

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: **Biologie**  
Studijní obor: **Ekologická a evoluční biologie**



**Amálie Poulová**

**Vliv světelného znečištění na fyziologické funkce a chování netopýrů**  
The effect of light pollution on the physiological processes and behavior of bats

**Bakalářská práce**

Vedoucí práce: **Doc. RNDr. Zdeňka Bendová, Ph.D.**

Praha, 2024

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat své školitelce Doc. RNDr. Zdeňce Bendové, Ph.D. za její vstřícný a pozitivní přístup, a také trpělivost a čas, který mně a mé bakalářské práci věnovala. Také bych ráda poděkovala svému nejbližšímu okruhu lidí, kteří mi na této cestě byli velkou oporou.

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 7. prosince 2024

Amálie Poulová

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce informuje o významném a rostoucím problému světelného znečištění a jeho přímém a nepřímém dopadu na netopýry. Nepřímý vliv zahrnuje kumulativní působení světla v noci na cirkadiánní systém s možnými zdravotními důsledky. Pro netopýry je přirozené světlo svítání a soumraku klíčové pro synchronizaci biologických hodin. A vystavení světlu v nepřirozený čas u nich způsobuje fázové posuny v jejich cirkadiánním rytmu. Přímé vlivy světelného znečištění zahrnují například působení světla jako prostorové bariéry pro druhy citlivé na světlo. Naopak pro netopýry tolerantní ke světlu může noční osvětlení představovat zdroj potravy díky vyšší koncentraci hmyzu u veřejných svítidel. Odpověď netopýrů na světlo je spojena s jejich ekologickými a behaviorálními vlastnostmi, jako je rychlost letu, strategie lovu nebo typ echolokace (HDC/LDC). Sekundárně pak záleží i na intenzitě a spektru světla nebo na dostupnosti stromového krytu. Podle spektrální citlivosti opsinů a výsledků behaviorálních studií lze také určit, že dlouhovlnné světlo v červené části spektra má na netopýry nejmenší dopad, protože jejich citlivost v této části spektra klesá. U některých druhů netopýrů s pseudogenizovaným SWS<sub>1</sub> opsinem kromě červeného světla navíc nepředstavuje přímou bariéru ani modré světlo.

**Klíčová slova:** světelné znečištění, netopýr, cirkadiánní systém, zrak, echolokace

## **Abstract**

This bachelor's thesis provides information about the significant and growing issue of light pollution and its direct and indirect effects on bats. The indirect effects include cumulative influence of nighttime light on the circadian system and its potential health implications. For bats, natural light of dawn and dusk is crucial for synchronizing their biological clocks. And exposure to light at unnatural times causes phase shifts in their circadian rhythm. The direct effects of light pollution include for example its role as a spacial barrier for light-sensitive species. Conversely, for light-tolerant bats, nighttime lighting can represent a food source due to higher insect concentrations near public lights. Bats' response to light is closely linked to their ecological and behavioral traits, such as flight speed, hunting strategies, or echolocation type (HDC/LDC). Secondly, it is also influenced by light intensity and spectrum or the availability of tree cover. Based on the spectral sensitivity of opsins and results from behavioral studies, it can be concluded that long-wavelength light in the red part of the spectrum has the least impact on bats, as their sensitivity decreases in this part of the spectrum. For certain bat species with pseudogenized SWS<sub>1</sub> opsin, blue light, in addition to red light, does not represent a direct barrier either.

**Key words:** light pollution, bat, circadian system, vision, echolocation

## Seznam použitých zkratk

CT	cirkadiánní čas; z anglického circadian time
HDC	typ echolokace; z anglického High Duty Cycle
HPS	vysokotlaké sodíkové výbojky; z anglického High Pressure sodium
IDA	Mezinárodní asociace pro oblasti Tmavé oblohy; z anglického International Dark-Sky Association
LDC	typ echolokace; z anglického Low Duty Cycle
LED	světelná dioda; z anglického Light Emitting Diodes
LPS	nízkotlaké sodíkové výbojky; z anglického Low Pressure Sodium
LWS	opsin senzitivní na dlouhé vlnové délky; z anglického long-wavelength sensitive
MH	halogenidové výbojky; z anglického Metal Halide
MV	rtuťové výbojky; z anglického Mercury Vapour
MWS	opsin senzitivní na střední vlnové délky; z anglického middle-wavelength sensitive
SCN	suprachiasmatická jádra; z anglického suprachiasmatic nucleus
SWS	opsin senzitivní na krátké vlnové délky; z anglického short-wavelength sensitive
UV	ultrafialové záření; z anglického ultraviolet

## Obsah

1	ÚVOD.....	1
2	ÚVOD DO SVĚTELNÉHO ZNEČIŠTĚNÍ.....	1
3	CHIROPTERA .....	3
4	CIRKADIÁNNÍ SYSTÉM.....	3
4.1	Význam světla pro netopýry .....	5
5	ZRAKOVÝ SYSTÉM.....	8
5.1	Zrakový systém netopýrů.....	9
5.2	Kvalita zraku na úkor echolokace.....	11
5.3	Ekologie a zrak .....	12
6	DŮSLEDKY SVĚTELNÉHO ZNEČIŠTĚNÍ NA EKOLOGII NETOPÝRŮ.....	13
6.1	Rozdílné reakce (citlivost) netopýrů na světlo.....	14
6.2	Důsledky světelného znečištění .....	17
6.3	Intenzita a spektrum světla.....	19
6.4	Zdroje veřejného osvětlení a jejich vliv na aktivitu netopýrů.....	21
7	ZÁVĚR.....	23
9	REFERENCE.....	25

## 1 ÚVOD

Světelné znečištění se stalo jedním z nejrychleji rostoucích environmentálních problémů současnosti. Ačkoliv má světlo v noci pro lidskou společnost mnoho přínosů, jako je zvýšená bezpečnost či pohodlí, jeho negativní dopady na přírodní ekosystémy, biodiverzitu a jedince jsou stále zřetelnější. Přibližně 83% světové populace žije pod světelně znečištěnými oblohami (Falchi *et al.*, 2016). Tato situace významně ovlivňuje nejen lidské vnímání noční oblohy, ale především život organismů na fyziologické a ekologické úrovni.

Jednou z živočišných skupin, která je světelným znečištěním významně ovlivněna, jsou netopýři (Chiroptera). Jejich aktivita je úzce spjata s přirozenými změnami světelných podmínek při soumraku a svítání, které synchronizují jejich vnitřní biologické hodiny (Vanlalnghaka *et al.*, 2005). Umělé osvětlení však tento přirozený cyklus narušuje, což má dopady nejen na fyziologické procesy, jako je třeba reprodukce (Dzirbiková *et al.*, 2022), ale také na chování a vyhledávání potravy. Zatímco některé druhy netopýřů dokáží světlo tolerovat, a dokonce využívat vyšší koncentrace hmyzu u světelných zdrojů (Rydell, 1991), jiné druhy, které jsou ke světlu citlivé, se mu vyhýbají (Stone, Jones and Harris, 2009). Tím dochází k omezení jejich přístupu k potravě a úbytku vhodných stanovišť.

Cílem této práce je prozkoumat vliv světelného znečištění na fyziologii a ekologii netopýřů. Budu se zabývat přímým působením světelného znečištění, tedy jak se mění přirozené prostředí netopýřů, jejich lovecké strategie, dostupnost potravy apod. A zároveň i nepřímému působení světla, tedy jeho vlivu na biologické hodiny a zdraví. Závěr práce by měl poskytnout poznatky o tom, jaké jsou důsledky světelného znečištění pro netopýry, na čem záleží jejich různé odpovědi na světlo, jaký vliv na ně mají různé typy veřejného osvětlení, a zároveň jak by se dal negativní vliv světla v noci minimalizovat a přispět k ochraně netopýřů.

## 2 ÚVOD DO SVĚTELNÉHO ZNEČIŠTĚNÍ

O světelném znečištění jako o škodlivém faktoru v přírodě se začalo uvažovat v druhé polovině 20. století a na problém upozornili astronomové. Ale i lidé, žijící ve městech, si začali všimnout, že už nevidí Mléčnou dráhu a že viditelnost noční oblohy se celkově snížila. Po tomto zjištění začala snaha vědců o edukaci společnosti na toto téma a rozběhlo se několik programů, které měly se světelným znečištěním pomoci. Řešení, které bylo nabídnuto široké společnosti, bylo například: zhasínání světel, když jich není třeba, omezení světelné záře namířením zdroje

k zemi (Crawford, 1989). Na podporu zachování tmy byla v roce 1987 založena organizace International Dark-Sky Association (IDA) (Hunter, T., 2013).

V dnešní době již není umělé světlo vnímáno pouze jako problém astronomů. Antropogenní světelné znečištění je narůstající globální problém, který se týká skoro každé země světa. V roce 2001 už bylo světelným znečištěním ovlivněno téměř 20% veškeré souše (Cinzano et al., 2001). Globální využívání světla ke zdánlivému zlepšení lidských životů je spojováno s modernizací, bezpečím a blahobytem a každým rokem roste míra znečištění zhruba o 6% (Hölker et al., 2010). Novější studie ukazuje, že přibližně 83% světové populace a více než 99% obyvatel USA a Evropy žije pod světelně znečištěnými oblohami (Falchi et al., 2016). Jedněmi z globálně nejvíce osvětlených lokalit jsou východní Severní Amerika, západní Evropa a jižní Asie (Koen et al., 2018). Nepřirozené světlo v noci je pro organismy faktor, jež ohrožuje jejich zdraví (Xiao et al., 2021). Není to tedy jen problém lidské populace, ale i ostatních obyvatel naší planety. Pro širokou škálu druhů živočichů i rostlin představuje světelné znečištění negativní vliv na jejich život. Narušuje jejich reprodukci, komunikaci a vyhledávání potravy (Stone, Jones and Harris, 2009).

Formy antropogenního světelného znečištění působícího v nočním prostředí rozdělila v roce 2023 Česká společnost pro osvětlování ve spolupráci s Mezioborovou pracovní skupinou pro světelné znečištění Ministerstva životního prostředí na tzv. rušivé světlo, tedy světlo, které zasahuje nežádoucí oblasti. Například osvětlení pronikající z ulice do interiérů budov nebo světlo vyvolávající oslnění či jiným přímým účinkem bezprostředně omezující chování živočichů či lidí. Druhým typem je tzv. světelné znečištění, které je definováno jako uměle vytvořené světlo zvyšující přirozenou úroveň světla ve venkovním prostředí (Václavíček, 2023).

Světelné zdroje přímo viditelné a narušující tmu v okolní krajině, kam náleží například špatně provedené veřejné osvětlení, osvětlení lyžařských svahů, reklamní poutače či špatně provedené architekturní osvětlení jsou příklady rušivého světla, které je zároveň hlavním zdrojem světelného znečištění. Světlo odražené z fasád budov či chodníků a silnic je příkladem světla, které není primárně rušivé, přesto je emitováno do atmosféry a přispívá ke zvýšenému jasů noční oblohy, který je výsledkem disperze světla v atmosférických aerosolech a šíří se desítky kilometrů do okolní krajiny (Kuechly et al., 2012). Schopnost světla rozptýlit se v atmosféře záleží i na vlnové délce, světlo s kratší vlnovou délkou se rozptýlí efektivněji než světlo s delší vlnovou délkou. Proto se obloha jeví jako modrá. A proto také můžeme říci, že krátkovlnné



modré světlo je v případě světelného znečištění více zatěžujícím faktorem, než světla jiných vlnových délek, tedy červené, oranžové, žluté, zelené (Benenson *et al.*, 2006).

Působení světla na živočichy můžeme rozdělit na přímé a nepřímé. Do přímých účinků zahrnujeme např. narušování migračních cest nebo osvětlování loveckých oblastí, což vede ke zvýšení viditelnosti kořisti či predátora. Rušivé světlo také způsobuje chyby v navigaci a ztrátě orientace v prostoru (Voigt *et al.*, 2018). Nepřímé účinky světla v noci zahrnují zejména kumulativní působení na cirkadiánní systém a potlačení tvorby melatoninu (Perlow *et al.*, 2008), což má za následek omezení reprodukčních schopností (Guerrero-Vargas *et al.*, 2022) a zhoršení zdravotního stavu jednotlivců (Jerigova, Zeman and Okuliarova, 2023), což může vést k posunu ve druhovém složení a snížení celkové biodiverzity.

### 3 CHIROPTEA

Letouni (Chiroptera) jsou jediní savci s pravým letem. Dle nejnovějších genetických analýz je dělíme na Yinpterochiroptera (Pteropodiformes) a Yangochiroptera (Vespertilioniformes) (Van Den Bussche and Hooper, 2004; Zhang *et al.*, 2022). Yangochiroptera zahrnuje většinu echolokujících netopýrů, jako jsou tadarovití (Molossidae) nebo netopýrovití (Vespertilionidae), kam patří rody *Pipistrellus* a *Myotis* (Volleth *et al.*, 2002; Lei and Dong, 2016). Yinpterochiroptera poté zahrnují neechokolující kaloně (Pteropodidae) a jim příbuzné netopýry: vrápence (Rhinolophidae) a pavrápencovité (Hipposideridae) (Lei and Dong, 2016; Wang *et al.*, 2017).

Chiroptera poté dělíme zoogeograficky na letouny z Nového a Starého světa. Nový svět (Severní, Střední a Jižní Amerika) zahrnuje většinou echolokující netopýry (Stadelmann *et al.*, 2007; Procheş and Ramdhani, 2012). Letouni Starého světa (Evropa, Asie, Afrika, Austrálie) poté kromě echolokujících netopýrů zahrnují i kaloně (Procheş and Ramdhani, 2012). Dalším významným biologickým kritériem dělení netopýrů je jejich typ echolokace. Echolokující netopýry můžeme dělit na druhy s High Duty Cycle (HDC) echolokací nebo Low Duty Cycle (LDC) echolokací (Fenton, 1999), jejichž rozdíly budou vysvětlené dále.

### 4 CIRKADIÁNNÍ SYSTÉM

Jako obyvatelé planety Země si organismy vyvinuly endogenní mechanismy měřící čas, jako reakci na periodicky se měnící světelné a tepelné podmínky, které přináší 24hodinová rotace Země kolem své osy nebo cyklické změny ročních období. Typy rytmů se kategorizují podle

délky cyklu. Například cirkaanuální rytmy sledují změnu ročního období a jsou zaměřeny na regulaci reprodukčních cyklů nebo tvorby tukových zásob před zimním obdobím (Hall, Gwinner and Bloesch, 1987). Cirkadiánní rytmy se pak opakují s periodou jednoho dne (Halberg and Stephens, 1959). Rytům kratším než 24 hodin, se říká ultradiánní a rytům delším než den infradiánní. Biologické hodiny regulují fáze, kdy se spouští a vypínají biologické procesy v těle, a aby to mohly efektivně dělat, musí zůstat synchronizované s vnějším okolím (Roenneberg and Foster, 1997).

