

Modeli rasprostranjenosti i ekološke značajke dugoušana (rod *Plecotus*; Chiroptera, Mammalia) u Hrvatskoj

Đaković, Maja

Doctoral thesis / Disertacija

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:247889>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-25**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)





Sveučilište u Zagrebu

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

Maja Đaković

**MODELI RASPROSTRANJENOSTI I
EKOLOŠKE ZNAČAJKE DUGOUŠANA
(ROD *PLECOTUS*; CHIROPTERA,
MAMMALIA) U HRVATSKOJ**

DOKTORSKI RAD

Zagreb, 2017.



University of Zagreb

FACULTY OF SCIENCE

DEPARTMENT OF BIOLOGY

Maja Đaković

**DISTRIBUTION MODELS AND
ECOLOGICAL FEATURES OF
LONG-EARED BATS (GENUS *PLECOTUS*;
CHIROPTERA, MAMMALIA) IN CROATIA**

DOCTORAL THESIS

Zagreb, 2017

Ovaj doktorski rad izrađen je u Centru za istraživanje i zaštitu prirode - Fokus, pod vodstvom doc. dr. sc. Marka Čaleta, u sklopu Sveučilišnog poslijediplomskog doktorskog studija Biologije pri Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.

Zahvala

Zahvaljujem roditeljima, Ljerki i Mati, što su mi omogućili školovanje i što me uvijek podržavaju.

Hvala dr. sc. Igoru Pavliniću na pomoći u odabiru teme i izradi ovog doktorskog rada.

Hvala doc. dr. sc. Mariju Mileru na pomoći u pripremi podataka i mr. sc. Dariju Noguliću na pomoći s izračunima.

Hvala doc. dr. sc. Marku Čaleti na sugestijama za poboljšanje doktorskog rada.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Doktorska disertacija

Modeli rasprostranjenosti i ekološke značajke dugoušana (rod *Plecotus*; Chiroptera, Mammalia) u Hrvatskoj

Maja Đaković

Centar za istraživanje i zaštitu prirode - Fokus, Zagreb, Hrvatska

Glavni je cilj ovog istraživanja bio modelirati potencijalnu rasprostranjenost četiriju vrsta roda *Plecotus* u Hrvatskoj, ispitati razlike u njihovim ekološkim nišama i odrediti status ugroženosti u Hrvatskoj. Za izradu prediktivnih modela rasprostranjenosti korištena je analiza čimbenika ekološke niše (ENFA) i metoda maksimalne entropije (Maxent). Za usporedbu ekoloških niša istraživanih vrsta korišten je softver ENMTools. Vrsta *P. auritus* preferira šumska staništa na višim nadmorskim visinama i nižu ljetnu temperaturu. Vrsta *P. austriacus* vezana je za antropogena staništa, a izbjegava šumska staništa. Vrsta *P. kolombatovici* preferira šumska staništa i visoku ljetnu temperaturu. Vrsta *P. macrobullaris* preferira hladnija i vlažnija staništa na višim nadmorskim visinama. Vrsta *P. macrobullaris* ima najširu ekološku nišu, a jasno najužu ekološku nišu od svih četiriju istraživanih vrsta ima vrsta *P. kolombatovici*. Najveće je preklapanje ekoloških niša između vrsta *P. macrobullaris* i *P. auritus*. Najmanje se preklapaju ekološke niše vrsta *P. auritus* i *P. kolombatovici*. Za sve četiri vrste predloženi su novi statusi ugroženosti.

(97 stranica, 25 slika, 12 tablica, 13 priloga, 118 literaturnih navoda, jezik izvornika hrvatski)

Rad je pohranjen u knjižnici Prirodoslovno-matematičkog fakulteta, Biološki odsjek, Zagreb

Ključne riječi: *Chiroptera*, ENFA, Maxent, karakteristike niša, *Plecotus*, potencijalna rasprostranjenost, status ugroženosti, Hrvatska.

Mentor: doc. dr. sc. Marko Čaleta, Učiteljski fakultet, Sveučilište u Zagrebu

Ocjenjivači: 1. izv. prof. dr. sc. Davor Zanella, Prirodoslovno-matematički fakultet,
Sveučilište u Zagrebu
2. izv. prof. dr. sc. Antun Alegro, Prirodoslovno-matematički fakultet,
Sveučilište u Zagrebu
3. doc. dr. sc. Alma Mikuška, Odjel za biologiju,
Sveučilište J. J. Strossmayera u Osijeku

Rad prihvaćen: 13. rujna 2017.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb

Doctoral Thesis

Faculty of Science

Department of Biology

Distribution models and ecological features of long-eared bats (genus *Plecotus*; Chiroptera, Mammalia) in Croatia

Maja Đaković

Centre for Nature Research and Conservation - Fokus, Zagreb, Croatia

The main aim of this study was to model the potential distribution of four *Plecotus* species in Croatia, examine the differences in their ecological niches and determine their conservation status in Croatia. The predictive models were built using the Ecological Niche Factor Analysis (ENFA) and the maximum entropy modelling method (Maxent), while the studied species' ecological niches were compared by using the ENMTools software. The species *P. auritus* prefers forest habitats at higher altitudes and a lower summer temperature. *P. austriacus* is tied to anthropogenic habitats and avoids forest habitats. *P. kolombatovici* prefers forest habitats and high summer temperature. *P. macrobullaris* prefers cooler and humid habitats at higher altitudes. *P. macrobullaris* occupies the widest ecological niche, while by far the narrowest niche of all four studied species belongs to *P. kolombatovici*. The largest overlap of ecological niches is between *P. macrobullaris* and *P. auritus*, while the smallest niche overlap can be found between *P. auritus* and *P. kolombatovici*. New conservation statuses were suggested for all four species.

(97 pages, 25 figures, 12 tables, 13 appendices, 118 references, original in Croatian)

Thesis deposited in the Faculty of Science Library, Department of Biology, Zagreb

Keywords: *Chiroptera*, ENFA, Maxent, niche characteristics, *Plecotus*, potential distribution, conservation status, Croatia.

Supervisor: Asst. Prof. Marko Čaleta, PhD, Faculty of Teacher Education,
University of Zagreb

Reviewers: 1. Assoc. Prof. Davor Zanella, PhD, Faculty of Science, University of Zagreb
2. Assoc. Prof. Antun Alegro, PhD, Faculty of Science, University of Zagreb
3. Asst. Prof. Alma Mikuška, PhD, Department of Biology, J. J. Strossmayer
University of Osijek

Thesis accepted: 13th September 2017

SADRŽAJ

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA	IV
BASIC DOCUMENTATION CARD	V
1. Uvod.....	1
1.1. Tema istraživanja	1
1.2. Ciljevi istraživanja.....	4
1.3. Hipoteze istraživanja	4
2. Literaturni pregled.....	5
2.1. Ekološka niša.....	5
2.2. Pregled korištenih metoda modeliranja rasprostranjenosti vrsta.....	7
2.2.1. Metoda analize čimbenika ekološke niše (ENFA)	7
2.2.2. Metoda maksimalne entropije (MAXENT)	8
2.3. Značajke vrsta roda <i>Plecotus</i>	9
2.3.1. Biogeografske značajke četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	10
2.3.2. Ekološke značajke četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	13
2.3.3. Ugroženost i zaštita četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	15
3. Materijal i metode	18
3.1. Istraživano područje	18
3.1.1. Geografska obilježja Hrvatske	18
3.1.2. Klimatološka obilježja Hrvatske	21
3.1.3. Biljnogeografska obilježja Hrvatske	24
3.2. Podaci o prisutnosti vrsta	28
3.3. Podaci o ekogeografskim čimbenicima.....	29
3.4. Analiza podataka	29
3.4.1. Analiza čimbenika ekološke niše (ENFA)	29
3.4.1.1. ENFA modeli povoljnih staništa	30
3.4.1.2. Provjera ENFA modela	30
3.4.2. Metoda maksimalne entropije (MAXENT)	31
3.4.2.1. Maxent modeli povoljnih staništa	31
3.4.2.2. Provjera Maxent modela	31
3.4.3. Razlikovanje ekoloških niša.....	32

4. Rezultati	34
4.1. Podaci o prisutnosti vrsta	34
4.2. ENFA	36
4.2.1. ENFA modeli povoljnih staništa	36
4.2.2. Provjera ENFA modela	53
4.3. MAXENT	54
4.3.1. Maxent modeli povoljnih staništa	54
4.3.2. Provjera Maxent modela	70
4.4. Razlikovanje ekoloških niša.....	72
4.4.1. Diskriminantna analiza četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	72
4.4.2. Širina ekoloških niša četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	72
4.4.3. Preklapanje ekoloških niša četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	73
5. Rasprava	74
5.1. Važni ekogeografski čimbenici	75
5.2. Modeli povoljnih staništa	77
5.3. Karakteristike ekoloških niša	78
5.3.1 Širina ekoloških niša četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	79
5.3.2. Preklapanje ekoloških niša četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i>	80
5.4. Status ugroženosti četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i> u Hrvatskoj.....	80
5.5. Prioriteti daljnjih istraživanja četiriju vrsta roda <i>Plecotus</i> u Hrvatskoj	82
6. Zaključci.....	84
7. Citirana literatura	87
8. Prilozi.....	IX
Prilog 1. Popis svih 45 ekogeografskih čimbenika koji su bili uključeni u prvi korak analize.	IX
Prilog 2. Prikaz korelacije ekogeografskih čimbenika.	XI
Prilog 3. Površina i postotak kopnenog teritorija Republike Hrvatske za svaku od 4 kategorije povoljnosti staništa dobivenu izračunom modela ENFA i modela Maxent.....	XII
Prilog 4. Krivulje odgovora vrste <i>P. auritus</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.	XIII
Prilog 5. Krivulje odgovora vrste <i>P. austriacus</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.	XIV
Prilog 6. Krivulje odgovora vrste <i>P. kolombatovici</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.	XV

Prilog 7. Krivulje odgovora vrste <i>P. macrobullaris</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.	XVII
Prilog 8. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu <i>P. auritus</i>.	XVIII
Prilog 8.1. Krivulje odgovora vrste <i>P. auritus</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.	XVIII
Prilog 8.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu <i>P. auritus</i> . ..	XX
Prilog 9. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu <i>P. austriacus</i>.	XXI
Prilog 9.1. Krivulje odgovora vrste <i>P. austriacus</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.	XXI
Prilog 9.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu <i>P. austriacus</i>	XXIII
Prilog 10. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu <i>P. kolombatovici</i>.	XXIV
Prilog 10.1. Krivulje odgovora vrste <i>P. kolombatovici</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.	XXIV
Prilog 10.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu <i>P. kolombatovici</i>	XXVI
Prilog 11. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu <i>P. macrobullaris</i>.	XXVII
Prilog 11.1. Krivulje odgovora vrste <i>P. macrobullaris</i> na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.	XXVII
Prilog 11.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu <i>P. macrobullaris</i>	XXIX
Prilog 12. Usporedba prvih triju najvažnijih ekogeografskih čimbenika dobivenih izračunom modela ENFA i modela Maxent.	XXX
Prilog 13. Popis korištenih kratica.	XXX
ŽIVOTOPIS.	XXXI

1. Uvod

1.1. Tema istraživanja

Šišmiši su drugi najveći red sisavaca s više od 1150 vrsta i visokim udjelom ugroženih vrsta diljem svijeta (IUCN 2017). Unutar skupine Microchiroptera nalazi se više od 850 vrsta (Russo i sur. 2004). Šišmiši su među najraznolikijim i geografski najrasprostranjenijim živućim sisavcima. Formiraju najveće poznate agregacije sisavaca i moguće je da su najbrojniji ako se mjeri broj jedinki. Sposobnost leta, koja ih odvaja od ostalih sisavaca, osim što je važan čimbenik njihove široke rasprostranjenosti, također je utjecala na raznolikost prehrane i skloništa, reproduktivne strategije i socijalno ponašanje. Obitavaju na svim kontinentima osim na Antarktici. Ne obitavaju jedino u polarnim krajevima i na nekoliko izoliranih oceanskih otoka. Unatoč prilagodljivosti i brojnosti, šišmiši su vrlo osjetljivi na poremećaje u okolišu te je zbog ljudskog djelovanja brojnost mnogih vrsta drastično smanjena. Populacije šišmiša se smanjuju gotovo svuda u svijetu (Kunz i Pierson 1994, O'Shea i sur. 2016), primarno zbog povećanja ljudske populacije i povezanog povećanja zahtjeva za zemljom i hranom (Mickleburg i sur. 2002). Iako su skloništa šišmiša u mnogim europskim zemljama zakonom zaštićena, staništa na kojima se hrane rijetko su štćena (Racey 2009). Šišmiši su posebno osjetljivi na gubitak važnih elemenata krajolika uklanjanjem i degradacijom živica i drvoreda (Walsh i Harris 1996, Boughay i sur. 2011), fragmentacijom staništa (Bright 1993) i smanjenjem populacija plijena (člankonožaca) kao posljedice intenziviranja poljoprivrede (Wickramasinghe i sur. 2004, Conrad i sur. 2006).

Kako bi se odredili prioriteti za poduzimanje mjera zaštite, ključno je određivanje statusa vrsta, ali je često teško prikupiti odgovarajuće podatke (Sattler i sur. 2007). Dodatne poteškoće u točnom određivanju statusa ugroženosti javljaju se kod kriptičnih vrsta (Sattler i sur. 2007). Kriptične vrste su brojne u redu Chiroptera (Mayer i von Helversen 2001, Hulva i sur. 2004). Nakon što se kriptične vrste utvrde, potrebno je prikupiti osnovne ekološke podatke kako bismo odredili prikladne smjernice mjera zaštite (Arlettaz 1999). Poznavanje točne i precizne rasprostranjenosti pojedine životinjske vrste od najveće je važnosti za upravljanje zaštitom te vrste (Rebelo i Jones 2010). Zbog velikog broja vrsta (Ceballos i Ehrlich 2009) te rastućeg pritiska na vrste (Brooks i sur. 2006, Novacek i Cleland 2001), metode za prikupljanje osnovnih

informacija o vrstama moraju biti učinkovite (Elith i Leathwick 2007) te s obzirom na ograničena financiranja, trebale bi moći iskoristiti postojeće podatke koji mogu biti ograničeni i nepotpuni (Elith i Leathwick 2007). Stoga su postali popularni modeli prostorne rasprostranjenosti (Reutter i sur. 2003, Rowe 2005). Tijekom posljednjih tridesetak godina razvilo se nekoliko multivarijantnih tehnika za predviđanje rasprostranjenosti vrsta (npr. Hirzel i sur. 2002, Phillips i sur. 2006). Podaci o vrstama u ovim metodama obično su prikazani kao prisutnost i odsutnost u skupu istraženih lokaliteta. U klasičnim metodama (npr. metoda logističke regresije, diskriminantna analiza, generalizirani linearni modeli itd.) potrebni su podaci i o prisutnosti i o odsutnosti vrste (Hirzel i Le Lay 2008). Prisutnost potvrđuje dobro stanište, a odsutnost dokazuje loše stanište. S obzirom na to da odsutnost može uključivati i tzv. lažnu odsutnost, to može imati utjecaj na predviđanje modela (Hirzel i Le Lay 2008). Lažna odsutnost javlja se u situacijama kad vrsta nije zabilježena iako je prisutna (Hirzel i Le Lay 2008). Ovo je posebno važno za šišmiše zato što je za njih teško napraviti intenzivna ekološka istraživanja populacija (Rebelo i Jones 2010). Alternativa su metode koje koriste samo podatke o prisutnosti te ne zahtijevaju podatke o odsutnosti vrsta, iako ih većina koristi pozadinske podatke kao pseudo-odsutnost (npr. Phillips i sur. 2006).

Prediktivni modeli rasprostranjenosti vrsta korisni su za različite konzervacijske svrhe kao što su predviđanje trenutne ili potencijalne rasprostranjenosti vrste (Franklin 2009, Elith i sur. 2010), procjenjivanje areala rasprostranjenosti i pogodnosti okoliša (Anderson i Martínez-Meyer 2004, Chefaoui i sur. 2005, Ferraz i sur. 2012) te određivanje ključnih područja za uspostavljanje konzervacijskih prioriteta (Thorn i sur. 2009). Prediktivni modeli rasprostranjenosti posebno su važni za određivanje konzervacijskih zahtjeva i potencijalne rasprostranjenosti šišmiša zbog njihove noćne aktivnosti, velikog korištenog teritorija (*home-range*) i problema u identifikaciji, što otežava izradu jasnih karata rasprostranjenosti (Jaberg i Guisan 2001, Greaves i sur. 2006). Također, istraživane vrste roda *Plecotus* ne mogu biti akustično adekvatno detektirane zbog niskog intenziteta eholokacijskih signala i s obzirom na to da su sve četiri vrste simpatrične i kriptične vrste sa sličnim eholokacijskim signalima (Russo i Jones 2002, Dietz i sur. 2009, vlastiti podaci). Stoga zaštita vrsta ovog roda može posebno profitirati od primjene metoda ekološkog modeliranja.

U Crvenim popisima vrste su svrstane u kategorije koje upućuju na rizik od izumiranja na temelju niza kriterija među kojima su i veličina populacije, trend populacije i areal rasprostranjenosti (IUCN 2017). Kategorije ugroženosti idu od najmanje zabrinjavajuće (eng. *least concerned*, LC) do izumrle (eng. *extinct*, EX) i na globalnoj i na regionalnoj razini. U Hrvatskoj su prisutne 34 vrste šišmiša (Antolović i sur. 2006) od kojih su četiri vrste dugouhkih šišmiša roda *Plecotus*: smeđi dugoušan (*P. auritus* Linnaeus, 1758), sivi dugoušan (*P. austriacus* Fischer, 1829), Kolombatovićev dugoušan (*P. kolombatovici* Đulić, 1980) i gorski dugoušan (*P. macrobullaris* Kuzjakin, 1965). Prema Crvenoj knjizi sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006) sivi dugoušan nalazi se u kategoriji ugroženih vrsta (eng. *endangered*, EN), gorski dugoušan i Kolombatovićev dugoušan nalaze se u kategoriji nedovoljno poznatih, ali vjerojatno ugroženih vrsta (eng. *data deficient*, DD), dok smeđi dugoušan nije svrstan niti u jednu kategoriju ugroženosti. Sve četiri vrste nalaze se na Dodatku IV Direktive o očuvanju prirodnih staništa i divlje faune i flore. S obzirom na to da se radi o kriptičnim vrstama (Spitzenberger i sur. 2002) podaci o rasprostranjenosti i ekologiji ovih vrsta, koji predstavljaju osnovu za procjenu statusa ugroženosti i učinkovitih mjera zaštite, vrlo su rijetki i važni.

Za izradu prediktivnih modela rasprostranjenosti za ovaj doktorski rad korištena je metoda analize čimbenika ekološke niše (ENFA, eng. *ecological niche factor analysis*) (Hirzel i sur. 2002) unutar softverskog paketa BIOMAPPER 4.0 te metoda maksimalne entropije (Maxent) (Phillips i sur. 2004) unutar softverskog paketa MAXENT 3.3.3. Obje metode kao ulazne podatke o vrsti koriste samo podatke o prisutnosti vrste. Te su metode izabrane jer su to uobičajene metode za izradu prediktivnih modela rasprostranjenosti kod šišmiša (npr. Rebelo i Jones 2010, Rutishauser i sur. 2012, Sattler i sur. 2007). Također, kod kompleksa kriptičnih vrsta podaci o odsutnosti vrste su nepouzdana (Hirzel i sur. 2001). Metoda maksimalne entropije pokazala se vrlo učinkovitom za modeliranje rasprostranjenosti kad se modeliranje radi s relativno malim brojem nalaza ($n < 50$) (Pearson i sur. 2007).

1.2. Ciljevi istraživanja

1. Glavni je cilj ovog istraživanja istražiti rasprostranjenost i ekologiju četiriju vrsta dugouhkih šišmiša na području cijele Hrvatske što će poslužiti kao osnova za revidiranje i određivanje statusa ugroženosti svih četiriju kriptičnih vrsta u Hrvatskoj.
2. Cilj je također izraditi karte prikladnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) odnosno prediktivne modele rasprostranjenosti za sve četiri vrste. Određivanjem područja potencijalne rasprostranjenosti u Hrvatskoj moći će se postaviti prioritete daljnjih istraživanja.
3. Cilj je i odrediti razlike u ekološkim nišama ovih četiriju vrsta tako što će se odrediti najvažniji ekogeografski čimbenici prisutnosti u cijeloj Hrvatskoj.

