás augusztus 20-a után kezd intenzívvé válni, ezért a síkvidéki területeken ezt követően gyűjtött adatsorokat szintén kivettük az adatbázisból. A denevérfajok többsége szeptember végén már telelőhelyein van, s hűvösebb éjszakákon egyes fajok egyedei akár ki sem repülnek táplálkozni, ezért a hegyvidéki területeken a szeptember 19-ét követő adatsorokat szintén kihagytuk a feldolgozásból. Megfigyeltük, hogy olyan éjszakákon, amikor több órán át tartó csapadék esik, erős szél fúj, vagy hidegfront miatt hirtelen lehűlés tapasztalható, a denevérek aktivitása visszaesik, akár annyira is, hogy egész este ki sem repülnek pihenőhelyeikről. Az ilyen szélsőségesnek mondható éjszakákon mért adatokat nem tekintettük reprezentatívnak, ezeket szintén nem szerepeltettük az adatbázisban.

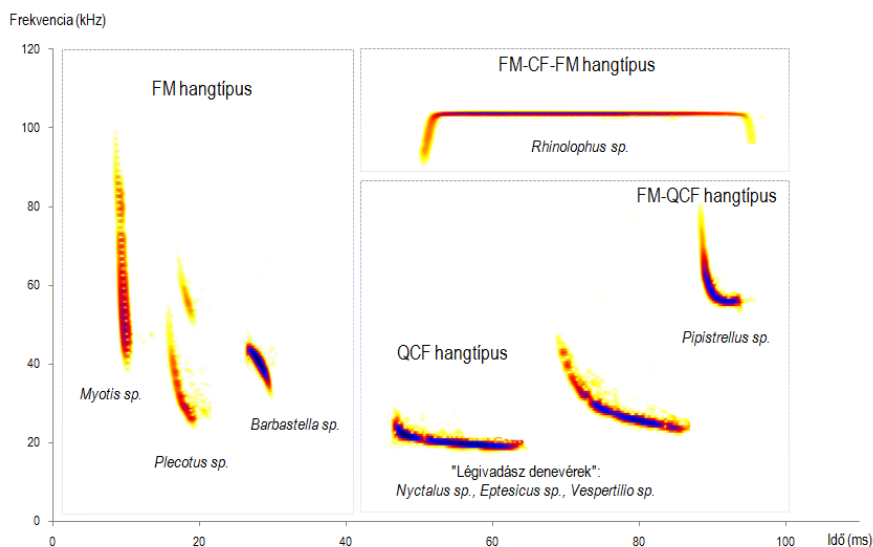
A vizsgálatokba alföldi és a hegyvidéki területeket egyaránt bevontunk. Kistájakba sorolva a következő helyeken kutattunk: Kis-Sárrét, Körösmenti-sík, Jászság, Hatvani-sík, Solti-sík, Kiskunsági-homokhát, Pilis-Alpári-homokhát, Dél-Tisza-völgy, Csepeli-sík, Dél-Nyírség, Szatmári-sík, Északkelet-Nyírség, Közép-Nyírség, Délkelet-Nyírség, Alsó-Ipoly-völgy, Központi-Börzsöny, Börzsönyi-peremhegység, Börzsönyi kismedencék, Nógrádi-medence, Visegrádi-Dunakanyar, Kosdi-dombság.

Összesen 685 mintavételi helyszín adatai szerepelnek az adatbázisban. A síkvidéki területeken főleg ártéri erdőket (hazai nyárasokat és fűzligeteket), homoki kocsányos tölgye-

seket, a hegyvidéken leggyakrabban bükkösöket, kocsánytalan tölgyeseket, patakparti ége-  
reseket és füzeseket vizsgáltunk. Elsősorban a viszonylag jó ökológiai állapotú erdei élőhe-  
lyeket igyekeztünk felkeresni, de a mintavételbe bevontuk a különböző vágásterületeket, a  
fiatalosokat és a rontott erdőket, továbbá az őshonos és az idegenhonos fajokból álló er-  
dőket is, hogy egyaránt képet kapjunk a jó és a kevésbé jónak ítélt élőhelyek denevérláto-  
gatottságáról.

### A denevérek fajcsoportokba sorolása

A denevérek által kibocsátott ultrahangok faji szinten történő beazonosítása a jelenlegi  
ismereteink mellett nem minden esetben lehetséges (Szőke & Estók 2012). Vannak olyan  
fajok, melyek ultrahang impulzusai igen hasonlóak. Ráadásul az egyes fajok sem azonos  
formájú hangokat produkálnak, más a hangja az egyednek, ha nyitott területen repül, s más,  
ha akadályokkal nehezített sűrűben. Megváltoztatja a hangját akkor is, ha több denevér egy  
légtérben vadászik, különösen akkor, amikor fajtársaival találkozik. Az egyes fajok határo-  
zásának bizonytalansága miatt éppen ezért tanulmányunkban olyan fajcsoportokat hoztunk  
létre, amelyekbe történő besorolás már megfelelő biztonsággal elvégezhető. Ezen fajcso-  
portok között a különbség már jelentős mértékű, melyeket az alábbiakban mutatunk be.



1. ábra: A denevérek fajcsoportokba sorolása az ultrahang típusok elkülönítésével, spektrogram ábrázolással (csak a vizsgálataink során detektált fajcsoportok szerepelnek az ábrán).

Figure 1: Classification of species group based on their ultra sound (only the species groups recorded during our study are included).

