

PIOTR BURGIEŁŁ

Potencjał nietoperzy w biologicznej ochronie lasu

Bats as a potential biological pest control agent in forest

ABSTRACT

Burgiełł P. 2018. Potencjał nietoperzy w biologicznej ochronie lasu. Sylwan 162 (9): 707-717.

Bats have a set of features that make them very effective insects predators, thus they can potentially play an important role as a biological pest control agent in forests. The active flight ability, nocturnal lifestyle, high level of metabolism and a lack of a significant threat from predators make bats the most important predators of insects active in the evening and at night. All bats species noted in Poland are associated with forests, where they use various microhabitats and forage on various types of prey. According to foraging strategy and diet, insect-eating bats have been divided into several ecomorphological groups, which shows different efficacy in foraging on particular species of forest insects pests. Numerous studies indicate that bats diet includes primary forest pests from order Lepidoptera and also some species from Diptera and Coleoptera. Forest pests from Lepidoptera and Diptera represent a significant share in the diet of gleaning bats, especially long eared bats *Plecotus* sp., barbastelle *Barbastella barbastellus* and Natterer's bats *Myotis nattererii*. During the swarming period *Melolonthinae* sp. and *Amphimallon* sp. (Coleoptera) dominate in the diet of all larger species of bats, especially aerial hawkers and bats foraging along the linear elements in the landscape: serotine bat *Eptesicus serotinus*, common noctule *Nyctalus noctula*, lesser noctule *Nyctalus leisleri* and mouse eared bat *Myotis myotis* (which forage mainly on ground beetles). Moreover many bat species are able to change diet and adapt it to the most abundant prey. According to forest protection, the most important guilds are gleaners, bats foraging in the dense vegetation and canopy and aerial hawkers. Bats have a great potential as a biological control agents and all conservation practices including this group of animals will simultaneously support the natural forest resistance mechanisms.

KEY WORDS

bats, forest pests, pest control, forest protection

ADDRESSES

Piotr Burgiełł – e-mail: piotrburgiel@gmail.com

Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, SGGW w Warszawie; Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

Wstęp

Jednym z najważniejszych celów wielofunkcyjnej gospodarki leśnej jest użytkowanie drzewostanów przy zachowaniu różnorodności biologicznej. Aby osiągnąć ten cel, dąży się m.in. do ograniczenia stosowania insektycydów syntetycznych na rzecz wspierania naturalnego oporu środowiska leśnego. Zgodnie z Instrukcją... [2012] w nowoczesnym leśnictwie powinno się popierać biologiczne metody ochrony lasu poprzez stwarzanie dogodnych warunków do życia dla zwierząt owadożernych, aby w pełni wykorzystać ich potencjał biologiczny. Wiedza dotycząca relacji drapieżnik-ofiara pomiędzy zwierzętami leśnymi a owadami szkodliwymi jest wciąż uboga. Dotychczas

licznie prowadzono jedynie badania dotyczące roli drapieżnictwa bezkręgowców oraz ptaków jako czynników ograniczających liczebność populacji szkodników owadów [Forbes 1882; Dolbeer 1990; Greadhead, Greadhead 1992; Marquis, Whelan 1994; Greenberg i in. 2000; Van Bael i in. 2007; Marquis, Marquis 2010; Whelan i in. 2010; Martin i in. 2013]. Dopiero od niedawna zauważa się wzrost zainteresowania interakcjami pomiędzy innymi gromadami zwierząt a szkodnikami lasów. Szczególnie mało wiemy na temat skali drapieżnictwa nietoperzy, które spośród kręgowców polujących w nocy są potencjalnie najważniejszymi drapieżnikami owadów [Williams-Guillén i in. 2008; Wanger i in. 2014; Węgiel i in. 2016; Burgieł 2017]. Prezentowana praca ma na celu podsumowanie wiedzy dotyczącej roli nietoperzy jako czynnika biologicznej ochrony lasu.

Na przestrzeni lat wśród naukowców utrwaliło się niepoparte badaniami przekonanie, że spośród wszystkich kręgowców wpływ drapieżnictwa ptaków na owady jest najistotniejszy. Już pod koniec XIX wieku powstało wiele prac dotyczących roli ptaków jako czynnika kontrolującego okresowe fluktuacje liczebności szkodników owadów [Forbes 1903, 1882] oraz korzyści ekonomicznych wynikających z drapieżnictwa tej grupy zwierząt. Rzadko spotyka się badania nad wpływem presji, którą wywierają na owady inne gromady kręgowców. Nieuzasadnione wydaje się umniejszanie roli ssaków jako drapieżników mających znaczący wpływ na liczebność populacji szkodliwych owadów leśnych [Buckner 1966; Sekercioglu 2006; Williams-Guillén i in. 2008; Wanger i in. 2014].

Ptaki i ssaki są stałocieplne i charakteryzują się wysokim poziomem metabolizmu, co przekłada się bezpośrednio na wysokie zapotrzebowanie pokarmowe. Ponadto ptaki latają, co jest najbardziej energochłonnym sposobem przemieszczania się [Schmidt-Nielsen 1972]. Wśród ssaków jedynie nietoperze posiadły zdolność do aktywnego lotu, dzięki czemu zajmują nisze ekologiczne bardzo podobne do ptasich. Nisze te różnią się zwykle jedynie porą aktywności – ptaki żerują za dnia, a nietoperze w nocy [Norberg 1986; Barclay, Briham 1991; Patterson i in. 2003].

Ze względu na technikę lotu większość nietoperzy wydatkuje więcej energii podczas przemieszczania się i żerowania niż ptaki [Thomas, Suthers 1972; Winter 1998]. Wiąże się to bezpośrednio z większym zapotrzebowaniem na pokarm. Nietoperze owadożerne potrzebują więc więcej energii, a co za tym idzie muszą spożywać więcej owadów w przeliczeniu na jednostkę masy ciała niż ptaki podobnych rozmiarów [Maina 2000].