Cirkadiánní rytmy savců mají centrum v suprachiasmatických jádrech (SCN) v hypothalamu (Stephan and Zucker, 1972). Činnost tohoto hlavního endogenního pacemakeru v předním hypothalamu je řízena tzv. hodinovými geny, které se vzájemně ovlivňují v transkripčně-translační zpětnovazebné smyčce. Po zahájení transkripce nastane translace a tvorba proteinů, které působí negativní zpětnou vazbu na svoji vlastní tvorbu. Proteiny jsou pozvolna degradovány v proteazomu a celý proces může proběhnout nanovo (Laothamatas et al., 2023). Hodinových genů je v dnešní době známo několik desítek (Bhargava, Herzel and Ananthasubramaniam, 2015) a celý systém molekulárních hodin je výrazně komplikovanější. Podstatné však je, že nezajišťují rytmy, které jsou přesně 24hodinové, ale rytmy, jejichž perioda se mírně liší od 24 hodin, je tedy „circa dien“ (Laothamatas et al., 2023). Vnějšímu podnětu, který endogenní rytmy synchronizuje s přesným 24hodinovým cyklem, říkáme *Zeitgeber*. Hlavním *Zeitgeberem* cirkadiánních hodin všech organismů je střídání světla během dne a noci (Aschoff, 1960). V případě savců jsou světelné signály transdukovány v retinálních fotoreceptorech a vedeny do hypothalamu retino-hypothalamickým traktem (Klein and Moore, 1979). Ve světelně neperiodickém prostředí však může jako *Zeitgeber* fungovat například i oscilace teploty v průběhu dne a noci (Zimmerman, Pittendrigh and Pavlidis, 1968).

Hodinové geny mají všechny buňky v těle, a tudíž mají i schopnost generovat cirkadiánní rytmy, které jsou však synchronizované s centrálním pacemakerem (Cailotto et al., 2009). Tyto periferní hodiny hrají důležitou roli při fyziologických procesech. Například v játrech ovlivňují homeostázu glukózy (Rudic et al., 2004). Ovlivňují také vyplavování růstového hormonu z hypofýzy (Schoeller et al., 2021). Dále pak kontrolují produkci hormonů, jako je epifyzární hormon melatonin (Illnerová, 1971) nebo adrenální kortizol (Zielonka et al., 2015), čímž ovlivňují cykly spánku/bdělosti. SCN přenáší informace o periodě a fázi cirkadiánních rytmů do epifyzy, kde je melatonin produkován (Moore and Lenn, 1972). Rytmus melatoninu v těle pak nastavuje fázi a periodu, tedy synchronizuje periferní oscilátory ostatních buněk, tkání a orgánů s hodinami v SCN (Wurtman, Axelrod and Fischer, 1964). Melatonin se

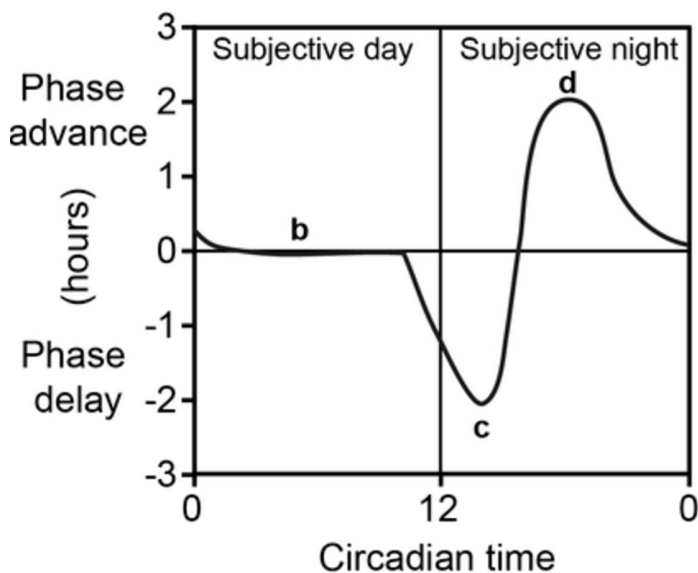
přirozeně vyplavuje v noci, avšak světlo v noci jeho hladinu potlačuje. Míra této suprese závisí jak na intenzitě světla, tak na jeho vlnové délce, kdy nejhorším činitelem je modré světlo (Thapan, Arendt and Skene, 2001). Světelné znečištění tedy může významně narušovat synchronizaci biologických hodin, což ovlivňuje nejen načasování denních aktivit zvířat, ale i jejich zdraví (Falchi *et al.*, 2011).

Přímo na netopýrech nejsou studie o působení nepřirozeného světla v noci na jejich zdraví, takže si pro příklad vezmeme hlodavce. Po vystavení samic potkana slabému světlu (pod 2 lux) v noci během březosti, mají jejich potomci v počátečních dnech života narušený rytmus melatoninu stejně jako glukózy a cholesterolu oproti potomkům samic, které světlu v noci nebyly vystaveny. Tyto rozdíly v rytmu melatoninu se pak za podmínek přirozeného střídání světla a tmy do 20 dnů srovnají, ale i tak může světlo v noci působit jako endokrinní disruptor, který narušuje normální vývoj potomků (Dzirbíkova *et al.*, 2022). Při vystavení dospělých potkanů slabému světlu v noci (2 lux) se eliminují cyklické oscilace počtu leukocytů v krvi a zároveň je u těchto zvířat oslabena anorektická reakce po bakteriální infekci. Světlo v noci ovlivňuje průběh akutní zánětlivé reakce, narušuje imunitní odpověď a eliminuje senzitivitu imunitních buněk, závislou na fázi dne (Jerigova, Zeman and Okuliarova, 2023). U potkanů také dochází během vystavení konstantnímu světlu ke ztrátě rytmu oscilace tělesné teploty, ovšem tomu lze předejít pravidelným 12hodinovým rytmem v krmení. Stejná studie také ukázala, že konstantní osvětlení narušuje hormonální rovnováhu. Samice potkana, které byly vystaveny konstantnímu světlu po dobu tří týdnů, ztratily přirozený estrální cyklus a trvale se nacházely ve fázi estru. U kontrolní skupiny potkanů, která byla držena za přirozených podmínek světla a tmy, pak byly vaječníky podstatně větší než u samic držených v konstantní tmě (Guerrero-Vargas *et al.*, 2022). Protože u netopýrů podobné studie neexistují, můžeme se zabývat pouze přímými účinky na jejich chování, sociální strategie a populační ekologii. Známe pouze fyziologické účinky světla, podobné u myši nebo potkanů, a to jsou světlem indukované fázové posuny.

#### **4.1 Význam světla pro netopýry**

Pro netopýry znamená soumrak počátek jejich nočního lovu a svítání signalizuje čas, kdy se vrací do kolonie. Podle světla svítání a soumraku si tedy synchronizují vlastní endogenní rytmy a tato dvě světelná období jsou pro ně naprosto klíčová (Vanlalnghaka *et al.*, 2005). Intenzita a spektrální složení světla se během dne mění. Za soumraku se světlo skládá primárně z delších vlnových délek, což vytváří červené a oranžové tóny, zatímco při rozbřesku se jeví spíše do

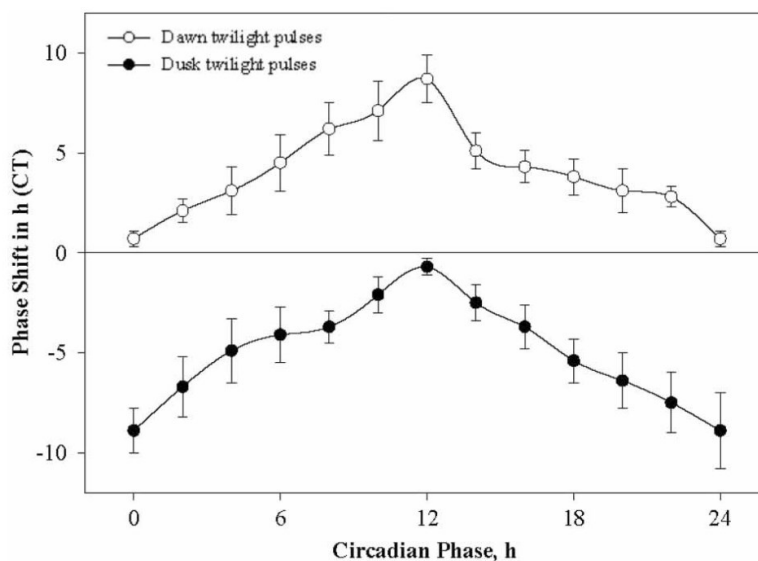
modrých tónů. Světelné znečištění může toto jejich přirozené načasování aktivity posunout a může ovlivnit jejich výlety z kolonie. Posuny cirkadiálního rytmu organismu způsobené vystavením světlu, se dají zaznamenávat fázově responzní křivkou (obr. 1). Ta ukazuje, jak se rytmus organismu posune při vystavení světelnému podnětu v různých fázích cirkadiálního cyklu, v cirkadiálním čase (CT). Jeho rytmus se buď nezmění, nebo se zpozdí či předběhne. Křivka zároveň ukazuje, jak velký fázový posun podnět způsobí. Obr. 1 ukazuje fázově responzní křivku myši, kdy během subjektivního dne neměl světelný impulz vliv a nezpůsobil fázový posun, což se označuje jako “dead zone”. Dále na začátku subjektivní noci dochází při vystavení světelnému stimulu k fázovému zpoždění a v pozdní noci k fázovému předběhnutí (Grippe and Güler, 2019).



Obr. 1: Fázově responzní křivka u myši, ukazuje fázové posuny vyvolané vystavením světlu během dne. Osa x značí cirkadiální čas (CT), rozdělený na: subjektivní den (b), raná subjektivní noc (c), pozdní subjektivní noc (d). Osa y značí fázové posuny, kdy předběhnutí cirkadiálního rytmu je vyznačeno kladnými čísly a zpoždění zápornými čísly. Převzato z: (Grippe and Güler, 2019).

V případě netopýrů se fázový posun cirkadiálních rytmů testoval na druhu *Hipposideros speoris*. Zvířata byla chována ve stálé tmě a vystavena přirozenému soumraku nebo svítání pokaždé v jiné fázi svého endogenního rytmu (obr. 2). Při vystavení zvířat svítání se jejich cirkadiální rytmus v pohybové aktivitě předbíhá, zatímco při vystavení světlu soumraku se zpožďuje. Z obr. 2 můžeme vyčíst, že při vystavení netopýra svítání v bodě CT0 (popř. CT24), kdy netopýr končí svoji aktivitu, nedochází k fázovému předběhnutí vlivem světla svítání, avšak soumrak v této fázi cirkadiálního cyklu vyvolá maximální fázové zpoždění. Naopak v bodě CT12, kdy netopýr obvykle začíná svoji aktivitu, došlo k nejvýraznějšímu předběhnutí

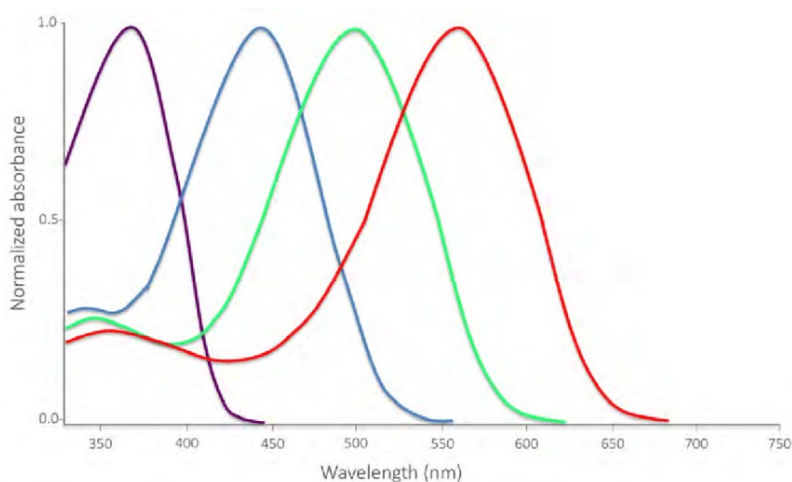
vlivem svítání, avšak k minimálnímu zpoždění vlivem soumraku. Křivky ukazují, že netopýři rozeznávají a reagují na světlo svítání a soumraku odlišně. Tato fázově-responzní křivka poněkud odporuje křivkám získaným z pokusů s laboratorními hlodavci, zejména v tom, že chybí tzv. mrtvá zóna v průběhu subjektivního dne, kdy světelný puls nevyvolává žádnou fázovou změnu cirkadiálních rytmů. Autoři článku navrhují hypotézu, že rozdíly ve spektru světla při svítání a soumraku musí odpovídat přirozenému rytmu aktivity netopýřů. Expozice svítání v CT12 představuje nepřirozenou situaci, která vyvolává výraznou reakci cirkadiálního systému. Tato reakce může být interpretována jako snaha cirkadiálního systému korigovat chybu ve svém časovém nastavení. Naopak expozice soumraku ve stejnou dobu odpovídá očekávanému dennímu cyklu a vyvolává pouze minimální změnu. Tímto experimentem také autoři ukazují, že spektrální rozdíly mezi svítáním a soumrakem mají zásadní význam pro synchronizaci cirkadiálního systému netopýřů. Tento závěr zároveň implikuje přítomnost specifické fotosenzorické výbavy, která umožňuje vnímat a zpracovávat tyto jemné rozdíly ve světelném spektru. (Vanlalnghaka *et al.*, 2005).



Obr. 2: Fázově responzní křivky pro cirkadiální rytmus letové aktivity druhu *H. speoris* vystaveného svítání (prázdná kolečka) a soumraku (plná kolečka). Osa x (Circadian Phase) zobrazuje cirkadiální čas (CT) v průběhu 24h, kdy CT0 (popř. CT24) označuje konec noci a tedy konec aktivity a CT12 začátek subjektivní noci a tedy začátek aktivity netopýřů. Na ose y (Phase Shift) jsou fázové posuny v hodinách (cirkadiálním čase), kdy se cirkadiální rytmus zpožďuje (záporná čísla) nebo předbíhá (kladná čísla). Svítání způsobilo fázová předběhnutí, zatímco soumrak vyvolal fázová zpoždění, přičemž velikost posunů se lišila v závislosti na subjektivním čase. Převzato z: (Vanlalnghaka *et al.*, 2005).