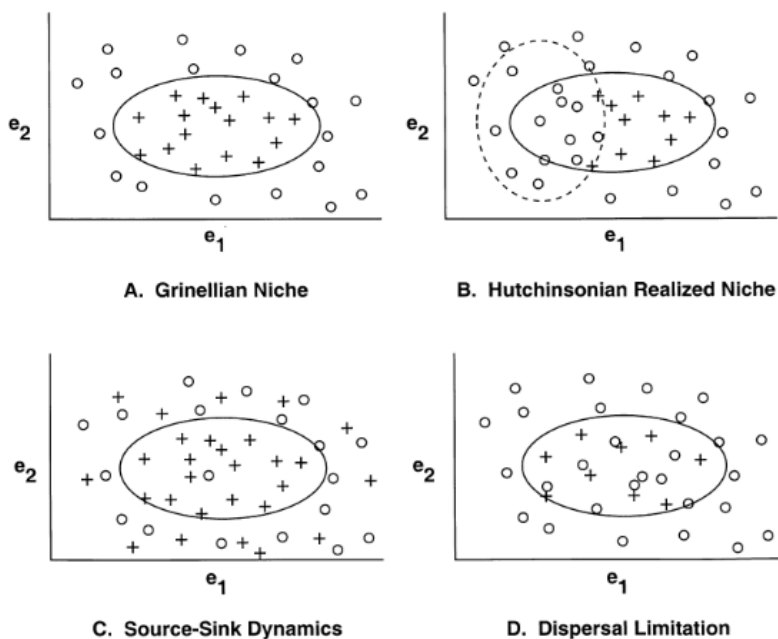
1.3. Hipoteze istraživanja

1. Pretpostavka je da unatoč sličnosti (kriptične vrste), u skladu s teorijom ekološke niše, ove 4 vrste moraju zauzimati različite ekološke niše, a koje bi mogle biti definirane određenim ekogeografskim čimbenicima.
2. Određivanjem ekoloških niša odnosno njihova međuvrsnog preklapanja i širine mnogo će se jasnije moći definirati procjena statusa ugroženosti svake vrste u Hrvatskoj.
3. Izradom modela prikladnih staništa moći će se odrediti zone od ključnog značaja za rasprostranjenost pojedine vrste.
4. Određivanjem važnih ekogeografskih čimbenika za svaku od četiriju vrsta roda *Plecotus* potencijalno će biti moguće unaprijediti mjere zaštite svake pojedine vrste.

2. Literaturni pregled

2.1. Ekološka niša

Koncept ekološke niše temeljen na zahtjevima (Grinnell 1917, Hutchinson 1957) definira ekološku nišu kao funkciju koja povezuje stanje u kojem su pojedinci fizički u formi i zdravi sa svojim okolišem. Ova kvantitativna definicija dopuštala je da se teorija ekološke niše bavi rješavanjem različitih pitanja, uključujući evolucijske procese, dinamiku kompeticije i predacije. Goerge Evelyn Hutchinson (1957) u svom je poznatom djelu „Concluding remarks“ ponudio formalizaciju koncepta ekološke niše koja je od tada postala centralna mnogim ekološkim razmišljanjima i teorijama. Hutchinson je definirao fundamentalnu nišu vrste kao višedimenzionalni prostor koji omogućuje stanje okoliša koje dopušta vrsti da egzistira neodređeno dugo. Hutchinsonov koncept prostora nudi jednostavan, ali rigorozan pristup određivanja ekološke niše. Najjednostavnija interpretacija takvog pogleda na ekološku nišu kaže da je vrsta prisutna svuda gdje su uvjeti povoljni (plusevi), a nikad nije prisutna tamo gdje su uvjeti nepovoljni (kružići) (Slika 1A). James i sur. (1984) to nazivaju Grinnellova niša i kažu da se pod normalnim okolnostima reprodukcije i rasprostranjenosti očekuje da vrsta zauzme geografsko područje koje se direktno podudara s distribucijom njene niše. Međutim, Hutchinson kaže da vrsta neće iskoristiti cijelu svoju fundamentalnu nišu, nego će realizirana ili stvarno zauzeta niša (eng. *realized niche*) biti manja, sastojat će se samo od onih dijelova fundamentalne niše gdje je vrsta kompetitivno dominantna (Slika 1B). Time na rasprostranjenost vrsta ne utječu samo čimbenici okoliša, nego je bitan utjecaj i drugih vrsta te se ekološka niša odnosi na vrstu, a ne na okoliš.



Slika 1. Odnosi ekološke niše i rasprostranjenosti vrste (ovali punih linija označavaju fundamentalnu nišu ili kombinaciju okolišnih čimbenika (e_1 i e_2) za koju vrsta ima konačnu mjeru rasta (λ) veću ili jednaku 1,0. Plusevi označavaju da je vrsta prisutna u dijelu staništa koji karakteriziraju određene vrijednosti e_1 i e_2 , a kružići da vrsta nije prisutna). A) Grinnellov koncept ekološke niše (vrsta je prisutna svuda gdje su uvjeti povoljni i nigdje drugdje), B) Hutchinsonov koncept realizirane niše (vrsta će biti odsutna iz dijelova ekološke niše koje koristi dominantni kompetitor), C) *Source-sink* dinamika (vrsta se obično pojavljuje u *sink*-staništu gdje je $\lambda < 1,0$), D) Metapopulacijska dinamika i ograničenja rasprostranjenosti (vrste su često odsutne iz povoljnog staništa zbog čestog lokalnog izumiranja i vremena potrebnog za ponovno naseljavanje povoljnih dijelova). (Preuzeto iz Pulliam 2000).

Prema *source-sink* teoriji (Pulliam 1988) vrste se mogu naći na nepovoljnim staništima (*sink*) dolazeći iz povoljnih staništa (*source*) pa tada realizirana niša može biti veća od fundamentalne niše (Slika 1C). Teorija metapopulacijske dinamike objašnjava ograničenja u rasprostranjenosti pretpostavljajući da je vrsta često odsutna s povoljnog staništa zbog lokalne izumrlosti i vremena potrebnog za ponovno naseljavanje povoljnih područja (Slika 1D).

Cjelokupna ekološka niša neke vrste rezultat je kombinacije realiziranih (stvarno zauzetih) niša jedinki iz svih populacija te vrste. Stoga je određivanje preklapanja unutar vrste (eng. *intraspecific overlap*) kao i preklapanje između vrsta (eng. *interspecific overlap*) moguće odrediti jedino kada su istovremeno dostupni podaci o korištenju izvora jedinki različitih vrsta na istom području (Arlettaz i sur. 1997).

2.2. Pregled korištenih metoda modeliranja rasprostranjenosti vrsta

Za izradu prediktivnih modela rasprostranjenosti korištene su dvije metode, metoda analize čimbenika ekološke niše (ENFA) (Hirzel i sur. 2002) unutar softverskog paketa BIOMAPPER 4.0. te metoda maksimalne entropije (Maxent) (Phillips i sur. 2004) unutar softverskog paketa MAXENT 3.3.3. Obje metode kao ulazne podatke o vrsti koriste podatke o prisutnosti vrste.

2.2.1. Metoda analize čimbenika ekološke niše (ENFA)

BIOMAPPER je paket GIS-a i statističkih alata (Hirzel i sur. 2008) dizajniran za izradu modela povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) i karata povoljnih staništa za bilo koju životinjsku ili biljnu vrstu. Usredotočen je na analizu čimbenika ekološke niše (ENFA) koja omogućuje izračunavanje HS modela bez potrebe podataka o odsutnosti.

Metode koje koriste podatke samo o prisutnosti vrsta, kao što je analiza čimbenika ekološke niše, ENFA (Hirzel i sur. 2002), povoljne su kad je teško prikupiti pouzdane podatke o odsutnosti, npr. kod vrsta koje je teško zabilježiti ili kad se istražuje rasprostranjenost vrste na velikom području (Hirzel i sur. 2002). Prednost je takvih metoda i to što se mogu koristiti dostupni muzejski podaci (Reutter i sur. 2003) i može se koristiti mali broj uzoraka (Pearson i sur. 2007). Takve metode koristile su se za razlikovanje ekoloških niša i rasprostranjenost simpatričnih sestrinskih vrsta (Sattler i sur. 2007).

ENFA se temelji na Hutchinsonovu (1957) konceptu ekološke niše kao višedimenzionalnom prostoru okolišnih čimbenika unutar kojega je pojavljivanje određene vrste ograničeno. ENFA zahtijeva dva tipa ulaznih podataka. Prvo, zahtijeva podatke o prisutnosti vrste i drugo, set nezavisnih ekogeografskih čimbenika (eng. *ecogeographical variables*, EGV) koji pokrivaju cijelo istraživano područje (Hirzel i sur. 2002) tako da opisuju karakteristike svake pojedine ćelije. Rezultat analize međusobno koreliranih čimbenika je nekoliko nezavisnih čimbenika koji sadrže najveći dio informacija o staništu (Hirzel i sur. 2002). Prvi među čimbenicima koji nose određeno ekološko značenje naziva se čimbenikom marginalnosti (eng. *marginality factor*), dok je drugi prvi čimbenik specijalizacije (eng. *first specialization factor*).

Softverski paket BIOMAPPER izrađuje karte povoljnih staništa koje prikazuju potencijalno povoljna i potencijalno nepovoljna područja za istraživane vrste. Karte su rezultat izračuna temeljenih na nezavisnim čimbenicima dobivenim analizom čimbenika ekološke niše.

Modeli povoljnih staništa mogu se provjeriti metodom Jackknife *cross validation* (Fielding i Bell 1997) koja se temelji na izračunu intervala pouzdanosti prediktivne točnosti modela povoljnog staništa. Ova metoda sastavni je dio programskog paketa BIOMAPPER.

2.2.2. Metoda maksimalne entropije (MAXENT)

Prema metodi maksimalne entropije (Maxent) (Phillips i sur. 2006) procijenjena rasprostranjenost neke vrste može se opisati kao multivarijantni odgovor povoljnih ekogeografskih čimbenika, na osnovi podataka o prisutnosti vrste u nekom okolišu. Poznato ograničenje distribucije pojedinih ekogeografskih čimbenika određuje se na temelju podataka gdje je vrsta zabilježena. Za izradu modela rasprostranjenosti potrebno je prikupiti podatke o prisutnosti vrste i definirati područja s kojih će se prikupiti podaci o ekogeografskim čimbenicima koji predstavljaju distribuciju ekogeografskih čimbenika na istraživanom području. Za razliku od analize čimbenika ekološke niše (ENFA), Maxent je proces strojnog učenja koji procjenjuje raspon vrste tako da definira tzv. Maxent raspodjelu uz ograničenje da očekivana vrijednost svakog ekogeografskog čimbenika odgovara empirijskom prosjeku mjesta na kojem je vrsta zabilježena (Phillips i sur. 2006). U usporedbi s drugim metodama modeliranja rasprostranjenosti, Maxent ima veliku diskriminacijsku snagu, pogotovo u usporedbi s metodama koje se temelje samo na podacima o prisutnosti vrste (Elith i sur. 2006, Elith i sur. 2011). S obzirom na to da je u više navrata iznova pokazao da nadmašuje druge metode koje se koriste samo podacima o prisutnosti vrsta, kao i metode koje se koriste podacima i o prisutnosti i o odsutnosti vrsta, Maxent je postao najučestalije korištena metoda za modeliranje rasprostranjenosti vrsta (Elith i sur. 2006, Hernandez i sur. 2006). Maxent je posebno pogodan kada je ograničena količina podataka o pojavljivanju vrste te u slučajevima mnogih rijetkih i kriptičnih vrsta (Wisz i sur. 2008).

2.3. Značajke vrsta roda *Plecotus*

Genetičke analize (Mayer i von Helversen 2001, Spitzenberger i sur. 2001, 2002, 2003, Kiefer i Veith 2002, Benda i sur. 2004, Juste i sur. 2004) otkrile su da su morfološki vrlo slične vrste roda *Plecotus* često odvojene značajnim genetičkim udaljenostima. Postojanje ovakvih sestrinskih (kriptičnih) vrsta doprinijelo je taksonomskoj pomutnji karakterističnoj za ovaj rod. Morfološka i molekularna istraživanja potvrdila su dvije zasebne vrste, *P. kolombatovici* (Kiefer i sur. 2002) i *P. macrobullaris* (Spitzenberger i sur. 2003), koje su do tada bile opisane kao podvrste sivog i smeđeg dugoušana.

Biogeografska područja rasprostranjenosti 16 od ukupno 19 trenutnih vrsta roda *Plecotus* pripadaju palearktičkim arborealnim refugijima odnosno centrima ekspanzije (Spitzenberger i sur. 2006). Ostale su tri vrste faunistički elementi pustinskih centara. Trenutno se arborealni centri rasprostranjenosti ovog roda povezuju s velikim kompleksima listopadnih šuma koje na sjevernim dijelovima prelaze u crnogorične šume, ili su vezani za male izolirane dijelove šuma koje od nepovoljnih klimatskih uvjeta čuvaju planinski lanci.

Vrsta *P. auritus* čini faunistički element šuma Kaspijskog refugija, a vrste *P. austriacus* i *P. kolombatovici* šuma Mediteranskog refugija. Vrsta *P. macrobullaris* vjerojatno je azijskog podrijetla, a tijekom Pleistocena je preživljavala u najmanje dva Mediteranska refugija, jedan je bio na Balkanu, a drugi nešto istočnije (Spitzenberger i sur. 2006).

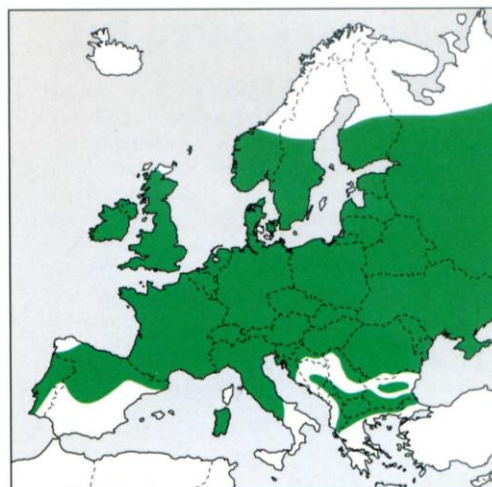
Četiri vrste roda *Plecotus* koje dolaze u Hrvatskoj mogu se svrstati u dvije genetički srodne linije (Juste i sur. 2004). Prvu, tzv. *auritus* grupu čine vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris*, a drugu, tzv. *austriacus* grupu čine vrste *P. austriacus* i *P. kolombatovici* (Spitzenberger i sur. 2003, Juste i sur. 2004). Uz ove četiri vrste koje dolaze u Hrvatskoj, u Europi postoji vrsta *P. sardus* Mucedda, Kiefer, Pidinchedda i Veith, 2002, koja je endem Sardinije (Italija) (Mucedda i sur. 2002) te vrsta *P. teneriffae* Barrett-Hamilton, 1907 koja je endem Kanarskih otoka koji geografski pripadaju Africi, dok administrativno pripadaju Španjolskoj te se zato vodi pod Europske vrste (Trujillo i Barone 1991, Juste i sur. 2004).

Sve četiri vrste roda *Plecotus* koje dolaze u Hrvatskoj dosad nisu bile sustavno istraživane na području cijele države. Temelje istraživanja šišmiša, pa tako i roda *Plecotus* u Hrvatskoj, postavila je dugogodišnjim istraživanjima prof. dr. sc. Beatrica Đulić (npr. Đulić 1959, Đulić i

Tvrtković 1979). U novije doba, u rasvjetljavanje taksonomskih pitanja unutar roda *Plecotus* uključena su i molekularna istraživanja (npr. Mayer i von Helversen 2001, Spitzenberger i sur. 2003, Tvrtković i sur. 2005, Spitzenberger i sur. 2006). Za sve četiri vrste roda *Plecotus* u Hrvatskoj utvrđena je visinska rasprostranjenost (Pavlinić i Tvrtković 2004), razlikovanje na razini vanjskih mjera i morfoloških značajki (Pavlinić 2005, Tvrtković i sur. 2005) te razlikovanje na razini morfometrije i morfologije lubanje (Pavlinić i Đaković 2015). Za vrste *P. macrobullaris* i *P. kolombatovici* na području Boljunskog polja u Istri, gdje ove dvije vrste imaju porodiljne kolonije na istom crkvenom tavanu u Boljunu, istraživana je morfometrija, razlikovanje, analiza prehrane i analiza korištenja staništa (Pavlinić 2008).

2.3.1. Biogeografske značajke četiriju vrsta roda *Plecotus*

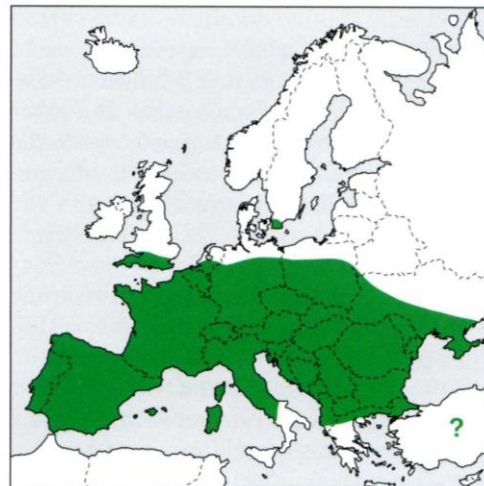
Vrsta *Plecotus auritus*, **smeđi dugoušan** (Slika 2), ranije smatrana endemom Europe, rasprostranjena je po čitavoj Europi, na sjeveru do 63-64°N. U južnim je dijelovima rasprostranjena mjestimično, najčešće u šumovitim planinskim područjima. U Mediteranskom području dosad nema nalaza jugoistočno od Pirenejskog poluotoka, u južnoj Grčkoj, sjevernoj Africi, Bliskom Istoku i na većini otoka (Horáček i Đulić 2004), sigurno dolazi samo na Sardiniji (Dietz i sur. 2009). Smeđi dugoušan je izvorni zapadno palearktički element faune s istočnom granicom rasprostranjenosti na Uralu i Kavkazu. Istraživanje Spitzenberger i sur. (2006) pokazalo je da su sve prijašnje podvrste od Azije do poluotoka Sachalin, Koreje, Japana, Sjeverne Kine, Indije i Nepala vrsta *P. auritus*.



Slika 2. Rasprostranjenost vrste *P. auritus*.
(Preuzeto iz Dietz i sur. 2009).

U Hrvatskoj je rasprostranjena u području Dinarskog krša gdje živi u simpatriji s gorskim dugoušanom, a prisutna je i u nizinskim šumama kontinentalne regije (Tvrtković i sur. 2005).

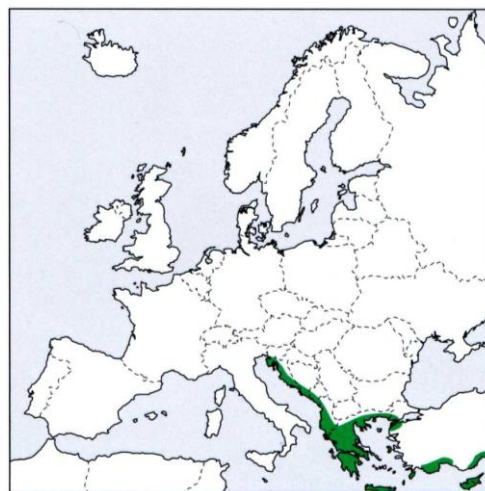
Vrsta *Plecotus austriacus*, **sivi dugoušan** (Slika 3) je endem Europe. Rasprostranjena je širom Mediteranskog područja i na Balearskim otocima, Sardiniji, Korzici i Siciliji, međutim nema nalaza iz Sjeverne Afrike, Malte, Pantellerije, Krete, Cipra i Bliskog Istoka. Na sjeveru doseže blizu 53°N i time doseže južnu Englesku, ali ne i obalu Baltičkog mora. Postoji odvojeni nalaz na sjeveru iz Skåne (Švedska). Sve Azijske forme vjerojatno predstavljaju druge vrste (Spitzenberger i sur. 2006), tako da se nejasna istočna granica rasprostranjenosti nalazi u Ukrajini i Turskoj.



Slika 3. Rasprostranjenost vrste *P. austriacus*. (Preuzeto iz Dietz i sur. 2009).

U Hrvatskoj je zabilježena u Gorskom Kotaru, na Kordunu, u Zagrebu i panonskom dijelu u nizinskom i brežuljkastom području uz lijevu obalu Save i desnu obalu Drave (Tvrtković i sur. 2005). Postoje nalazi iz Rovinja, Jablanca, Novog Vinodolskog, Francikovca i Senja (Spitzenberger i sur. 2006).