Potencjał biologicznej ochrony świadczonej przez nietoperze

Riccucci i Lanza [2014] podsumowali badania dotyczące roli nietoperzy w ochronie ważnych gospodarczo roślin uprawnych przed motylami Lepidoptera. Obecność szczytków przeszło 80 gatunków ważnych gospodarczo szkodników z rzędu Lepidoptera stwierdzono w odchodach 22 gatunków europejskich nietoperzy. Motyle, w tym gatunki szkodliwe, stanowią podstawę diety podkowców *Rhinolophus* spp., nocka Brandta *Myotis brandtii*, nocka Bechsteina *M. bechsteini*, borowiaczka *Nyctalus leisleri*, borowca wielkiego *N. noctula*, mrocza późnego *Eptesicus serotinus*, przymrocza Saviego *Hypsugo savii*, mopka *Barbastella barbastellus* oraz gacków *Plecotus* sp. Na podstawie przeglądu literatury autorzy sugerują, że nietoperze stanowią ważny element w biologicznej ochronie roślin w rolnictwie i podkreślają, że aktywne zabiegi ochronne, takie jak rozwieszanie budek rozrodczych dla nietoperzy, mogą w dużym stopniu przyczynić się do wzmocnienia naturalnego oporu środowiska w stosunku do owadów szkodliwych.

W lasach tropikalnych wpływ drapieżnictwa nietoperzy na owady roślinożerne jest znacznie większy niż wpływ ptaków [Kalka i in. 2008]. W Panamie na drzewach izolowanych od ptaków liczebność bezkręgowców była średnio o 65%, a na drzewach izolowanych od nietoperzy aż o 153% większa niż na drzewach kontrolnych. Również uszkodzenia aparatu asymilacyjnego na drzewach

izolowanych od nietoperzy były znacznie większe niż na tych izolowanych od ptaków (odpowiednio 209 i 67% w stosunku do drzew kontrolnych). Przeprowadzona na tym samym obszarze analiza diety *Micronycteris microtis*, pospolitego nietoperza zbierającego ofiary z powierzchni roślin, pokazuje, że owady roślinożerne stanowią przeszło 51% ofiar i 70% ogólnej biomasy ofiar tego pospolitego gatunku nietoperza [Santana i in. 2011]. Najczęściej zjadane były gąsienice (33%) oraz inne roślinożerne owady: prostoskrzydłe Orthoptera, poświętnikowate Scarabaeidae i straszki Phasmatodea. Ponadto zaobserwowano, że nietoperze zjadają jedynie wybrane fragmenty owadów, prawdopodobnie w celu uniknięcia wtórnego przenikania toksyn roślinnych z ciał owadów lub szczątków pokarmowych [Kuntz i in. 1995]. Na podstawie szacunków ilości spożywanych owadów wśród gatunków podobnych autorzy sugerują, że w lasach tropikalnych presja ze strony nietoperzy specjalizujących się w zbieraniu owadów z powierzchni roślin jest znacznie większa niż presja ze strony ptaków owadożernych. Williams-Guillén i in. [2008] zwracają ponadto uwagę na fakt, że prowadzone dotychczas sumaryczne badanie wpływu nietoperzy i ptaków na owady szkodliwe może prowadzić do niedoszacowania roli nietoperzy. Zachowania takie dodatkowo zwiększają zapotrzebowanie pokarmowe i presję nietoperzy na owady roślinożerne.

Badania Clevelanda i in. [2006] wykazały, że tworzące wielomilionowe kolonie w Teksasie i północnym Meksyku moloski brazylijskie (*Tadarida brasiliensis*) żerują na kilku najważniejszych szkodnikach upraw kukurydzy i bawełny (w tym słonecznicy amerykańskiej *Helicoverpa zea* oraz słonecznicy orzechówki *H. armigera*). Kunz i in. [1995] oszacowali, że w okresie ciąży i laktacji samice moloska zjadają dziennie od 4,49 do 8,39 g owadów, co przy kolonii rozrodczej wielkości kilku milionów daje kilkadziesiąt ton owadów w ciągu jednej nocy. Obliczono, że ochrona biologiczna świadczona przez ten gatunek na rozpatrywanym terenie pozwala zaoszczędzić średnio 741 tys. USD rocznie (przy 4,6-6,4 miliona USD dochodu ze zbiorów bawełny). McCracken i in. [2012] udowodnili poza tym, że moloski reagują na okresowe fluktuacje liczebności słonecznicy i wraz ze wzrostem liczebności tego gatunku wzrasta w pokarmie nietoperzy udział ciem i larw. Badania te pokazują, że nietoperze są bardzo plastyczne pod względem diety i wybierają ofiary, których w danej chwili jest najwięcej, a bilans energetyczny polowania jest najkorzystniejszy. Czyni je to doskonałymi regulatorami liczebności owadów mających tendencje do pojawów gradacyjnych [McCracken i in. 2012]. Autorzy zwracają uwagę na brak danych dotyczących roli nietoperzy w zwalczaniu szkodliwych owadów w lasach [Kuntz i in. 1995; Boyles i in. 2011; McCracken i in. 2012; Wanger i in. 2014].

Z wycień Boylesa i in. [2011] wynika, że wartość biologicznej ochrony świadczonej przez nietoperze dla rolnictwa w USA oscyluje w granicach około 22,9 mld dolarów rocznie (3,7-53 mld). Szacunki autorów uwzględniają jedynie koszty, jakie trzeba byłoby ponieść na użycie konwencjonalnych insektycydów, aby zastąpić presję, jaką nietoperze wywierają na populacje owadów szkodliwych w rolnictwie. Powyższe wyciągnięcia nie uwzględniają biologicznej ochrony ekosystemów świadczonej przez nietoperze w lasach oraz zagrożeń, jakie niesie ze sobą stosowanie insektycydów.