## 5 ZRAKOVÝ SYSTÉM

Zrakový systém slouží většině obratlovců ke dvěma účelům: Jednak pro obrazové vidění a zároveň pro neobrazové vidění (Hattar *et al.*, 2002), které slouží např. jako vstup pro *Zeitgeber* (Klein and Moore, 1979), jež synchronizuje vnitřní hodiny. Klíčem k našemu vnímání světla jsou fotoreceptory. Buňkami fotoreceptorů pro obrazové vidění savců jsou tyčinky a čípky, jež obsahují opsiny. Aby živočichové mohli rozeznávat barvy, musí mít alespoň dvě populace fotoreceptorů s rozdílnými fotopigmenty, které rozeznávají různé vlnové délky světla. V případě většiny savců tyto pigmenty, opsiny, rozeznávají krátkovlnné (modré a UV) a dlouhovlnné (zelené a červené) světlo (Müller *et al.*, 2009). Ve vědě opsínů se zavedla nomenklatura, která opsiny dělí a jmenuje dle jejich specifické senzitivity na vlnové délky: SWS (short-wavelength sensitive), MWS (medium-wavelength sensitive), LWS (long-wavelength sensitive), jejichž spektrální senzitivitu u obratlovců ukazuje obr. 3.



Obr. 3: Ukazuje obecnou spektrální senzitivitu vizuálních pigmentů obratlovců, která se pak liší u jednotlivých druhů. Fialová barva značí typickou senzitivitu SWS1 opsinu, modrá senzitivitu SWS2 opsinu, zelená senzitivitu MWS opsinu a červená senzitivitu LWS opsinu. Převzato z: (Bloch, 2016).

Pro neobrazové vidění a zároveň pro regulaci biorytmů hrají klíčovou roli ipRGC buňky (z angl. Intrinsically Photosensitive Retinal Ganglion Cells). Obsahují melanopsin, pigment citlivý na modré spektrum světla (Hattar *et al.*, 2002). Právě tyto buňky přenášejí informace o světelných podnětech do SCN (Fernandez *et al.*, 2016). A zatímco tyčinky a čípky poskytují informace o obrazu, ipRGC buňky reagují na intenzitu světla (Do *et al.*, 2009). Navíc ipRGC buňky nezpracovávají světlo pouze skrze melanopsin, ale zpracovávají také informace z tyčinek a čípků. A slouží jako místo funkční integrace fototransdukčních drah všech tří zdrojů: tyčinek, čípků a melanopsinu (Hatori *et al.*, 2008). Napomáhají modulovat informace

o kontrastech a intenzitě světla, zprostředkovaných tyčinkami a čípkami, čímž pomáhají přizpůsobení se oka k různým světelným podmínkám (Schroeder *et al.*, 2018; Zele *et al.*, 2019).

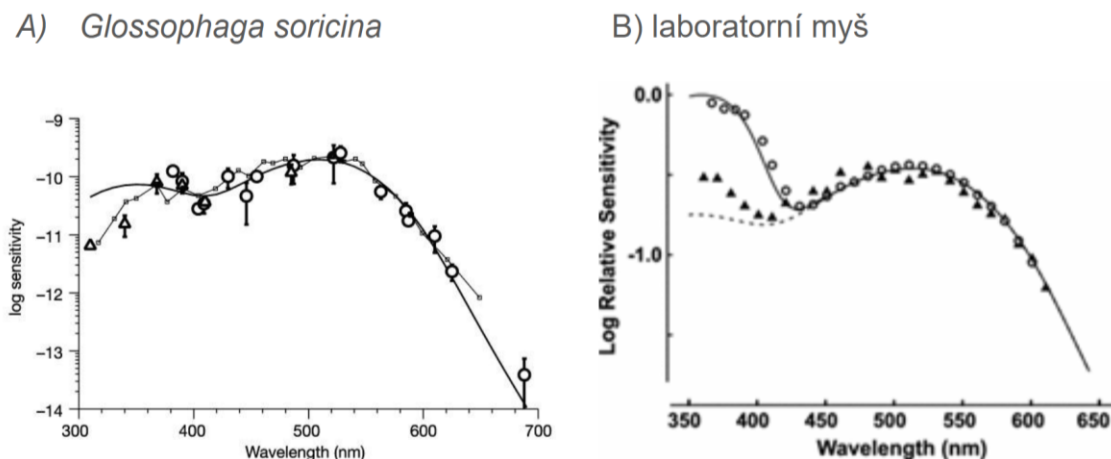
Podle toho, jak se během dne a noci mění světelné podmínky, využívá zrakový systém buďto spíše čípky, nebo tyčinky. Za vysoké intenzity okolního světla, během dne, jsou aktivní čípky a je to tzv. fotonické vidění. Naopak v noci, kdy je intenzita světla nízká, jsou aktivní tyčinky a tomu říkáme skotopické vidění. Mezi dnem a nocí, pak máme mesopické podmínky, za soumraku nebo rozbřesku, kdy jsou aktivní jak tyčinky, tak čípky (Stockman and Sharpe, 2006).

### 5.1 Zrakový systém netopýřů

Netopýři jsou noční živočichové se zachovalým zrakovým aparátem, který aktivně využívají (Layne, 1967). Jako další významný nástroj pro orientaci a lovení jim slouží echolokace. Hodně insektivorních netopýřů však vylétá za potravou už během soumraku, kdy je nejvyšší abundance hmyzu (Rydell, Entwistle and Racey, 1996). Během tohoto času využívají nejen echolokaci, ale i svůj zrak (Layne, 1967; Boonman, Bar-On and Yovel, 2013). Hlavním nástrojem pro lokalizaci malých objektů, kořisti, přesto zůstává echolokace a to i za podmínek mírného osvětlení (1-10 lux) (Boonman, Bar-On and Yovel, 2013), ta má však jen omezený dosah, neboť zvuk je zeslaben vzdušnou vlhkostí a dalšími faktory (Griffin, 1971). Dosah echolokace jednotlivců roste s velikostí netopýra a při lovu většího hmyzu dosáhne až 25 metrů. Poté při orientaci v terénu u největších jedinců dosáhne zhruba na 90 metrů (Holderied and von Helversen, 2003). Při orientaci v terénu na větší vzdálenosti, například při navigaci zpět do kolonie, se tedy netopýři spoléhají především na svůj zrak (Layne, 1967; Williams and Williams, 1967).

Netopýři mají jak tyčinky, důležité pro skotopické vidění, tak čípky. Čípky mají dále dva druhy opsinů: SWS opsin, senzitivní na krátkovlnné světlo a MWS/LWS opsin, senzitivní na střední až dlouhé vlnové délky (Müller *et al.*, 2009; Simões *et al.*, 2019). U některých netopýřů se může MWS/LWS opsin funkčně podobat spíše MWS nebo naopak LWS opsinu (Müller *et al.*, 2009). Studie na populacích netopýřů *Glossophaga soricina* a *Carollia perspicillata* odhalila, že čípky tvoří 2-4% veškerých fotoreceptorů. A také ukázala značnou převahu SWS opsinů nad LWS opsinu, kdy množství čípků exprimovalo pouze SWS opsin, zatímco v případě LWS opsinů docházelo spíše ke koexpresi se SWS opsinem. Převaha SWS opsinů poukazuje na vyšší senzitivitu ke krátkovlnnému, a dokonce k UV záření (Müller *et al.*, 2009). Tento závěr podpořilo více studií (K. D. Feller *et al.*, 2009). A autoři Simões *et al.*, (2019) potvrdili, že

u mnoha druhů netopýrů je SWS<sub>1</sub> opsin citlivý na UV světlo. Behaviorální studie na *Glossophaga soricina* ukázala, že tento netopýr je senzitivní na světlo ve vlnových délkách 310-688 nm (obr. 4; Winter, López and von Helversen, 2003).



Obr. 4. Znárodnuje spektrální citlivost netopýra *Glossophaga soricina* (A) a laboratorní myši (B). Na ose x (Wavelength) je vlnová délka světla v nanometrech. Osa y (log sensitivity) znázorňuje citlivost na světlo v logaritmické stupnici (logaritmus převrácené hodnoty intenzity světla potřebné k vyvolání reakce). A) Plná čára ukazuje spektrální citlivost fotopigmentů netopýra *Glossophaga soricina*. Data byla získána behaviorálními testy formou odměny za výběr neosvětleného stanoviště. Kruhy a trojúhelníky ukazují průměrné hodnoty spektrální citlivosti, měřené pomocí dvou světelných stimulů, kdy trojúhelníky značí použití xenonové vysokotlaké výbojky ve spektrálním rozsahu 310-485 nm a kruhy značí použití LED diody v rozsahu 382-688 nm. Křivka se čtverečky je zde pro srovnání a znázorňuje skotopickou spektrální citlivost afakických lidí, posunutou na vhodnou citlivostní škálu. Převzato z: (Winter, López and von Helversen, 2003). B) Otevřené kruhy symbolizují spektrální citlivost měřenou pomocí elektroretinografie (ERG) a trojúhelníky odpovídají behaviorálním měřením spektrální citlivosti, kdy byly myši trénované pro výběr monochromatického světla. Plná čára pak představuje teoretickou spektrální citlivost myších UV a MWS pigmentů. Přerušovaná čára ukazuje spektrální citlivost pouze pro MWS pigment, bez přispění UV pigmentu. Převzato z: (Jacobs and Williams, 2007).

Myši a potkani jsou nejčastějším modelovým zvířetem ve studiích, týkajících se vlivu nepřirozeného světla v noci. Na netopýrech zatím tolik studií není. Porovnáním jejich spektrální citlivosti můžeme díky existujícím studiím, provedeným na myších, odvozovat pravděpodobný účinek světla na netopýry. Z obr. 4 lze vyčíst, že netopýři a myši mají podobný vrchol spektrální citlivosti klasických fotoreceptorů v oblasti 500-550 nm. Také je zjevné, že myši i netopýři vykazují citlivost v UV části spektra, i když myši jsou na UV světlo citlivější. V červené části spektra citlivost obou druhů klesá. Světlo v modré, zelené nebo UV části spektra může mít podobný fyziologický a behaviorální dopad na myši a netopýry (Winter, López and von Helversen, 2003; Jacobs and Williams, 2007).



## 5.2 Kvalita zraku na úkor echolokace

Většina echolokujících netopýrů používá HDC nebo LDC echolokaci. HDC echolokace je oproti LDC efektivnější a poskytuje netopýrům kvalitnější informace o jejich okolí (Lazure, 2009; Lazure and Fenton, 2011). LDC echolokátoři společně s neecholokujícími netopýry mají naopak zřejmě výkonnější zrakový aparát v porovnání s HDC echolokátory (Gutierrez *et al.*, 2018). Neprokázalo se ale, že by se na svůj zrak spoléhali více než na echolokaci, alespoň při navigaci na krátkou vzdálenost. V jedné studii testovali, jak budou LDC echolokátoři využívat zrak a echolokaci za podmínek slabého bílého světla (<1 lux), jasného bílého světla (10 lux), červeného světla (10 lux) a za tmy. Poté měřili, zda trénovaní netopýři zvládnou přistát rychleji, když mají k dispozici vizuální orientační body. Tato hypotéza se nepotvrdila, protože světlo nemělo vliv na rychlost, jakou dokázali netopýři úlohu splnit. Dále pak nenašli žádný důkaz, že by se netopýři při navigaci na krátkou vzdálenost méně spoléhali na svoji echolokaci za přítomnosti světla (Uebel *et al.*, 2024). To znamená, že alespoň v určitých situacích zrak nemusí poskytovat výhodu oproti echolokaci a že při navigaci na krátké vzdálenosti nemá pro LDC echolokátory osvětlení (o intenzitě 10 lux) významný přínos, kdy by mohli mít oproti HDC echolokátorům výhodu, díky svému lepšímu zraku.

Funkčnost genu pro MWS/LWS opsiny je u netopýřích rodin vysoce konzervovaná, na rozdíl od genu pro SWS<sub>1</sub> opsin, jehož funkčnost se liší napříč netopýřními druhy. Autoři Simões *et al.* (2019) odhalili, že u 26 ze 115 zkoumaných druhů je tento gen nefunkční. Sice byla pseudogenizace SWS<sub>1</sub> opsinu zjištěna napříč druhy nezávisle na tom, zda používají HDC nebo LDC echolokaci, ale u HDC echolokátorů ze Starého světa (*Rhinolophidae*, *Hipposideridae* a *Rhinonycteridae*) byl tento gen nefunkční pokaždé. Zdá se tedy, že kvalita zraku se liší mezi LDC a HDC echolokátory. Tuto teorii pak mohou nepřímo potvrdit i někteří kaloni (*Pteropodidae*). Ti z většiny ztratili schopnost echolokace, ale kompenzují to výkonnějším zrakovým aparátem (Aboelnour *et al.*, 2020; Peter-Ajuzie *et al.*, 2022). Předpokládám tedy, že lepší a efektivnější echolokace skutečně přichází na úkor zraku a naopak.