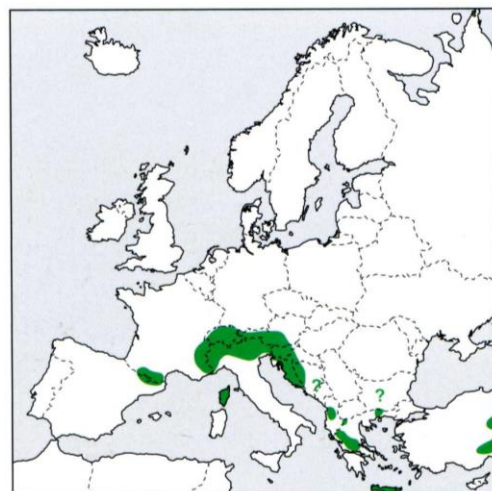
Vrsta *Plecotus kolombatovici*, **Kolombatovićev dugoušan** (Slika 4) prisutna je od Istre, preko Jadranskih otoka (tipski lokalitet je na otoku Korčuli) i duž uske obalne linije Jadranskog mora, područje rasprostranjenosti širi se blizu obale Grčke, na nekim otocima Egejskog mora i duž zapadne i južne obale Turske do blizine Sirijske granice. Također je prisutna na Kreti, Rodosu i moguće na Cipru (Dietz i sur. 2009). Rasprostranjenost vrste *P. kolombatovici* podijeljena je na tri glavna dijela, Južne regije Balkana i Male Azije, Libiju i sjeverozapadnu Afriku od Maroka do Tunisa te nalaze s Malte i Pantellerije (Spitzenberger i sur. 2006). Rasprostranjenost je samo djelomično poznata. Kolombatovićev dugoušan najprilagođeniji je među svim vrstama roda *Plecotus* za naseljavanje vrlo malih otoka (Spitzenberger i sur. 2006).



Slika 4. Rasprostranjenost vrste *P. kolombatovici*. (Preuzeto iz Dietz i sur. 2009).

Kolombatovićev dugoušan je vrlo rijetka vrsta u primorskom dijelu Hrvatske, dok na otocima ima stalne populacije o kojima nema dovoljno podataka. Svi dosadašnji nalazi u Hrvatskoj potječu iz nizinskog obalnog pojasa (Tvrtković i sur. 2005). Ljetne kolonije nalaze se na crkvenim tavanima i tornjevima (Pavlinić 2005). Potvrđeni su nalazi u Hrvatskoj iz Boljuna i Rovinja u Istri (Tvrtković i sur. 2005), s dalmatinskih otoka od Sv. Andrije na sjeveru do Lopuda na jugu (Spitzenberger i sur. 2006).

Rasprostranjenost vrste *Plecotus macrobullaris*, **gorski dugoušan** (Slika 5) slabo je poznata. Zabilježena je od Pireneja (Garin i sur. 2003, Juste i sur. 2004, Kiefer i von Helversen 2004b), Korzike (Kiefer i von Helversen 2004b), čitavog Alpskog masiva od Francuske, Švicarske, Lihtenštajna, Italije i Austrije do Slovenije (Kiefer i von Helversen 2004b, Spitzenberger i sur. 2002, Trizio i sur. 2003). Zabilježena je i u Dinarskim planinama Hrvatske, Bosne i Hercegovine te Albanije (Sachanowicz i Ciechanowski 2006, Spitzenberger i sur. 2002, Tvrtković i sur. 2005), u kontinentalnoj Grčkoj (Kiefer i von Helversen 2004b) i na Kreti (Juste i sur. 2004). U Turskoj je zabilježena u središnjem Taurskom gorju (Spitzenberger i sur. 2006), rasprostranjenost se nastavlja na istok kroz Kavkaz (Gruzija, Armenija, Azerbejdžan, sjeverne Kavkaske republike) (Spitzenberger i sur. 2006) i Bliski Istok (Iran, Sirija) (Juste i sur. 2004, Kiefer i von Helversen 2004b,



Slika 5. Rasprostranjenost vrste *P. macrobullaris*. (Preuzeto iz Dietz i sur. 2009).

Spitzenberger i sur. 2006). U Europi dosad nije potvrđena pretpostavljena prisutnost u Balkanskim planinama i u Karpatskom masivu (Dietz i sur. 2009). Većina je nalaza iz gorskih i alpskih staništa viših od 800 m (Kiefer i von Helversen 2004b). Međutim, u Sloveniji i Istri porodične kolonije su obično na nižim nadmorskim visinama (Tvrtković i sur. 2005). Ova vrsta preferira krška područja (Tvrtković i sur. 2005). U Hrvatskoj visinska rasprostranjenost gorskog dugoušana ide od razine mora (Pavlinić i Tvrtković 2004). Šest porodičnih skloništa u Sloveniji nalazi se između 300 i 660 m (Presetnik i sur. 2009) u središtu submediteranskog mozaika obrađivanih kulturnih površina (vinogradi, voćnjaci i šume). U Tirolu je zabilježeno 16 porodičnih skloništa na visini od 500 do 1400 m (Wohlfahrt 2003). Na Pirenejima ulovi mrežom

su s visina iznad 2800 m na planinskim livadama i rijetko obraslim stjenovitim područjima (Garin i sur. 2003).

U Hrvatskoj je rasprostranjena u Istri, na Žumberku, Velebitu i Biokovu (Spitzenberger i sur. 2006). Podaci iz Hrvatske pokazuju da se areal ove vrste u kontinentalnom dijelu preklapa s arealom smeđeg dugoušana i Kolombatovićeve dugoušana (Tvrtković i sur. 2005).

2.3.2. Ekološke značajke četiriju vrsta roda *Plecotus*

Plecotus auritus, **smeđi dugoušan** tipična je šumska vrsta. Lovna područja, prema telemetrijskim istraživanjima u Njemačkoj i Škotskoj (Entwistle i sur. 1996, Fuhrmann i Seitz 1992), nalaze se u šumama, ali i oko pojedinačnih stabala u parkovima i vrtovima. Nastanjuje široki spektar tipova šuma, od borealnih mješovitih crnogoričnih šuma, šuma smreke do bukovih šuma. Čini se da je prilično rijetka u nizinskim borovim šumama (Entwistle i sur. 1996). Javlja se u sjevernoj Europi od nizina do planina, u središnjoj Europi od 200 m do 2000 m. U južnoj se Europi u planinskim šumama većina lokaliteta u Grčkoj i Bugarskoj nalazi iznad 1000 m visine (Dietz i sur. 2009). Uz dominantne noćne leptire plijen su i dvokrilci, stjenice, skakavci, mnogi neleteći beskrilježnjaci, kao što su pauzi, krpelji, uhlaže i gusjenice (Swift, 1998). Unutar skupine noćnih leptira, ova vrsta preferira sovice srednje veličine i obične bradavičare, dok izbjegava medonjice i grbice. Tipične male kolonije većinom sa samo 20 ženki koriste lovna područja blizu porodičnih skloništa (Entwistle i sur. 1997). Mlade imaju u lipnju i srpnju (Dietz i sur. 2009). Gustoća populacije lokalno može biti vrlo visoka, između 0,2 jedinke/ha u Škotskoj, 0,4 jedinke/ha u bjelogoričnim šumama središnje Europe te 1 jedinke/ha u područjima bogatim kućicama za šišmiše u šumama središnje Europe (Horáček i Đulić 2004). Ljetna lovna područja nalaze se unutar nekoliko stotina metara ili do 2,2 km od skloništa, a ujesen su udaljena do 3,3 km (Fuhrmann i Seitz 1992, Swift 1998). Međutim, životinje većinu vremena provedu unutar promjera od 500 m oko skloništa (Entwistle i sur. 1996, Fuhrmann i Seitz 1992, Swift 1998). Lovna područja su većinom površine do 4 ha, rijetko do 11 ha, s jezgrom lovnog područja većinom manjom od 1 ha, dok je u nekim slučajevima lov ograničen na pojedinačne grupe drveća (Dietz i sur. 2009). Ljeti kolonije imaju skloništa u zgradama (tavani, štale, crkve, odvodni kanali), šupljinama stabala i kućicama za šišmiše. Pojedinačne životinje imaju skloništa u

podzemnim objektima. Zimi hibernira u špiljama, rudnicima, zgradama i povremeno stablima. Vrsta je sedentarna, s najdužom zabilježenom migracijom od 88 km (Gaisler i sur. 2003).

***Plecotus austriacus*, sivi dugoušan** je tipična vrsta šišmiša u selima središnje Europe, a inače je vrsta mozaika mediteranskih kultiviranih krajolika (Horáček i sur. 2004). Posljedično, u središnjoj Europi lovna područja nalaze se u toplim dolinama i u naseljima, vrtovima, intenzivnim poljoprivrednim područjima. Vrsta se rijetko nalazi u većim šumskim područjima, čini se da je prisutnost vezana za otvorena staništa (Spitzenberger i sur. 2006). To se očituje i u visinskoj rasprostranjenosti. Iako postoje nalazi s visine iznad 1000 m, većina porodiljnih skloništa u središnjoj Europi nalazi se ispod 550 m. U južnoj Europi vrsta je manje vezana za ljudske nastambe te se pojavljuje unutar dometa prikladnih stjenovitih dijelova i kompleksa sukcesijskih faza otvorenih staništa (Dietz i sur. 2009). Korištenje staništa je ograničeno kao i kod vrste *P. auritus*, međutim lovna područja mogu biti udaljena i do 5,5 km od skloništa i mogu biti vrlo velike površine, do 75 ha (Kiefer i Veith 1998). Također, mogu mijenjati skloništa unutar 4 km udaljenosti (Horáček i Đulić 2004).

Udio noćnih leptira i općenito letećih kukaca u plijenu iznosi 70 – 100% plijena i veći je nego kod vrste *P. auritus* (Bauerová 1982, Horáček i sur. 2004, Swift 1998). Dominiraju grbice. Hrani se i kornjašima do veličine hrušteva. Ujesen se hrani i dugonogim komarima i ostalim dvokrilcima. Za razliku od vrste *P. auritus*, neleteći je plijen gotovo potpuno odsutan. Porodiljne kolonije nalaze se u krovištima i tornjevima (Antolović i sur. 2006), a većinom se sastoje od samo 10 – 30 jedinki (Horáček i sur. 2004). Pojedinačne životinje mogu se nalaziti u podzemnim objektima. Zimuje u zgradama, rudnicima i špiljama. Vrsta je sedentarna, najveća je zabilježena udaljenost migracije 62 km (Gaisler i Hanák 1969). Mlade ima sredinom i krajem lipnja (Dietz i sur. 2009). Zimuje uglavnom u malim skupinama od po 2 – 3 životinje, a često i pojedinačno.

***Plecotus kolombatovici*, Kolombatovićev dugoušan** koristi suha staništa, gotovo isključivo blizu obalnih krških područja istočne Mediteranske regije, obično na niskim nadmorskim visinama (Đulić i Tvrtković 1979, Kiefer i von Helversen 2004a, Tvrtković i sur. 2005). Čest je na otocima, blizu obale ili u riječnim dolinama. Najviši nalaz u Grčkoj je na 1300 m. Lovna staništa su najčešće u šumi crnike sa stijenama i maslinicima (Đulić i Tvrtković 1970),

preko šikara i na čistinama (Tvrtković i sur. 2005), u Grčkoj preko padina preraslih gustom makijom (Kiefer i von Helversen 2004a). Porodiljne kolonije sastoje se od 15 do 20 jedinki (Dietz i sur. 2009), a nekad i do 90 jedinki (Kiefer i von Helversen 2004a). Ljetna skloništa su većinom šupljine u stijenama, ali i građevine (crkve, ruševine). Zimuje u zgradama, rudnicima, špiljama, stablima (Hutson i sur. 2008a).

Hrani se uglavnom noćnim leptirima (Dietz i sur. 2009). O veličini i trendu populacije se malo zna, moguće je da se populacija smanjuje, iako se u Sjevernoj Africi smatra relativno uobičajenom. Ljetne kolonije uglavnom se sastoje od 10 do 30 ženki, dok je u Hrvatskoj u Boljunu zabilježena kolonija od 120 ženki. Zimi se nalaze u malim skupinama, oko 10 jedinki, a često i pojedinačno (Hutson i sur. 2008a).

Ekologija vrste *Plecotus macrobullaris*, **gorski dugoušan** za sada je vrlo malo poznata (Dietz i sur. 2009) s obzirom na to da je prepoznata tek 2003. godine. Čini se da nije česta i da ima fragmentiranu rasprostranjenost (Spitzenberger i sur. 2003). U Austriji se mladi rađaju u lipnju u porodiljnim kolonijama veličine do 30 ženki. Prosječna veličina porodiljnih kolonija u Tirolu iznosi 13 životinja. Za razliku od vrste *P. auritus*, odrasli mužjaci su rijetko pronađeni u porodiljnim kolonijama (Wohlfahrt 2003). Ljetne kolonije često se nalaze u crkvama (Spitzenberger i sur. 2001). Najveća poznata kolonija u Hrvatskoj nalazi se na tavanu crkve u Boljunu i broji više od 50 ženki. Mlade ima početkom lipnja.

2.3.3. Ugroženost i zaštita četiriju vrsta roda *Plecotus*

Vrsta *P. auritus* nalazi se na Crvenom popisu IUCN-a (Hutson i sur. 2008b) kao najmanje zabrinjavajuća (eng. *least concern*, LC) i sa stabilnim trendom populacije. Nalazi se na Dodatku IV EU Direktive o staništima. Vrsta je uobičajena u središnjoj i sjevernoj Europi (Dietz i sur. 2009) ali je rijetka u Mediteranu. Vrsti šteti intenzivno šumarstvo, uklanjanje starog drveća, obnavljanje tavana i zatvaranje otvora na njima (npr. radi sprečavanja ulaska golubova). Zbog niskog i sporog leta, vrste roda *Plecotus* od svih vrsta šišmiša najčešće stradavaju u prometu (Dietz i sur. 2009). Prema Crvenoj knjizi sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006), smeđi dugoušan nije svrstan niti u jednu kategoriju ugroženosti. Ova vrsta je u Europi široko rasprostranjena i uobičajena, bez većih razloga ugroženosti (Spitzenberger i sur. 2006). Gubitak

listopadnih šuma, posebno starog drveća razlog je ugroženosti u dijelovima Mediteranske rasprostranjenosti (Balkan, Portugal, Španjolska i Turska). Lokalno je pogođena obnavljanjem drvene građe i gubitkom skloništa.

Vrsta ***P. austriacus*** nalazi se na Crvenom popisu IUCN-a (Juste i sur. 2008) kao najmanje zabrinjavajuća (eng. *least concern*, LC), međutim zbog nepoznatog trenda populacije potreban je monitoring. Nalazi se na Dodatku IV EU Direktive o staništima. S obzirom na to da se porodiljne kolonije na sjevernom dijelu rasprostranjenosti nalaze gotovo samo na tavanima, vrsta je posebno pogođena renoviranjima (kao i tretiranjem drveta). Pesticidi koji se koriste u hortikulturi i poljoprivredi vjerojatno više utječu na ovu vrstu nego na vrstu *P. auritus* (Dietz i sur. 2009). Smanjenje populacije zabilježeno je u dijelovima središnje Europe (Horáček i sur. 2004), u Austriji je vrsta osjetljiva (eng. *vulnerable*, VU) (Spitzenberger 2005), a prema Crvenoj knjizi sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006), sivi dugoušan nalazi se u kategoriji ugroženih vrsta (eng. *endangered*, EN). U Portugalu nije zabilježeno smanjenje, dok drugdje na području rasprostranjenosti nedostaju podaci o trendu populacije. Neke populacije su pogođene obnavljanjem drvene građe i gubitkom skloništa. Širenje poljoprivrede vjerojatno ima negativan utjecaj na ovu vrstu u središnjoj Europi i možda je odgovorno za smanjenje populacije u ovoj regiji, a moguće je da pogađa vrstu i u drugim dijelovima rasprostranjenosti. Postoje preporuke koje uključuju monitoring trenda populacija te poboljšanje navika u poljoprivredi, tako da se obnavljaju živice i područja šikare te smanji upotreba pesticida.

Vrsta ***P. kolombatovici*** nalazi se na Crvenom popisu IUCN-a (Hutson i sur. 2008a) kao potencijalno ugrožena vrsta (eng. *near threatened*, NT) te se bliži statusu osjetljive vrste (eng. *vulnerable*, VU), a brojnost populacije se smanjuje. Nalazi se na Dodatku IV EU Direktive o staništima. Razlozi ugroženosti za vrstu *P. kolombatovici* dosad nisu potpuno određeni. Prema Crvenoj knjizi sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006), Kolombatovićev dugoušan nalazi se u kategoriji nedovoljno poznatih, ali vjerojatno ugroženih vrsta (eng. *data deficient*, DD). Smatra se da pesticidi i uznemiravanje u skloništima imaju negativan utjecaj, ali se isto tako ne smatra da uzrokuju značajno smanjenje populacije na globalnoj razini. Međutim, u Europi gdje je vrsta većim dijelom ograničena na obalno područje, negativan bi utjecaj moglo imati to što ih u

skloništima uznemiravaju turisti. Potrebno je pratiti trend populacija te svesti na minimum ili spriječiti uznemiravanje u skloništima (Hutson i sur. 2008a).

Vrsta ***P. macrobullaris*** nalazi se na Crvenom popisu IUCN-a (Piraccini i sur. 2016) kao potencijalno ugrožena vrsta (eng. *near threatened*, NT), a brojnost populacije se smanjuje. Nalazi se i na Dodatku IV EU Direktive o staništima. Trenutno je teško odrediti razloge ugroženosti, a moguć razlog je gubitak skloništa u zgradama (Dietz i sur. 2009). Prema Crvenoj knjizi sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006) gorski dugoušan nalazi se u kategoriji nedovoljno poznatih, ali vjerojatno ugroženih vrsta (eng. *data deficient*, DD). U Europskom dijelu rasprostranjenosti najveći je razlog ugroženosti renoviranje starih zgrada i razvoj turističke infrastrukture, što uzrokuje gubitak staništa.

3. Materijal i metode

3.1. Istraživano područje

Istraživanje je provedeno na području cijele Republike Hrvatske s obzirom na to da su sve četiri vrste dugouhkih šišmiša roda *Plecotus* rasprostranjene na gotovo cijelom teritoriju (Slika 2).

3.1.1. Geografska obilježja Hrvatske

Prema Velikom atlasu Hrvatske (Maljković i Opačić ur. 2012), Hrvatska je smještena na dodiru nekoliko velikih europskih prirodno-geografskih cjelina: panonsko-peripanonske, dinarske i sredozemne.

Središnja Hrvatska je dio peripanonskog prostora, a zauzima malo više od trećine teritorija Hrvatske (oko 19500 km²). U reljefu Središnje Hrvatske izmjenjuju se gorsko-brežuljkasta područja i pobrđa s nizinsko-ravničarskim krajevima. Na relativno niske gore (samo Žumberačka gora, Ivanščica i Medvednica su više od 1000 metara) nastavljaju se prigorja, raščlanjena potočnim dolinama, koja se pak postupno spuštaju u doline većih rijeka (Sava, Krapina, Bednja, Glina i dr.). Najveći dio prostora zauzima središnja zavalu između Žumberačke gore, Medvednice, Kalničkog gorja, Bilogore, Papuka, Psunja, Zrinske gore i Petrove gore, s najizrazitijim ravnicama uz Savu, Kupu, Lonju, Česmu i Ilovu. Iz nje se izdižu Moslavačka gora i Vukomeričke gorice. U sjevernom su dijelu Središnje Hrvatske brežuljkasto-dolinski prostor Hrvatskog zagorja i brežuljkasto zapadno (ili gornje) Međimurje te nizinska područja uz Muru i Dravu (donje Međimurje i Podravina), a južno od rijeke Kupe prevladavaju zaravni i niska pobrđa vapnenačkog sastava u porječjima Korane, Mrežnice i Dobre. Najniži je dio i najveća podvodna zona u cijeloj Posavini Lonjsko polje (sjeverno od Save, između Ivanić-Grada i Novske), čijim središnjim dijelom, paralelno sa Savom, protječe rijeka Lonja. Najviše gorsko područje Središnje Hrvatske je Žumberak koji je građen pretežno od vapnenaca i dolomita (Njegač 2012).