Bardzo niewiele wiadomo na temat roli nietoperzy w redukcji owadów szkodliwych w lasach klimatu umiarkowanego. Panyutin i in. [2001] zbadali ilościowe zapotrzebowanie borowców wielkich (próbna 2 tys. osobników) w rezerwacie Voronzh w Rosji na pokarm i stwierdzili, że w niewoli w okresie laktacji (maj-sierpień) pojedyncza samica zjadała średnio 500 g larw mączników młynarków *Tenebrio molitor*. Autor sugeruje, że w przeliczeniu na owady dziko występujące w siedliskach leśnych ilość ta odpowiada około 1 kg. Ponieważ podczas badania przetrzymywane w wolierach nietoperze prawie w ogóle nie latały, należy przypuszczać, że spożywana ilość energii pokrywała jedynie minimalne zapotrzebowanie pokarmowe, nieuwzględniające kosztów energetycznych przelotów

na żerowiska, polowania oraz zachowań socjalnych. Na podstawie analizy diety oraz zagęszczenia populacji borowców w rezerwacie Voronzh oszacowano, że badana populacja zjada od 50 do 100 kg owadów latających na 1 km² lasu. Badania nad dietą borowca wielkiego pokazują, że gatunek ten poluje przeważnie na owady poruszające się w stadach: chrzączki Trichoptera, muchówki Diptera (komarnice Tipulidae, pozmrokowate Anisopodidae, ochotkowate Chironomidae) lub licznie występujące (wiosną *Melolontha* sp., jesienią *Geotrupes* sp.), dzięki czemu może on odpowiadać zwiększoną presją na owady, które występują gradacyjnie [Gloor i in. 1995; Panyutin 2001]. W podobny sposób na wzrost liczebności poszczególnych ofiar reaguje gacek brunatny [Rostovskaya i in. 2000]. Udowodniono, że podobnie jak inne nietoperze z rodziny mroczkowatych (Vespertilionidae) gacki polują na owady, które występują w największej liczbie, jednak wykazują bardzo dużą selektywność w wyborze określonego typu ofiar – ciem. Ponieważ samice gacka brunatnego potrzebują 3,83-4,26 g owadów/dobę/osobnika [McLean, Speakman 1999], ten pospolicie występujący gatunek również pełni ważną rolę w ograniczaniu liczebności owadów szkodliwych.

We Francji Charbonnier i in. [2014] przeprowadzili badania nad interakcją pomiędzy zmianami liczebności korowódki śródziemnomorskiej (*Thaumetopoea pityocampa*) a aktywnością nietoperzy w tyczkownikach sosny nadmorskiej (*Pinus pinaster*). Wyniki wskazują, że również w warunkach klimatu umiarkowanego nietoperze stanowią istotny czynnik ograniczający liczebność populacji ważnych gospodarczo pierwotnych szkodników sosen. Dzięki wykorzystaniu detektorów ultrasonicznych zarejestrowano wzrost aktywności oraz wzrost żerowania – liczby sekwencji sygnałów echolokacyjnych emitowanych przez nietoperze podczas żerowania (ang. feeding buzzes) – na powierzchniach, na które za pomocą syntetycznych feromonów wabione były ćmy. Autorzy udowodnili, że wraz ze sztucznie wywołanym wzrostem zagęszczenia ofiar proporcjonalnie wzrosła aktywność żerowania nietoperzy. Zanotowano istotny wzrost indeksu żerowania u średnich i dużych gatunków nietoperzy: karlika średniego *Pipistrellus kuhlii*, mroczka późnego *Eptesicus serotinus*, borowiaczka *Nyctalus leiseri* i mroczka pozłocistego *E. nilssonii*. Co ciekawe, mniejsze karliki drobne *P. pipistrellus* nie odpowiedziały wzrostem aktywności i żerowania na wzrost zagęszczenia korowódki, co sugeruje, że wśród gatunków nietoperzy występuje podział zasobów i specjalizacja pokarmowa [Aldridge, Rautenbach 1987; Patterson i in. 2003]. Nie zaobserwowano wzrostu aktywności gacków oraz mopka. Gatunki te specjalizują się w aktywnym polowaniu na ćmy oraz w zbieraniu odpoczywających owadów z powierzchni roślinności, jednak żerują w starszych klasach wieku i przypuszczalnie okresowy wzrost liczebności ofiar w nieodpowiednim dla tych gatunków siedlisku nie miał większego wpływu na ich aktywność. Jest to kolejny dowód na przestrzenne rozdzielanie nisze ekologiczne zajmowanych przez poszczególne gatunki nietoperzy. Z obserwacji tych wynika, że gatunki mniej wyspecjalizowane, takie jak karliki większe, borowiaczki, mroczki późne i pozłociste, odpowiadają zmianą diety, jeżeli w siedlisku pojawi się znaczna ilość łatwo dostępnych ofiar. Te i inne badania pokazują, że nietoperze prowadzą aktywne wyszukiwania i intensywnie żerują w miejscach, gdzie zagęszczenie ofiar jest najwyższe. Co więcej, nietoperze (będące oportunistami) mogą z łatwością przestawić się na inny rodzaj ofiar, dzięki czemu populacje tych ssaków mogą pozostać liczne niezależnie od fluktuacji liczebności poszczególnych gatunków owadów i szybko reagować na wzrost liczebności populacji szkodników leśnych.

Dieta poszczególnych grup ekomorfologicznych nietoperzy

Nietoperze są bardzo plastyczne pod względem preferencji pokarmowych oraz wyboru siedlisk, w których żerują [Furlonger i in. 1987; Fullard i in. 1991; Shiel i in. 1999; Almenar i in. 2012]. W lasach najważniejszymi czynnikami wpływającymi na aktywność oraz dietę nietoperzy są

budowa przestrzenna, struktura wieku, udział śródleśnych powierzchni otwartych oraz dostępność ofiar [Grindal 1995; Pauli i in. 2015; Węgiel i in. 2016; Burgieł 2017]. Najbardziej preferowany jest mozaikowaty krajobraz leśny, obfitujący w różnej wielkości śródleśne tereny otwarte (zręby, duże i małe gniazda, luki) oraz zróżnicowany układ klas wieku z dobrze rozwiniętą strefą brzegową drzewostanu. W lasach gospodarczych układ taki występuje w drzewostanach zagospodarowanych rębniami złożonymi, a w szczególności rębniami gniazdowymi II, III i IV oraz rębnią przerębową V [Pauli i in. 2015; Węgiel i in. 2016; Burgieł 2017].