Ztráta funkce SWS<sub>1</sub> opsinu u některých druhů pak vybízí k myšlence, že druhy s nefunkčním SWS<sub>1</sub> opsinem mají omezenou citlivost na krátké vlnové délky a UV záření. Světelné znečištění v tomto spektru pro ně tedy nemusí představovat přímý rušivý efekt, protože jejich zrakový aparát není na toto spektrum citlivý. Recentní studie na netopýrech, kteří tvoří kolonie v jeskynních, zkoumala vliv světla v různých spektrech na jejich výlety z jeskyně. Použili LED svítidla, na které instalovali filtry, aby dosáhli požadovaného spektra: modré světlo (380-540 nm), zelené světlo (460-620 nm), žluté světlo (460-780 nm), červené světlo (540-780 nm) a bílé

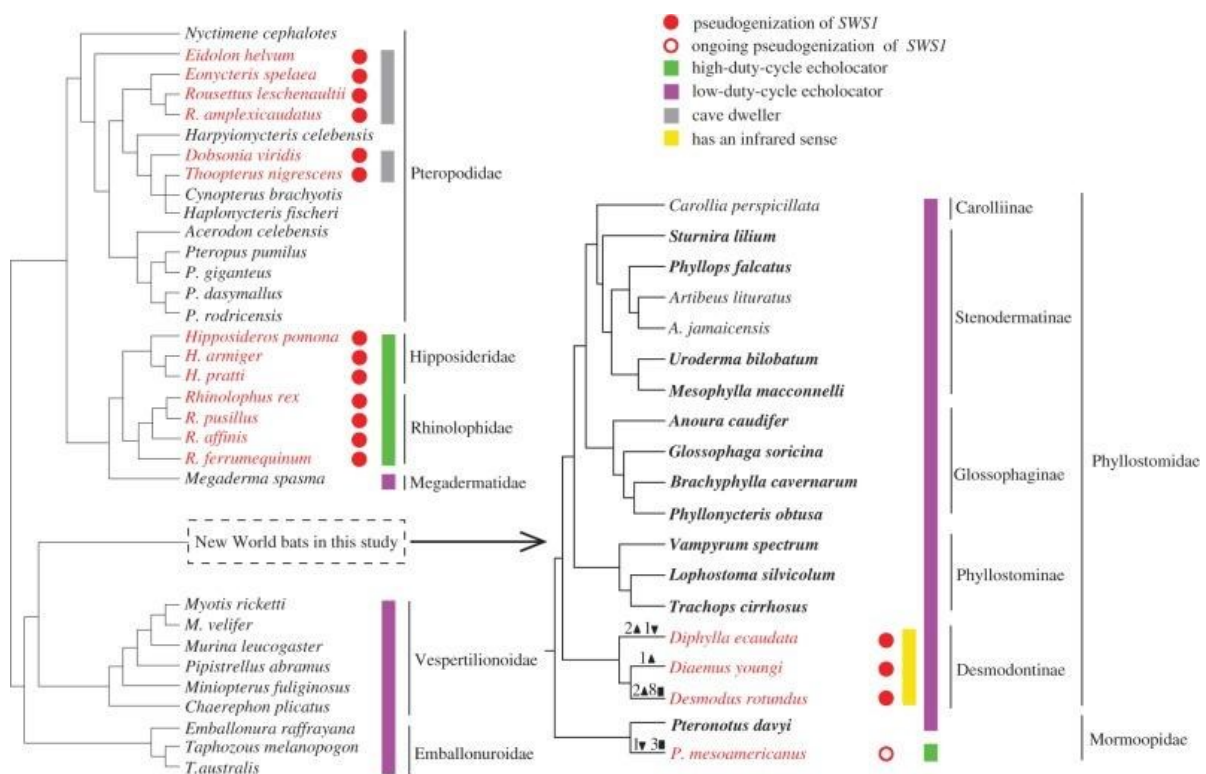
světlo (380-780 nm). Pro každé spektrum dále používali vysokou intenzitu (40-80 lux) nebo nízkou intenzitu (10-40 lux) světla. A zjistili, že výlety z kolonie příliš nepoznamenalo červené a modré světlo. Bílé světlo poznamenalo všechny zkoumané netopýry a zelené a žluté světlo ovlivnilo výlety většiny z netopýrů. Přičemž nepozorovali významný rozdíl mezi vlivem různých intenzit světla (Zhou et al., 2024). Protože jeskynní druhy mají často pseudogenizovaný SWS1 opsin (Simões et al., 2019), který je citlivý na UV a modrou část spektra, mohla by tato studie poskytovat důkaz o tom, že pro tyto netopýry světlo v modré části nepředstavuje bariéru. Zatím však nejsou dostupné podobné studie, které by zkoumaly pouze vliv modrého nebo UV záření na netopýry, protože světelné zdroje používané v experimentech emitují světlo napříč spektrem. A netopýři mohou být pořád ovlivněni světlem v tomto spektru nepřímo – například změnou ekologie jejich prostředí nebo potravních zdrojů.

### 5.3 Ekologie a zrak

Různé druhy netopýrů mají různé životní strategie, které se promítají do jejich fyziologie. Fruktivní nebo také plodožraví netopýři, aktivní během soumraku, mají obecně velké oči a dobrý zrak (Heffner et al., 1999). Do této kategorie patří například *Rousettus leschenaulti* z rodiny *Pteropodidae*, na němž bylo dokázáno, že při lokalizaci ovoce využívá kombinaci zrakových a čichových vjemů a za přítomnosti světla ( $5.76 \pm 2.85$  lux) je pro něj lokalizace ovoce snazší (Raghuram et al., 2009). *Rousettus aegyptiacus* je také fruktivní netopýr, který shání potravu i za soumraku. Jedna studie ukázala, že tyto netopýři jsou aktivní i při intenzitě světla až 50 lux. Stejná studie také ukázala, že s rostoucí intenzitou umělého světla používají echolokaci méně, což značí, že namísto toho využívají vizuální podněty (Danilovich et al., 2015). Během jiné studie autoři pozorovali, že tyto netopýři používají zrak k rozlišování 3D předmětů a úspěšně splní úkol i bez echolokace (Danilovich and Yovel, 2019). Obě studie tedy naznačují dobrý zrak tohoto netopýra. A příklad těchto soumravných netopýrů ukazuje, že adaptace na lov během soumraku přichází s dobrým zrakem. U soumravných druhů tedy nacházíme dokonalejší zrak, než je tomu u nočních druhů, kde zrakový aparát ustoupil schopnosti echolokace (Simões et al., 2019). Pro takové netopýry může v určitých situacích nepřirozené světlo v noci tedy přinášet výhodu nad netopýry, kteří se spíše spoléhají na echolokaci, protože by jim světlo o nižší intenzitě mohlo pomoci lokalizovat jejich kořist.

Dále ve studii, kde autoři mimo jiné zkoumali i krevsající netopýry, našli u všech tří zkoumaných druhů mutace, které narušují čtecí rámec genu pro SWS<sub>1</sub> opsin, a které naznačují jeho pseudogenizaci a zároveň ztrátu dichromatického vidění (Simões et al., 2019). Krevsající

netopýři mají schopnost detekovat infračervené záření (Gracheva *et al.*, 2011) a autoři Simões *et al.*, (2019) vyjadřují hypotézu, že po nabytí schopnosti vnímat infračervené světlo, není dichromatické vidění pro netopýry dále důležité, a jedná se tedy o senzorický trade-off. Zároveň bylo prokázáno, že ztráta funkčnosti genu pro SWS<sub>1</sub> opsin pozitivně koreluje s jeskynním životem netopýrů, kdy u netopýrů z rodiny *Pteropodidae*, kteří tvoří kolonie v jeskyních, došlo k pseudogenizaci, zatímco druhy, obývající stromy, si zachovaly dichromatické vidění (obr. 5; Simões *et al.*, 2019). Kvalita zrakového aparátu tedy úzce souvisí s ekologií různých netopýřích druhů a jejich rozmanitými adaptacemi.



Obr. 5: Evoluce genu pro SWS<sub>1</sub> opsinu u netopýřích druhů. Fialovým sloupcem jsou vyznačeny druhy s LDC echolokací a zeleným sloupcem jsou vyznačeny druhy s HDC echolokací. Žlutým sloupcem jsou označeni krevsající netopýři, kteří vidí infračervené světlo. Šedým sloupcem jsou vyznačeny druhy, které obývají jeskyně. Druhy napsané červenou barvou a označené červeným kolečkem mají pseudogenizovaný SWS<sub>1</sub> opsin. Převzato z: (Wu *et al.*, 2018).

## 6 DŮSLEDKY SVĚTELNÉHO ZNEČIŠTĚNÍ NA EKOLOGII NETOPÝRŮ

Noční aktivitu netopýrů, jako evoluční adaptaci, vysvětluje mnoho hypotéz. Nejvíce přijímána je predační hypotéza, podle které se netopýři svojí noční aktivitou vyhýbají predátorům (Fenton *et al.*, 1977). Mezi predátory netopýrů bychom mohli mimo jiné zařadit některé diurnální ptačí dravce a sovy (Fenton, Cumming and Oxley, 1977). Za podmínek přirozeného střídání světla a tmy netopýři druhy vylétají za potravou v různých časech během soumraku a noci. Některé

druhy, jež tolerují světlo, vylétají brzy po západu Slunce (Rydell, Entwistle and Racey, 1996), jiné čekají na pravou noc a jejich aktivita je ohraničená časem, kdy je venku dostatečná tma (Voûte, Sluiter and Grimm, 1974; Lee and McCracken, 2004). Soumračná aktivita insektivorních netopýrů bývá spojována se současnou vyšší aktivitou hmyzu, jež má jeden z vrcholů právě při setmění, čehož dokáže využít třeba *Pipistrellus pipistrellus* (Rydell, Entwistle and Racey, 1996). Jsou tu ovšem i takové druhy, jako je *Plecotus auritus*, který tvoří kolonie v kostelech, a je natolik fotofóbní, že za přítomnosti světla vůbec nevyletí z kolonie a pokud ano, volí rychlou cestu k úkrytu (Rydell, Eklöf and Sánchez-Navarro, 2017).

### 6.1 Rozdílné reakce (citlivost) netopýrů na světlo

Na umělé osvětlení v noci mají netopýři druhy dvě odpovědi. Buď se mu vyhýbají, nebo jej tolerují s případným využitím ve svůj prospěch. Jednou z mých otázek bylo, čím je daná specifická odpověď druhů na umělé světlo. A zda by citlivost na světlo mohla ovlivňovat kvalita zraku netopýrů. Zároveň mě pak zajímalo, zda by mohla mít vliv i rozdílná kvalita jejich echolokace, která se také pojí s ekologií daného druhu. HDC echolokátoři bývají často přizpůsobeni lovu v temném prostředí (např. v hustém lese) a na svoji echolokaci se spoléhají daleko více než je tomu u LDC echolokátorů (Pavey, 2021). Ti jsou zase spíše uzpůsobeni pohybu v otevřenějším prostoru, kde jsou přirozeně vystaveni vyšší intenzitě světla (Rydell and Eklöf, 2003). LDC echolokace se také pojí s kvalitnějším zrakem (Simões et al., 2019), který by jim mohl pomoci spíše překonat dezorientaci způsobenou rušivým světlem.

Autoři Jones and Rydell (1997) také vyjádřili hypotézu, že čas výletu z kolonie záleží především na schopnosti netopýrů uniknout predátorům, tedy na rychlosti a obratnosti. Aby svoji hypotézu ověřili prošli několik studií, zaměřených na čas výletu netopýrů, jejich strategie získávání potravy a jejich schopnost rychlého letu. Autoři zjistili, že strategie lovu hmyzu přímo ze vzduchu (aerial hawking) a rychlost netopýra signifikantně souvisí s dřívějšími výlety z kolonie. Strategie lovu z povrchu (gleaning) je spojena s pomalejším letem, což vystavuje netopýra vyššímu riziku predace. Proto také nejspíše tyto netopýři přirozeně vylétají později oproti netopýrům, kteří loví kořist přímo ze vzduchu. Jones and Rydell (1997) tedy ukazují, že přirozená tolerance netopýra ke světlu (např. výlet z kolonie už za soumraku) koreluje s jejich rychlostí letu. Nevztahují však tento faktor na vztah netopýrů k umělému světlu.

Pro porovnání ekologických a behaviorálních charakteristik a jejich možnému vlivu na vztah netopýrů ke světelnému znečištění jsem sestavila tabulku (obr. 6). Kvůli nedostatku behaviorálních studií, ze kterých by šla vyvodit kvalita zraku netopýrů a možný vliv na jejich

vztah ke světelnému znečištění, jsem informace o kvalitě zraku do tabulky nezahrnuje a tuto možnost prozkoumávám dále v textu na příkladu dvou netopýrů. Tabulka ukazuje, že 3 z 5 LDC echolokátorů jsou tolerantní ke světlu, ale zároveň jsou tam i tací, kteří vykazují fotofobii. Přičemž oba fotofobní netopýři s LDC echolokací se řadí mezi pomalejší letce. A potvrzuje se, že pomalý let je spojen s lovem z povrchu. Všichni HDC echolokátoři v tabulce poté vykazují negativní vztah ke světlu, a také se řadí mezi pomalejší letce. Naopak samotný čas výletu z kolonie napříč druhy v tabulce zřejmě nesouvisí s jejich vztahem k umělému osvětlení. To může být dané tím, že čas výletu z kolonie je daný více faktory, např. velikostí kolonie (Maltagliati et al., 2013), což v tabulce nebylo zohledněno, kvůli nedostatku dostupných studií.

NETOPÝR	FOTOTAXE	ECHOLOKACE	PRŮMĚRNÁ RYCHLOST LETU	ČAS VÝLETU (po západu Slunce)	STRATEGIE LOVU
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	tolerantní	LDC	5,48 m/s	relativně brzy (35 min)	vzdušný lovec
<i>Eptesicus nilssonii</i>	tolerantní	LDC	5-6 m/s	relativně brzy (40 min)	vzdušný lovec
<i>Plecotus auritus</i>	negativní	LDC	2,35 m/s	později (55 min)	lov z povrchu
<i>Myotis lucifugus</i>	negativní	LDC	2,48 m/s	brzy (22 min)	spíše vzdušný lovec
<i>Nyctalus noctula</i>	tolerantní	LDC	6,0 ± 2.1 m/s	brzy (11 min)	vzdušný lovec
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	negativní	HDC	3-4,5 m/s	relativně brzy (20-30 min)	flexibilní (obojí)
<i>Hipposideros armiger</i>	negativní	HDC	3, 5 m/s	-	flexibilní (obojí)
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	negativní	HDC	3-4,5 m/s	brzy (14 min)	lov v hustém prostředí, lov z povrchu

Obr. 6: Srovnání ekologických a behaviorálních charakteristik vybraných netopýrů. Pojem "Fototaxe" je myšlen vztah netopýrů ke světelnému znečištění. Údaje o rychlosti letu netopýrů pochází z experimentálních studií, kde u většiny netopýrů se jednalo o měření v kontrolovaném prostředí, pouze u *E. nilssonii* a *N. noctula* pochází data z měření v přirozeném prostředí, kde mohli netopýři přirozeně létat rychleji. Dále pro dva netopýry ze skupiny *Rhinolophidae* nebyly dostupné záznamy nebo výpočty rychlosti letu, z toho důvodu je uvedena průměrná rychlost odvozená od jiných netopýrů ze skupiny *Rhinolophidae*, která byla odvozena od morfologie křídel a nejedná se tedy o přímé experimentální měření rychlosti letu. Veškeré údaje o výletech z kolonie pochází ze studií, kde přímo pozorovali výlety. Zdroje dat v tabulce pochází z: (Norberg, 1976; Aldridge, 1988; Mcaney and Fairley, 1988; Rydell, 1993; Funakoshi and Maeda, 2003; Norberg and Winter, 2006; Kaňuch, 2007; Schaub and Schnitzler, 2007; Fenton, Faure and Ratcliffe, 2012; Lacoeylthe et al., 2014; Furey and Racey, 2016; Lewanzik and Goerlitz, 2018; Schoeppler, Schnitzler and Denzinger, 2018; Pavey, 2021; de Framond et al., 2023; Zhou et al., 2024; Rydell and Eklöf, 2003; Rydell, 1991; Smirnov et al., 2021; Elizabeth Anderson and Racey, 1991; Entwistle, Racey and Speakman, 1997; Reusch et al., 2024; Rydell, Entwistle and Racey, 1996; Todd and Waters, 2017; Swift, 1980; Ratcliffe and Dawson, 2003; Shively et al., 2018; Straka et al., 2019; O'Farrell and Studier, 1975).

Pro příklad dvou netopýrů s dobrým zrakem, kteří ale vykazují odlišné odpovědi v citlivosti na světlo, si vezmeme netopýry *Plecotus auritus* a *Eptesicus nilssonii*.