Istočna Hrvatska sastoji se od Slavonije, južnog dijela Baranje i zapadnog Srijema. Većim dijelom se prostire između Drave na sjeveru, Dunava na istoku, Save na jugu i gorskih grebena Psunja, Ravne gore i Lisine na zapadu. To je pretežno nizinski prostor s razvijenom agrarnom

proizvodnjom na najvrjednijim poljoprivrednim površinama u Hrvatskoj. U reljefu Istočne Hrvatske razlikuju se dva dijela. U istočnom, nizinskom dijelu, prevladavaju praporni ravnjaci i aluvijalne ravni, a zapadni je dio reljefno manje homogen. Ondje se iznad pravog nizinskog prostora uz rijeke Savu i Dravu izdiže zapadnoslavonsko gorje sa svojim prigorjima presijecanima riječnim i potočnim dolinama, pa je taj dio sličniji pejzažima peripanonskog prostora Središnje Hrvatske. U središtu je zapadnoga dijela Požeška kotlina koju okružuju Psunj (984 m), Papuk (954 m), Krndija (790 m), Dilj (460 m) i Požeška gora (618 m). Svojim agrarnim značenjem ističu se praporni ravnjaci u okolici Đakova, Vukovara, Belog Manastira (Bansko brdo) i Erduta (Erdutsko brdo) koji su malo viši od aluvijalnih ravni koje ih okružuju. Starije i više aluvijalne ravni obično su izgrađene od pretaloženog prapora i na njima su vrjednije agrarne površine, mlađe, niže i podvodne aluvijalne ravnice iskorištavaju se za vlažnije kulture i travnjake, a najniži, periodično poplavljeni tereni obrasli su šumama hrasta lužnjaka te vrbom i topolom (Njegač 2012).

Baranja je prirodno najbolje izdvojena cjelina u Istočnoj Hrvatskoj, prostire se između Drave, Dunava i granice s Mađarskom. To je pretežno nizinski kraj (do nadmorske visine od 250 m) mladog reljefa (holocenski i mlađi pleistocenski sediment), u kojem se može izdvojiti nekoliko manjih cjelina: mlađe naplavne ravni, dravske terase, terasa Dunava (sjeverno od Banskog brda), lesne zaravni i Bansko brdo (Njegač 2012). Naplavne su ravni najrasprostranjenije i zauzimaju dvije trećine površine. Ocjitiji dijelovi (riječne terase i lesne zaravni) pretvoreni su u otvorene agrarne pejzaže pretežno pod žitaricama i šećernom repom, a šume su najraširenije u naplavnim ravnima (Njegač 2012).

Gorska Hrvatska zauzima krajnji sjeverozapadni dio dinarskoga planinskog prostora. Dijeli se na Gorski kotar, Liku i Ogulinsko-plašćansku (ili Potkapelsku) udolinu. To je relativno visoka krška regija građena pretežno od mezozojskih vapnenaca i izrazito odvojena od mediteranskoga i peripanonskog područja. Najviša je na rubovima (Risnjačko-snježnički blok, Velebit, Plješivica, Mala i Velika Kapela), a u većem dijelu unutrašnjosti, posebno u Lici, prevladavaju niže zavale s poljima u kršu međusobno odvojenima sredogorjem. Reljefna obilježja utječu na klimu Gorske Hrvatske. Velebit i rubne obalne planine Gorskoga kotara sprečavaju širenje toplinskoga utjecaja Jadranskog mora u unutrašnjost, a velika nadmorska visina utječe na povećanje količine padalina. Stoga, iako je blizu mora, Gorska Hrvatska

najvećim dijelom ima umjereno kontinentalnu (ili umjereno toplu vlažnu) klimu, a klima najviših dijelova (iznad 1500 m) ima oštrija, planinska obilježja. Samo južni dio Like (oko gornje Zrmanje) ima submediteransku klimu (sredozemnu klimu sa svježim ljetom) jer tu Velebit mijenja smjer pružanja, što omogućuje širenje utjecaja mora u unutrašnjost. Najviše kiše padne u hladnome dijelu godine, a česti su snijeg i magla. Gorski Kotar je najkišovitiji dio Hrvatske. Zbog nepovoljnih prirodno-geografskih obilježja, Gorska Hrvatska nije pogodna za ratarstvo, obradivih je površina malo (kulture koje dobro podnose oštrije klimatske uvjete). Osim tradicionalnog stočarstva razvijeno je i šumarstvo, ali je prirodni vegetacijski pokrov, većinom bukovih i crnogoričnih šuma, jače sačuvan samo u Gorskom kotaru, a Potkapelska udolina je gotovo potpuno bez šuma. U krškim je udolinama i poljima šumski pokrov zamijenjen travnjacima i obradivim zemljištem, a na ličkome sredogorju raširena je šikara, kao posljedica stoljetnih iskorištavanja šuma (Njegač 2012).

Sjeverno Hrvatsko primorje sastoji se od Istre i Kvarnerskog područja s otocima. Primorje je uglavnom građeno od vapnenaca mezozojske starosti, između kojih se izdvajaju pitomije dolomitne zone, osobito u sjevernom priobalju Riječkog zaljeva oko Kastva i na Cresu. Mjestimično su preko mezozojsko-paleogene vapnenačke osnove nataložene nepropusne naslage paleogenog fliša koji je u reljefu najčešće snižen. Najvažnija su flišna područja u središnjoj Istri, Vinodolu, na Krku i na Rabu. Zbog takve se građe u reljefu izmjenjuju usporedni vapnenački grebeni i dolomitne ili flišne udoline. Geološki su najmlađe aluvijalne naplavine uz Istarske rijeke Mirnu, Rašu i Boljunčicu. Istarska županija ima tri prirodno-geografski različite cjeline, istarski ravnjak (zapadni i južni dio poluotoka), valovito flišno pobrđe (središnji dio Istre) i gorska skupina Ćićarija (na sjeveroistoku) (Pejnović 2012).

Južno Hrvatsko primorje ili Dalmacija izdužen je primorski pojas, oko 400 km dužine i do 70 km širine u središnjem dijelu. U prostranijem sjeverozapadnom dijelu prema unutrašnjosti omeđen je planinskim nizovima Velebita, Dinare i Kamešnice, a prema jugoistoku prirodna je međa manje izrazita i u neposrednu je zaleđu priobalnog pojasa. Temeljna prirodno-geografska obilježja Dalmacije određena su prevlašću krškog reljefa, sredozemne, odnosno prijelazne submediteranske klime i odgovarajuće vegetacije. Reljefna struktura je izrazito zonalna, pri čemu se longitudinalno izmjenjuju otočni, priobalni i zagorski pojas. Po postanku i građi dalmatinski su otoci dio susjednog dinarskog kopna. U reljefu većih otoka ističu se vapnenačka uzvišenja i niži

dijelovi, udubljenja građena od manje propusnih dolomita (uz iznimku nepropusne tercijarne naslage, fliša kod Paga). U ocjeditim dijelovima udolina na podlozi rastresitih naslaga nastala su polja, plodne oaze u okolnom kršu. Niži dijelovi ponegdje su zamočvareni (Pejnović 2012).

3.1.2. Klimatološka obilježja Hrvatske

Prema Zaninović i sur. (2008), klimu Hrvatske određuje njezin položaj u sjevernim umjerenim širinama i pripadni vremenski procesi velikih i srednjih razmjera. Najvažniji modifikatori klime na području Hrvatske jesu Jadransko i šire Sredozemno more, orografija Dinarida sa svojim oblikom, nadmorskom visinom i položajem prema prevladavajućem strujanju, otvorenost sjeveroistočnih krajeva prema Panonskoj ravnici te raznolikost biljnog pokrova. Stoga u Hrvatskoj prevladavaju tri glavna klimatska područja: kontinentalna, planinska i primorska klima.

Kontinentalna Hrvatska ima **umjereno kontinentalnu klimu** i cijele se godine nalazi u cirkulacijskom pojasu umjerenih širina, gdje je stanje atmosfere vrlo promjenjivo: obilježeno je raznolikošću vremenskih situacija uz česte i intenzivne promjene tijekom godine. Te promjene izazivaju putujući sustavi visokog ili niskog tlaka, često slični vrtlozima promjera više stotina i tisuća kilometara. Zimi prevladavaju stacionarni anticiklonalni tipovi vremena s čestom maglom ili niskim oblacima s vrlo slabim strujanjem, što predstavlja povoljne uvjete za stvaranje inja. Za proljeće su karakteristični brže pokretni ciklonalni tipovi vremena (ciklone i doline), što dovodi do čestih i naglih promjena vremena pa se izmjenjuju oborinska razdoblja s bezoborinskim, tiha s vjetrovitima, hladnija s toplijima. U travnju se obično pojavljuje desetak uzastopnih dana s umjerenim, čak i jakim hladnim sjevernim vjetrom koji vlada na prednjoj strani meridionalno položene anticiklone što se proteže od Skandinavije do srednje, pa i južne Europe. Ljeti su barička polja s malim gradijentom tlaka i osvježavajućim noćnim povjetarcem niz gorske obronke isprekidana prolascima hladne fronte koja dovodi svjež zrak s Atlantika uz jako miješanje zraka, pojačan vjetar, grmljavinu i pljuskove iz gustih oblaka vertikalnog razvoja. Labilna stratifikacija atmosfere i konvekcijski oblaci zadržavaju se obično još dan ili dva nakon prodora, dok se nova zračna masa ne ugrije od podloge. Za jesen su karakteristična razdoblja mirnog anticiklonalnog vremena, ali i kišoviti dani u ciklonama koje prelaze baš preko naših krajeva. Anticiklonalno vrijeme se u ranoj jeseni odlikuje toplim i sunčanim danima i svježim

noćima s obilnom rosom i niskim prugama magle nad potocima i rijekama, koja ujutro brzo nestaje. U kasnoj pak jeseni za anticiklone je hladno, maglovito i tmurno; u ravninama sunce se kroz maglu probija tek na kratko, oko podneva, a na gorskim je vrhuncima, naprotiv, sunčano vrijeme po cijele dane. Klima kontinentalnog dijela Hrvatske modificirana je maritimnim utjecajem sa Sredozemlja, koji se u području južno od Save ističe jače nego na sjeveru i sve više slabi prema istočnom području. Sljedeći je lokalni modifikator klime orografija (Medvednica, gore u Hrvatskom Zagorju i oko Požeške kotline), koja npr. dovodi do pojačavanja kratkotrajnih jakih oborina na navjetrinskoj strani prepreke ili stvaranja oborinske sjene u zavjetrini (Zaninović i sur. 2008).

Na višim nadmorskim visinama dinarskih planina u Gorskom kotaru, Lici i dalmatinskom zaleđu prisutna je **planinska klima** koja se razlikuje od šireg područja prvenstveno po temperaturnom i snježnom režimu (Zaninović i sur. 2008).

Primorska Hrvatska nalazi se veći dio godine također u cirkulacijskom području umjerenih širina, s čestim i intenzivnim promjenama vremena, osim ljeti kada pod utjecajem azorske anticiklone koja sprečava prodore hladnog zraka na Jadran to područje dolazi pod utjecaj suptropskog pojasa. Jedan od najvažnijih modifikatora klime tog područja jest more, odakle dolazi i naziv **primorska klima**. Uz neposredan utjecaj ciklogenetičkog djelovanja sjevernog Jadrana, primorsku klimu izrazito modificira i jako razvijena orografija dinarskog planinskog lanca. Ljeti na Jadranu prevladava dugotrajno vedro vrijeme u polju izjednačenog tlaka zraka oko 1015 hPa. U skladu s općim baričkim gradijentom na Sredozemlju i s položajem Jadranskog mora, tada na pučini struji sjeverozapadnjak (etezija), na sjevernom Jadranu slab, pri sredini umjeren, a bliže Otrantu povremeno jak vjetar. U isto se vrijeme na većim otocima i obali, zbog nejednake brzine grijanja i hlađenja mora i kopna te brda i susjedne nizine, razvijaju lokalne dnevne periodične cirkulacije zraka. Njihovi najizraženiji dijelovi jesu redoviti danji vjetar s mora na kopno i noćni s kopna i niz obronak prema moru. Sve to omogućuje jaku turbulencijsku razmjenu zračnih svojstava, a time i uspostavu homogenih prostornih razdioba meteoroloških parametara i ublažavanje ekstrema. U hladnom dijelu godine kao i noću za mirna vremena turbulencija je mala pa su lokalni uvjeti dominantni, zbog čega dolazi do velikih razlika u vrijednostima, hodovima i prostornoj raspodjeli meteoroloških parametara na postajama koje su međusobno blizu (Zaninović i sur. 2008).

Prema Köppenovoj klasifikaciji klime definiranoj prema srednjem godišnjem hodu temperature zraka i količine oborina, najveći dio Hrvatske ima umjereno toplu kišnu klimu sa srednjom mjesečnom temperaturom najhladnijeg mjeseca višom od $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ i nižom od $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ (oznaka C). Samo najviša planinska područja ($>1200\text{ m n. m.}$) imaju snježno-šumsku klimu sa srednjom temperaturom najhladnijeg mjeseca nižom od $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ (oznaka D). U unutrašnjosti najtopliji mjesec u godini ima srednju temperaturu nižu od $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ (oznaka b), u priobalnom području višu od $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ (oznaka a), a više od četiri mjeseca u godini imaju srednju mjesečnu temperaturu višu od $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Nizinski kontinentalni dio Hrvatske ima klimu Cfbw x'' . Uz spomenute temperaturne karakteristike (oznake C i b), tijekom godine nema izrazito suhih mjeseci, a mjesec s najmanje oborine u hladnom je dijelu godine (fw). U godišnjem hodu oborine javljaju se dva maksimuma (x''). Lika i Gorski kotar te viši dijelovi Istre pripadaju u klasu klime Cfsbx $''$, a vršni dijelovi planina (viši od 1200 m n. m.) u klimu Dfsbx $''$. U tim područjima nema sušnih razdoblja, najviše oborine padne u mjesecu hladnog dijela godine (fs), a zimsko je kišno razdoblje široko rascijepano u jesensko-zimski i proljetni maksimum (x''). Na otocima i na obalnom području srednjeg i južnog Jadrana prevladava klima masline (Csa), u kojoj je suho razdoblje u toplom dijelu godine, najsuši mjesec ima manje od 40 mm oborine i manje od trećine najkišovitijeg mjeseca u hladnom dijelu godine (oznaka s), a u većem dijelu toga područja također se javljaju dva maksimuma oborine (x'') (Zaninović i sur. 2008).

Prema Thornthwaiteovoj klasifikaciji klime temeljenoj na odnosu količine vode potrebne za potencijalnu evapotranspiraciju i oborinske vode, postoji pet tipova, od vlažne perhumidne do suhe aridne klime. U Hrvatskoj se javljaju perhumidna, humidna i subhumidna klima. U najvećem dijelu nizinskog kontinentalnog dijela Hrvatske prevladava humidna klima, a samo u istočnoj Slavoniji subhumidna klima. U gorskom području prevladava perhumidna klima. U primorskoj Hrvatskoj pojavljuju se perhumidna, humidna i subhumidna klima. Na sjevernom i srednjem Jadranu prevladava humidna klima, pri čemu su unutrašnjost Istre, Kvarner i dalmatinsko zaleđe vlažniji nego istarska obala i srednji Jadran. U Kvarnerskom zaljevu, uz ciklogenetičko djelovanje, poseban utjecaj na velike količine oborine ima planinsko zaleđe s orografskim efektom intenzifikacije oborine, što se posebno očituje u široj riječkoj regiji. Stoga se riječka klima prema vrijednostima Thornthwaiteova indeksa svrstava u perhumidnu klimu kakva prevladava u gorskom dijelu Hrvatske. U dijelovima srednjeg i na južnom Jadranu

prevladavaju subhumidni uvjeti, ali najjužniji dijelovi oko Dubrovnika zbog više oborine imaju humidnu klimu (Zaninović i sur. 2008).

3.1.3. Biljnogeografska obilježja Hrvatske

Prema Topić i Šegulja (2005), za biljnogeografski položaj Hrvatske značajno je da se u horizontalnom smislu proteže na međi dviju bitno različitih vegetacijskih regija holarktičkog flornog carstva:

1. Mediteranske ili sredozemne regije (otoci i primorsko kopno) i
2. Eurosibirsko-sjevernoameričke regije (ostali kontinentalni dio Hrvatske).

Značajno je da na vrhovima najviših planina dolaze do izražaja utjecaji, s jedne strane, alpsko-visokonordijske regije (osobito na sjevernijim primorskim planinama) i, s druge strane, utjecaji oromediteranske regije (južne planine). U sjeveroistočnoj, nizinskoj Hrvatskoj uočljivi su pak i utjecaji stepske (irano-turanske) regije. Sve to čini Hrvatsku biljnogeografski vrlo raščlanjenom.

Mediteranskoj regiji pripada čitavo područje istočnojadranskoga primorskog krša Hrvatske, koje se izdvaja kao poseban istočnojadranski sektor Jadranske provincije. Postoje znatne razlike između dijelova Jadranske provincije smještenih uz samo more i onih koji su više ili manje udaljeni od mora u horizontalnom i vertikalnom smjeru. Stoga se razlikuju:

1. Eumediteranska zona i
2. Submediteranska zona (u širem smislu, uključujući mediteransko-montani vegetacijski pojas).

Eumediteranskoj zoni pripada područje vazdazelene vegetacije, a submediteranskoj zoni područje termofilne listopadne vegetacije.

Klimazonalnu vegetaciju eumediteranske zone čini vazdazeleni šumski vegetacijski kompleks *Quercion ilicis* (red *Quercetalia ilicis*, razred *Quercetea ilicis*), s najznačajnijom zajednicom *Orno-Quercetum ilicis* H-ić (56) 58 koja se razvija na dubljim tlima. Ona je danas kao visoka šuma razvijena na malim površinama (npr. na otocima Rabu, Mljetu i Lokrumu i u južnoj Istri), a mnogo više u obliku makija, kao degradacijskih stadija. Po svom flornom sastavu makija je građena od istih vrsta kao i šuma, a čine je guste i gotovo neprohodne vazdazelene šikare.

Daljnjom degradacijom makija razvijaju se različiti trajni vegetacijski stadiji – bušici (garizi), travnjaci i kamenjare. Bušici ili garizi su niske, prorijeđene, heliofilne šikare, koje s fitocenološkoga gledišta pripadaju posebnoj jadranskoj endemičnoj svezi *Cisto-Ericion* (red *Cisto-Ericetalia*). Na podlozi makija i bušika razvijaju se ponegdje u južnim dijelovima eumediteranske zone autohtone šume alepskoga bora (*Pinus halepensis* Mill.), a na višim položajima endemične šume dalmatinskoga crnog bora (*Pinus nigra* Arnold ssp. *dalmatica* (Vis.) Franco). Degradacijom makija i gariga razvijaju se karakteristične zajednice suhih travnjaka ili kamenjarskih pašnjaka koje pripadaju ilirskomediteranskom redu *Cymbopogo-Brachypodietalia*. Tim su područjima svojstvene i dijelom endemične zajednice u pukotinama stijena, na točilima, na slanim staništima uz obalu mora, stajaćim i tekućim vodama te druge pionirske i antropogeno uvjetovane zajednice na ruderalnim staništima i kultiviranim površinama.

Submediteranskoj zoni pripada niži submediteranski pojas listopadne vegetacije, koji se neposredno nastavlja na vazdazelenu zonu eumediteranskog primorja, i mediteransko-montani pojas listopadne vegetacije, koji se na višim položajima submediterana nastavlja na prethodni pojas. Nižem je pojasu submediteranske zone svojstvena klimazonalna šumska zajednica *Carpinetum orientalis adriaticum* (sveza *Carpinion orientalis*, red *Quercetalia pubescentis*, razred *Querco-Fagetea*). Zajednica je vezana za smeđa primorska tla. Na velikom dijelu istočnojadranskoga submediteranskog primorja zajednica *Carpinetum orientalis adriaticum* razvijena je u obliku viših ili nižih, gušćih ili rjeđih šikara ili niskih šuma. U višem mediteransko-montanom pojasu razvija se klimazonalna šumska zajednica *Seslerio-Ostryetum*, koja se i u horizontalnom smjeru, prema unutrašnjosti kopna, nastavlja na zajednicu *Carpinetum orientalis adriaticum*. Degradacijom submediteranskih šuma nastali su karakteristični antropogeni trajni stadiji – suhi travnjaci i kamenjarski pašnjaci reda *Scorzonero-Chrysopogonetalia*.

Eurosibirsko-sjevernoameričkoj regiji pripadaju kopneni nizinski i gorski krajevi Hrvatske. Po svojoj klimazonalnoj vegetaciji to je također šumsko područje. Zbog njegova velikoga horizontalnog prostranstva i znatne vertikalne razvedenosti, unutar toga prostora postoje vrlo bitne razlike. Na temelju tih razlika može se čitavo područje podijeliti u dvije fitogeografske provincije, ilirsku i srednjoeuropsku.