W zależności od cykliw życiowych owadów, warunków pogodowych oraz obfitości i dostępności różnorodnych ofiar dieta nietoperzy podlega okresowym zmianom. Różki poszczególnych gatunków owadów wpływają na okresowe zmiany diety nietoperzy, które dostosowują strategię polowania do najliczniej występujących w danej chwili ofiar [Wickramasinghe i in. 2003; Kusch i in. 2004; Almenar i in. 2012; Threlfall i in. 2012; Barros i in. 2014]. Dieta uzależniona jest również od pory roku, siedliska oraz cech morfologicznych i strategii polowania poszczególnych gatunków nietoperzy [Erickson, West 2002; Russ i in. 2003; Kusch i in. 2004; Ciechanowski i in. 2010]. Nietoperze są mniej aktywne w okresie niepogody, podczas opadów deszczu, silnego wiatru oraz niskiej temperatury [Ciechanowski 2002; Erickson, West 2002; Parsons i in. 2003; McCracken i in. 2012; Lawer, Darkoh 2016].

Duży wpływ na dietę nietoperzy mają pora roku, rozród i temperatura. Wiosną i późną jesienią oraz w okresie niepogody i niskiej temperatury nietoperze znacznie częściej zbierają mało ruchliwe wówczas owady z powierzchni roślinności. Latem, w ciepłe i bezwietrzne noce, nietoperze polują intensywnie na owady latające, które najczęściej roją się w takich warunkach [Kunz i in. 1995; McLean, Speakman 1999; Shiel i in. 1999; Rostovskaya i in. 2000; Panyutin 2001]. Również w ciągu nocy nietoperze żerują z różną intensywnością. Najwyższa aktywność gatunków łowiących aktywnie owady w locie przypada na zmierzch oraz okres przed świtem, a nietoperze zbierające owady z powierzchni roślinności są najbardziej aktywne w środku nocy, kiedy ze względu na niższą temperaturę owady są mniej aktywne lub odpoczywają [Brigham i in. 1997; Erickson, West 2002; Patterson i in. 2003; Russ i in. 2003; Sachanowicz, Ciechanowski 2008].

Nietoperze możemy podzielić na szereg grup wykazujących podobne preferencje siedliskowo-pokarmowe oraz specjalizacje w polowaniu na określone grupy ofiar [Denzinger, Schnitzler 2013]. Poszczególne gildie nietoperzy preferują określone habitaty i przystosowały się do polowania na owady, które najliczniej tam występują [Kusch i in. 2004; Denzinger, Schnitzler 2013]. Wyróżnia się nietoperze żerujące ponad wodami stojącymi i wolno płynącymi ciekami, polujące w gęstej roślinności, polujące wzdłuż liniowych elementów krajobrazu, zbierające ofiary z powierzchni roślin, chwytające aktywnie owady w locie, polujące z zasadzki oraz polujące na owady naziemne. Poszczególne gatunki wykorzystują często więcej niż jedną technikę lub zmieniają je sezonowo w zależności od siedliska, warunków atmosferycznych i obfitości różnych rodzajów ofiar.

Ponad wodami żerują nocki rude *Myotis daubentonii*, nocki łydkowłose *M. dasycneme* oraz karliki większe *Pipistrellus nathusii* [Ciechanowski 2002; Krüger i in. 2013]. Nietoperze te latają zazwyczaj dość szybko i nisko nad wodą [Jones, Rayner 1988]. W pokarmie nietoperzy należących do tej grupy przeważają owady, których cykl życiowy częściowo przebiega w wodzie: muchówki Diptera (ochotkowate Chironomoidea, komarowate Culicidae), chrzączki Trichoptera, jętki Ephemeroptera, a w okresie wiosennym również chrząszcze Coleoptera oraz motyle Lepidoptera [Kalko, Schnitzler 1989; Racey i in. 1998; Flavin i in. 2001; Ciechanowski, Zapart 2012].

Do następnej dużej grupy zalicza się nietoperze, które polują w gęstej roślinności, w koronach drzew i krzewów. Wśród tej grupy wyróżnia się gatunki specjalizujące się w zbieraniu owadów z powierzchni roślin (ang. gleaning) oraz w chwytaniu ofiar w środowisku obfitującym

w przeszkody. Dzięki krótkim i szerokim skrzydłom latają powoli (około 5 m/s) i bardzo zwrotnie [Aldridge, Rautenbach 1987; Norberg, Rayner 1987; Norberg 1994; Fenton 1999; Kalcounis i in. 1999]. Do lokalizowania ofiar wykorzystują echolokację dającą bardzo dokładny obraz akustyczny środowiska przy niewielkim zasięgu (do około 5-8 m). Niektóre gatunki wykorzystują też analizę szumów wywoływanych przez poruszającą się zdobycz [Schofield, Fitzsimmons 2004; Siemers, Swift 2005; Lacki i in. 2007; Dietz, Pir 2009; Denzinger, Schnitzler 2013]. Należą tu gacki *Plecotus auritus* i *P. austriacus*, mopek *Barbastella barbastellus*, nocek Bechsteina *Myotis Bechsteinii* oraz nocek Natterera *M. nattereri*. W pokarmie tej gildii przeważają Lepidoptera (szczególnie u gacków i mopków), Diptera (komarzyce Tipulidae, komarowate Culicidae), chruściki Trichoptera i okresowo Coleoptera (np. podczas rójki guniak czerwczyk *Amphimallon solstitiale* oraz chrabąszcz majowy *Melolontha melolontha*) [Rydell 1989; Swift, Racey 2002; Cel'uch, Kropil 2008; Kalka i in. 2008].