*Eptesicus nilssonii* je inaktivní a je přizpůsobený k lovu ve vzduchu, což zahrnuje otevřená prostředí, kde se bude přirozeně vyskytovat více světla (Rydell and Eklöf, 2003). Je tolerantní

ke světlu a dokáže lovit v okolí svítidel (Rydell, 1991). Jedinci byli pozorováni, že vylétají z kolonie průměrně 40 minut po západu Slunce (Smirnov et al., 2021). Studie v severním Švédsku, probíhající během letních večerů za relativně dobrých světelných podmínek, testovala poměr využití zraku a echolokace netopýra *E. nilssonii*. Na louce rozmístili několik mrtvých mūr různých velikostí, umístili je v párech bílou ventrální stranou nahoru a černou dorsální stranou nahoru. A pozorovali jaké budou preference netopýrů. Zjistili, že u menších mūr (3-4 cm) neměla jejich barva, a tedy jejich viditelnost oproti pozadí, vliv a netopýři je lovili ve stejném poměru, nejspíš za použití pouze echolokace. U větších mūr (5-6 cm) však už byl rozdíl znát a netopýři si volili bílé mūry signifikantně častěji, což naznačuje, že při lokalizaci kořisti využívali svůj zrak. Autoři studie označili zrak netopýra *E. nilssonii* jako *pokročilý mezi netopýry* (Rydell and Eklöf, 2003).

*Plecotus auritus* je také insektivorní, ale je přizpůsobený lovu z povrchů, což je spojené s tmavými místy jako je prostředí lesa (Elizabeth Anderson and Racey, 1991; Entwistle, Racey and Speakman, 1997). Jedná se však o fotofóbního netopýra (Reusch et al., 2024), který za přítomnosti světla vůbec nevylétá (Rydell, Eklöf and Sánchez-Navarro, 2017). Během jedné studie změřili, že z kolonie vylétá zhruba 55 minut po západu Slunce (Entwistle, Racey and Speakman, 1997). Je schopný vizuální detekce kořisti, a navíc za přítomnosti světla o intenzitě 4 lux mu vizuální vjem její lokalizaci velmi usnadňuje, což naznačuje, že má dobře vyvinutý zrak (Eklöf and Jones, 2003).

Přestože oba druhy mají kvalitní zrak, vykazují odlišné odpovědi na světlo. Hlavním rozdílem mezi nimi je jejich strategie lovu. Právě proto, že mají oba druhy kvalitní zrak a hlavním rozdílem jsou jejich adaptace pro získávání potravy usuzují, že jejich antagonistické odpovědi na umělé světlo budou způsobeny hlavně těmito jejich rozdílnými ekologickými adaptacemi.

Další proměnnou, která ovlivňuje vztah netopýrů ke světlu a souvisí i s jejich strategií získávání potravy, je jejich rychlost letu. Např. *Pipistrellus pipistrellus* je insektivorní netopýr tolerantní ke světlu, který dokáže využít jeho přínosů a lovit v okolí svítidel (Rydell, Entwistle and Racey, 1996). Je přizpůsobený lovu ve vzduchu (aerial hawk) (Todd and Waters, 2017) a bylo pozorováno, že z kolonie vylétá zhruba 35 minut po západu Slunce (Swift, 1980). *Myotis lucifugus* je ale také spíše vzdušný lovec, i když dokáže způsoby získávání potravy kombinovat (Ratcliffe and Dawson, 2003; Shively et al., 2018). Během studie, kde zaznamenávali přítomnost netopýrů podle jejich specifických echolokačních volání, pozorovali silný negativní efekt na aktivitu *Myotis* spp. v okolí svítidel, oproti tmavým sekcím (Straka et al., 2019).

V další studii použili světelné zdroje (o síle 4,400 lumen), které rozmístili podél mokřadu, a poté nahrávali volání netopýrů. Oproti tmavé kontrole byl výskyt netopýra *M. lucifugus* signifikantně menší, což naznačuje, že ke světlu tolerantní není (Seewagen and Adams, 2021). Z kolonie vylétá zhruba 22 minut po západu Slunce (O'Farrell and Studier, 1975), což je ještě dříve než u netopýra *Pipistrellus pipistrellus*. Na rozdíl od netopýra *Pipistrellus pipistrellus* je to ale pomalejší letec (Aldridge, 1988; Schaub and Schnitzler, 2007), což je pravděpodobně právě ten rozdíl, který mezi těmito dvěma druhy určuje jejich rozdílné odpovědi na světlo.

Citlivost netopýrů na světlo tedy nejspíše záleží na jejich rychlosti a obratnosti, zároveň na jejich strategii lovu, kdy vzdušní lovci jsou ke světlu tolerantnější. Dá se předpokládat, že pro vzdušné lovce představuje vyšší koncentrace hmyzu u svítidel dobrý zdroj potravy, ovšem na netopýry lovicí kořist z povrchu se to samé nevztahuje. A světlo v noci pro ně představuje pouze rušivý faktor a zároveň vyšší riziko predace, čímž se dá vysvětlit jejich přirozená averze ke světlu. Zda potom vzdušný lovec využije svítidel jako zdroje potravy nejspíše záleží na tom, jestli se mu vyplatí podstoupit vyšší riziko predace s tím spojené, tedy jestli je dostatečně rychlý a obratný, aby případnému predátorovi unikl.

## 6.2 Důsledky světelného znečištění

Jedna z výhod, kterou pro insektivorní netopýry přináší umělé osvětlení, je kumulace hmyzu u světelného zdroje (Li and Wilkins, 2022). Ve studii Bell, G. P., (1980), bylo prokázáno, že k UV-A světlu je přitahován nejprve hmyz a následně netopýři. Pokud nepřiletěl hmyz, netopýři na samotné UV-A světlo nereagovali. Ačkoliv toto není dokonalý příklad, protože UV-A se v umělém osvětlení nevyskytuje, ukazuje to na fakt, že insektivorní netopýři nebyli přitahováni k samotnému světlu ale pouze k místům, kde se shromažďuje hmyz. Pro insektivorní netopýry tolerantní ke světlu přináší tento způsob získávání potravy přínos, neboť se tím zkrátí celková doba, kdy musí za noc shánět potravu (Salinas-Ramos *et al.*, 2021). Strategie lovu u světelných zdrojů je dnes mezi netopýry natolik běžná, že ji musíme považovat za normální součást jejich života. Například u netopýra *Eptesicus nilsoni* bylo během dubna a května 95% z monitorovaných jedinců pozorováno v areálech vesnic, osvětlených vysokotlakými rtuťovými výbojkami, oproti tmavým oblastem. Během září a října tvořilo stejné číslo 87%. Ale od poloviny května do konce června nebyli netopýři u světel pozorováni téměř vůbec. Autoři nabídli pro tento jev vysvětlení sezónní migrací netopýrů na začátku léta, kdy se netopýři přesouvají do temnějších oblastí, protože s delšími dny už veřejné osvětlení přestává být tak významným zdrojem hmyzu. Toto vysvětlení je dle mého názoru o to více

pravděpodobné, když pozorování netopýrů v této studii probíhalo v severních šířkách, konkrétně v severní části Švédska (Rydell, 1991). Tento jev ukazuje, že někteří netopýři zařadili zdroje světla v noci do svého života a aktivně je využívají a vyhledávají.

Ve Švédsku proběhla studie, kdy během několika let autoři pozorovali, jaký vliv má umělé světlo, osvětlující kostely, na kolonie *Plecotus auritus* sídlící uvnitř. A autoři studie našli přímou spojitost mezi osvětlováním kostelů a úbytkem kolonií v nich. Na příkladu *P. auritus* ukázali, že konkrétní případ umělého osvětlování kostelů devastuje kolonie uvnitř, neboť umělé světlo netopýrům odřízne cestu ven. Autoři uzavírají, že při osvětlování kostelů by měla být alespoň část budovy ponechaná ve tmě, aby tudy mohli netopýři vylétat za potravou (Rydell, Eklöf and Sánchez-Navarro, 2017).

V roce 2008 proběhla studie, která zkoumala dopad světelného znečištění na ubývající populace netopýra *Rhinolophus hipposideros*. Byly použity vysokotlaké sodíkové výbojky (HPS), umístěné podél živých plotů, s průměrnou intenzitou 53.09 lux na osvětlené straně plotu. Vizuálně a pomocí ultrazvukových detektorů byl měřen počet průletů netopýrů. Přítomnost osvětlení vedla k významnému snížení aktivity netopýrů na osvětlených stranách plotů a zároveň došlo ke zpoždění začátku aktivity netopýrů v osvětlených lokalitách (v průměru 78.6 minut po západu Slunce), ve srovnání s kontrolou, kdy byla světla vypnuta (v průměru 29.9 minut po západu). Netopýři volili v přítomnosti umělého světla alternativní trasy, aby se mu vyhnuli. Autoři studie upozorňují, že pokud alternativní trasy nejsou optimální, tedy například neposkytují netopýrům dostatečný úkryt, mohou pak být vystaveni většímu riziku predace. A alternativní cesta také může být pro netopýry energeticky náročnější (Stone, Jones and Harris, 2009).

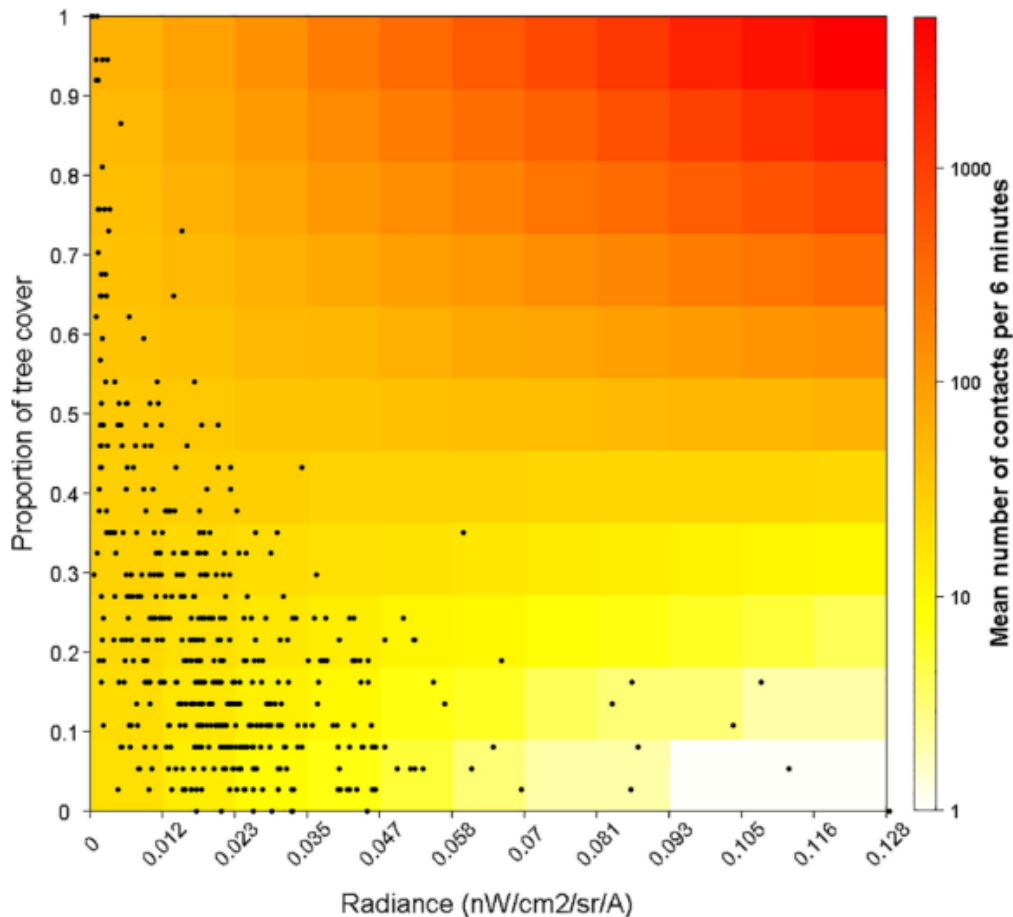
Volba delší a náročnější trasy, kvůli rušivému světlu, může být kruciólní v případě mláďat, kdy například u druhu *Pipistrellus pipistrellus*, mláďata v prvních týdnech nevlétají na dobu delší než 20 minut a také se drží v blízkosti kolonie, zhruba do 100 metrů (Racey and Swift, 1985). Zároveň bylo prokázáno, že při zvětšující se vzdálenosti, kterou musí mláďata každou noc uletět k potravě, se snižuje jejich váha a tím i jejich fitness (Tuttle, 1976). Pokud jsou tedy netopýří mláďata nucena volit delší a energeticky náročnější cestu k potravě, může to mít přímý vliv na jejich úmrtnost. Což při nízkém reprodukčním tempu některých druhů (Barclay *et al.*, 2004), v kombinaci s jejich dlouhým životem (Wilkinson and South, 2002), může být u některých netopýřích rodin problém, vzhledem k tomu, že se z vyšší mortality v populaci vzpamatovávají jen pomalu (Voigt and Kingston, 2016).



### 6.3 Intenzita a spektrum světla

Při zkoumání vztahu netopýrů ke světlu musíme vzít v potaz míru světelného znečištění, jeho spektrum a další okolní podmínky. Studie probíhající v Paříži, Lille a Montpellieru měřila počet průletů netopýra *Pipistrellus pipistrellus* (Pauwels et al., 2019). Všechny tři města patří ve Francii k těm z lokalit, které jsou pod silným vlivem světelného znečištění, z nichž Paříž je na tom nejhůře (Falchi et al., 2016). Ve studii Pauwels et al., (2019) neposkytli autoři přesné informace o intenzitě světla, pouze zmínili, že dle Falchi et al., (2016) je světelné znečištění v Paříži 40× větší než za přirozených podmínek a v Lille a Montpellieru je to 20-40×. Data o průletech netopýrů byla ve třech městech sbírána dobrovolníky, za pomoci detektorů echolokačních signálů, a dále byla data ověřena odborníky, aby byla co nejpřesnější. Nejméně průletů *P. pipistrellus* bylo zaznamenáno v Paříži (1205 průletů), více v Montpellieru (7035 průletů) a nejvíce v Lille (12 359 průletů). V rámci studie zkoumali autoři vliv kombinace světelného znečištění a dostupného stromového krytu na průlet netopýrů. Obr. 6 znázorňuje předpokládaný vliv kombinace světelné intenzity v zelené části spektra a stromového krytu na počet průletů netopýrů během 6 minut. V pravém dolním rohu grafu, kde je nejvyšší intenzita světla a nejmenší stromový kryt, je předpokládaný počet průletů netopýrů velmi nízký. Naopak v levém horním rohu, kde je nejnižší intenzita světla a nejvyšší stromový kryt, je předpokládaná aktivita netopýrů nejvyšší. Pravý horní roh ukazuje význam stromového krytu, který dokáže zmírnit negativní vliv vyšší intenzity světla a umožňuje relativně vyšší aktivitu netopýrů. Optimálními podmínkami pro průlet netopýrů však zůstává kombinace nízké intenzity světla a vysokého stromového krytu (Pauwels et al., 2019).