A denevérek által kibocsátott ultrahangjeleket több típusba sorolhatjuk (Vaughan et al. 1997; Dietz & Kiefer 2014).

A denevérek ultrahangjuk frekvenciáját hirtelen képesek változtatni úgy, hogy közben a jel folytonos. Ezt modulációnak nevezzük. Olyan hang, ahol a frekvenciaváltozás időben egyenletes és nincs állandó frekvencián kitartott szakasz, azt frekvenciamodulált, FM (frequency modulated) hangtípusnak nevezzük. Az FM hangtípus esetén a frekvencia rövid időn belül, magas értékről alacsonyra zuhan (lásd 1. ábra bal oldali szektor).

#### a) *FM típusba tartozó denevércsoportok*

##### *Myotis* csoport:

Az induló hang magas frekvenciájú, minimum 56 kHz. A gyorsan modulált hang végső frekvenciája 49 kHz alatt van, a maximum és a minimum hangok között több mint 30 kHz különbség mutatkozik.

##### *Plecotus* csoport:

Az induló hang 56 kHz alatti, a moduláció pedig nem olyan gyors, mint a *Myotis* csoportnál, ezért a spektogram görbe nem oly meredek, mint amilyen a *Myotis* fajoknál. A befejező, legalacsonyabb frekvencia lehet akár 17 kHz mélyen is. A hang maximuma és minimuma között több mint 20 kHz érték szerepel. A frekvenciamoduláció a jel végére gyengül, ezért a görbe kissé ellaposodik. A *Plecotus* fajok egyedei nagyon gyakran, mint ahogyan ez az 1. ábrán is látható, a jel lecsengése előtt „másik szólamban” egy maga-sabb frekvenciájú, általában kisebb hangerejű, szintén frekvenciamodulált hangot is adnak.

##### *Barbastella* csoport:

Viszonylag szűk frekvenciatartomány jellemzi egy-egy impulzusát. Gyakran a cirrentéseit kis szünetekkel ismételve, hol alacsonyabb, hol magasabb frekvencián felváltva variálja, ettől lesz olyan jellegzetes „talicskakerék nyikorgó” hangja. Egyetlen hangimpulzusának frekvenciatartománya 20 kHz-en belül van. A frekvenciamoduláció a jel végére gyakran felgyorsul, ezért ilyenkor a görbe picit púposodik.

#### b) *FM-CF-FM típusba tartozó denevércsoport*

##### *Rhinolophus* csoport:

Az 1. ábra jobb felső szektorában elhelyezkedő FM-CF-FM hangtípusra jellemző, hogy a denevér viszonylag hosszú ideig állandó frekvencián (constant frequency = CF) tartja a jelet, melyet egyébként szabályos időközönként megismétel. Ez a konstans frekvencia magas, minden hazai faj esetében 75 kHz fölött van. Az állandó frekvenciájú tartomány előtt és

után is egy rövid ideig tartó frekvenciaváltás a jellemző. Ez a frekvenciamoduláció a konstans jel előtt frekvenciaemelkedést, a jel végén pedig frekvenciacsökkenést mutat, a hang erőssége általában kisebb, mint az állandó frekvenciájú hangszakaszé. A hangformák változása révén, a rövidítéseket használva, ezt FM-CF-FM jeltypusnak nevezzük.

### c) QCF és FM-QCF típusba tartozó denevércsoportok

Az 1. ábra harmadik, jobb alsó szektorában két hangtípust láthatunk, melyek között tulajdonképpen nincs átmenet, a középső hang akár az egyik, akár a másik hangtípusba besorolható. Határozás szempontjából nincs lényege annak, hogy az átmeneti formát a kettő közül melyik hangtípusba soroljuk. Az alsó, vagyis az alacsonyabb frekvenciájú hangok majdnem állandó frekvencián szól (quasi constant-frequency), ezért ezt a hangformát QCF hangtípusnak nevezzük. A felső hangok hirtelen modulációval indulnak, majd kvázi konstans hangszakaszban végződnek (frequency modulated – quasi constant-frequency). A felső hangtípus jele FM-QCF.

#### Légivadász csoport:

A kvázi konstans frekvencia (QCF) és a frekvenciamodulált hanggal induló, majd kvázi konstans frekvenciával befejeződő (FM-QCF) hangtípus egyaránt jellemző rájuk. A legalsó frekvenciaérték mindig 30 kHz alatt van. A hangimpulzusok általában hosszúak, 5-25 ms ideig tartanak, csak a felfedezett prédához közeledve kezdi el rövidíteni és sűríteni a jeleket a denevér. A „Légivadász” fajcsoportba a *Vespertilio murinus* továbbá a *Nyctalus* és *Eptesicus* fajok tartoznak.

#### Pipistrellus csoport:

Frekvenciamodulált hanggal induló, majd kvázi konstans frekvenciával befejeződő (FM-QCF) hangtípus a jellemző rájuk. Előfordul időnként náluk a szimplán QCF hangtípus is. A legalsó frekvenciaérték mindig 30 kHz fölött van. A hangimpulzus közepesen hosszú, általában 3-9 ms között van, de nyílt légtérben elérheti akár a 14 ms-ot is.