Dużą plastycznością pod względem wyboru żerowisk i ofiar charakteryzują się nietoperze wyspecjalizowane w aktywnym chwytaniu ofiar w locie (ang. aerial hawkers). Najczęściej polują one na owady latające w dużych skupiskach i na znacznych wysokościach. Należą tu gatunki „głośne”, emitujące sygnały echolokacyjne o wysokim natężeniu, pozwalające namierzyć ofiarę z dużej odległości [Aldridge, Rautenbach 1987; Norberg, Rayner 1987; Norberg 1994]. Do głównych przedstawicieli tej grupy należą: borowiec wielki *Nyctalus noctula*, borowiaczek *N. lasierii*, mroczek posrebrzany *Vespertilio murinus* i mroczek poźlocisty *Eptesicus nilsonii*. Nietoperze te żerują ponad różnymi typami siedlisk, wśród których dominują tereny uprawne i pastwiska oraz tereny leśne [Shiel i in. 1998; Haupt i in. 2006; Ruczyński i in. 2017]. Karlik malutki *Pipistrellus pipistrellus* i drobny *P. pygmaeus* oraz mroczek późny *Eptesicus serotinus* żerują głównie w pobliżu liniowych elementów w krajobrazie oraz brzegów drzewostanów. Na terenach otwartych polują głównie na muchówki Diptera (kłośnicowate Scathophagidae, kuczmanowate Ceratopogonidae), motyle Lepidoptera oraz poświetnikowate Scarabaeidae (mroczek późny, borowiec wielki) [Mikula, Čmoková 2012]. W lasach żerują w dojrzałych drzewostanach, ponad śródleśnymi terenami otwartymi, na zrębach, ponad uprawami, młodnikami, drogami (borowiec wielki, borowiaczek) oraz wzdłuż brzegów drzewostanów (karliki *Pipistrellus* sp., nocek wąsatek i Brandta *Myotis mystacinus brandtii*), gdzie chwytają owady należące głównie do Lepidoptera, Diptera (życiorkowate Hemerobiidae, złotookowate Chrysopidae) i Hymenoptera (gąsienicznikowate Ichneumonidae) [Shiel i in. 1998; Russ i in. 2003; Mikula, Čmoková 2012; Ruczyński i in. 2017]. Inną technikę stosuje nocek duży *Myotis myotis*, który poluje na owady naziemne – głównie biegaczowate Carabidae [Arlettaz 1996, 1999; Arlettaz i in. 1997].

Bardzo ważnym czynnikiem w biologicznej ochronie lasu jest liczebność populacji drapieżników. Liczebność populacji poszczególnych gatunków nietoperzy jest w wielu miejscach w Polsce nieznana bądź niedoszacowana [Sachanowicz i in. 2006; Ciechanowski i in. 2007]. Szacowanie ich liczebności opiera się z reguły na wynikach zimowych liczeń w miejscach hibernacji (jaskinie, obiekty militarne, sztolnie itp.) oraz na wynikach badań aktywności nietoperzy z wykorzystaniem detektorów ultrasonicznych. Podczas liczeń nie uwzględnia się jednak nietoperzy zimujących w dziuplach drzew, w szczelinach skalnych, blokach z wielkiej płyty oraz gatunków migrujących, a nasłuchy pozwalają jedynie na określenie aktywności (liczebności względnej) na niewielkim obszarze. W tabeli zestawiono wpływ poszczególnych gatunków nietoperzy występujących w Polsce na szkodliwe gatunki owadów.

Podsumowanie

W leśnictwie gradacyjne pojawy owadów szkodliwych stanowią jedno z największych zagrożeń dla zdrowotności i stabilności drzewostanów. Opisane powyżej zależności sugerują, że nietoperze

Tabela.

Udział różnych grup gatunków szkodliwych w diecie poszczególnych gatunków z gildii nietoperzy ekomorfologicznych, liczebność populacji (POP) oraz ocena wpływu na gatunki szkodliwe (Wpływ)

Participation of pests species in the diet of species and guilds of ecomorphological bats, population size (POP) and impact of forest pests (Wpływ)

	Lep	Lep lv	Col	Mel &Amp	dDip	mDip	Hym	Hem	Inne	POP	Wpływ	
Nietoperze zbierające owady z powierzchni roślinności												
Bats collecting insectss from the vegetation surface												
<i>Plecotus auritus</i>	X	+	o		X	+	+	+	+	Licz	Z K	
<i>Plecotus austriacus</i>	X	+	o		X	+	+	+	+	Nl	U R	
<i>Barbastella barbastellus</i>	X	o	o		X	+	+	o	+	Nl	U K	Z
<i>Myotis Bechsteinii</i>	X	+	o	+	o	X	X	o	+	Rz	M R	
<i>Myotis Nattererii</i>	o	+	o	o	X	+	+	o	X	Licz	Z K	
<i>Myotis emarginatus</i>	+	+	o	+	X	o	o	o	X	Rz	M L	
<i>Rhinolophus hipposidoreos</i>	X	o	X	o	X	+	o	o	o	Rz	M L	
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	X	o	X	o	X	+	o	o	o	Rz	M L	
Nietoperze polujące w koronach drzew / w bliskości roślinności												
Bats preying in the canopy / close to the vegetation												
<i>Myotis mystacinus</i>	+		o		X	X	o	o	o	Licz	Z R	Z
<i>Myotis brandtii</i>	+		o		X	X	o	o	o	Licz	Z R	
<i>Myotis alkatoe</i>	+		o		X	X	o	o	o	Rz	M L	
Nietoperze polujące wzdłuż liniowych elementów w krajobrazie												
Bats preying along the linear elements of the landscape												
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	+		+		+	X	o	o	X	Licz	Z K	
<i>Pipistrellus pygmeus</i>			+		X	X	o	o	X	Licz	Z K	Z
<i>Pipistrellus kuhli</i>	+		+		X	X	o	o	X	Nl	M L	
<i>Eptesicus serotinus</i>	+		X	X	o	o	o	o	o	Licz	Z K	
<i>Eptesicus nilsonii</i>	X		X	o	+	X	o	o	o	Nl	U K	
Nietoperze chwytające owady w locie												
Bats catching insects in the air												
<i>Nyctalus noctula</i>	+		X	X	o	o	o	X	+	Licz	Z K	Z
<i>Nyctalus lesierii</i>	X		+	X	X	o	+	+	o	Nl	U K	
<i>Vespertilio murinus</i>	+		+	X	o	X	o	o	+	Nl	U K	
Nietoperze żerujące głównie ponad wodami												
Bats living above the water												
<i>Myotis daubentonii</i>	+		o	+	X	o	+	o	X	Licz	U K	U
<i>Myotis dasycneme</i>	+		o	+	X	+	+	o	X	Nl	M R	
<i>Pipistrellus nathusii</i>	X		o	+	+	+	+	o	X	Licz	Z K	

Tabela ciąg dalszy.