Výsledky další studie také ukázaly, že aktivita *P. pipistrellus* byla v osvětlených úsecích snížena, ale právě v místech, která poskytovala stromový úkryt, byla aktivita *P. pipistrellus* zhruba dvojnásobně vyšší než v neosvětlených částech. Tento trend (Mathews et al., 2015) vysvětlují tím, že úkryt snižuje riziko predace asociované s osvětleným areálem nebo tím, že u svítidel v blízkosti stromů se koncentruje větší množství hmyzu.



Obr. 6: Graf v logaritmické škále zobrazuje relativní počet průletů netopýrů v podmínkách různých kombinací intenzity světla a stromového krytu. Na ose x (Radiance) je intenzita světla v zelené části spektra, ve sledované oblasti s okruhem 100 metrů. Na ose y (Proportion of tree cover) je znázorněná míra stromového úkrytu v oblasti, kdy hodnota „0“ značí, že v oblasti nebyl žádný stromový kryt, a hodnota „1“ značí úplný stromový kryt. Barevná škála značí předpokládaný počet netopýřích průletů, kdy bílá barva znamená málo průletů a červená naopak hodně průletů. Černé body vyznačují skutečné kombinace světelných podmínek a stromového krytu, které byly v terénu zaznamenány. Intenzita světla (Radiance) byla měřena pomocí dat z obrázků pořízených ISS (International Space Station) pro zelené pásmo světla. Aktivita netopýrů byla zaznamenávána pomocí akustických detektorů, které měřily počet průletů netopýrů během 6 minut. Dále byla data analyzována a za pomoci statistických modelů byl určen předpokládaný počet průletů za různých kombinací světelných podmínek a stromového úkrytu. Převzato z: (Pauwels et al., 2019).

Vyhýbání se světlu u netopýrů může záležet na tom, jak dobře jsou schopni toto světlo vidět. Z obr. 4 je zjevné, že jejich zrakový systém je senzitivní na zelenou a modrou část spektra. A v červené části spektra jejich citlivost klesá (Winter, López and von Helversen, 2003). Během studie v Nizozemsku byl testován dopad světla v červené, zelené a bílé části spektra, kdy intenzita světla zdrojů na povrchu země byla  $7.6 \pm 1.2$  lux. Červené světlo mělo maximální intenzitu v rozmezí 630-700 nm, zelené světlo mělo vrchol kolem 500-550 nm a bílé světlo

pokrývalo celé viditelné spektrum (400-700 nm). Experiment probíhal v přirozeném prostředí v temných oblastech a světelné zdroje byly rozmístěny tak, aby pokryly otevřenou krajinu, linku lesa a lesní prostor. Studie probíhala po dobu čtyř let (2012-2016) a každým rokem bylo začátkem a koncem léta provedeno měření. Pro doplnění byl také jednou měřen dopad světla v různých částech spektra na aktivitu hmyzu (Spoelstra, van Grunsven, *et al.*, 2017). Netopýři *Plecotus spp.* se umělému světlu obecně vyhýbají (Rydell, Eklöf and Sánchez-Navarro, 2017), během studie Spoelstra *et al.* (2017) bylo zjištěno, že se *Plecotus spp.* sice vyhýbali bílému a zelenému světlu, ale červené světlo na jejich chování nemělo významný vliv a jejich aktivita v červeném světle byla srovnatelná s aktivitou ve tmě. Naopak *Pipistrellus pipistrellus*, jež je ke světlu tolerantní (Mathews *et al.*, 2015), vykazoval vyšší aktivitu v bílém a zeleném světle, kde bylo přítomno více hmyzu. Jeho aktivita v červeném světle byla vyšší než ve tmě, ale nižší než v bílém nebo zeleném světle. Celkově byla aktivita všech netopýřů v červeném světle srovnatelná s jejich aktivitou ve tmě. Z toho vyplývá, že červené světlo bylo nejméně rušivé a mělo nejmenší negativní dopad (Spoelstra, Van Grunsven, *et al.*, 2017). V roce 2021 proběhla podobná studie, která zkoumala vliv červeného a bílého světla na pravděpodobnost, že netopýři v blízkosti světla vyhledají úkryt ve vegetaci. Světelné zdroje měly na úrovni země intenzitu  $8.7 \pm 3.0$  lux a byly umístěny na kraji lesa. Výsledky ukázaly, že u netopýře *Pipistrellus pipistrellus* byla pravděpodobnost, že v blízkosti světla zaletí do úkrytu lesa, signifikantně vyšší u bílého i červeného světla. U netopýřů *Plecotus spp.* byla pravděpodobnost vyšší pouze u bílého světla a na červené světlo vykazovali mírnou toleranci. Netopýři měli obecně tendenci vyhledávat úkryt ve vegetaci za přítomnosti bílého i červeného světla, i když při bílém světle bylo toto chování mnohem výraznější (Barré *et al.*, 2021). Obě zmíněné studie potvrzují ekologickou výhodu červeného světla oproti bílému. A ukazují, že červené světlo je pro netopýry nejméně rušivé, přestože i na něj reagují. Tento jev může být vysvětlen nízkou citlivostí netopýřů na dlouhovlnné spektrum (červené světlo).

#### **6.4 Zdroje veřejného osvětlení a jejich vliv na aktivitu netopýřů**

Autoři Elvidge *et al.*, (2010) ve své studii analyzovali 43 různých typů svítidel a poskytli tím obecné údaje o spektru hlavních kategorií svítidel. Pro studium vlivu světelného znečištění na netopýry jsou důležité zejména ty typy svítidel, které se běžně používají pro osvětlení ulic, parků, veřejných prostor a podobně. Jedná se o vysokotlaké sodíkové výbojky (High Pressure Sodium - HPS), nízkotlaké sodíkové výbojky (Low Pressure Sodium - LPS), LED svítidla (Light Emitting Diodes). A poté v menší míře: rtuťové výbojky (Mercury Vapour - MV) a halogenidové výbojky (Metal Halide - MH). Podle autorů jsou jejich důležité spektrální

charakteristiky následující: 1) HPS svítidla mají nejvyšší světelné emise kolem 810 nm, dále pak v rozsahu 570 až 600 nm (oranžovo-červené spektrum). 2) LPS svítidla mají nejsilnější emise na 589 nm (monochromatické žluté světlo). 3) Bílá LED svítidla, používaná pro veřejné osvětlení, mají nejvyšší emise v rozsahu 450-460 nm (modrá část spektra), s menšími emisními vrcholy v zelené až červené části spektra. Kde se pak druhý vrchol lišil u “Cool White” LED svítidel a u “Neutral White” LED svítidel, kdy studenější bílá měla oproti neutrální bílé druhý vrchol spíše v modré části spektra a neutrální bílá spíše v červené části. 4) Rtuťové výbojky mají primární emise kolem 546 a 578 nm (modrá část spektra), a poté sekundární emise v UV a části. 5) Halogenidové výbojky mají nejsilnější emise kolem 819 nm a další silné emise v modré a červené části spektra a mohou vyzařovat i UV světlo.

Dle spektrálních charakteristik uvedených svítidel v kombinaci s rozsahem netopýřího vidění (vrchol kolem 500-550 nm, citlivost na UV záření) usuzují následující: LPS svítidla emitující monochromatické žluté světlo mají nejsilnější emise v části spektra, kde citlivost netopýřů klesá, a tudíž bude jejich dopad na ně nejmírnější ze všech uvedených typů svítidel. Dalším zdrojem relativně méně rušivého světla budou ze stejného důvodu HPS svítidla emitující světlo v oranžovo červeném spektru. Naopak LED svítidla, rtuťové a halogenidové výbojky mají silné emise v modré a zelené části spektra a budou tedy představovat největší rušivý efekt pro druhy citlivé na světlo.

Rušivý vliv studených bílých LED svítidel na netopýry ukázala studie, která testovala jeho účinek na netopýry *Pipistrellus pipistrellus*, *Rhinolophus hipposideros*, *Nyctalus/Eptesicus* spp., *Myotis* spp.. Svítidla byla rozmístěna podél živých plotů a během experimentu mělo světlo tři různé intenzity: nízkou (~3,6 lux), střední (~6,6 lux) a vysokou (~49,8 lux). U netopýra *R. hipposideros* nepozorovali autoři signifikantní rozdíl mezi vlivem slabého a středně intenzivního světla. Ale pozorovali rozdíl, kdy světlo o vysoké intenzitě mělo oproti světlu střední intenzity podstatně větší negativní dopad na jeho aktivitu. U *Myotis* spp. byl pozorován signifikantní negativní efekt světla o všech třech intenzitách oproti kontrolní noci, kdy byla světla vypnuta. U obou netopýřů bylo pozorováno, že se světelným zdrojům při letu vyhýbají. Dá se tedy shrnout, že u netopýřů citlivých na světlo, jako jsou *Myotis* spp. a *R. hipposideros*, představuje studené bílé LED světlo rušivý faktor. U netopýřů *Pipistrellus pipistrellus* a *Nyctalus/Eptesicus* nebyl pozorován signifikantní rozdíl v aktivitě mezi rozdílnými intenzitami světla a tmavou kontrolou. Ale světlo nemělo velký vliv na jejich potravní aktivitu, to autoři vysvětlují tím, že studie byla možná příliš krátká na to, aby netopýři stihli zaznamenat svítidla, jako přínosný zdroj potravy (Stone et al., 2012).

Během jedné studie napodobili autoři styl veřejného osvětlení vesnických oblastí, za pomoci HPS, LED a a MH svítidel, aby změřili, jak budou svítidla s odlišným spektrem přitahovat hmyz. Zjistili, že atraktivita LED a HPS svítidel pro hmyz je podobná, ale oproti oběma světelným zdrojům byl hmyz signifikantně více přitahován k MH svídlům. Autoři studie to vysvětlují rozdílným spektrálním složením světla MH svítidel oproti LED a HPS, obzvláště pak přítomností světla v UV rozsahu (Wakefield et al., 2018). Což může také vysvětlit menší potravní aktivitu netopýrů u LED svítidel v předešlé studii (Stone et al., 2012). Zároveň tím poté můžeme rozlišovat svítidla s emisemi v UV části spektra, jako lepší zdroj potravy pro tolerantní druhy netopýrů. To potvrdila studie, která testovala vliv výměny LPS svítidel (~32,8 lux) za halogenidové výbojky (~56,2 lux), u kterých chyběl filtr UV světla. Svítidla byla v párech rozmístěna po krajině, v první části experimentu se jednalo o dvě LPS svítidla a v druhé části vyměnili jedno LPS svítidlo z páru za halogenidovou výbojku. V obou částech experimentu zaznamenávali pracovníci aktivitu netopýrů pomocí akustických detektorů. U netopýra *Pipistrellus pipistrellus* bylo v první části studie pozorováno dvakrát méně průletů u LPS svítidel (~414 průletů), oproti počtu průletů v druhé části studie, kdy byly vyměněny za MH svítidla (~878 průletů). Podobný efekt byl pozorován u *Nyctalus/Eptesicus*. U kontrolních LPS svítidel, které zůstaly nezměněny v obou částech studie, se průměrný počet průletů signifikantně nezměnil (Stone et al., 2015).

Z výše uvedených studií vyplývá, že typy svítidel veřejného osvětlení a jejich odlišná spektra mají zásadní vliv na aktivitu netopýrů. Tradiční světelné zdroje, jako jsou LPS nebo HPS svítidla, jsou se svým spektrem pro fotofobní druhy méně rušivé. Halogenidová svítidla pak mohou přinášet některým druhům netopýrů příležitost pro lov hmyzu, nicméně se jedná o nepřírozený efekt, který může být spojen s ekologickými změnami v dostupnosti hmyzu a z dlouhodobého hlediska by mohl mít dopad na rovnováhu nočních ekosystémů. Starší typy svítidel, jako jsou LPS, HPS, MH nebo MV, v dnešní době masivně nahrazují LED svítidla, která jsou sice efektivnější a udržitelnější, ale se svým spektrem představují pro netopýry větší rušivý efekt než starší LPS nebo HPS svítidla.

## 7 ZÁVĚR

Světelné znečištění je rostoucí environmentální problém, který ovlivňuje širokou škálu organismů, včetně netopýrů. Světlo jako hlavní *Zeitgeber* přirozeně synchronizuje biologické hodiny živočichů. Pokud je mu živočich vystaven mimo přirozený cyklus střídání světla a tmy, má to na něj negativní dopad. Laboratorní studie na potkanech a myších ukázaly, že

nepřirozené světlo v noci ovlivňuje např. hormonální hladiny, reprodukci nebo imunitní odpověď organismu. U netopýrů pak může světlo v noci způsobit fázové posuny jejich cirkadiálních rytmů a narušit tak synchronizaci jejich biologických hodin. Netopýři dokáží rozlišovat světlo soumraku a svítání a každé spektrum má na jejich cirkadiální rytmy odlišný vliv. To naznačuje, že i nepřirozené umělé světlo v noci může ovlivnit správný chod jejich biologických hodin a nesprávně načasovat jejich aktivity, jako je třeba čas výletu z kolonie. Přestože víme, že umělé světlo umístěné v blízkosti jeskyně obývané netopýry může fungovat jako bariéra a zabránit jim výletu z kolonie, stále chybí studie zaměřené na vliv nepřirozeného světla na jejich cirkadiální rytmy.

Zrak netopýrů funguje pro vstup světla, fungujícího jako *Zeitgeber*, a také jej využívají v obrazovém vidění při orientaci na delší vzdálenosti, např. při navigaci zpět do kolonie, a zároveň třeba i při lovu větších mūr. U HDC echolokátorů ustoupila kvalita zraku jejich vysoce specializované echolokaci, ale LDC echolokátoři, a zvláště pak soumračné druhy mají kvalitní zrakový aparát, na který se občas spoléhají při lokalizaci potravy. Kvalita zraku tedy souvisí s ekologií druhu a to nejen s typem echolokace, také například s jeskynním životem. Jeskynní druhy mívají často pseudogenizovaný gen pro SWS<sub>1</sub> opsin, což znamená, že nejsou citliví na světlo v UV spektru. Pro všechny druhy platí, že jejich citlivost na světlo klesá v červené části spektra. Červené světlo, svou charakteristikou nejvíce podobné tmě, je pro ně tedy nejméně škodlivé. Pro světlocitlivé druhy červené světlo pravděpodobně představuje minimální bariéru a je šetrnější i k jejich cirkadiálním rytmům. Oproti tomu modré světlo, které je nejvíce podobné dennímu světlu, má výrazně negativnější dopady.