## AZ ADATOK FELVÉTELE ÉS KIÉRTÉKELÉSE

Minden mintavételi ponton a közvetlen környezet, vagyis 100 m sugarú körön belül az erdők élőhelyi értékelését is elvégeztük. Vizuális becslés alapján minőségi osztályokba soroltuk az erdőállományt a faállomány átlagkora, az elegyesség, az odvak és egyéb denevérbúvóhelyek megléte és a holtfa mennyisége alapján. Az egyes osztályok az ökológiai minőség javulásával emelkedő pontszámokat kaptak.

2. táblázat: Az erdők élőhelyi értékeire adott pontszámok.  
Table 2: Calculation of habitat naturalness values

<b>DENEVÉRBÚVÓHELYEK SZÁMA</b> (odvak, hasadékok, kéregüregek)	0	1-5	6-20	21-50	50 <	db/ha
	1	2	3	4	5	pont

<b>HOLTFA JELENLÉTE</b> (min. 10 cm mellmagassági átmérőjű álló vagy fekvő holtfa, ill. olyan fa, mely legalább 3 m hosszú, 10 cm-nél vastagabb elhalt ággal rendelkezik)	0	1-5	6-20	21-50	50 <	db/ha
	1	2	3	4	5	pont

<b>FAÁLLOMÁNY ELEGYESSÉGE</b> (őshonos fafajok száma)	0	1-2	3-5	6-8	8 <	db
	1	2	3	4	5	pont

<b>FAÁLLOMÁNY KORA</b> (mértékadó állományrész átlagkora)	kemény lomb	0-25	26-50	51-80	81-110	110 <	év
	lágy lomb	0-20	21-40	41-70	71-90	90 <	
		1	2	3	4	5	pont

Plusz 1-1 pontot adtunk az alábbi esetekben:

- természetközeli cserjés erdőszegély,
- természetes cserjeszint állományban,
- böhöncök, öreg tanúfák az erdőben,
- változatos és természetközeli korosztályviszonyok az erdőben,
- természetes lécek, helyenként ligetesedő foltok.

A pontokat összegezve és elosztva 5-tel kaptuk meg az élőhely átlagos pontszámát. A végső átlag pontszám alapján legvégül a következő élőhelyi minősítést adtuk az erdőnek:

3. táblázat: Az erdők élőhelyi minősítésének kategóriái.  
Table 3: Categories of habitat assessment

<b>Élőhelyi minősítés</b>	<b>Végső átlagos pontszám</b>
Kevésbé jó élőhely	0,8-2
Átlagos élőhely	2,2-3
Jó élőhely	3,2-5



A 685 mintavételi helyen az élőhelyi minősítések az alábbiak szerint alakultak:

4. táblázat: A mintavételi helyek élőhelyi minőség szerinti eloszlása.  
Table 4: Distribution of habitat naturalness classes

Élőhelyi minősítés	Mintavételi helyek száma (db)
Kevésbé jó élőhely	102
Átlagos élőhely	251
Jó élőhely	332

Ezek az arányok természetesen nem az erdők általános élőhelyi jószágát tükrözik, hiszen az, hogy a jó élőhelyek számaránya ilyen magas, csak azt mutatja, hogy a felmérés során igyekeztünk minél több természetvédelmi szempontból értékes erdőt felmérni, s ezért a detektorok nagyobb arányban kerültek a jobb erdőkre, mint a rosszabbakra.

A holtfa tekintetében is osztályoztuk az erdőket a felméréskor adott pontszámoknak megfelelően.

5. táblázat: A holtfa mennyiség szerinti mintavételi eloszlás.  
Table 5: Proportion of the deadwood.

Holtfa minősítés	Pontszám	Mintavételi helyek száma (db)
Kevés holtfa	1–2	144
Átlagos mennyiség	3	229
Sok holtfa	4–5	312

A sok holtfával rendelkező erdők magasabb aránya itt is csak annyit jelent, hogy a felmérés során igyekeztünk minél több természetvédelmi szempontból értékes erdőt felmérni, s ezért a detektorok nagyobb arányban kerültek a több holtfával rendelkező erdőkre.

Definíciónk szerint „sok holtfával” rendelkezik az erdő, ha a 10 cm-nél vastagabb fekvő és álló holtfa, továbbá a 3 m-nél hosszabb és 10 cm-nél vastagabb elhalt ágakkal rendelkező fák összes mennyisége meghaladja a 20 db/ha értéket. Ezt az értéket a középkorú és idős erdők könnyen eléri, ha a nevelővágásokat, az egyéb termeléseket és az egészségügyi termeléseket legalább 2 tíz éves erdőtervi ciklusig mellőzzük. A 2-5 évtizednyi pihentetés után kialakult holtfa mennyiség már kedvezőnek mondható (Bölöni & Ódor 2014), s ezt az állapotot a természetvédelmi rendeltetésű erdők többségében szükséges volna elérni.