	Lep	Lep lv	Col	Mel &Amp	dDip	mDip	Hym	Hem	Inne	POP	Wpływ
Nietoperze chwytające owady naziemne											
Bats catching ground insects											
<i>Myotis blythii</i>	o		X	X	o	o	o	o	o	Rz	M L U
<i>Myotis myotis</i>	o		X	X	o	o	o	o	o	Licz	U R

X – główna grupa ofiar, + – znaczący udział w diecie, o – żerowanie przygodne; Licz – liczny, NI – nieliczny, Rz – rzadki; Z – znaczący, U – umiarkowany, M – niewielki, L – lokalny, R – regionalny, K – krajowy
 X – main prey target, + – significant participation in the diet, o – accidental foraging; L – numerous, NI – average, R – rare; L – local, R – regional, K – national; Z – significant, U – moderate, M – minor
 Lep – Lepidoptera, Lep lv – Lepidoptera larvae, Col – Coleoptera, Mel&Amp – *Melolonthinae* sp. i *Amphimallon* sp., dDip – duże Diptera, mDip – małe Diptera, Hym – Hymenoptera, Hem – Hemiptera

mogą potencjalnie odgrywać ważną rolę w zapobieganiu nadmiernemu rozrostowi populacji owadzich szkodników w lasach [Buckhurst 1930; Whelan i in. 2010; Kasso, Balakrishnan 2013; Riccucci, Lanza 2014]. W diecie nietoperzy zauważalny jest stały wysoki udział Lepidoptera, Diptera oraz Coleoptera, do których należy przeważająca większość pierwotnych szkodników leśnych [Szujewski 1998]. Sezonowa zmienność występująca w diecie nietoperzy jest związana przede wszystkim z przynależnością gatunku do określonej grupy ekomorfolożycznej oraz z fenologią poszczególnych gatunków ofiar. Kolejnym czynnikiem wpływającym na skład diety nietoperzy jest przestrzenne zróżnicowanie oraz obecność lub brak poszczególnych elementów w krajobrazie. Heterogenność krajobrazu, obecność cieków i zbiorników wodnych, udział lasów i terenu otwartego wpływają na dostępność poszczególnych rodzajów ofiar, a w rezultacie na dietę nietoperzy. W diecie niemalże wszystkich większych gatunków nietoperzy obserwowany jest sezonowy wzrost udziału szkodników leśnych, takich jak chrabąszcz majowy czy guniak czerwcyk (Coleoptera) w maju i czerwcu oraz szkodników należących do Lepidoptera i Diptera w czerwcu i lipcu. Z badań nad zapotrzebowaniem pokarmowym nietoperzy wynika, że zwierzęta te spożywają znaczne ilości owadów, a dzięki zdolności do aktywnego lotu mogą szybko pojawiać się i reagować na zmiany liczebności owadów w różnych siedliskach. Reasumując – nietoperze są bardzo ważnym elementem w biologicznej ochronie lasów i aby w pełni wykorzystał ich potencjał, powinno się propagować zarówno wśród leśników, jak i ogółu społeczeństwa wiedzę z zakresu ekologii tej grupy zwierząt oraz ich roli jako czynnika ograniczającego rozrost populacji szkodliwych owadów.

Literatura

- Aldridge H. D. J. N., Rautenbach I. L. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 56: 763-778.
- Almenar D., Aihartza J., Goiti U., Salsamendi E., Garin I. 2012. Hierarchical patch choice by an insectivorous bat through prey availability components. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67 (2): 311-320.
- Arlettaz R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behavioral* 51: 1-11.
- Arlettaz R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* 68: 460-471.
- Arlettaz R., Ruendi M., Ibanez G., Paimeirim J., Hausser J. 1997. A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: morphological, genetical and ecological evidence. *Journal of Zoology* 242: 45-62.
- Barclay R. M. B., Brigham R. M. 1991. Prey Detection, Dietary Niche Breadth, and Body Size in Bats: Why are Aerial Insectivorous Bats so Small? *The American Naturalist* 137 (5): 693-703.
- Barros M. A. S., Rui A. M., Pessoa D. 2014. Habitat use and seasonal activity of insectivorous bats (Mammalia: Chiroptera) in the grasslands of southern Brazil. *Zoologia (Curitiba)* 31 (2): 153-161.
- Boesing A. L., Nichols E., Metzger J. P. 2017. Effects of landscape structure on avian-mediated insect pest control services: a review. *Landscape Ecology* 32 (5): 931-944.