Ilirska provincija

Ilirskoj provinciji pripada najveći dio kontinentalnoga područja Hrvatske. Unutar te provincije klimatske se prilike razlikuju u nizinskom, brdskom i planinskom području, što utječe na sastav vegetacije te se mogu razlikovati tri glavna vegetacijska pojasa:

1. niži šumski pojas

Klimazonalna je zajednica šuma hrasta kitnjaka i običnoga graba, *Quercus-Carpinetum illyricum* Ht. 38 s.l., koja pripada svezi *Carpinion betuli*, redu *Fagetalia* i razredu *Quercus-Fagetea*. Ona je najljepše razvijena na brežuljkastim terenima i blagim nagibima, a po flornom se sastavu odlikuje velikim brojem vrsta. Zajednica ima u osnovi srednjoeuropski karakter, ali se među njezinim sastavnim elementima ističe velik broj starih, reliktnih, ilirsko-balkanskih vrsta. Na najvećem dijelu površina nižega šumskog pojasa nekadašnje šumske sastojine kitnjaka i graba danas su iskrčene, a njihova su staništa, zbog pogodnih ekoloških značajka zonalnoga tla pretvorena u poljodjelske površine, i u različite travnjake razreda *Molinio-Arrhenatheretea* i *Festuco-Brometea*. U tom je pojasu i najveći broj ljudskih naselja. Na azonalnim staništima u tom je vegetacijskom pojasu zbog specifičnih ekoloških uvjeta razvijena drugačija vegetacija. Tako se na dubljim, ispranim tlima, kao i na silikatima, razvijaju acidofilne šume hrasta kitnjaka i pitomoga kestena, npr. *Quercus-Castanetum sativae* Ht. 38, i srodne acidofilne šume. Nakon sječe tih šuma razvija se sekundarna vegetacija vriština. Na suhim i toplim staništima, plitkim karbonatnim rendzinama, osobito na obroncima izloženim jugu i zapadu razvijaju se termofilne šume reda *Quercetalia pubescentis*. Mnogo veće značenje u tom vegetacijskom pojasu imaju zajednice poplavnih i močvarnih staništa. Te šume i šikare pripadaju redovima *Salicetalia*, *Alnetalia* i *Fagetalia*. Potiskivanjem tih šuma razvijaju se na njihovim staništima poplavne i močvarne zajednice iz redova *Phragmitetalia*, *Deschampsietalia* i *Molinietalia*.

2. pojas gorskih i pretplaninskih bjelogoričnih (listopadnih) i crnogoričnih šuma

U brdskim i planinskim krajevima ilirske provincije šumska se vegetacija može razlučiti u dva glavna visinska pojasa: donji, gorski i gornji, pretplaninski vegetacijski pojas. Visinske granice pojaseva ovise o raznim čimbenicima: zemljopisnom položaju, izloženosti (ekspoziciji), geomorfološkim prilikama, veličini masiva i sastavu podloge. U pogledu biljnoga pokrova, tim su prostorima svojstvene mezofilne šume bukve i jele, koje pripadaju svezi *Aremonio-Fagion*. One se, u usporedbi sa sličnim šumama u Srednjoj Europi, odlikuju velikim brojem vrsta. Vrlo su diferencirane s obzirom na vertikalni i horizontalni raspored. Primorska bukova šuma (*Seslerio-*

Fagetum sylvaticae (Ht. 38) Wraber 60) nastavlja se na submediteranske crnograbove šume. U nižem je gorju kontinentalnoga područja potpojas čistih bukovih šuma (*Lamio orvalae-Fagetum sylvaticae* Ht. 38), a iznad njih proteže se potpojas miješanih bukovo-jelovih šuma (*Abieti-Fagetum* s.l.). Te se zajednice razvijaju na bazično-neutralnim do slabo kiselim tlima. Na jače kiselim tlima, u pojasu bukovih i bukovo-jelovih šuma, razvijene su i različite azonalne zajednice bjelogoričnih i crnogoričnih šuma. Redu *Fagetalia* pripadaju acidofilne zajednice *Luzulo-Fagetum* Mausel 37 i *Blechno-Fagetum* Ht. 50 (sveza *Luzulo-Fagion*), a redu *Vaccinio-Piceetalia* asocijacija *Blechno-Abietetum* Ht. 50 (sveza *Piceion abietis*). Iako je gorski pojas ilirske provincije najvećim dijelom slabo naseljen, ipak je i tamo mjestimično prvotna šumska vegetacija iskrčena, a na tim su se površinama razvili gorski travnjaci (livade i pašnjaci). Na plićem karbonatnom tlu razvila se travnjačka vegetacija reda *Brometalia erecti*, a na dubljim, kiselim tlima, razvijaju se zajednice reda *Nardetalia*. Tu se također nalaze različite korovne i ruderalne zajednice, močvarne i vodene, zajednice točila i pukotina stijena, zanimljiva i rijetka vegetacija cretova i dr. Za gornji pretplaninski (subalpinski) potpojas karakteristična je klimazonalna šumska zajednica pretplaninske bukve (*Fagetum subalpinum* s.l.). Prema gornjoj granici svoje rasprostranjenosti bukva postaje sve niža i kržljivija, prelazeći u klekovinu bukve, čineći ponekad neprohodne šikare visoke do 1,5 m. U tom se pojasu, na blokovima stijena, nalazi i zajednica *Calamagrosti-Abietetum* Ht. 56, gdje jela ima vrlo nepovoljne uvjete, na granici svoje ekološke izdržljivosti. Pretplaninsko područje ilirske provincije odlikuje se i mnogim endemičnim biljnim zajednicama. Neke izgrađuju vegetaciju pretplaninskih rudina, neke vegetaciju visokih zeleni, dok su neke vezane za pukotine stijena ili za točila.

3. pojas klekovine bora je najviši pojas šumske vegetacije planinskih područja ilirske provincije. Prostire se iznad gornje granice pretplaninskih bukovih šuma. Na hrvatskim planinama, koje su razmjerno niske, to je ujedno i zonalni najviši vegetacijski pojas. U Hrvatskoj ovoj regiji ne pripada zonalni vegetacijski pojas, već su samo na najizloženijim i najvišim planinskim vrhovima razvijene različite azonalne zajednice planinskih rudina, stijena, točila, snježanika i dr.

Srednjoeuropska provincija (panonski sektor)

Sjeveroistočni dio Hrvatske (Baranja i područje od Osijeka do Iloka) pripada panonskom sektoru srednjoeuropske provincije. U klimazonalnom pogledu to je prijelazno područje između

zone vegetacijske sveze *Carpinion betuli* i šumostepske zone sveze *Aceri tatarici-Quercion*. U cjelokupnom biljnom pokrovu ističu se utjecaji stepske regije.

Alpsko-visokonordijska regija

Na mjestima na kojima su sastojine bora krivulja (*Pinus mugo*) iskrčene ili na staništima na kojima zbog geomorfoloških ili posebnih ekoloških prilika ta vegetacija nije razvijena, nalaze se zajednice planinskih rudina, snježanika, pukotina stijena i dr., koje pokazuju fitogeografsku vezu s planinskom vegetacijom alpsko-visokonordijske regije.

3.2. Podaci o prisutnosti vrsta

Kao podaci o prisutnosti vrsta korišteni su dostupni literaturni i muzejski podaci. S obzirom na to da su ranijom revizijom roda utvrđene dvije nove vrste (*P. kolombatovici* i *P. macrobullaris*), u Hrvatskoj je napravljena provjera identifikacije svih dostupnih literaturnih i muzejskih podataka. Provjera identifikacije napravljena je na temelju vanjske morfologije, morfologije lubanje te genetičkih analiza (npr. Spitzenberger i sur. 2002, Tvrtković i sur. 2005, Spitzenberger i sur. 2006, Pavlinić i Đaković 2015). Terenska su istraživanja prisutnosti u razdoblju od 2007. do 2015. godine uključivala obilaske ponajprije crkvenih tavana i tornjeva te lov mrežama na njihovim ulazima i na lokvama. Tijekom obilazaka, za sve su prijašnje i nove lokalitete određene točne GPS koordinate. Ulovljenim životinjama izmjerene su standardne mjere koje se koriste za identifikaciju (Tvrtković i sur. 2005, Pavlinić i Đaković 2015), podaci o spolu, starosti, težini i sakupljeni su uzorci DNK (letnica, tkivo), guana i parazita.

Za izradu prediktivnih modela rasprostranjenosti korišteni su svi poznati lokaliteti na kojima su zabilježene četiri vrste dugouhkih šišmiša u Hrvatskoj. Kako bi se izbjegla pseudoreplikacija, korištene su samo točke prisutnosti međusobno udaljene više od 1500 metara, što je udaljenost koja odgovara prosječnoj udaljenosti lovnog područja od skloništa kolonija šišmiša ovih četiriju vrsta.

3.3. Podaci o ekogeografskim čimbenicima

U prvom su koraku za analizu izabrani ekogeografski čimbenici za koje se pretpostavljalo da su važni za barem jednu od četiri istraživane vrste (Prilog 1) prema podacima o ekološkim zahtjevima četiriju vrsta dugoušana (rod *Plecotus*) dobivenim iz literature (Ashrafi i sur. 2013, Entwistle i sur. 1996, Flückiger i Beck 1995, Fuhrmann i Seitz 1992, Kiefer i Veith 1998, Rutishauser i sur. 2012., Swift i Racey 1983) te prema podacima dobivenim telemetrijskim praćenjem ženki dviju vrsta dugoušana, *P. kolombatovici* i *P. macrobullaris* u Hrvatskoj (Pavlinić 2008).

Za analizu su korišteni podaci o klimi, hidrologiji, topografiji, pokrovu staništa i antropogenim strukturama (Prilog 1). Ekogeografski čimbenici klime uključuju prosječne temperature i količinu padalina. Ekogeografski čimbenici hidrologije uključuju udaljenost od vodenih površina, a topografija nadmorsku visinu i nagib. Ekogeografski čimbenici pokrova staništa pripremljeni su iz Corine land cover baze podataka iz 2012. godine. Ekogeografski čimbenici koji se odnose na antropogene strukture uključuju udaljenost od gradova te sela i pojedinačnih objekata i udaljenost od prometnica.

Svi ekogeografski čimbenici pripremljeni su kao rasterske podloge s rezolucijom 100 x 100 metara. Binarni podaci o pokrovu staništa i antropogenim strukturama pripremljeni su kvantitativno tako što su ili izračunate minimalne udaljenosti (modul DistAn u softverskom paketu Biomapper 4.0, Hirzel i sur. 2008) od određenog ekogeografskog čimbenika ili tako što su izračunate frekvencije ekogeografskog čimbenika unutar promjera od 1500 metara (modul CircAn u softverskom paketu Biomapper 4.0, Hirzel i sur. 2008). Ovaj promjer predstavlja prosječni promjer udaljenosti od skloništa unutar kojeg se ove četiri vrste hrane, a prema rezultatima dobivenim literaturnim pregledom.

3.4. Analiza podataka

3.4.1. Analiza čimbenika ekološke niše (ENFA)

Prije analize čimbenika ekološke niše (ENFA), svi su ekogeografski čimbenici normalizirani s pomoću Box-Cox transformacije koja je integrirana u Biomapper 4.0. ENFA

konvertira međusobno korelirane čimbenike u jednak broj nekoreliranih čimbenika koji sažimaju informacije o ekološkoj niši u dvije glavne komponente, marginalnost i specijalizaciju (Tablica 1) (Hirzel i sur. 2002). Marginalnost, koja je maksimalizirana prvim čimbenikom, opisuje razliku između srednjih vrijednosti okolišnih uvjeta na lokaciji gdje se istraživana vrsta nalazi (rasprostranjenost vrste) i okolišnih uvjeta na čitavom istraživanom području (globalna rasprostranjenost), i tako upućuje na položaj ekološke niše. Specijalizacija, koja je maksimalizirana drugim i svim idućim čimbenicima, opisuje omjer varijance vrste u odnosu na globalnu varijancu i daje uvid u širinu ekološke niše (Hirzel i sur. 2002).

Za svaku od četiriju vrsta prvo je provedena analiza sa svim ekogeografskim čimbenicima (EGV) (Prilog 1). Kako bi se model pojednostavio, nakon analize su isključeni čimbenici koji su međusobno visoko korelirani (korelacijski prag $k > 0,8$) (Prilog 2). Izostavljeni su i svi čimbenici koji nisu značajni, odnosno čiji je doprinos marginalnosti i specijalizaciji ispod 0,1 za sve četiri vrste.

3.4.1.1. ENFA modeli povoljnih staništa

Koristeći kao podlogu set ekogeografskih čimbenika koji najbolje predviđaju rasprostranjenost vrste, izračunate su karte koje prikazuju potencijalno povoljno i nepovoljno područje za četiri vrste (eng. *habitat suitability maps*, HS). Karte su rezultat aplikacije derivativa algoritma medijana (Hirzel i sur. 2002, Braunisch i sur. 2008) na značajne čimbenike, koja je određena MacArthurovom *broken stick* heurističkom analizom (Hirzel i sur. 2002). Takozvani čisti algoritam medijana (Hirzel i sur. 2002) temeljen je na pretpostavci da je medijan distribucijske frekvencije vrste duž svakog čimbenika optimalna aproksimacija okolišnog optimuma vrste. S obzirom na to da nije uračunata tzv. globalna rasprostranjenost, ova pretpostavka može dati pogrešan rezultat ako se istražuju rubna staništa ili istraživana vrsta pokazuje preferencije prema ekstremnim uvjetima okoliša (Braunisch i sur. 2008).

3.4.1.2. Provjera ENFA modela

Modeli povoljnih staništa provjereni su s pomoću peterostruke unakrsne provjere (eng. *five-fold cross-validation*) (integrirane u BIOMAPPER 4.0). Podaci o prisutnosti podijeljeni su u

pet podskupova, svaki se podskup naizmjenice koristio za provjeru modela kalibriranog na temelju preostala četiri podskupa. Za provjeru modela korišten je kontinuirani Boyce indeks (Hirzel i sur. 2006). Indeks se dobiva prikazom odnosa između promatranog broja procijenjenih točaka (P) i broja procijenjenih točaka kad se pretpostavlja nasumična rasprostranjenost vrste (E) nasuprot vrijednostima predviđenim modelom povoljnih staništa (HS). Vrijednost indeksa, definiranog kao Spearman R između P/E i HS, kreće se od -1 (pogrešan model) do 1 (savršen model), dok 0 upućuje na to da model ne daje rezultate bolje od nasumičnih (Hirzel i sur. 2006, Braunisch i Suchant 2010).

3.4.2. Metoda maksimalne entropije (MAXENT)

3.4.2.1. Maxent modeli povoljnih staništa

Metoda maksimalne entropije predviđa opseg rasprostranjenosti vrste nalazeći Maxent distribuciju s obzirom na ograničenje da očekivana vrijednost za svaki ekogeografski čimbenik blisko odgovara empirijskom prosjeku podataka o prisutnosti (Phillips i sur. 2006). Po ovom se pristupu razlikuje od analize čimbenika ekološke niše (ENFA), što je čini prilagođenijom za opis stvarne (realizirane) niše vrsta. Za izradu modela povoljnih staništa za sve četiri istraživane vrste korišteni su isti ekogeografski čimbenici koji su korišteni i za analizu faktora ekološke niše. Svi su izračuni rađeni u programskom paketu Maxent 3.3.3.

3.4.2.2. Provjera Maxent modela

Kako bi se provjerilo koji su čimbenici bili najvažniji za građenje modela, s podacima o prisutnosti napravljena je Jackknife analiza doprinosa (statistika koja mjeri koliko dobro ekogeografski čimbenici (EGV) razlikuju lokalitete na kojima je vrsta prisutna od ukupnog istraživanog područja).

Model je ocijenjen na temelju područja pod krivuljom (eng. *area under the curve*, AUC) radne karakteristike (eng. *receiver operator characteristics*, ROC), koja mjeri vjerojatnost modela da pravilno razlikuje prisutnost od slučajnih lokacija (Phillips i sur. 2006). Dobrom izvedbom modela smatrana je ona kad su vrijednosti trening i test AUC vrijednosti bile više od 0,75, što upućuje na razumnu do visoku razinu sposobnosti diskriminacije modela (Pearce i

Ferrier 2000, Elith i sur. 2006). Modeli su pokrenuti s pomoću zadanih postavki Maxenta, s 1000 umjesto 500 ponavljanja. Pokrenuto je 10 unakrsnih ponavljanja svakog modela, svaki put je 75% lokacija bilo slučajno odabrano za treniranje modela, a preostalih 25% za testiranje predviđanja modela.

3.4.3. Razlikovanje ekoloških niša

Za određivanje razlika ekoloških niša četiri istraživane vrste, napravljena je diskriminantna analiza s pomoću XLSTAT – Discriminant Analysis (DA) u Microsoft Excel 2010. te usporedba ekoloških niša (širina i preklapanje ekoloških niša) s pomoću softvera ENMTools (verzija 1.4.4., Warren i sur. 2010, Warren i Seifert 2011).

Diskriminantna analiza rasprostranjenosti četiriju istraživanih vrsta izračunata je s pomoću istog seta 16 ekogeografskih čimbenika mjerenih na lokacijama prisutnosti vrsta, koji su korišteni za izradu Maxent modela. Izračunati su diskriminantni čimbenici koji su maksimalizirali međuvrsnu varijancu među četirima vrstama, a minimalizirali unutarvrstne varijance. Korelacija ekogeografskih čimbenika s diskriminantnim čimbenicima upućuje na to u odnosu na koji se čimbenik najviše razlikuju rasprostranjenosti vrsta.

Unutar softvera ENMTools, ENM mjere i alati (eng. *environmental niche models*, ENM) omogućavaju izračunavanje dviju osnovnih mjera iz rezultata predviđenog povoljnog staništa dobivenih, u ovom slučaju, s pomoću softvera Maxent, a to su 1) određivanje preklapanja ekoloških niša između ENM-ova generiranih iz dvije ili više vrsta, u ovom slučaju četiri vrste i 2) procjenu širine ekoloških niša. Provedba ovih analiza zahtijeva da su ENM-ovi i pripadajući rezultati povoljnosti staništa već izračunati s pomoću drugog softverskog paketa.

Program automatski mjeri preklapanje ekoloških niša koristeći tri različite statistike, Schoener's D (Schoener 1968), *I* statistiku i relativno rangiranje (eng. *relative rank*, RR, Warren i Seifert 2011). Sva tri rezultata mjerenja kreću se od 0 (vrste imaju potpuno nespojive ENM-ove) do 1 (vrste imaju identične ENM-ove). U slučaju *I* i D preklapanje se računa uzimanjem razlike između vrsta u rezultatima povoljnosti za svaku ćeliju nakon što su vrijednosti povoljnosti standardizirane tako da zbroj ukupnog geografskog područja koje se mjerilo daje 1. Statistika relativnog rangiranja nešto je drugačija. To je procjena vjerojatnosti da je relativno rangiranje

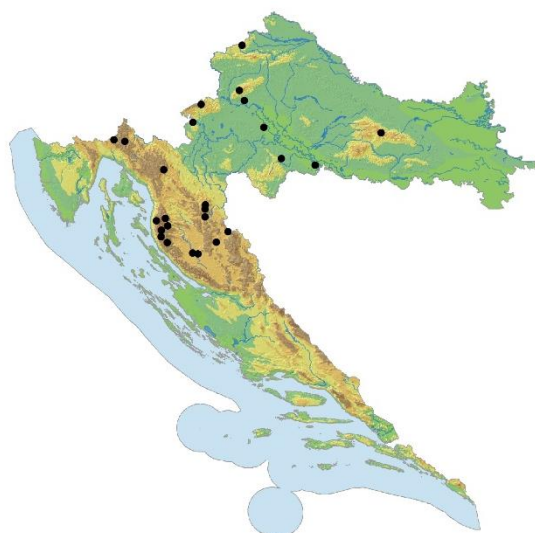
bilo koja dva dijela staništa isto za dva modela, bez obzira na kvantitativnu razliku u procjenama povoljnosti. Budući da se temelji na rangiranju, a ne izravno na rezultatima prikladnosti, procjene relativnog rangiranja sličnosti ENM-ova mogu dati rezultate koji se bitno razlikuju od onih koje su dali *I* i *D*.

Mjerenje širine ekološke niše u alatu ENMTools radi gotovo isto kao i mjerenje preklapanja niša, osim što je izlazni izračun u .csv datoteci i sadrži mjerenja širine niše za svaku od .asc datoteka koje su zadane. Mjere širine niše koje računa ENMTools su iz Levin (1968), a predstavljene su u Nakazato i sur. (2010), dok se jedna od metoda u kojoj mogu biti povezane s testovima vezanim za rješavanje biološke hipoteze pojavljuje u Mandle i sur. (2010).