A denevérek aktivitását minden megfigyelési pontra meghatároztuk összes denevérről illetve minden denevércsoportra külön-külön. Az aktivitás mérőszáma a hangfájlok darabszáma volt. Az egyes területeken előforduló denevérfajok összetétele alapján 4 külön területi egységet hoztunk létre, melyek az alábbiak:

- I. Börzsöny: Központi-Börzsöny, Börzsönyi-peremhegység, Börzsönyi kismencedék, Nógrádi-medence, Visegrádi-Dunakanyar, Kosdi-dombság, Alsó-Ipoly-völgy



- II. Kiskunság: Solti-sík, Kiskunsági-homokhát, Pilis-Alpári-homokhát, Dél-Tisza-völgy, Csepeli-sík
- III. Nagykunság: Jászság, Hatvani-sík, Dél-Nyírség, Szatmári-sík, Északkelet-Nyírség, Közép-Nyírség, Délkelet-Nyírség
- IV. Körösök vidéke: Kis-Sárrét, Körösmenti-sík

Az aktivitási mérőszámokat 3 gyakorisági kategóriába soroltuk, úgymint sok, átlagos vagy kevés denevér. Minden területi egységre külön kellett meghatározni a gyakorisági kategóriákhoz tartozó egyedsűrűség értékhatárokat, hiszen területenként egyes denevérfajoknak vagy akár denevércsoportoknak is jelentősen más volt a populáció nagysága. A kategóriák értékhatárait úgy határoztuk meg, hogy egy adott területegységen belül lehetőleg közel azonos mintaszámmal szerepeljen mindhárom gyakorisági kategória. Ez azért volt fontos, hogy a kontingenciavizsgálat feltételei teljesülhessenek. A statisztikai próbához a területegységek gyakorisági kategória értékeit összevontuk, s a tesztet a teljes adatbázisra végeztük el.

Annak megállapítására, hogy az erdők élőhelyi minősítése szerint a denevérek várható gyakorisági értékei és a valós eloszlása között van-e szignifikáns eltérés, a függetlenségvizsgálatot khi-négyzet próbával vizsgáltuk. Az elemzéshez 3x3-as kontingenciatáblát állítottunk fel, ahol az egyik változó a denevérek gyakorisági kategóriája, a másik változó pedig az élőhelyet minősítő osztályozás volt. A maximálisan méltányolható első fajta hibát 1%-ban állapítottuk meg. A nullhipotézis szerint a két vizsgált változó független egymástól. A Szabadsági fok:  $DF = (a \text{ sorok száma} - 1) \text{ szorozva } (az \text{ oszlopok száma} - 1) = 4$ . A kritikus érték: 13,28.

## EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

### Denevérfaunisztikai eredmények

A 685 mintavételi ponton összesen 82 870 denevérhangoztartalmozó hangfájlt azonosítottunk. Ez annyit tesz, hogy egy éjszaka alatt átlagban 121 db értékelhető hangfájlt rögzítettek a műszerek.

A fotóeljárással kiegészített hangelemző fajhatározással összesen 23 denevérfaj sikert a területen kimutatnunk. A 23 denevérfajból 5 fokozottan védett, 8 faj pedig közösségi jelentőségű. A *Rhinolophus hipposideros* és a *Myotis alcathoe* csak hegyvidéken fordult elő, de minden más faj az Alföldről is előkerült. Az egyes fajok beazonosítása az általunk kifejlesztett ultrahangdetektorral és a hozzá csatolt számítógépes elemző programmal történt. A *Vespertilio* és a *Pipistrellus* nemzetségekhez tartozó fajok kivételével minden denevérfajról sikerült fajhatározásra alkalmas röpképet is készítenünk.

6. táblázat: A vizsgálat során megfigyelt denevérfajok.  
Table 6: Bat species recorded during the study.

Faj tudományos neve	Magyar név	Országos védeltségi szint	Európai Unió besorolás
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> (Schreber, 1774)	nagy patkósorrú denevér	fokozottan védett	közösségi jelentőségű
<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein, 1800)	kis patkósorrú denevér	védett	közösségi jelentőségű
<i>Barbastella barbastellus</i> (Schreber, 1774)	pisze denevér	fokozottan védett	közösségi jelentőségű
<i>Eptesicus serotinus</i> (Schreber, 1774)	kései denevér	védett	
<i>Myotis alcaethoe</i> (von Helversen & Heller, 2001)	nimfa denevér	védett	
<i>Myotis bechsteinii</i> (Kuhl, 1817)	nagyfülű denevér	fokozottan védett	közösségi jelentőségű
<i>Myotis blythii</i> (Tomes, 1857)	hegyesorrú denevér	védett	közösségi jelentőségű
<i>Myotis brandtii</i> (Eversmann, 1845)	Brandt-denevér	védett	
<i>Myotis dasycneme</i> (Boie, 1825)	tavi denevér	fokozottan védett	közösségi jelentőségű
<i>Myotis daubentonii</i> (Kuhl, 1817)	vízi denevér	védett	
<i>Myotis emarginatus</i> (Geoffroy, 1806)	csonkafülű denevér	fokozottan védett	közösségi jelentőségű
<i>Myotis myotis</i> (Borkhausen, 1797)	közönséges denevér	védett	közösségi jelentőségű
<i>Myotis mystacinus</i> (Kuhl, 1817)	bajuszos denevér	védett	
<i>Myotis nattereri</i> (Kuhl, 1817)	horgasszörű denevér	védett	
<i>Nyctalus leisleri</i> (Kuhl, 1817)	szőröskarú denevér	védett	
<i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774)	korai denevér	védett	
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (Kuhl, 1817)	fehérszélű denevér	védett	
<i>Pipistrellus nathusii</i> (Keyserling & Blasius, 1839)	durvavitorlájú denevér	védett	
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> (Schreber, 1774)	törpe denevér	védett	
<i>Pipistrellus pygmaeus</i> (Leach, 1825)	szoprán törpedenevér	védett	
<i>Plecotus auritus</i> (Linnaeus, 1758)	barna hosszúfülű denevér	védett	
<i>Plecotus austriacus</i> (Fischer, 1829)	szürke hosszúfülű denevér	védett	
<i>Vespertilio murinus</i> (Linnaeus, 1758)	fehértorkú denevér	védett	

## A denevérek aktivitása és az erdők kapcsolata

Első hipotézisünk szerint az erdő több élőhelyi tényezőtől adódó természetességi mutatója és a denevérek aktivitása között szoros kapcsolat van. Második felállított hipotézisünk pedig az, hogy a holtfa mennyisége már önmagában is összefüggésben van a denevérek egyedsűrűségével, aktivitásával.