- Boyles J. G., Cryan P. M., McCracken G. F., Kunz T. H. 2011. Economic Importance of Bats in Agriculture. *Science* 332 (6025): 41-42.
- Böhm S. M., Wells K., Kalko E. K. V. 2011. Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*). *PLoS ONE* 6: e17857.
- Bradshaw P. A. 1996. The physical nature of vertical forest habitat and its importance in shaping bat species assemblages. *Bats and Forests Symposium*. October 19-21, 1995. Victoria, British Columbia, Canada. 199-212.
- Brigham R. M., Grindal S. D., Firman M. C., Morissette J. L. 1997. The influence of structural clutter on insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology* 75 (1): 131-136.
- Bruns H. 1960. The Economic Importance of Birds in Forests. *Bird Study* 7 (4): 193-208.
- Buckhurst A. S. 1930. Moths destroyed by a long eared bat. *Entomologist* 63: 238.
- Buckner Ch. H. 1966. The role of vertebrates predators in the biological control of forest insects. *Annual Review of Entomology* 11: 449-470.
- Burgieł P. 2017. Wpływ leśnych zabiegów hodowlanych na nietoperze. *Sylwan* 161 (9): 738-747.
- Cel'uch M., Kropil R. 2008. Bats in a Carpathian beech-oak forest (Central Europe): habitat use, foraging assemblages and activity patterns. *Folia Zoologica* 57 (4): 358-372.
- Charbonnier Y., Barbaro L., Theillout A., Jactel H. 2014. Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations. *PLoS ONE* 9 (10): e109488.
- Ciechanowski M. 2002. Community structure and activity of bats (*Chiroptera*) over different water bodies. *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde* 67 (5): 276-285.
- Ciechanowski M., Sachanowicz K., Kokurewicz T. 2007. Rare or underestimated? – The distribution and abundance of the pond bat (*Myotis dasycneme*) in Poland. *Lutra* 50 (2): 107-134.
- Ciechanowski M., Zając T., Zielińska A., Dunajski R. 2010. Seasonal activity patterns of seven vespertilionid bat species in Polish lowlands. *Acta Theriologica* 55 (4): 301-314.
- Ciechanowski M., Zapart A. 2012. The Diet of the Pond Bat *Myotis dasycneme* and Its Seasonal Variation in a Forested Lakeland of Northern Poland. *Chiropterologica* 14 (1): 73-79.
- Cleveland C. J., Betke M., Federico P., Frank J. D., Hallam T. G., Horn J., López Jr J. D., McCracken G. F., Medellín R. A., Moreno-Valdez A., Sansone Ch. G., Westbrook J. K., Kunz T. H. 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 238-243.
- Denzinger A., Schnitzler H.-U. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology* 4: 164.
- Dietz M., Pir J. 2009. Distribution and habitat selection of *Myotis bechsteinii* in Luxembourg: Implications for forest management and conservation. *Folia Zoologica* 58 (3): 327-340.
- Dolbeer R. A. 1990. Ornithology and integrated pest management: Red-winged Blackbirds. *Ibis* 132: 309-322.
- Erickson J. L., West S. D. 2002. The Influence of Regional Climate and Nightly Weather Conditions on Activity Patterns of Insectivorous Bats. *Acta Chiropterologica* 4 (1): 17-24.
- Fenton M. B. 1999. Describing the echolocation calls and behaviour of bats. *Acta Chiropterologica* 1: 127-136.
- Flavin D. A., Biggane S. S., Shiel C. B., Smiddy P., Fairley J. S. 2001. Analysis of the diet of Daubenton's bat *Myotis daubentonii* in Ireland. *Acta Theriologica* 46 (1): 43-52.
- Forbes S. A. 1903. The Food of Birds. *Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History* 1 (3): 86-161.
- Forbes S. A. 1882. The Regulative Action of Birds upon Insect Oscillations. *Illinois State Laboratory of Natural History* 6: 1-31.
- Fullard J. H., Koehler C., Surlykke A., McKenzie N. L. 1991. Echolocation Ecology and Flight Morphology of Insectivorous Bats (Chiroptera) in South-Western Australia. *Australian Journal of Zoology* 39 (4): 427-438.
- Furlonger C. L., Dewar H. J., Fenton M. B. 1987. Habitat use by foraging insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology* 65 (2): 284-288.
- Gloor S., Stutz H.-P. B., Ziswiler V. 1995. Nutritional habits of the noctule bat *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) in Switzerland. *Myotis* 32-33: 231-243.
- Greadhead D. J., Greadhead A. H. 1992. Biological control of insects pests by insects parasites and predators: the BIOCAT database. *Biocontrol News and Informations* 13 (4): 61-68.
- Greenberg R. P., Bichier A. C., Angon C., Macvean R. P., Cano E. 2000. The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some Guatemalan coffee plantations. *Ecology* 81: 1750-1755.
- Grindal S. D. 1995. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging bats in southern British Columbia. M.Sc. Thesis, University of Regina. Regina, Sask.
- Haulton S., DeCosta K. L. 2014. Bat Activity in Selection Harvests and Intact Forest Canopy Gaps at Indiana State Forests. W: Groninger J. W., Holzmueller E. J., Nielsen C. K., Dey D. C. [red.]. *Proceedings, 19th Central Hardwood Forest Conference 2014*, March 10-12, Carbondale.
- Haupt M., Menzler S., Schmidt S. 2006. Flexibility of habitat use in *Eptesicus nilssonii*: does the species profit from anthropogenically altered habitats? *Journal of Mammalogy* 87 (2): 351-361.
- Instrukcja ochrony lasu. 2012. CILP, Warszawa.