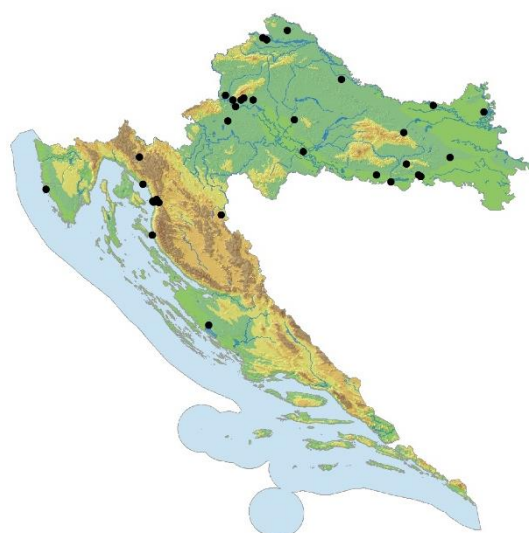
4. Rezultati

4.1. Podaci o prisutnosti vrsta

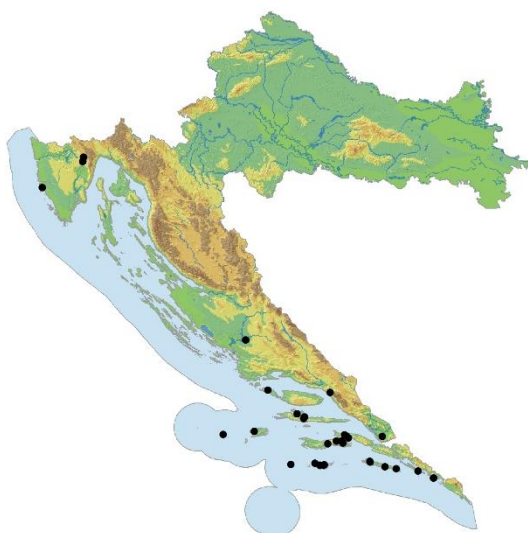
Za podatke o prisutnosti analizirano je ukupno 127 nalaza šišmiša roda *Plecotus* rasprostranjenih po cijeloj Hrvatskoj (Slika 6).



P. auritus, smeđi dugoušan



P. austriacus, sivi dugoušan



P. kolombatovici, Kolombatovićev dugoušan



P. macrobullaris, gorski dugoušan

Slika 6. Nalazi četiriju vrsta roda *Plecotus* ($n_{\text{ukupno}}=127$, crni kružići) u Hrvatskoj. *P. auritus* ($n=26$), *P. austriacus* ($n=32$), *P. kolombatovici* ($n=34$) i *P. macrobullaris* ($n=35$).

Za vrstu ***P. auritus*** analizirana su 26 nalaza (Slika 6), od kojih je većina rasprostranjena u području Dinarskog krša, gdje joj se areal preklapa s arealom vrste *P. macrobullaris*. Najsjeverniji podaci su s Ravne gore kod Ivanca, najistočniji iz špilje Uviraljka na Papuku (oba područja su izolirani krš), dok je južna granica nalaza Lika. U Istri nema nalaza ove vrste.

Za vrstu ***P. austriacus*** analizirana su 32 nalaza (Slika 6) raspoređena na sjeveru Hrvatske, uz rijeku Dravu, istočno uz rijeku Savu i u Tikvešu, području oko Zagreba, Gorskom Kotaru, na potezu od Novog Vinodolskog do Jablanca. Postoji nalaz iz Istre, a najjužniji je nalaz kod sela Vrana (blizu Vranskog jezera).

Za vrstu ***P. kolombatovici*** analizirana su 34 nalaza (Slika 6) koja su većinom raspoređena na južnodalmatinskim otocima, od Šolte do Lopuda i na udaljenom Sv. Andriji. Postoji nalaz s Biokova te iz Vištičine jame kod Opuzena. Ova vrsta je također zabilježena u Istri gdje joj se areal dijelom preklapa s vrstom *P. macrobullaris*.

Za vrstu ***P. macrobullaris*** analizirana su 35 nalaza (Slika 6), od kojih je većina rasprostranjena u području Dinarskog krša, gdje joj se areal preklapa s arealom vrste *P. auritus*. Dosta nalaza je s Velebita. U Istri se areal dijelom preklapa s vrstom *P. kolombatovici*. Na jugu su nalazi s Biokova, a najjužniji je nalaz s Pelješca. Najsjeverniji je nalaz iz Veternice kod Zagreba, a postoje nalazi i sa Žumberka.

4.2. ENFA

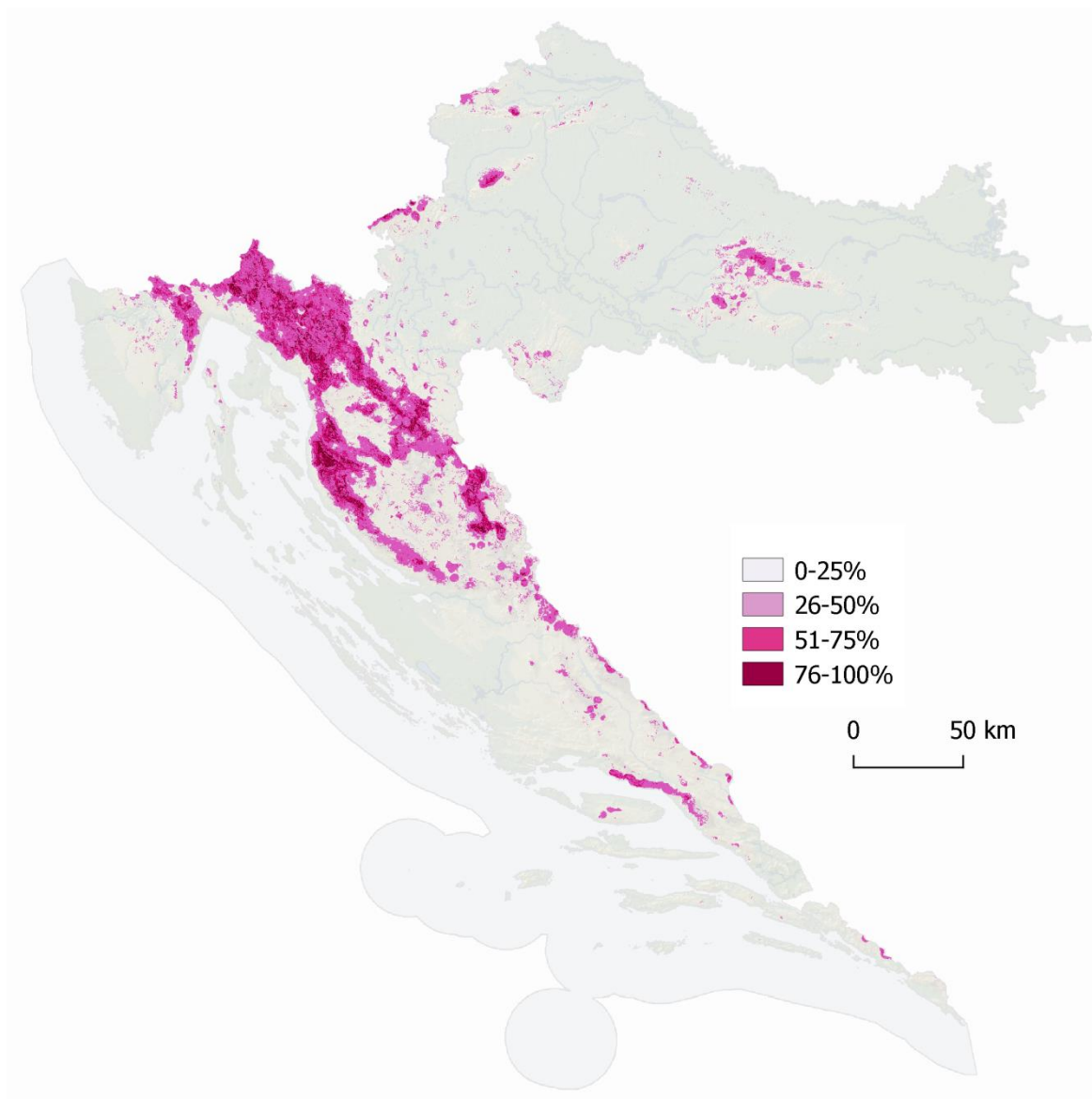
4.2.1. ENFA modeli povoljnih staništa

Rezultati modela ENFA za ukupnu marginalnost, specijalizaciju i toleranciju (=1/specijalizacija) za sve četiri istraživane vrste prikazani su u Tablici 1. Rezultati modela pokazali su najmanju ukupnu marginalnost za vrstu *P. austriacus* (1,12), a najveću za vrstu *P. kolombatovici* (1,57). Vrijednosti marginalnosti za vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris* smjestile su se između ove dvije vrijednosti i međusobno su slične (1,34 i 1,32 redom). Najmanju je toleranciju model pokazao za vrstu *P. austriacus* (0,59), a najveću za vrstu *P. auritus* (0,73). Između vrijednosti tolerancije ovih dviju vrsta, nalaze se vrijednosti tolerancije vrsta *P. kolombatovici* (0,70) i *P. macrobullaris* (0,68).

Tablica 1. Marginalnost, specijalizacija i tolerancija (1/specijalizacija) za četiri vrste dugouhkih šišmiša roda *Plecotus* u Hrvatskoj.

	<i>P. auritus</i> (n=26)	<i>P. austriacus</i> (n=32)	<i>P. kolombatovici</i> (n=34)	<i>P. macrobullaris</i> (n=35)
Marginalnost	1,34	1,12	1,57	1,32
Specijalizacija	1,37	1,70	1,42	1,48
Tolerancija (1/S)	0,73	0,59	0,70	0,68

Na kartama povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) sve su četiri istraživane vrste, izračunate na temelju predviđanja ENFA modela, HS-vrijednosti u rasponu 0 – 100% vjerojatnosti prisutnosti, podijeljene u 4 klase. Vrijednosti 0 – 25% odnose se na nepovoljno stanište, 26 – 50% na granično povoljno stanište, 51 – 75% na povoljno stanište, a 76 – 100% na najpovoljnije stanište.

Vrsta *P. auritus*

Slika 7. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus auritus* u Hrvatskoj na temelju predviđanja ENFA modela. HS-vrijednosti u rasponu 0 – 100% vjerojatnosti prisutnosti podijeljene su u 4 klase.

Karta povoljnih staništa za vrstu *P. auritus* napravljena je na osnovi prvih šest ENFA čimbenika koji su objasnili 89% informacija. Prema modelu povoljnih staništa, tri su ekogeografska čimbenika koja najbolje objašnjavaju rasprostranjenost vrste *P. auritus* (Tablica 2) srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju (doprinos marginalnosti: -0,49; objašnjenju specijalizacije: 0,38), frekvencija mješovitih šuma (doprinos marginalnosti: 0,42; objašnjenju

specijalizacije: 0,36) i digitalni model visina (doprinos marginalnosti: 0,39; objašnjenju specijalizacije: 0,37).

Rezultati ENFA modela pokazali su da je rasprostranjenost vrste *P. auritus* (Slika 7) u kontinentalnom dijelu Hrvatske rascjepkana. Najistočnije je rasprostranjena na Papuku, Ravnoj gori i Psunju. U Sjevernom dijelu Hrvatske vrsta je rasprostranjena na području Ravne gore, iznad Krapine i ispod Ivanca. Također je rasprostranjena kod Zagreba i na Medvednici, Žumberačkom gorju i na dijelovima Samoborskog gorja. U Istri je ova vrsta rasprostranjena na području Ćićarije i Učke. U planinskom dijelu rasprostranjenost je kontinuirana od Prezida, preko Risnjaka, Velike i Male Kapele, Velebita i Plješivice. Južno od Velebita i Plješivice model predviđa rascjepkanu rasprostranjenost na dijelovima Dinare i Svilaje. Južno od Splita model predviđa rasprostranjenost od Srinjana, kontinuirano preko Biokova do Kozice. Najjužnija je predviđena rasprostranjenost na planinama iznad Dubrovnika. Od otoka, model predviđa potencijalnu rasprostranjenost na Braču.

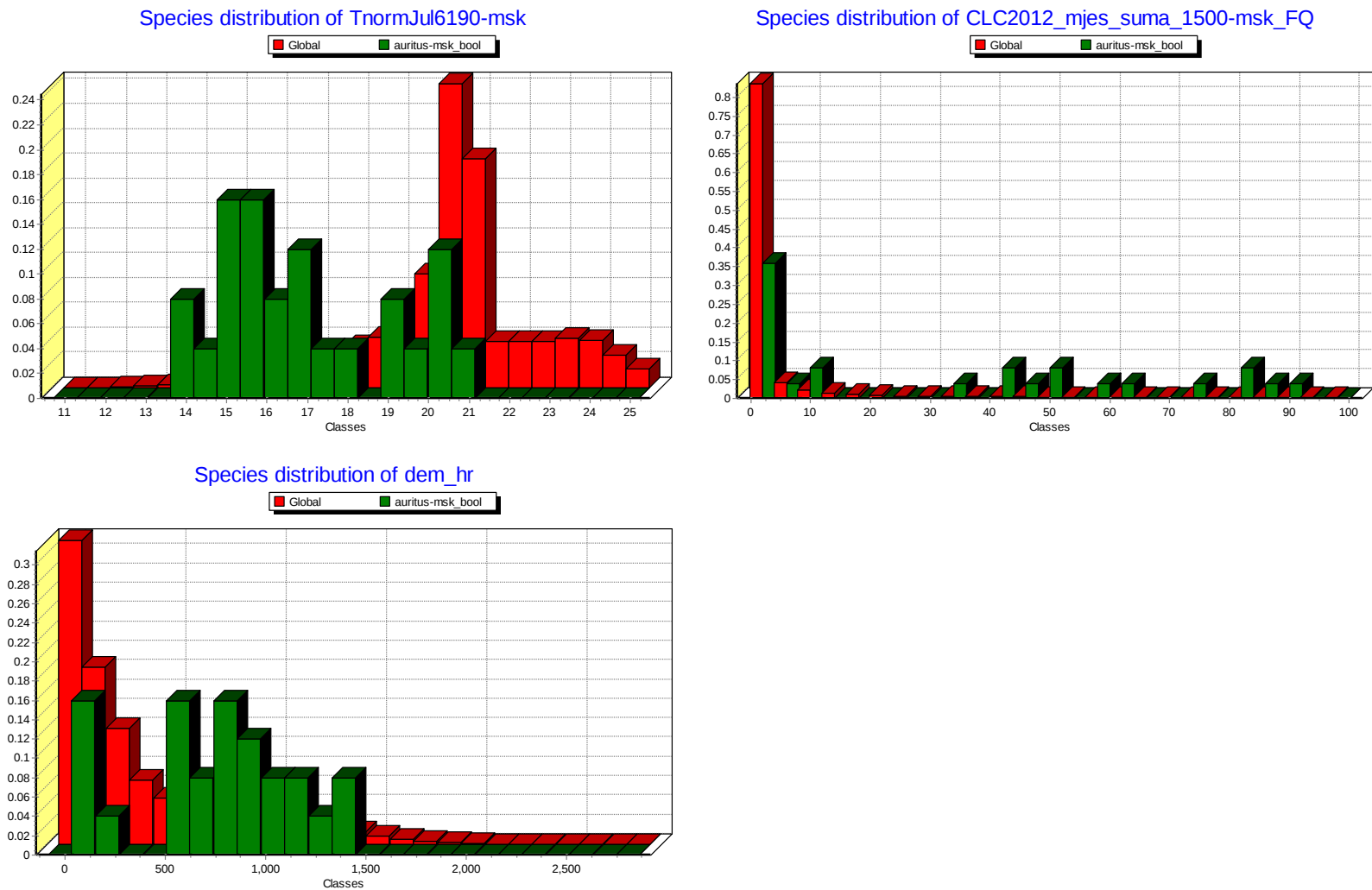
Prema izračunu modela ENFA, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. auritus*, zauzima 2,01% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 0,73% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).

Tablica 2. Analiza čimbenika ekološke niše (ENFA). Vrijednosti koeficijenata značajnih ekogeografskih čimbenika, EGV, uključenih u modele za vrstu *P. auritus* (n=26). Prvi ENFA čimbenik (1.F) objašnjava 100% marginalnosti, udio u objašnjenju specijalizacije svakog čimbenika prikazan je u zagradi. Pozitivne vrijednosti koeficijenata čimbenika marginalizacije (M) upućuju na sklonost određenom čimbeniku, a negativne vrijednosti upućuju na izbjegavanje. Negativne vrijednosti koeficijenata za čimbenike udaljenosti (dist) moraju se tumačiti kao izbjegavanje povećanja udaljenosti. Oznaka (fq) odnosi se na čimbenike frekvencije. U zadnje dvije kolone za svaki je čimbenik prikazan njegov udio u ukupnom objašnjenju specijalizacije (S) i informacije ($I = (M + \text{Expl.S})/2$) značajnih čimbenika (F).

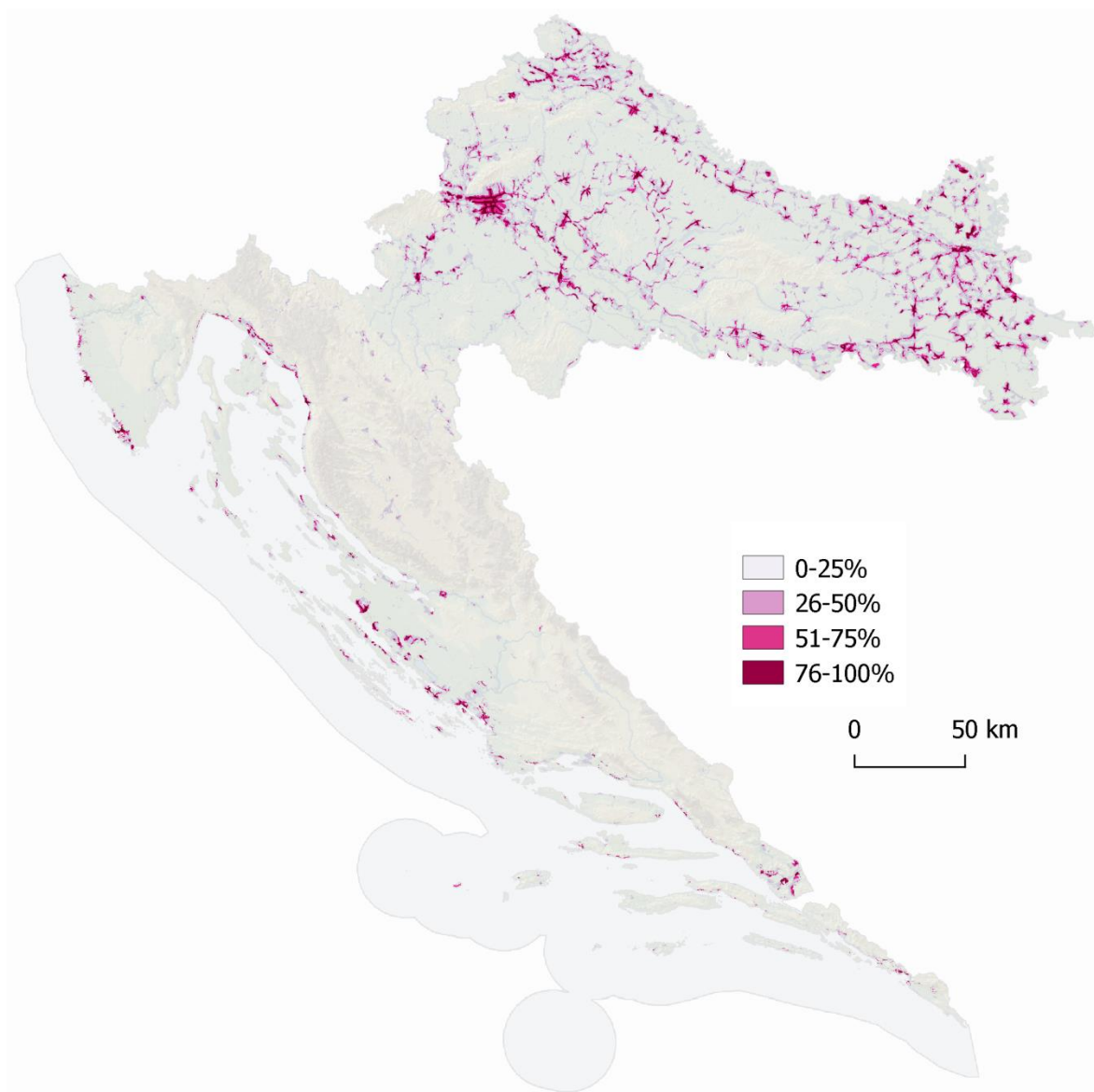
<i>P. auritus</i>								
EGV	M + 1. F (25%)	2. F (29%)	3. F (17%)	4. F (7%)	5. F (6%)	6. F (5%)	Expl.S (88%)	Expl. I (94%)
ceste	-0,19	-0,05	0,15	0,02	0,16	-0,39	0,13	0,16
CLC2012_crno_suma (fq)	0,28	-0,13	0,08	-0,08	0,03	0,04	0,15	0,22
CLC2012_komp_kult_par (fq)	-0,22	0,08	0,29	0,31	0,05	0,3	0,19	0,21
CLC2012_mjes_suma (fq)	0,42	0,48	-0,29	-0,13	0,17	-0,08	0,36	0,39
CLC2012_moc_i_vris (fq)	0,30	0,07	-0,06	0,01	-0,04	-0,03	0,13	0,22
CLC2012_pasnjaci (fq)	-0,13	0,67	-0,07	0,24	0,21	0,14	0,31	0,22
CLC2012_prije_podr_sum (fq)	-0,11	0	-0,07	-0,01	0,08	-0,6	0,09	0,10
dem	0,39	-0,18	-0,47	0,84	-0,68	-0,01	0,37	0,38
nas (dist)	0,22	-0,05	-0,1	-0,07	-0,03	0,42	0,13	0,18
RnormAut6190	0,28	-0,09	0,08	0,09	0,48	-0,11	0,17	0,23
slope	0,13	-0,47	0,21	0,02	0,4	0,34	0,28	0,20
TnormJul6190	-0,49	-0,14	-0,71	0,34	-0,2	0,26	0,38	0,44

Slika 8 prikazuje rasprostranjenost vrste *P. auritus* u odnosu na srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju, frekvenciju mješovite šume i nadmorsku visinu. U odnosu na srednju mjesečnu temperaturu zraka za srpanj, ova je vrsta rasprostranjena od 13,5 °C do 21,2 °C. Najveća je prisutnost vrste (52%) na srednjoj mjesečnoj temperaturi zraka za srpanj od 14,75 °C do 17 °C, od čega je 32% prisutnosti na 14,75 °C do 16 °C. U odnosu na frekvenciju mješovitih šuma, najveća je prisutnost vrste (36%) na staništima gdje je udio mješovitih šuma 2,5 – 3%. U odnosu na nadmorsku visinu, najviše je nalaza ove vrste (52%) na nadmorskoj visini od 500 do 1000 m n. m. Na nadmorskim visinama od 0 m n. m. do 250 m n. m. je 20% nalaza, a 28% na nadmorskim visinama 1000 do 1440 m.