### a) Az erdő természetességi mutatója szerinti vizsgálat

A statisztikai próbát először az összes denevérré, majd külön-külön az egyes fajcsoportokra is elvégeztük. A *Rhinolophus*-csoportra külön nem végeztük el a próbát, mert ennél a csoportnál olyan kicsi volt az elemszám, hogy rá a statisztikai próba nem volt alkalmazható. A 7. táblázatban a számok a mért gyakorisági értékeket, a zárójelben lévő számok pedig a várható gyakorisági értékeket mutatják.

7a. táblázat: Az összes denevér gyakorisági eloszlása az élőhelyi minőség függvényében.

DENEVÉR ↓		ÉLŐHELY		
		jó	átlagos	gyenge
SZUM	sok	132 (107)	73 (81)	16 (33)
	átlagos	108 (109)	79 (82)	38 (34)
	kevés	92 (116)	99 (88)	48 (36)

$$\chi^2 : \quad \text{kritikus érték:}$$

$$26,74 \quad > \quad 13,28$$

**van szignifikáns eltérés**

7b. táblázat: A „légivadász denevérek” gyakorisági eloszlása az élőhelyi minőség függvényében.

DENEVÉR ↓		ÉLŐHELY		
		jó	átlagos	gyenge
légiv.	sok	109 (103)	82 (78)	22 (32)
	átlagos	107 (108)	75 (82)	41 (33)
	kevés	116 (121)	94 (91)	39 (37)

$$\chi^2 : \quad \text{kritikus érték:}$$

$$6,26 \quad < \quad 13,28$$

**nincs szignifikáns eltérés**

7c. táblázat: A *Barbastella* csoport gyakorisági eloszlása az élőhelyi minőség függvényében.

DENEVÉR ↓		ÉLŐHELY		
		jó	átlagos	gyenge
BARB	sok	138 (99)	56 (75)	11 (31)
	átlagos	77 (86)	66 (65)	34 (26)
	kevés	117 (147)	129 (111)	57 (45)

$$\chi^2 : \quad \text{kritikus érték:}$$

$$47,63 \quad > \quad 13,28$$

**van szignifikáns eltérés**

 7d. táblázat: A *Myotis* csoport gyakorisági eloszlása az élőhelyi minőség függvényében.

DENEVÉR ↓		ÉLŐHELY		
		jó	átlagos	gyenge
MYO	sok	138 (107)	72 (81)	10 (33)
	átlagos	97 (107)	87 (81)	36 (33)
	kevés	97 (119)	92 (90)	56 (36)

$$\chi^2 : \quad \text{kritikus érték:}$$

$$42.14 \quad > \quad 13,28$$

**van szignifikáns eltérés**

 7e. táblázat: A *Pipistrellus* csoport gyakorisági eloszlása az élőhelyi minőség függvényében.

DENEVÉR ↓		ÉLŐHELY		
		jó	átlagos	gyenge
PIP	sok	131 (108)	71 (81)	20 (33)
	átlagos	105 (108)	86 (81)	31 (33)
	kevés	96 (117)	94 (88)	51 (36)

$$\chi^2 : \quad \text{kritikus érték:}$$

$$22,46 \quad > \quad 13,28$$

**van szignifikáns eltérés**

7f. táblázat: A *Plecotus* csoport gyakorisági eloszlása az élőhelyi minőség függvényében.

DENEVÉR ↓		ÉLŐHELY		
		jó	átlagos	gyenge
PLE	sok	137 (104)	61 (79)	17 (32)
	átlagos	91 (110)	97 (83)	38 (34)
	kevés	104 (118)	93 (89)	47 (36)

$$\chi^2 : \quad \text{kritikus érték:}$$

$$32,5 \quad > \quad 13,28$$

**van szignifikáns eltérés**

b) *A holtfa mennyisége szerinti vizsgálat*

A statisztikai próbát itt is először az összes denevérre, majd külön-külön az egyes fajcsoportokra is elvégeztük. A 8. táblázatban a számok a mért gyakorisági értékeket, a zárójelben lévő számok pedig a várható gyakorisági értékeket mutatják.

8a. táblázat: Az összes denevér gyakorisági eloszlása a holtfa mennyiségének függvényében.

DENEVÉR ↓		HOLTFA		
		sok	átlagos	kevés
SZUM	sok	123 (101)	67 (74)	31 (46)
	átlagos	102 (102)	77 (75)	46 (47)
	kevés	87 (109)	85 (80)	67 (50)

$$\chi^2 : \quad \text{kritikus érték:}$$

$$21,13 \quad > \quad 13,28$$

**van szignifikáns eltérés**

8b. táblázat: A „légvadász denevérek” gyakorisági eloszlása a holtfa mennyiségének függvényében.

DENEVÉR ↓		HOLTFA		
		sok	átlagos	kevés
légi	sok	96 (97)	77 (71)	40 (45)
	átlagos	110 (102)	67 (75)	46 (47)
	kevés	106 (113)	85 (83)	58 (52)

$\chi^2$  :    kritikus érték:  
 3,6    <    13,28  
**nincs szignifikáns eltérés**

8c. táblázat: A *Barbastella* csoport gyakorisági eloszlása a holtfa mennyiségének függvényében.