Odpověď netopýrů na umělé světlo, tedy jestli jej budou tolerovat a případně využívat jako zdroj potravy, nebo naopak vykazovat averzi, záleží na jejich ekologických adaptacích. Nejvýraznějším faktorem je rychlost letu - rychlejší a obratnější netopýři pravděpodobně spíše podstoupí riziko predace, spojené s osvětlenými areály. S rychlostí letu souvisí strategie lovu, kdy lov z povrchu je spojený s pomalým letem a vzdušní lovci bývají rychlejší. Se strategií lovu je spojený typ echolokace, který může fungovat jako další ukazatel pravděpodobné odpovědi netopýra na rušivé světlo. Předpokládala jsem, že netopýři, kteří obecně vylétají z kolonie dříve a jsou tedy tolerantní k přirozeným hladinám světla za soumraku, by mohli být stejně tolerantní i k umělým zdrojům světla. Tato teorie se mi v mém vzorku netopýrů nepotvrdila, což mohlo být dáno nedostatkem studií a rozdíly v pozorováních mezi nalezenými pracemi. U tolerantních druhů netopýrů kromě spektra hraje roli i intenzita světla a dostupnosti

stromového krytu, který významně snižuje negativní vliv rušivého světla, pravděpodobně také kvůli sníženému riziku predace.

Pro insektivorní netopýry, využívající veřejných svítidel jako zdroje potravy, přináší tato strategie velkou výhodu, protože lovem u svítidel snižuje čas potřebný k nalezení kořisti. Pro netopýry, citlivé na světlo, naopak rostoucí světelné znečištění představuje bariéru, která je nutí volit alternativní trasy nebo stanoviště pro lov. Růst světelného znečištění znamená úbytek vhodných míst pro lov ve tmě a mohl by mít přímý vliv na rozložení populací netopýrů. Další výzkumnou otázkou je, jak zdroje světelného znečištění v krajině mění rozprostření hmyzu a zda je pak méně dostupný v tmavých areálech pro netopýry, kteří u svítidel neloví.

Současný trend nahrazování starších svítidel úspornějšími LED svítilny přináší problém, protože tato svítilna často vyzařují světlo v nejrůznějších spektrách pro netopýry. Tento negativní efekt se dá snížit správnou instalací svítidel, např. zaštitěním svrchu, aby se omezil rozptyl světla do atmosféry, nebo volbou světla v delších vlnových délkách. Dále zhasínání světel o půlnoci je dobrou praktikou, která vrací netopýrům alespoň část temné noci. Avšak nejlepším řešením je neumísťovat svítilny na místa, kde nejsou nezbytně potřeba, a tím zachovat přirozenou noc pro netopýry a ostatní noční organismy. V budoucím výzkumu by bylo dobré se také zaměřit na dlouhodobé sledování vlivu světelného znečištění na populace netopýrů a mezidruhové vztahy.

## 9 REFERENCE

Aboelnour, A. *et al.* (2020) 'Retinal characterization in the eyes of two bats endemic in the Egyptian fauna, the Egyptian fruit bat (*ROUSETTUS AEGYPTIACUS*) and insectivorous bat (*PIPISTRELLUS KUHLII*), using the light microscope and transmission electron microscope', *Microscopy Research and Technique*, 83(11), pp. 1391–1400.

Agez, L. *et al.* (2007) 'Melatonin affects nuclear orphan receptors mRNA in the rat suprachiasmatic nuclei', *Neuroscience*, 144(2), pp. 522–530.

Aldridge, H.D.J.N. (1988) 'Flight kinematics and energetics in the little brown bat, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae), with reference to the influence of ground effect', *Journal of Zoology*, 216(3), pp. 507–517.

Aschoff, J. (1960) 'Exogenous and endogenous components in circadian rhythms', *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 25, pp. 11–28.

Barclay, R.M.R. *et al.* (2004) 'Variation in the reproductive rate of bats', *Canadian Journal of Zoology*, 82(5), pp. 688–693.

Barré, K. *et al.* (2021) 'Bats seek refuge in cluttered environment when exposed to white and

red lights at night', *Movement Ecology*, 9(1), p. 3.

Bell, G.P. (1980) 'Habitat use and response to patches of prey by desert insectivorous bats', *Canadian Journal of Zoology*, 58(10), pp. 1876–1883.

Benenson, W. *et al.* (2006) *Handbook of Physics*. Springer Science & Business Media.

Bhargava, A., Herzel, H. and Ananthasubramaniam, B. (2015) 'Mining for novel candidate clock genes in the circadian regulatory network', *BMC Systems Biology*, 9(1), p. 78.

Björn, L.O. (2015) 'Principles and nomenclature for the quantification of light', in L.O. Björn (ed.) *Photobiology: The Science of Light and Life*. New York, NY: Springer, pp. 21–25.

Bloch, N. (2016) 'The evolution of opsins and color vision: Connecting genotype to a complex phenotype', *Acta Biológica Colombiana*, 21, p. 481. (review)

Boonman, A., Bar-On, Y. and Yovel, Y. (2013) 'It's not black or white—on the range of vision and echolocation in echolocating bats', *Frontiers in Physiology*, 4.

Cailotto, C. *et al.* (2009) 'Effects of nocturnal light on (clock) gene expression in peripheral organs: A role for the autonomic innervation of the liver', *PLOS ONE*, 4(5), p. e5650.

Cinzano, P. and Falchi, F. (2014) 'Quantifying light pollution', *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, 139, pp. 13–20.

Cinzano, P., Falchi, F. and Elvidge, C. d. (2001) 'The first World Atlas of the artificial night sky brightness', *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 328(3), pp. 689–707.

Crawford, D.L. (1989) 'Astronomy's problem with light pollution', *Leonardo*, 22(2), pp. 285–286. (review)

Danilovich, S. *et al.* (2015) 'Bats regulate biosonar based on the availability of visual information', *Current Biology*, 25(23), pp. R1124–R1125.

Danilovich, S. and Yovel, Y. (2019) 'Integrating vision and echolocation for navigation and perception in bats', *Science Advances*, 5(6), p. eaaw6503.

Diatroptov, M.E. *et al.* (2019) 'Infradian and ultradian rhythms of body temperature resumption during hibernation', *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 168(2), pp. 291–294.

Dietzer, M.T. *et al.* (2024) 'High temporal resolution data reveal low bat and insect activity over managed meadows in central Europe', *Scientific Reports*, 14(1), p. 7498.

Do, M.T.H. *et al.* (2009) 'Photon capture and signalling by melanopsin retinal ganglion cells', *Nature*, 457(7227), pp. 281–287.

Dzirkbiková, Z. *et al.* (2022) 'Artificial dim light at night during pregnancy can affect hormonal and metabolic rhythms in rat offspring', *International Journal of Molecular Sciences*, 23(23), p. 14544.

Eklöf, J. and Jones, G. (2003) 'Use of vision in prey detection by brown long-eared bats,



*Plecotus auritus*', *Animal Behaviour*, 66(5), pp. 949–953.

Elizabeth Anderson, M. and Racey, P.A. (1991) 'Feeding behaviour of captive brown long-eared bats, *Plecotus auritus*', *Animal Behaviour*, 42(3), pp. 489–493.

Elvidge, C.D. *et al.* (2010) 'Spectral identification of lighting type and character', *Sensors*, 10(4), pp. 3961–3988.

Entwistle, A.C., Racey, P.A. and Speakman, J.R. (1997) 'Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1342), pp. 921–931.

Erkert, H.G. (1982) 'Ecological aspects of bat activity rhythms', in T.H. Kunz (ed.) *Ecology of Bats*. Boston, MA: Springer US, pp. 201–242. (review)

Falchi, F. *et al.* (2011) 'Limiting the impact of light pollution on human health, environment and stellar visibility', *Journal of Environmental Management*, 92(10), pp. 2714–2722. (review)

Falchi, F. *et al.* (2016) 'The new world atlas of artificial night sky brightness', *Science Advances*, 2(6), p. e1600377.

Feller, K. D. *et al.* (2009) 'Characterization of photoreceptor cell types in the little brown bat *Myotis lucifugus* (Vespertilionidae)', *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 154(4), pp. 412–418.

Fenton, M.B. *et al.* (1977) 'Activity Patterns, Habitat Use, and Prey Selection by Some African Insectivorous Bats', *Biotropica*, 9(2), pp. 73–85.

Fenton, M.B. (1999) 'Describing the echolocation calls and behaviour of bats', *ACTA CHIROPTEROLOGICA*, 1(2), pp. 127–136.

Fenton, M.B., Cumming, D.H.M. and Oxley, D.J. (1977) 'Prey of Bat Hawks and Availability of Bats', *The Condor*, 79(4), pp. 495–497.

Fenton, M.B., Faure, P.A. and Ratcliffe, J.M. (2012) 'Evolution of high duty cycle echolocation in bats', *Journal of Experimental Biology*, 215(17), pp. 2935–2944. (review)

Fernandez, D.C. *et al.* (2016) 'Architecture of retinal projections to the central circadian pacemaker', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(21), pp. 6047–6052.

Frafjord, K. (2021) 'The influence of night length: Activity of the northern bat *Eptesicus nilssonii* under conditions of continuous light in midnight sun compared to a southern population', *BMC Zoology*, 6(1), p. 34.

de Framond, L. *et al.* (2023) 'Calibrated microphone array recordings reveal that a gleaner bat emits low-intensity echolocation calls even in open-space habitat', *Journal of Experimental Biology*, 226(18), p. jeb245801.

de Framond, L., Reininger, V. and Goerlitz, H.R. (2023) 'Temperate bats may alter calls to partially compensate for weather-induced changes in detection distance', *The Journal of the Acoustical Society of America*, 153(5), pp. 2867–2877.

- Funakoshi, K. and Maeda, F. (2003) 'Foraging activity and night-roost usage in the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*', *Mammal study*, 28(1), pp. 1–10.
- Furey, N.M. and Racey, P.A. (2016) 'Can wing morphology inform conservation priorities for Southeast Asian cave bats?', *Biotropica*, 48(4), pp. 545–556.
- Gracheva, E.O. *et al.* (2011) 'Ganglion-specific splicing of TRPV1 underlies infrared sensation in vampire bats', *Nature*, 476(7358), pp. 88–91.
- Griffin, D.R. (1971) 'The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera)', *Animal Behaviour*, 19(1), pp. 55–61.
- Grippe, R.M. and Güler, A.D. (2019) 'Dopamine signaling in circadian photoentrainment: consequences of desynchrony', *The Yale Journal of Biology and Medicine*, 92(2), pp. 271–281. (review)
- Guerrero-Vargas, N.N. *et al.* (2022) 'Timed restricted feeding cycles drive daily rhythms in female rats maintained in constant light but only partially restore the estrous cycle', *Frontiers in Nutrition*, 9.
- Gutierrez, E. de A. *et al.* (2018) 'Functional shifts in bat dim-light visual pigment are associated with differing echolocation abilities and reveal molecular adaptation to photic-limited environments', *Molecular Biology and Evolution*, 35(10), pp. 2422–2434.
- Halberg, F. and Stephens, A.N. (1959) 'Susceptibility to ouabain and physiologic circadian periodicity'.
- Hall, M.R., Gwinner, E. and Bloesch, M. (1987) 'Annual cycles in moult, body mass, luteinizing hormone, prolactin and gonadal steroids during the development of sexual maturity in the White stork (*Ciconia ciconia*)', *Journal of Zoology*, 211(3), pp. 467–486.
- Hatori, M. *et al.* (2008) 'Inducible ablation of melanopsin-expressing retinal ganglion cells reveals their central role in non-image forming visual responses', *PLOS ONE*, 3(6), p. e2451.
- Hattar, S. *et al.* (2002) 'Melanopsin-containing retinal ganglion cells: architecture, projections, and intrinsic photosensitivity', *Science (New York, N.Y.)*, 295(5557), pp. 1065–1070.
- Heffner, R.S., Koay, G. and Heffner, H.E. (1999) 'Sound localization in an Old-World fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*): acuity, use of binaural cues, and relationship to vision', *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 113(3), pp. 297–306.
- Holderied, M.W. and von Helversen, O. (2003) 'Echolocation range and wingbeat period match in aerial-hawking bats', *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1530), pp. 2293–2299.
- Hölker, F. *et al.* (2010) 'Light pollution as a biodiversity threat', *Trends in Ecology & Evolution*, 25(12), pp. 681–682. (review)
- Hoofer, S.R. *et al.* (2003) 'Molecular phylogenetics and taxonomic review of noctilionoid and vespertilionoid bats (Chiroptera: Yangochiroptera)', *Journal of Mammalogy*, 84(3), pp. 809–821.

- Hunter, T. (2013) ‘The birth of DarkSky (IDA) and a lifelong mission fighting light pollution (2013) DarkSky International’. Available at: <https://darksky.org/news/the-birth-of-ida-and-a-lifelong-mission-fighting-light-pollution>.
- Illnerová, H. (1971) ‘Effect of light on the serotonin content of the pineal gland’, *Life Sciences*, 10(16), pp. 955–960.
- Jacobs, G.H. (1993) ‘The distribution and nature of colour vision among the mammals’, *Biological Reviews*, 68(3), pp. 413–471. (review)
- Jacobs, G.H. and Williams, G.A. (2007) ‘Contributions of the mouse UV photopigment to the ERG and to vision’, *Documenta Ophthalmologica. Advances in Ophthalmology*, 115(3), pp. 137–144.
- Jerigova, V., Zeman, M. and Okuliarova, M. (2023) ‘Chronodisruption of the acute inflammatory response by night lighting in rats’, *Scientific Reports*, 13, p. 14109.
- Jones, G. (1995) ‘Flight performance, echolocation and foraging behaviour in noctule bats *Nyctalus noctula*’, *Journal of Zoology*, 237(2), pp. 303–312.
- Jones, G. and Rayner, J.M.V. (1989) ‘Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae)’, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(3), pp. 183–191.
- Jones, G. and Rydell, J. (1997) ‘Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats’, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 346(1318), pp. 445–455. (review)
- Kaňuch, P. (2007) ‘Evening and morning activity schedules of the noctule bat (*Nyctalus noctula*) in Western Carpathians’, 71(3), pp. 126–130.
- Klein, D.C. and Moore, R.Y. (1979) ‘Pineal N-acetyltransferase and hydroxyindole-O-methyltransferase: control by the retinohypothalamic tract and the suprachiasmatic nucleus’, *Brain Research*, 174(2), pp. 245–262.
- Koen, E.L. *et al.* (2018) ‘Emerging threat of the 21st century lightscape to global biodiversity’, *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 24(6), pp. 2315–2324.
- Kuechly, H.U. *et al.* (2012) ‘Aerial survey and spatial analysis of sources of light pollution in Berlin, Germany’, *Remote Sensing of Environment*, 126, pp. 39–50.
- Lacoeuilhe, A. *et al.* (2014) ‘The influence of low intensities of light pollution on bat communities in a semi-natural context’, *PLOS ONE*, 9(10), p. e103042.
- Laothamatas, I. *et al.* (2023) ‘Metabolic and chemical architecture of the mammalian circadian clock’, *Cell chemical biology*, 30(9), pp. 1033–1052.
- Layne, J.N. (1967) ‘Evidence for the use of vision in diurnal orientation of the bat *Myotis austroriparius*’, *Animal Behaviour*, 15(4), pp. 409–415.
- Lazure, L. (2009) ‘High duty cycle echolocation and prey detection ability in bats’, *Digitized Theses* [Preprint].