Odnosi vrste *P. auritus* i ostalih ekogeografskih čimbenika korištenih za izradu ENFA modela povoljnih staništa ove vrste nalaze se u Prilogu 4.



Slika 8. Rasprostranjenost vrste *P. auritus* (zeleno) u odnosu na srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju [°C] (gore lijevo), frekvenciju mješovite šume [%] (gore desno) i nadmorsku visinu [m] (dolje lijevo). Global (crveno) se odnosi na iste čimbenike na području čitave Hrvatske.

Vrsta *P. austriacus*

Slika 9. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus austriacus* u Hrvatskoj na temelju predviđanja ENFA modela. HS-vrijednosti u rasponu 0 – 100% vjerojatnosti prisutnosti podijeljene su u 4 klase.

Karta povoljnih staništa za vrstu *P. austriacus* napravljena je na osnovi prvih pet ENFA čimbenika koji su objasnili 91% informacije. Prema modelu povoljnih staništa, tri su ekogeografska čimbenika koja najbolje objašnjavaju rasprostranjenost vrste *P. austriacus* (Tablica 3) udaljenost od naselja (doprinos marginalnosti: -0,59; objašnjenju specijalizacije: 0,15), udaljenost od cesta (doprinos marginalnosti: -0,48; objašnjenju specijalizacije: 0,12) i

frekvencija nepovezanih gradskih područja (doprinos marginalnosti: 0,47; objašnjenju specijalizacije: 0,14). Četvrti je čimbenik (prvi koji se odnosi na pokrov staništa) frekvencija bjelogorične šume (doprinos marginalnosti: -0,27; objašnjenju specijalizacije: 0,11).

Rezultati ENFA modela za vrstu *P. austriacus* (Slika 9) pokazali su najveću potencijalnu rasprostranjenost u nizinskom kontinentalnom dijelu. Predviđena rasprostranjenost proteže se sjeverno uz Dravu od Varaždina i Čakovca do Iloka na krajnjem istoku Hrvatske te od Bregane preko Zagreba dolinom Save preko Slavenskog Broda do Spačvanskog bazena. Cijeli je nizinski kontinentalni dio ispresijecan potencijalnom rasprostranjenošću ove vrste, s najjužnijim dijelom predviđene rasprostranjenosti do Karlovca. U planinskom dijelu ova vrsta nije predviđena modelom, potpuna je odsutnost ove vrste samo u najvišem planinskom dijelu Hrvatske. U Istri je uska rascjepkana rasprostranjenost vezana uz obalna područja gradova oko Umaga, Poreča, Rovinja i na rtu Kamenjak. Kontinuirano je predviđena na području od Bakra do Crikvenice i na manjim dijelovima otoka Krka, na uskom području oko Senja, u dijelu Gackog i dijelu Ličkog polja te u nizinskim dijelovima oko Plitvičkih jezera. U Mediteranskom dijelu predviđena je rasprostranjenost rascjepkana. Ova vrsta je potencijalno rasprostranjena oko Obrovca, Zadra, Biograda na moru i Polača. Predviđena je dolinom Neretve od Ploča preko Opuzena do Metkovića. Na otocima je predviđena rasprostranjenost na rascjepkanim uskim područjima.

Prema izračunu modela ENFA, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. austriacus* zauzima 2,17% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 0,94% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).

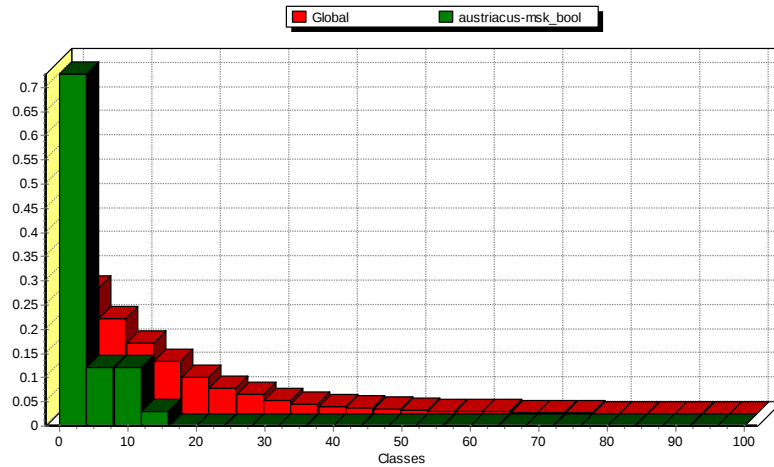
Tablica 3. Analiza čimbenika ekološke niše (ENFA). Vrijednosti koeficijenata značajnih ekogeografskih čimbenika, EGV, uključenih u modele za vrstu *P. austriacus* (n=32). Prvi ENFA čimbenik (1.F) objašnjava 100% marginalnosti, udio u objašnjenju specijalizacije svakog čimbenika prikazan je u zagradi. Pozitivne vrijednosti koeficijenata čimbenika marginalizacije (M) upućuju na sklonost određenom čimbeniku, a negativne vrijednosti upućuju na izbjegavanje. Negativne vrijednosti koeficijenata za čimbenike udaljenosti (dist) moraju se tumačiti kao izbjegavanje povećanja udaljenosti. Oznaka (fq) odnosi se na čimbenike frekvencije. U zadnje dvije kolone za svaki je čimbenik prikazan njegov udio u ukupnom objašnjenju specijalizacije (S) i informacije ($I = (M + \text{Expl.S})/2$) značajnih čimbenika (F).

<i>P. austriacus</i>							
EGV	M + 1. F (9%)	2. F (58%)	3. F (14%)	4. F (5%)	5. F (5%)	Expl.S (91%)	Expl. I (95%)
ceste (dist)	-0,48	-0,07	-0,13	0,51	-0,55	0,17	0,33
CLC2012_bjel_suma (fq)	-0,27	0,08	-0,02	0,23	0,39	0,11	0,20
CLC2012_kop_mocv (fq)	0,17	0	0,05	-0,01	-0,14	0,03	0,11
CLC2012_nep_gr_podr (fq)	0,47	0,03	0,09	0,47	0,21	0,12	0,30
CLC2012_skl_veg (fq)	0,13	-0,21	0,11	0,07	-0,17	0,18	0,15
dem	-0,25	0,48	0,8	-0,42	-0,4	0,50	0,37
kanali (dist)	0,15	0,04	-0,48	-0,53	-0,22	0,16	0,15
nas (dist)	-0,59	-0,05	-0,19	-0,09	0,42	0,15	0,38
TnormJul6190	0,1	0,84	0,24	0	-0,24	0,60	0,34

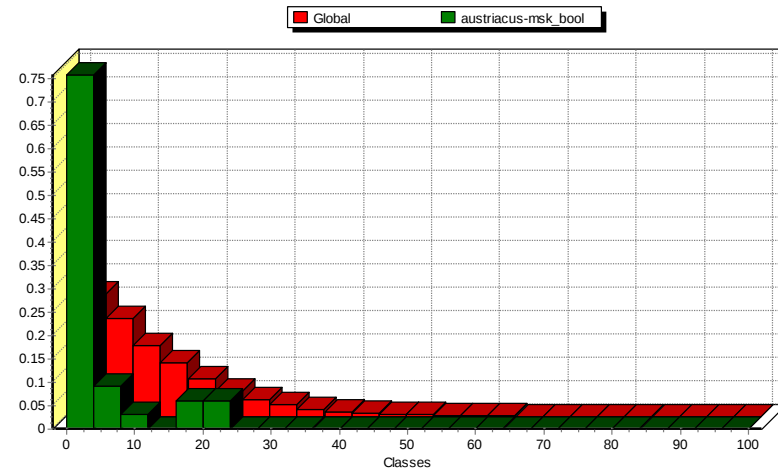
Slika 10 prikazuje rasprostranjenost vrste *P. austriacus* u odnosu na udaljenost od naselja, udaljenost od cesta, frekvenciju nepovezanih gradskih područja i frekvenciju bjelogorične šume. U odnosu na udaljenost od naselja, iz neposredne blizine naselja, do 500 metara udaljenosti, potječe 75% nalaza ove vrste, a svi su nalazi unutar 1,7 km od naselja. U odnosu na udaljenost od cesta, iz neposredne blizine cesta, do 500 metara, potječe 75% nalaza, a svi su nalazi ove vrste unutar 2,8 km od cesta. U odnosu na frekvenciju nepovezanih gradskih područja, najviše je nalaza ove vrste (33%) na staništima gdje je udio nepovezanih gradskih područja 3,7%. Sa staništa s 31% udjela nepovezanih gradskih područja potječe 80% nalaza, a sa staništa s 35% do 69% udjela nepovezanih gradskih područja potječe 20% nalaza ove vrste. U odnosu na frekvenciju bjelogoričnih šuma, više je od 45% nalaza ove vrste sa staništa s 4% udjela bjelogoričnih šuma, a više od 70% nalaza sa staništa s udjelom do 25%.

Odnosi vrste *P. austriacus* i ostalih ekogeografskih čimbenika korištenih za izradu ENFA modela povoljnih staništa ove vrste nalaze se u Prilogu 5.

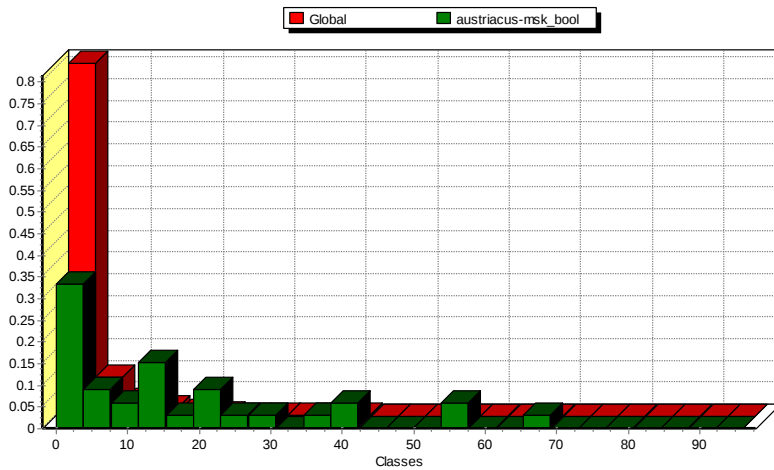
Species distribution of nas5_DIST-msk_2



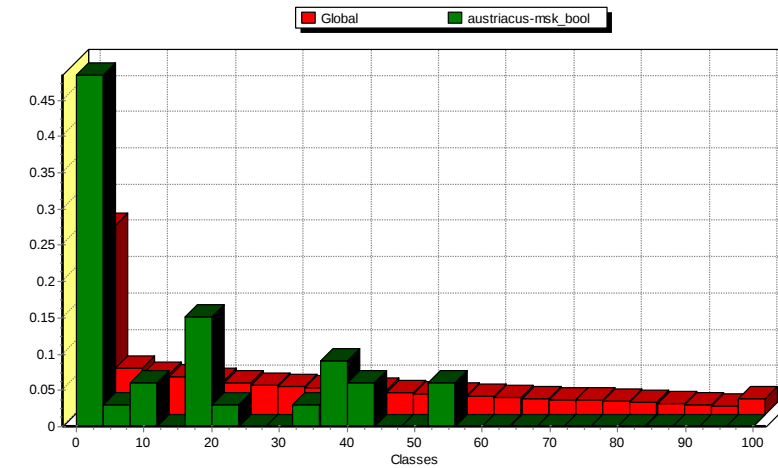
Species distribution of ceste-dist_QT-msk_2



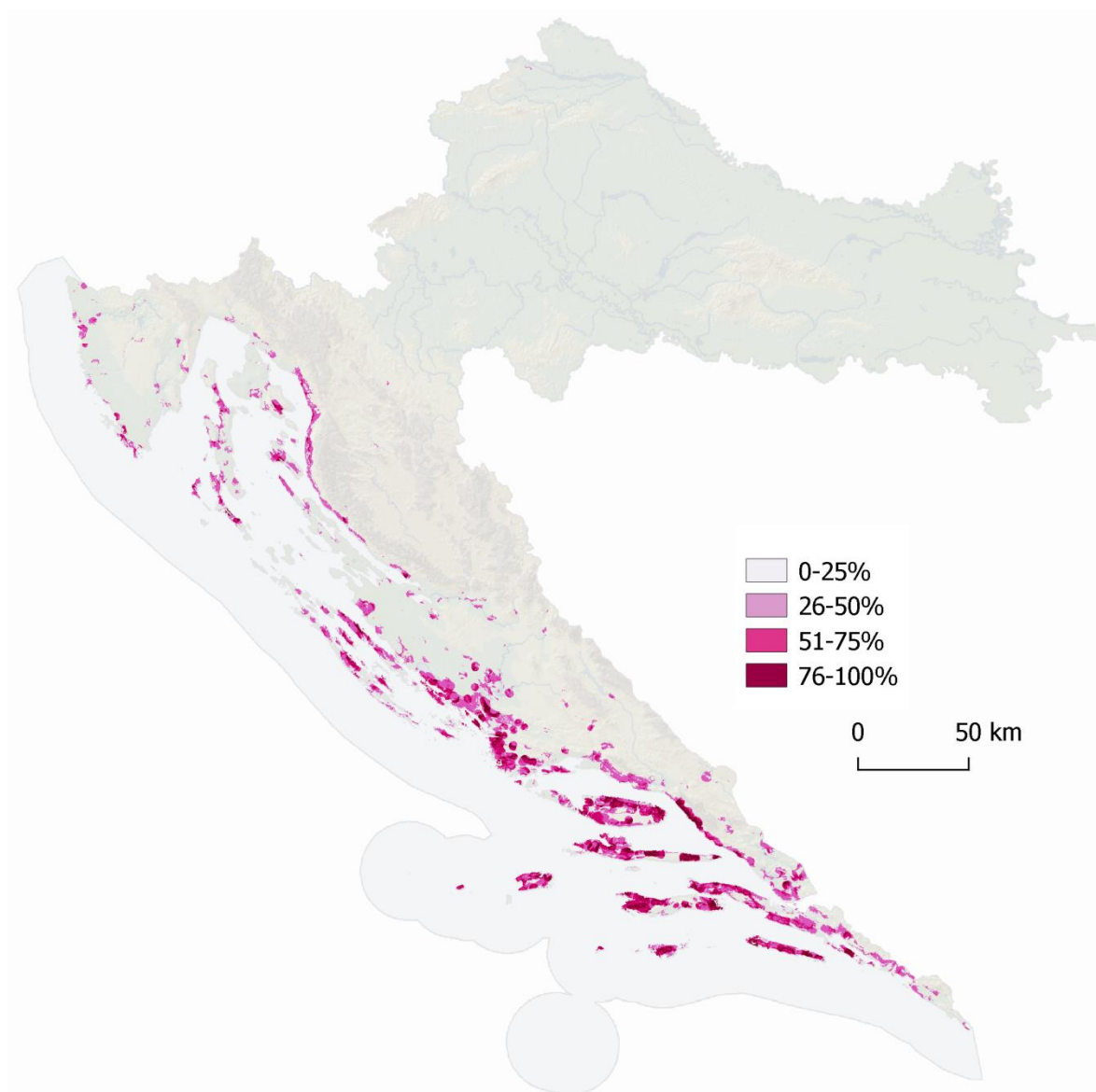
Species distribution of CLC2012_nep_gr_podr-fq_1500-msk_ST



Species distribution of CLC2012_bjel_suma_1500-msk_FQ



Slika 10. Rasprostranjenost vrste *P. austriacus* (zeleno) u odnosu na udaljenost od naselja [1/10 km] (gore lijevo), udaljenost od ceste [1/10 km] (gore desno), frekvenciju nepovezanih gradskih područja [%] (dolje lijevo) i frekvenciju bjelogorične šume [%] (dolje desno). Global (crveno) se odnosi na iste čimbenike na području čitave Hrvatske.

Vrsta *P. kolombatovici*

Slika 11. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus kolombatovici* u Hrvatskoj na temelju predviđanja ENFA modela. HS-vrijednosti u rasponu 0 – 100% vjerojatnosti prisutnosti podijeljene su u 4 klase.

Karta povoljnih staništa za vrstu *P. kolombatovici* napravljena je na osnovi prvih šest ENFA čimbenika koji su objasnili 85% informacije. Prema modelu povoljnih staništa, tri su ekogeografska čimbenika koja najbolje objašnjavaju rasprostranjenost vrste *P. kolombatovici* (Tablica 4) frekvencija mješovitih šuma (doprinos marginalnosti: 0,47; objašnjenju specijalizacije: 0,29), srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju (doprinos marginalnosti: 0,45;

objašnjenju specijalizacije: 0,21) i frekvencija maslinika (doprinos marginalnosti: 0,34; objašnjenju specijalizacije: 0,14).

Rezultati ENFA modela predviđeli su rasprostranjenost vrste *P. kolombatovici* (Slika 11) od sjevera Istre od Dragonje, Mirne, preko Poreča, Fažane, Pule do rta Kamenjak. U unutrašnjosti Istre kod Pazina, na Čepić polju i kod Plomina. Predviđena rasprostranjenost na otocima ide od sjevernih dijelova Cresa skroz do Lokruma na jugu. Kopneni dio predviđene rasprostranjenosti ograničen je na uski priobalni pojas od Bakra do Konavala na jugu.

Prema izračunu modela ENFA, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. kolombatovici*, zauzima 1,67% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 0,61% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).

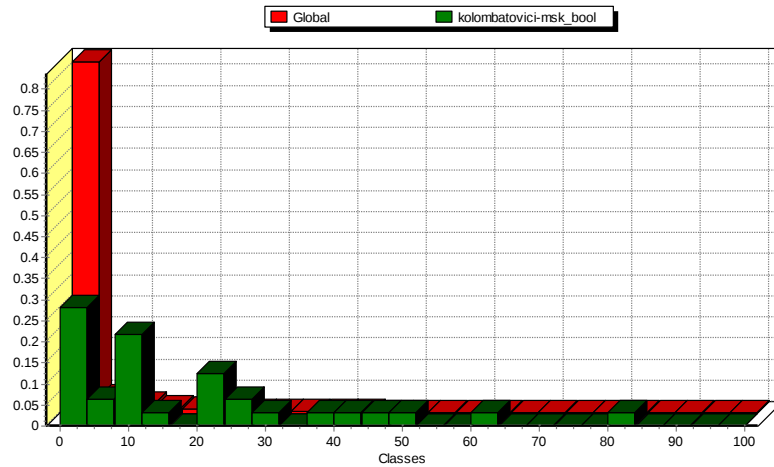
Tablica 4. Analiza čimbenika ekološke niše (ENFA). Vrijednosti koeficijenata značajnih ekogeografskih čimbenika, EGV, uključenih u modele za vrstu *P. kolombatovici* (n=34). Prvi ENFA čimbenik (1.F) objašnjava 100% marginalnosti, udio u objašnjenju specijalizacije svakog čimbenika prikazan je u zagradi. Pozitivne vrijednosti koeficijenata čimbenika marginalizacije (M) upućuju na sklonost određenom čimbeniku, a negativne vrijednosti upućuju na izbjegavanje. Negativne vrijednosti koeficijenata za čimbenike udaljenosti (dist) moraju se tumačiti kao izbjegavanje povećanja udaljenosti. Oznaka (fq) odnosi se na čimbenike frekvencije. U zadnje dvije kolone za svaki je čimbenik prikazan njegov udio u ukupnom objašnjenju specijalizacije (S) i informacije ($I = (M + \text{Expl.S})/2$) značajnih čimbenika (F).