DENEVÉR ↓		HOLTFA		
		sok	átlagos	kevés
BARB	sok	126 (93)	63 (69)	16 (43)
	átlagos	75 (81)	68 (59)	34 (37)
	kevés	111 (138)	98 (101)	94 (64)

$\chi^2$  :    kritikus érték:  
 50,68    >    13,28  
**van szignifikáns eltérés**

8d. táblázat: A *Myotis* csoport gyakorisági eloszlása a holtfa mennyiségének függvényében.

DENEVÉR ↓		HOLTFA		
		sok	átlagos	kevés
MYO	sok	130 (100)	63 (74)	27 (46)
	átlagos	92 (100)	84 (74)	44 (46)
	kevés	90 (112)	82 (82)	73 (52)

$\chi^2$  :    kritikus érték:  
 33,8    >    13,28  
**van szignifikáns eltérés**

8e. táblázat: A *Pipistrellus* csoport gyakorisági eloszlása a holtfa mennyiségének függvényében.

DENEVÉR ↓		HOLTFA		
		sok	átlagos	kevés
PIP	sok	122 (101)	64 (74)	36 (47)
	átlagos	98 (101)	83 (74)	41 (47)
	kevés	92 (110)	82 (81)	67 (51)

$\chi^2$  :                                  kritikus érték:  
18,15                                  >                                  13,28

**van szignifikáns eltérés**

8f. táblázat: A *Plecotus* csoport gyakorisági eloszlása a holtfa mennyiségének függvényében.

DENEVÉR ↓		HOLTFA		
		sok	átlagos	kevés
PLE	sok	130 (98)	62 (72)	23 (45)
	átlagos	88 (103)	90 (76)	48 (48)
	kevés	94 (111)	77 (82)	73 (51)

$\chi^2$  :                                  kritikus érték:  
39,78                                  >                                  13,28

**van szignifikáns eltérés**

### c) A kapott eredmények összegzése

A statisztikai próbák eredményeit a 9. táblázatban összesítettük. A homogenitás vizsgálat szerint 1%-os hibahatár mellett az összes denevérré kiszámított gyakorisági eloszlás szignifikáns eltérést igazol az élőhely és a holtfa tekintetében is. Pozitív a korreláció, vagyis esetünkben azt jelenti, hogy jobb élőhelyen nagyobb, rosszabb élőhelyen pedig kisebb a denevérek aktivitása.



9. táblázat: Az élőhely és a holtfa alapján történő homogenitás vizsgálat összesített eredményei 99%-os kontingenciaszinten. (A légivadász csoportnál 5%-os méltányolható hiba esetén sincs szignifikáns eltérés).

DENEVÉR CSOPORT (rövidítés)	SZIGNIFIKÁNS ELTÉRÉS	
	ÉLŐHELY	HOLTFA
Összes denevér (SZUM)	van	van
Légivadász csoport (légi)	nincs	nincs
<i>Pipistrellus</i> csoport (PIP)	van	van
<i>Myotis</i> csoport (MYO)	van	van
<i>Barbastella</i> csoport (BARB)	van	van
<i>Plecotus</i> csoport (PLE)	van	van

A különböző denevércsoportokat vizsgálva azt látjuk, hogy a „légivadász csoport” esetében azonban még az 5%-os hibahatár mellett sem mutatható ki a korreláció. Ez minden bizonnyal azért van, mert az ebbe a csoportba tartozó *Nyctalus*, *Eptesicus* és *Vespertilio* fajok legfőképpen nyílt területek fölött vadásznak. Alacsony ultrahang frekvenciájuk az akadálymentes, nyílt téri vadászatra specializálódott. Ezek a fajok viszonylag nagy távolságból képesek felmérni a zsákmányállatot, de a fatörzsekkel és a lombkoronával besűrűsödött légterekben ez a tudás nem érvényesül. A közeli prédák pontos beméréséhez a magasabb frekvenciájú és a gyors ismétlődésű hangimpulzusok a legalkalmasabbak, melyek - mint tanulmányunkban már láthattuk -, a többi denevércsoportra jellemző igazán. A légivadász csoport tagjai a nyílt téren vadászva leggyakrabban olyan élőhelyeken (üres vágásterületek, erdőfelújítások és fiatalosok felett) fordultak elő, ahol kevés volt a holtfa és az összesített élőhelyi értékek is kedvezőtlenek voltak.

A többi denevércsoport gyakorisága esetében már egyértelmű és nagyon szoros pozitív korreláció mutatható ki az élőhely minősége és a holtfa mennyisége szerint is. Ezek a fajok a rövidtávú, de nagyon aprólékos, jól kifinomult zsákmányfelismerésre specializálódtak. Frekvenciamodulált ultrahangjuk elsősorban a változatos mintázatú erdőszegélyben, lombkoronában, cserjésben és gyeptetűvelésben történő kutatásra a legalkalmasabb. A jó élőhelyekhez és a sok holtfához történő kötődés valószínűleg annak a jele, hogy ezekben az erdőkben, a vegetációs időben mindig nagy mennyiségű, változatos táplálékbaázist találnak maguknak, továbbá sok búvóhely is rendelkezésre áll számukra (Frank 2000; Csóka 2013). Különösen kölyöknevelés időszakában e két feltétel, - vagyis a megfelelő táplálékmenyiség és alkalmas búvóhelyek megfelelő száma -, elengedhetetlen feltétele annak, hogy a populáció fennmaradjon. A holtfa számos üreget biztosít a denevéreknek, de a holtfában megtelepedő nagyszámú szaprofág és szaproxylofág rovar révén gazdag táplálékbaázist is nyújt közvetlenül a bőregereknek. Közvetett módon pedig a harkályokon keresztül segíti a



holtfa a denevéreket. A fakopáncsok ugyanis jelentős részben holtfához kötődnek táplálkozásuk révén, ezek a madarak pedig odvakat ácsolnak, melyek később a denevérek lakhelyeivé válnak.