- Jones G., Rayner J. M. V. 1988. Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 215 (1): 113-132.
- Kalcounis M. C., Hobson K. A., Brigham R. M., Hecker K. R. 1999. Bat Activity in the Boreal Forest: Importance of Stand Type and Vertical Strata. *Journal of Mammalogy* 80 (2): 673-682.
- Kalka M. B., Smith A. R., Kalko E. K. V. 2008. Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest Science 320 (5872): 71.
- Kalko E. K. V., Schnitzler H.-U. 1989. The Echolocation and Hunting Behavior of Daubenton's Bat, *Myotis daubentonii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24 (4): 225-238.
- Kasso M., Balakrishnan M. 2013. Ecological and Economic Importance of Bats (Order *Chiroptera*). *International Scholarly Research Notices Biodiversity*. Article ID 187415. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/187415> (9187415): 1-9.
- Krüger F., Clare E. L., Greif S., Siemers B. M., Symondson W. O. C., Sommer R. S. 2013. An integrative approach to detect subtle trophic niche differentiation in the sympatric trawling bat species *Myotis dasycneme* and *Myotis daubentonii*. *Molecular Ecology Special Issue: Molecular Detection of Trophic Interactions* 23 (15).
- Kunz T. H., Whitaker Jr. J. O., Wadanolli M. D. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecologia* 101 (4): 407-415.
- Kusch J., Weber C., Idelberger S., Koob T. 2004. Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica* 53: 113-128.
- Lacki M. J., Hayes J. P., Kurta A. [red.]. 2007. *Bats in Forests: Conservation and Management*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Lawer E. A., Darkoh E. 2016. Effects of agroecosystems on insect and insectivorous bat activity: a preliminary finding based on light trap and mist net captures. *Turkish Journal of Zoology* 40: 423-432.
- Maina J. N. 2000. What it takes to fly: the structural and functional respiratory refinements in birds and bats. *Journal of Experimental Biology* 203: 3045-3064.
- Marquis R. J., Whelan C. J. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007-2014.
- Marquis W., Marquis R. J. 2010. Policy implications of ecosystem services provided by birds. *Synesis* 1: 11-20.
- Martin E. A., Reineking B., Seo B., Steffan-Dewenter I. 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (14): 5534-5539.
- McCracken G. F., Westbrook J. K., Brown V. A., Eldridge M., Federico P., Kunz T. H. 2012. Bats track and exploit changes in insect pest populations. *PLoS ONE* 7: e43839.
- McLean J. A., Speakman J. R. 1999. Energy budgets of lactating and non-reproductive Brown Long-Eared Bats (*Plecotus auritus*) suggest females use compensation in lactation. *Functional Ecology* 13 (30): 360-372.
- Mikula P., Čmoková A. 2012. Lepidoptera in the summer diet of *Eptesicus serotinus* in Central Bohemia. *Vespertilio* 16: 197-201.
- Norberg U. M. 1986. Evolutionary convergence in foraging niche and flight morphology in insectivorous aerial-hawking birds and bats. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)* 17 (3): 253-260.
- Norberg U. M. 1994. Wing design, flight performance, and habitat use in bats. W: Wainwright P. C., Reilly S. M. [red.]. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, Chicago, IL. University of Chicago Press. 205-239.
- Norberg U. M., Rayner J. M. V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptation, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences, Series B* 316: 335-427.
- Panyutin K. K. 2001. Quantitative aspects of feeding in *Nyctaleus Noctula*. W: Wołoszyn B. W. [red.]. *Proceedings of the 8th EBRS. Vol. II. Distribution, Ecology, Paleontology and Systematics of Bats*, Chiropterological Information Center. ISEA PAS, Kraków. 272-272.
- Parsons K. N., Jones G., Greenaway F. 2003. Swarming activity of temperate zone microchiropteran bats: effects of season, time of night and weather conditions. *Journal of Zoology* 261 (3): 257-264.
- Patterson B. D., Willig M. R., Stevens R. D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning and patterns of ecological organization. Chapter 12. W: Kunz T. H., Fenton M. B. [red.]. *Bat Ecology*. University Chicago Press. 536-579.
- Racey P. A., Swift S. M., Rydell J., Brodie L. 1998. Bats and insects over two Scottish rivers with contrasting nitrate status. *Animal Conservation* 1 (3): 195-202.
- Riccucci M., Lanza B. 2014. Bats and insect pest control: a review. *Vespertilio* 17: 161-169.
- Rostovskaya M. S., Zhukova D. V., Illarionova A. E., Ustyugova S. V., Borissenko A. V., Sviridov A. V. 2000. Insect prey of the Long-eared bat *Plecotus auritus* (L.) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Central Russia. *Russian Entomology Journal* 9 (2): 185-189.
- Ruczyński I., Zahorowicz P., Borowik T., Hałat Z. 2017. Activity patterns of two syntopic and closely related aerial-hawking bat species during breeding season in Białowieża Primateval Forest. *Mammal Research* 62 (1): 65-73.
- Russ J. M., Briffa M., Montgomery W. I. 2003. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland, determined using a driven transect. *Journal of Zoology* 259 (3): 289-299.
- Rydell J. 1989. Food Habits of Northern (*Eptesicus nilssonii*) and Brown Long-Eared (*Plecotus auritus*) Bats in Sweden. *Holarctic Ecology* 12 (1): 16-20.

- Rydell J., Entwistle A., Racey P. A. 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos* 76: 243-252.
- Sachanowicz K., Ciechanowski M. 2008. Nietoperze Polski. Multico Oficyna Wydawnicza. Warszawa.
- Sachanowicz K., Ciechanowski M., Piksa K. 2006. Distribution patterns, species richness and status of bats in Poland. *Vespertilio* 9 (10): 151-173.
- Santana S. E., Geipel I., Dumont E. R., Kalka M. B., Kalko E. K. V. 2011. All You Can Eat: High Performance Capacity and Plasticity in the Common Big-Eared Bat, *Micronycteris microtis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *PLoS ONE* 6 (12): e28584.
- Schmidt-Nielsen K. 1972. Locomotion: Energy Cost of Swimming, Flying, and Running. *Science* 177 (4045): 222-228.
- Schofield H., Fitzsimmons P. 2004. The importance of woodlands for bats. Managing woodland and their mammals. Proceedings of a symposium organized jointly by The Mammal Society and the Forestry Commission.
- Sekercioglu C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21 (8): 464-471.
- Shiel C. B., Duvergé P. L., Smiddy P., Fairley J. S. 1998. Analysis of the diet of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in Ireland with some comparative analyses from England and Germany. *Journal of Zoology* 246 (4): 417-425.
- Shiel C. B., Shiel R. E., Fairley J. S. 1999. Seasonal changes in the foraging behaviour of Leisler's bats (*Nyctalus leisleri*) in Ireland as revealed by radio-telemetry. *Journal of Zoology* 249 (3): 347-358.
- Siemers B. M., Swift S. M. 2005. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis Bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59 (3): 373-380.
- Swift S., Racey P. 2002. Gleaning as a foraging strategy in Natterer's bat *Myotis nattereri*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52 (5): 408-416.
- Szujecki A. 1998. *Entomologia leśna*. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- Thomas S. P., Suthers R. A. 1972. The physiology and energetics of bat flight. *Journal of Experimental Biology* 57: 317-335.
- Threlfall C. G., Law B., Banks P. B. 2012. Influence of landscape structure and human modifications on insect biomass and bat foraging activity in an urban landscape. *PLoS ONE* 7(6): e38800.
- Van Bael S. A., Bichier P., Greenberg R. 2007. Bird predation on insects reduces damage to the foliage of cocoa trees (*Theobroma cacao*) in western Panama. *Journal of Tropical Ecology* 23 (6): 715-719.
- Wanger T. C., Darras K., Bumrungsri S., Tschardt T., Kleinbe A. M. 2014. Bat pest control contributes to food security in Thailand. *Biological Conservation* 171: 220-223.
- Węgiel A., Grzywiński W., Węgiel J. 2016. Ochrona nietoperzy w lasach gospodarczych. *Studia i Materiały CEPL* 49A: 177-184.
- Whelan C. J., Wenny D. G., Marquis R. J. 2010. Policy implications of ecosystem services provided by birds. *Synopsis* 1: 11-20.
- Wickramasinghe L. P. S., Harris G. J., Vaughan N. 2003. Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* 40: 984-993.
- Williams-Guillén K., Perfecto I., Vandermeer J. 2008. Bats Limit Insects in a Neotropical Agroforestry System. *Science* 320 (5872): 70.
- Winter C. C. V. 1998. Energetic cost of hovering flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) and its scaling in moths, birds and bats. *Journal of Comparative Physiology* 169 (1): 38-48.