- Lazure, L. and Fenton, M.B. (2011) 'High duty cycle echolocation and prey detection by bats', *Journal of Experimental Biology*, 214(7), pp. 1131–1137.
- Lee, Y.-F. and McCracken, G.F. (2004) 'Flight activity and food habits of three species of *Myotis* bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in Sympatry', *Zoological Studies* [Preprint].
- Lei, M. and Dong, D. (2016) 'Phylogenomic analyses of bat subordinal relationships based on transcriptome data', *Scientific Reports*, 6, p. 27726.
- Lewanzik, D. and Goerlitz, H.R. (2018) 'Continued source level reduction during attack in the low-amplitude bat *Barbastella barbastellus* prevents moth evasive flight', *Functional Ecology*, 32(5), pp. 1251–1261.
- Li, H. and Wilkins, K.T. (2022) 'Predator-prey relationship between urban bats and insects impacted by both artificial light at night and spatial clutter', *Biology*, 11(6), p. 829.
- Lučan, R.K. (2009) 'Effect of colony size and reproductive period on the emergence behaviour of a maternity colony of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) occupying an artificial roost (Chiroptera: Vespertilionidae)'.
- Maltagliati, G., Agnelli, P. and Cannicci, S. (2013) 'Where and at what time? Multiple roost use and emergence time in greater Horseshoe Bats (*Rhinolophus ferrumequinum*)', *Acta Chiropterologica*, 15(1), pp. 113–120.
- Mathews, F. *et al.* (2015) 'Barriers and benefits: implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), p. 20140124.
- Mcaney, C.M. and Fairley, J.S. (1988) 'Activity patterns of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* at summer roosts', *Journal of Zoology*, 216(2), pp. 325–338.
- Miyahara, E. *et al.* (1998) 'Color vision in two observers with highly biased LWS/MWS cone ratios', *Vision Research*, 38(4), pp. 601–612.
- Moore, R.Y. and Lenn, N.J. (1972) 'A retinohypothalamic projection in the rat', *Journal of Comparative Neurology*, 146(1), pp. 1–14.
- Müller, B. *et al.* (2009) 'Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors', *PLOS ONE*, 4(7), p. e6390.
- Norberg, U.M. (1976) 'Aerodynamics, kinematics, and energetics of horizontal flapping flight in the long-eared bat *Plecotus auritus*', *Journal of Experimental Biology*, 65(1), pp. 179–212.
- Norberg, U.M.L. and Winter, Y. (2006) 'Wing beat kinematics of a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, flying at different flight speeds and Strouhal numbers', *Journal of Experimental Biology*, 209(19), pp. 3887–3897.
- O'Farrell, M.J. and Studier, E.H. (1975) 'Population structure and emergence activity patterns in *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Northeastern New Mexico', *The American Midland Naturalist*, 93(2), pp. 368–376.
- Pauwels, J. *et al.* (2019) 'Accounting for artificial light impact on bat activity for a biodiversity-

- friendly urban planning’, *Landscape and Urban Planning*, 183, pp. 12–25.
- Pavey, C.R. (2021) ‘Comparative echolocation and foraging ecology of horseshoe bats (Rhinolophidae) and Old World leaf-nosed bats (Hipposideridae)’, *Australian Journal of Zoology*, 68(6), pp. 382–392. (review)
- Perlow, M.J. *et al.* (2008) ‘Daily rhythms in cortisol and melatonin in primate cerebrospinal fluid: Effects of constant light and dark’, *Neuroendocrinology*, 32(4), pp. 193–196.
- Peter-Ajuzie, I.K. *et al.* (2022) ‘Ocular morphology of the fruit bat, *Eidolon helvum*, and the optical role of the choroidal papillae in the megachiropteran eye: a novel insight’, *Folia Morphologica*, 81(3), pp. 715–722.
- Procheş, Ş. and Ramdhani, S. (2012) ‘The world’s zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses’, *BioScience*, 62(3), pp. 260–270.
- Racey, P.A. and Swift, S.M. (1985) ‘Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging Behaviour’, *Journal of Animal Ecology*, 54(1), pp. 205–215.
- Raghuram, H. *et al.* (2009) ‘The role of olfaction and vision in the foraging behaviour of an echolocating megachiropteran fruit bat, *Rousettus leschenaulti* (Pteropodidae)’, *Mammalian Biology*, 74(1), pp. 9–14.
- Ratcliffe, J.M. and Dawson, J.W. (2003) ‘Behavioural flexibility: the little brown bat, *Myotis lucifugus*, and the northern long-eared bat, *M. septentrionalis*, both glean and hawk prey’, *Animal Behaviour*, 66(5), pp. 847–856.
- Reusch, C. *et al.* (2024) ‘Light-averse behaviour of attic-dwelling bats when commuting through urban areas’, *Global Ecology and Conservation*, 54, p. e03112.
- Roenneberg, T. and Foster, R.G. (1997) ‘Twilight times: Light and the circadian system’, *Photochemistry and Photobiology*, 66(5), pp. 549–561. (review)
- Rudic, R.D. *et al.* (2004) ‘BMAL1 and CLOCK, two essential components of the circadian clock, are involved in glucose homeostasis’, *PLOS Biology*, 2(11), p. e377.
- Rydell, J. (1991) ‘Seasonal use of illuminated areas by foraging northern bats *Eptesicus nilssonii*’, *Ecography*, 14(3), pp. 203–207.
- Rydell, J. (1992) ‘Exploitation of insects around streetlamps by bats in Sweden’, *Functional Ecology*, 6(6), pp. 744–750.
- Rydell, J. (1993) ‘*Eptesicus nilssonii*’, *Mammalian species*, (430), pp. 1–7. (review)
- Rydell, J. and Eklöf, J. (2003) ‘Vision complements echolocation in an aerial-hawking bat’, *Naturwissenschaften*, 90(10), pp. 481–483.
- Rydell, J., Eklöf, J. and Sánchez-Navarro, S. (2017) ‘Age of enlightenment: long-term effects of outdoor aesthetic lights on bats in churches’, *Royal Society Open Science*, 4(8), p. 161077.
- Rydell, J., Entwistle, A. and Racey, P.A. (1996) ‘Timing of foraging flights of three species of

- bats in relation to insect activity and predation risk', *Oikos*, 76(2), pp. 243–252.
- Salinas-Ramos, V.B. *et al.* (2021) 'Artificial illumination influences niche segregation in bats', *Environmental Pollution*, 284, p. 117187.
- Schaub, A. and Schnitzler, H.-U. (2007) 'Flight and echolocation behaviour of three vespertilionid bat species while commuting on flyways', *Journal of Comparative Physiology A*, 193(12), pp. 1185–1194.
- Schoeller, E.L. *et al.* (2021) 'Growth hormone pulses and liver gene expression are differentially regulated by the circadian clock gene *Bmal1*', *Endocrinology*, 162(4), p. bqab023.
- Schoeppler, D., Schnitzler, H.-U. and Denzinger, A. (2018) 'Precise Doppler shift compensation in the hipposiderid bat, *Hipposideros armiger*', *Scientific Reports*, 8(1), p. 4598.
- Schroeder, M.M. *et al.* (2018) 'The roles of rods, cones, and melanopsin in photoresponses of M4 intrinsically photosensitive retinal ganglion cells (ipRGCs) and optokinetic visual behavior', *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12, p. 203.
- Seewagen, C.L. and Adams, A.M. (2021) 'Turning to the dark side: LED light at night alters the activity and species composition of a foraging bat assemblage in the northeastern United States', *Ecology and Evolution*, 11(10), pp. 5635–5645.
- Shively, R. *et al.* (2018) 'Increased diet breadth of little brown bats (*Myotis lucifugus*) at their northern range limit: a multimethod approach', *Canadian Journal of Zoology*, 96(1), pp. 31–38.
- Simões, B.F. *et al.* (2019) 'As blind as a bat? Opsin phylogenetics illuminates the evolution of color vision in bats', *Molecular Biology and Evolution*, 36(1), pp. 54–68.
- Smirnov, D.G., Bezrukov, V.A. and Kurmaeva, N.M. (2021) 'Use of habitat and foraging time by females of *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae)', *Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал*, 20(1), pp. 1–10.
- Spoelstra, K., van Grunsven, R.H.A., *et al.* (2017) 'Response of bats to light with different spectra: light-shy and agile bat presence is affected by white and green, but not red light', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855), p. 20170075.
- Stadelmann, B. *et al.* (2007) 'Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(1), pp. 32–48.
- Stephan, F.K. and Zucker, I. (1972) 'Circadian rhythms in drinking behavior and locomotor activity of rats are eliminated by hypothalamic lesions', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69(6), pp. 1583–1586.
- Stockman, A. and Sharpe, L.T. (2006) 'Into the twilight zone: the complexities of mesopic vision and luminous efficiency', *Ophthalmic and Physiological Optics*, 26(3), pp. 225–239. (review)
- Stone, E.L. *et al.* (2015) 'The impacts of new street light technologies: experimentally testing

the effects on bats of changing from low-pressure sodium to white metal halide', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), p. 20140127.

Stone, E.L., Jones, G. and Harris, S. (2009) 'Street Lighting Disturbs Commuting Bats', *Current Biology*, 19(13), pp. 1123–1127.

Stone, E.L., Jones, G. and Harris, S. (2012) 'Conserving energy at a cost to biodiversity? Impacts of LED lighting on bats', *Global Change Biology*, 18(8), pp. 2458–2465.

Straka, T.M. *et al.* (2019) 'Tree cover mediates the effect of artificial light on urban Bats', *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7.

Swift, S.M. (1980) 'Activity patterns of Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland', *Journal of Zoology*, 190(3), pp. 285–295.

Teeling, E.C. *et al.* (2000) 'Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats', *Nature*, 403(6766), pp. 188–192.

Thapan, K., Arendt, J. and Skene, D.J. (2001) 'An action spectrum for melatonin suppression: evidence for a novel non-rod, non-cone photoreceptor system in humans', *The Journal of Physiology*, 535(1), pp. 261–267.

Todd, V.L.G. and Waters, D.A. (2017) 'Small scale habitat preferences of *Myotis daubentonii*, *Pipistrellus pipistrellus*, and potential aerial prey in an upland river valley', *Acta Chiropterologica*, 19(2), pp. 255–272.

Tuttle, M.D. (1976) 'Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): Factors influencing growth and survival of newly volant young', *Ecology*, 57(3), pp. 587–595.

Uebel, A.S. *et al.* (2024) 'Daubenton's bats maintain stereotypical echolocation behaviour and a lombard response during target interception in light', *BMC Zoology*, 9(1), p. 9.

Václavíček, R. (2023) 'DEFINICE: Světelné znečištění'.

Van Den Bussche, R.A. and Hooper, S.R. (2004) 'Phylogenetic relationships among recent chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa', *Journal of Mammalogy*, 85(2), pp. 321–330.

Vanlalnghaka, C. *et al.* (2005a) 'Natural twilight phase-response curves for the cave-dwelling bat, *Hipposideros Speoris*', *Chronobiology International*, 22(5), pp. 793–800.

Voigt, C.C. *et al.* (2018) 'Migratory bats are attracted by red light but not by warm-white light: Implications for the protection of nocturnal migrants', *Ecology and Evolution*, 8(18), pp. 9353–9361.

Voigt, C.C. and Kingston, T. (2016) 'Bats in the anthropocene: conservation of bats in a changing world', Springer Nature. (review)

Volleth, M. *et al.* (2002) 'A comparative ZOO-FISH analysis in bats elucidates the phylogenetic relationships between Megachiroptera and five microchiropteran families', *Chromosome research: An international journal on the molecular, supramolecular and evolutionary aspects of chromosome biology*, 10(6), pp. 477–497.

- Voûte, A.M., Sluiter, J.W. and Grimm, M.P. (1974) 'The influence of the natural light-dark cycle on the activity rhythm of pond bats (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) during summer', *Oecologia*, 17(3), pp. 221–243.
- Wakefield, A. *et al.* (2018) 'Quantifying the attractiveness of broad-spectrum street lights to aerial nocturnal insects', *Journal of Applied Ecology*, 55(2), pp. 714–722.
- Wang, Z. *et al.* (2017) 'Prenatal development supports a single origin of laryngeal echolocation in bats', *Nature Ecology & Evolution*, 1(2), pp. 1–5.
- Wilkinson, G.S. and South, J.M. (2002) 'Life history, ecology and longevity in bats', *Aging Cell*, 1(2), pp. 124–131.
- Williams, T.C. and Williams, J.M. (1967) 'Radio tracking of homing bats', *Science*, 155(3768), pp. 1435–1436.
- Winter, Y., López, J. and von Helversen, O. (2003) 'Ultraviolet vision in a bat', *Nature*, 425(6958), pp. 612–614.
- Wu, J. *et al.* (2018) 'Testing the sensory trade-off hypothesis in New World bats', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1885), p. 20181523.
- Wurtman, R.J., Axelrod, J. and Fischer, J.E. (1964) 'Melatonin synthesis in the pineal gland: effect of light mediated by the sympathetic nervous system', *Science*, 143(3612), pp. 1328–1330.
- Xiao, Q. *et al.* (2021) 'Light at night and risk of pancreatic cancer in the NIH-AARP diet and health study', *Cancer Research*, 81(6), pp. 1616–1622.
- Zeile, A.J. *et al.* (2019) 'Melanopsin driven enhancement of cone-mediated visual processing', *Vision Research*, 160, pp. 72–81.
- Zhang, G. *et al.* (2022) 'Genomic landscape of mitochondrial DNA insertions in 23 bat genomes: characteristics, loci, phylogeny, and polymorphism', *Integrative Zoology*, 17(5), pp. 890–903.
- Zhou, D. *et al.* (2024) 'Behavioral responses of cave-roosting bats to artificial light of different spectra and intensities: Implications for lighting management strategy', *Science of The Total Environment*, 916, p. 170339.
- Zielonka, D. *et al.* (2015) 'Melatonin and cortisol profiles in patients with pituitary tumors', *Neurologia i Neurochirurgia Polska*, 49(1), pp. 65–69.
- Zimmerman, W.F., Pittendrigh, C.S. and Pavlidis, T. (1968) 'Temperature compensation of the circadian oscillation in *Drosophila pseudoobscura* and its entrainment by temperature cycles', *Journal of Insect Physiology*, 14(5), pp. 669–684.