A fokozottan védett és a nemzetközi jelentőségű denevérfajok azokhoz a denevércsoportokhoz tartoznak, melyeknél kimutatható volt holtfához és a jó erdei élőhelyekhez való kötődés, éppen ezért kijelenthetjük, hogy a jó élőhelyi adottságokkal rendelkező és a holtfában gazdag erdők természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőséggel bírnak. Az ilyen kimagasló ökológiai értékkel rendelkező erdők gyarapítása védett természeti területeken és Natura 2000 területeken nagyon fontos feladatunk.

## ERDŐKEZELÉSI JAVASLATOK

Az erdők élőhelyi minőségének romlása, a holtfa mennyiségének mértéktelen csökkenése túlnyomórészt olyankor következik be, amikor túlzott mértékű erdőgazdálkodási beavatkozás éri az erdőt. Az erdészeti beavatkozások mértéke és minősége azonban rajtunk, erdőgazdálkodókon és a szakmai munkát ellenőrző hatóságokon múlik. Valójában nem kellene mást tennünk, csak egy kicsit nagyobb teret engednünk az erdőben zajló természetes folyamatoknak. Ha az erdőállomány nevelése során időt és teret hagyunk néhány igen fontos önszabályozó folyamatnak, akkor ezek az erdő ökológiai állapotát gyorsan és látványosan javítják. Ha az erdő fejlődése elmozdul a természetes állapot irányába, azzal nő a faállomány ellenálló és regenerálódó képessége, s mindezzel együtt gyakran az értékkihozatal is javul. Elsősorban a természetes felújulás által nyújtott faji sokszínűség biztosítására, az öngyérülési folyamatok bizonyos fokú szabadbá tételére, az odvas, böhöncös, törött, korhadt, hasadt fák megfelelő számban történő visszahagyására, az erdőszegélyek és a cserjeszint megóvására, továbbá az öreg erdők szükséges területarányban történő fenntartására kell kiemelt figyelmet fordítanunk különösen a természetvédelmi és a Natura 2000 rendeltetésű erdőkben! Ez természetesen nem azt jelenti, hogy magára kellene hagyni az erdőt, hiszen ésszerű beavatkozásokra gyakorlatilag mindenütt szükség van. Különösen olyan kedvezőtlen termőhelyi és egyéb környezeti tényező mellett van szükség rendszeres kezelésre, ahol az intenzíven terjedő növényfajok akadályozzák a természetközeli erdőállapotok kialakulását.

## KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A felmérő munkáink elsősorban az erdőtervezéshez, a Natura 2000 fenntartási tervek és a természetvédelmi területek kezelési terveinek készítéséhez biztosítottak fontos biotikai adatokat. Erre a munkára az illetékes nemzeti park igazgatóságok kértek fel bennünket, s

töbnyire ők nyújtották a kutatáshoz szükséges anyagi fedezetet is. Köszönjük a Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóságnak, a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóságnak és a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóságnak, hogy lehetővé tették kutatásainkat, s javaslatainkkal segítettek bennünket. Külön köszönjük mindazoknak a támogatását, akik a terepi munkákban is alkalmanként velünk voltak. Külön hálával tartozunk Máté Rudolfnak, Szelényi Baláznak, Bota Viktóriának, Bánfi Péternek, Bíró Istvánnak, Szabó Gyulának és Habarics Bélának, akik a felmérés előkészítő fázisában igen hasznos munkát végeztek. Köszönet illeti Balogh Lászlót és Német Attilát, akik a technikai eszközök fejlesztésében jeleskedtek. Végül pedig, de legfőképpen köszönjük Utasi Gabriella támogatását, aki a terepi munkában és az akusztikai adatok elemzésében is pótolhatatlan segítséget nyújtott.

## FELHASZNÁLT IRODALOM

- Ahlén I. 1981: Identification of Scandinavian Bats by their sounds. The Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Wildlife Ecology, Uppsala.
- Ahlén I. & Baagoe H.J. 1999: Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1(2): 137–150.
- Barataud M. 2015: Acoustic ecology of European bats. Biotope & National Museum of Natural History, Paris.
- Bölöni J. & Ódor P. 2014: A holtfa mennyisége a mérsékelt övi erdőkben. In: Csóka Gy. & Lakatos F. (szerk.): A holtfa. *Silva Naturalis* 5, Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, 203–217.
- Csóka Gy. 2013: A természetesség hatása az erdők egészségi állapotára. In: Bartha D. & Puskás L. (szerk.): *Silva Naturalis* 1. A folyamatos erdőborítás fenntartása melletti erdőgazdálkodás alapjai. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, 43–57.
- Csász I. & Szodoray-Parádi F. 2009: Időnyújtásos ultrahang-detektorok alkalmazása a magyarországi denevérfaunisztikai kutatásokban. In: Görföl T., Estók P. & Molnár V. (szerk.): A VII. Magyar Denevérvédelmi Konferencia kiadványa. BEKE & MDBK, Eger, 15-18.
- Dietz C. & Kiefer A. 2014: Die Fledermäuse Europas - kennen, bestimmen, schützen. Kosmos Naturführer, Stuttgart.
- Entwistle A. C., Racey P.A. & Speakman J.R. 1996: Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351(1342): 921–931. DOI: [10.1098/rstb.1996.0085](https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0085)
- Estók P. & Görföl T. 2009: Erdőlakó denevér együttesek kutatása, különös tekintettel a *Nyctalus lasiopterus* – egy 2009-es EUROBATS projekt előzetes eredményei. In: Görföl T., Estók P. & Molnár V. (szerk.): A VII. Magyar Denevérvédelmi Konferencia kiadványa. BEKE & MDBK, Eger, 53–60.
- Fenton M.B. & Bell G.P. 1981: Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy* 62(2): 233–243. DOI: [10.2307/1380701](https://doi.org/10.2307/1380701)
- Frank T. (szerk.) 2000: Természet – Erdő – Gazdálkodás. MME & Pro Silva Hungaria Egyesület, Eger.
- Griffin D.R., Webster F.A. & Michael C.R. 1960: The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour* 8(3-4): 141–154. DOI: [10.1016/0003-3472\(60\)90022-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(60)90022-1)
- Jensen M.E. & Miller L.A. 1999: Echolocation signals of the bat *Eptesicus serotinus* recorded using a vertical microphone array: effect of flight altitude on searching signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47(1-2): 60–69. DOI: [10.1007/s002650050650](https://doi.org/10.1007/s002650050650)
- Jones G. 1995: Flight performance, echolocation and foraging behavior in noctule bats *Nyctalus noctula*. *Journal of Zoology* 237(2): 303–312. DOI: [10.1111/j.1469-7998.1995.tb02764.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb02764.x)
- Jones G. 1996: Does echolocation constrain the evolution of body size in bats? *Symposia of the Zoological Society of London* 69: 111–128.



- Jones G. 1999: Scaling of echolocation call parameters in bats. *The Journal of Experimental Biology* 202: 3359–3367.
- 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. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 56: 182–186. DOI: [10.5962/bhl.part.23065](https://doi.org/10.5962/bhl.part.23065)
- Kalko E.K.V. & Schnitzler H.U. 1989: The echolocation and hunting behavior of Daubenton's bat, *Myotis daubentonii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24(4): 225–238. DOI: [10.1007/BF00295202](https://doi.org/10.1007/BF00295202)
- Magura T., Tóthmérész B. & Bordán Zs. 2000: Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93(1): 95–102. DOI: [10.1016/S0006-3207\(99\)00073-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00073-7)
- Obrist M. , Boesch R. & Flückiger P.F. 2004: Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat species: consequences, limits and options for automated field identification with a synergetic pattern recognition approach. *Mammalia* 68(4): 307–322. DOI: [10.1515/mamm.2004.030](https://doi.org/10.1515/mamm.2004.030)
- Ódor P. 2014: A korhadó faanyag szerepe az erdei növények biodiverzitásában. In: Csóka Gy. & Lakatos F. (szerk.): *A holtfa. Silva Naturalis* 5, Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, 155–170.
- Russo D. & Jones G. 2002: Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology* 258(1): 91–103. DOI: [10.1017/S0952836902001231](https://doi.org/10.1017/S0952836902001231)
- Szőke K. & Estók P. 2013: Különböző állapotú erdőrészek denevéregyütteseinek összehasonlítása akusztikus mintavételek alapján. In: Bíró M. (szerk.): *A XXX. Országos Tudományos Diákköri Konferencia díjazott hallgatóinak dolgozatai*. Eger: EKF Líceum Kiadó, 880–895.
- Vaughan N., Jones G. & Harris S. 1997: Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation parameters. *Bioacoustics* 7(3): 189–207. DOI: [10.1080/09524622.1997.9753331](https://doi.org/10.1080/09524622.1997.9753331)
- Waters D. A. & Jones G. 1995: Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats. *Journal of Experimental Biology* 198: 475–489.
- Waters D.A., Rydell J. & Jones G. 1995: Echolocation call design and limits on prey size – a case-study using the aerial hawking bat *Nyctalus leisleri*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37(5): 321–328. DOI: [10.1007/bf00174136](https://doi.org/10.1007/bf00174136)
- Zsebők S. 2003: Impulzusszámlálás, zajszintkezelés, digitális hangfeldolgozás. In: Molnár V., Orbán É. & Molnár Z. (szerk.): *A II. Magyar Denevérvédelmi Konferencia (Szabadkígyós, 1999. december 4.), a III. Magyar Denevérvédelmi Konferencia (Tokaj, 2001. december 1.) és a IV. Magyar Denevérvédelmi Konferencia (Szögliget, 2003. november 22-23.) kiadványa*, Magyar Denevérvédelmi Baráti Köre, Budapest, 140–146.
- Zsebők S., Estók P. & Görföl, T. 2012: Acoustic discrimination of *Pipistrellus kuhlii* and *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) and its application to assess changes in species distribution. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 58(2): 199–209.

Érkezett: 2016. június 19.

Közlésre elfogadva: 2017. november 19.