<i>P. kolombatovici</i>								
EGV	M + 1. F (21%)	2. F (22%)	3. F (15%)	4. F (10%)	5. F (9%)	6. F (8%)	Expl.S (85%)	Expl. I (93%)
ceste (dist)	-0,21	0,13	0,06	-0,15	0,2	-0,14	0,15	0,18
CLC2012_bjel_suma (fq)	-0,31	0,09	-0,34	-0,29	0,43	0,2	0,26	0,28
CLC2012_crno_suma (fq)	0,21	0,18	0,22	0,02	0,1	-0,14	0,16	0,19
CLC2012_maslinici (fq)	0,34	0,07	-0,08	-0,01	0,12	-0,09	0,14	0,25
CLC2012_mjes_suma (fq)	0,47	0,34	0,1	-0,07	0,29	-0,31	0,29	0,39
CLC2012_nep_gr_podr (fq)	0,14	0,03	-0,01	0,27	-0,05	0,1	0,09	0,12
CLC2012_pasnjaci (fq)	-0,19	0,79	-0,35	-0,07	-0,34	-0,23	0,38	0,28
CLC2012_skl_veg (fq)	0,28	0,15	-0,04	-0,16	0,33	0,07	0,18	0,23
dem	-0,15	0,04	0,7	0,43	-0,41	-0,23	0,29	0,21
kanali (dist)	-0,27	0,35	0,08	0,62	0,33	0,12	0,29	0,28
CLC2012_oskudna (fq)	0,15	0,06	-0,13	0,08	-0,06	0,25	0,11	0,13
RnormAut6190	0,02	0,19	0,12	-0,35	-0,24	0,71	0,21	0,11
slope	0,14	0,03	-0,4	0,03	0,03	0,29	0,15	0,14
TnormJul6190	0,45	0,05	-0,04	0,28	-0,31	0,16	0,21	0,34

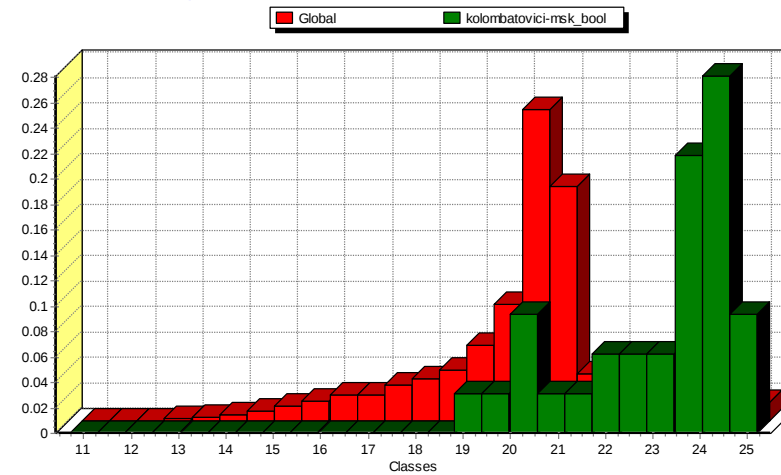
Slika 12 prikazuje rasprostranjenost vrste *P. kolombatovici* u odnosu na frekvenciju mješovite šume, srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju i frekvenciju maslinika. U odnosu na frekvenciju mješovite šume, više je od 50% nalaza sa staništa s do 12% udjela mješovite šume. U odnosu na srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju, 50% nalaza ove vrste je na temperaturama od 23,5 °C do 24,5 °C, a 77% nalaza na temperaturama od 21,7 °C do 25,1 °C. Svi su nalazi raspoređeni od 18,8 °C do 25,1 °C. U odnosu na maslinike, 85% nalaza vrste je na staništima s 3% udjela maslinika.

Odnosi vrste *P. kolombatovici* i ostalih ekogeografskih čimbenika korištenih za izradu ENFA modela povoljnih staništa ove vrste nalaze se u Prilogu 6.

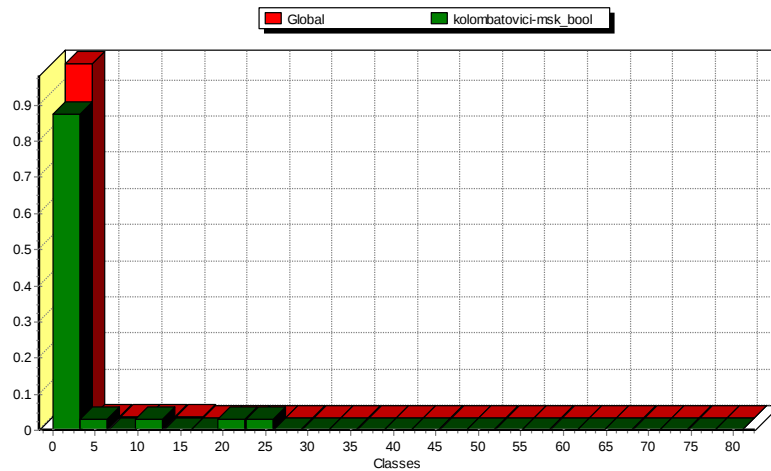
Species distribution of CLC2012_mjes_suma_1500-msk_FQ



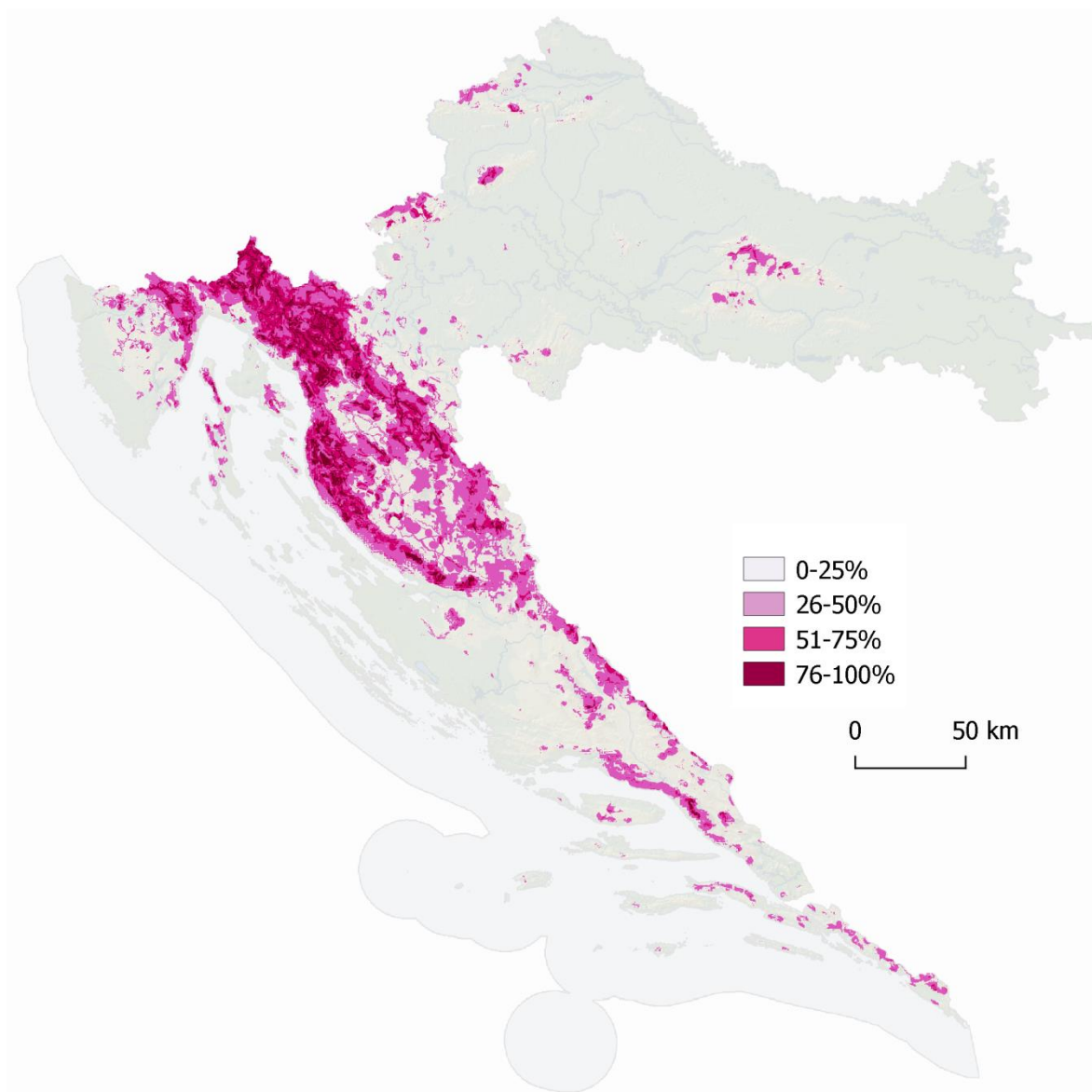
Species distribution of ThormJul6190-msk



Species distribution of CLC2012_maslinici_1500-msk_FQ



Slika 12. Rasprostranjenost vrste *P. kolombatovici* (zeleno) u odnosu na frekvenciju mješovitih šuma [%] (gore lijevo), srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju [°C] (gore desno) i frekvenciju maslinika [%] (dolje lijevo). Global (crveno) se odnosi na iste čimbenike na području čitave Hrvatske.

Vrsta *P. macrobullaris*

Slika 13. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus macrobullaris* u Hrvatskoj na temelju predviđanja ENFA modela. HS-vrijednosti u rasponu 0 – 100% vjerojatnosti prisutnosti podijeljene su u 4 klase.

Karta povoljnih staništa za vrstu *P. macrobullaris* napravljena je na osnovi prvih pet ENFA čimbenika koji su objasnili 81% informacije. Prema modelu povoljnih staništa, tri su ekogeografska čimbenika koja najbolje objašnjavaju rasprostranjenost vrste *P. macrobullaris* (Tablica 5) na prvome mjestu jednako vrijedni frekvencija močvara i vriština (doprinos marginalnosti: 0,39; objašnjenju specijalizacije: 0,15) i digitalni model visina (doprinos

marginalnosti: 0,39; objašnjenju specijalizacije: 0,33), na drugome su mjestu jednako vrijedni srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju (doprinos marginalnosti: -0,38; objašnjenju specijalizacije: 0,30) i srednja sezonska količina oborine za jesen (doprinos marginalnosti: 0,38; objašnjenju specijalizacije: 0,16), dok je na trećem mjestu frekvencija mješovitih šuma (doprinos marginalnosti: 0,32, objašnjenju specijalizacije: 0,18).

Rezultati ENFA modela pokazali su da je rasprostranjenost vrste *P. macrobullaris* (Slika 13) u kontinentalnom dijelu rascjepkana. Na istoku je ograničena na područje Papuka, Psunja i Krndije. Predviđena je rasprostranjenost na sjeveru na Maceljskoj gori i Ivančici, na Medvednici kod Zagreba, na Žumberačkom i Samoborskom gorju. Kontinuirana predviđena rasprostranjenost u Istri ide od Ćićarije preko Učke do Plomina. U planinskom dijelu kontinuirani dio predviđene rasprostranjenosti proteže se od Prezida preko Risnjaka, Gorskog Kotara, Velike i Male Kapele do juga Velebita. Južni je dio predviđene rasprostranjenosti manje kontinuiran i ide od Dinare preko Svilaje do Mosora, Biokova i Snježnice na krajnjem jugu. Na otocima se predviđena rasprostranjenost nalazi na sjeveru na dijelovima Krka, Cresa i Raba, a na jugu na Braču i poluotoku Pelješcu.

Prema izračunu modela ENFA, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. macrobullaris*, zauzima 4,74% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 1,39% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).

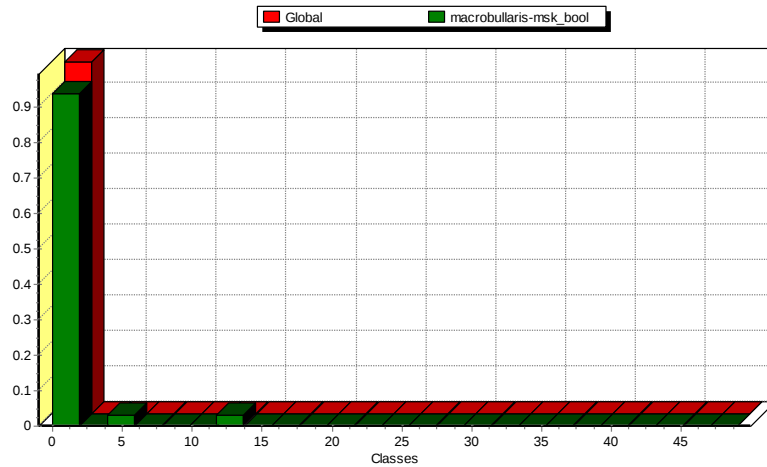
Tablica 5. Analiza čimbenika ekološke niše (ENFA). Vrijednosti koeficijenata značajnih ekogeografskih čimbenika, EGV, uključenih u modele za vrstu *P. macrobullaris* (n=35). Prvi ENFA čimbenik (1.F) objašnjava 100% marginalnosti, udio u objašnjenju specijalizacije svakog čimbenika prikazan je u zagradi. Pozitivne vrijednosti koeficijenata čimbenika marginalizacije (M) upućuju na sklonost određenom čimbeniku, a negativne vrijednosti upućuju na izbjegavanje. Negativne vrijednosti koeficijenata za čimbenike udaljenosti (dist) moraju se tumačiti kao izbjegavanje povećanja udaljenosti. Oznaka (fq) odnosi se na čimbenike frekvencije. U zadnje dvije kolone za svaki je čimbenik prikazan njegov udio u ukupnom objašnjenju specijalizacije (S) i informacije ($I = (M + \text{Expl.S})/2$) značajnih čimbenika (F).

<i>P. macrobullaris</i>							
EGV	M + 1. F (27%)	2. F (31%)	3. F (15%)	4. F (9%)	5. F (5%)	Expl.S (88%)	Expl. I (94%)
ceste (dist)	-0,19	0,27	-0,01	-0,22	0,35	0,20	0,19
CLC2012_crno_suma (fq)	0,31	0,14	0,02	0,12	0,01	0,16	0,24
CLC2012_komp_kult_par (fq)	-0,19	-0,18	0,04	0,29	-0,56	0,19	0,19
CLC2012_mjes_suma (fq)	0,32	-0,12	-0,02	0,11	0,48	0,18	0,26
CLC2012_moc_i_vris (fq)	0,39	-0,03	0,03	0,08	-0,1	0,15	0,28
CLC2012_prije_podr_sum (fq)	-0,12	0,05	-0,18	-0,47	-0,42	0,16	0,14
dem	0,39	-0,09	0,69	-0,58	-0,11	0,33	0,36
CLC2012_nenavodnjavno (fq)	-0,18	-0,9	0,18	-0,47	0,12	0,46	0,31
CLC2012_oskudna (fq)	0,31	-0,06	-0,05	0,19	0,02	0,15	0,23
RnormAut6190	0,38	-0,02	0,02	-0,16	-0,35	0,16	0,28
TnormJul6190	-0,38	0,19	0,67	-0,01	0,06	0,30	0,34

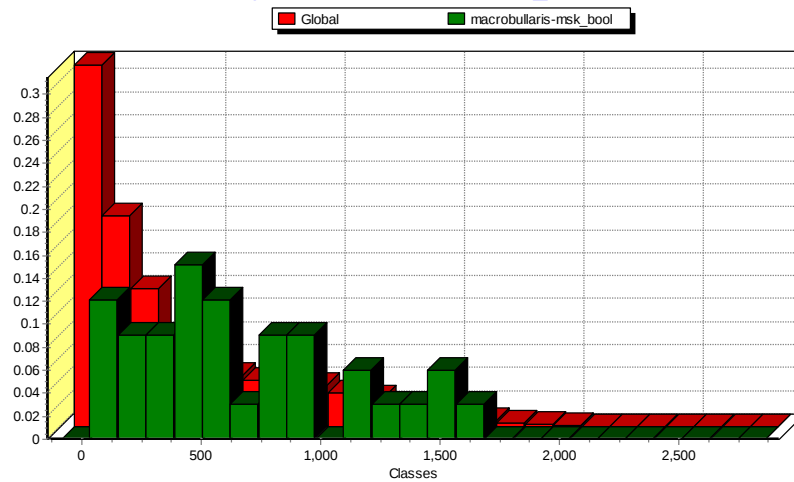
Slika 14 prikazuje rasprostranjenost vrste *P. macrobullaris* u odnosu na frekvenciju močvara i vriština, nadmorsku visinu, srednju sezonsku količinu oborina za jesen, srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju i frekvenciju mješovite šume. U odnosu na frekvenciju močvara i vriština, 90% nalaza je sa staništa s 2,5% udjela ovog ekogeografskog čimbenika. Na nadmorskoj visini do 625 m n. m. zabilježeno je 57% nalaza ove vrste, a vrsta je zabilježena do 1700 m n. m. U odnosu na srednju sezonsku količinu oborina za jesen, 90% vrste zabilježeno je na lokacijama s 300 do 600 mm. U odnosu na srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju, 64% nalaza je na temperaturama od 14,75 °C do 19,25 °C. U odnosu na frekvenciju mješovite šume, 67% nalaza vrste je sa staništa s do 15% udjela ovog ekogeografskog čimbenika.

Odnosi vrste *P. macrobullaris* i ostalih ekogeografskih čimbenika korištenih za izradu ENFA modela povoljnih staništa ove vrste nalaze se u Prilogu 7.

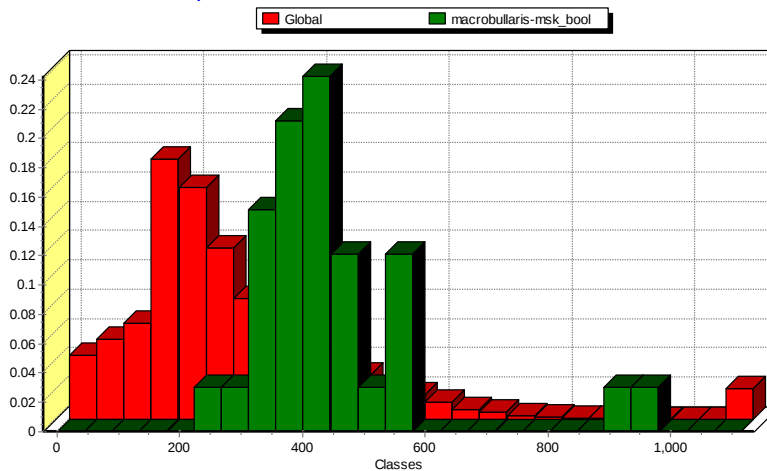
Species distribution of CLC2012_moc_i_vris_1500-msk_FQ



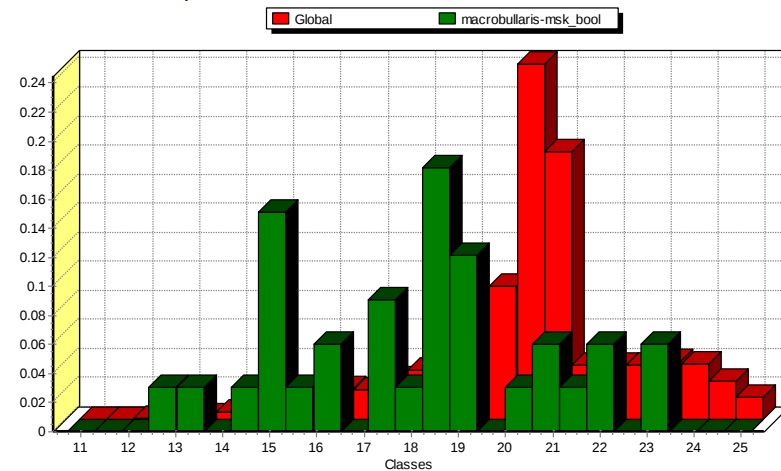
Species distribution of dem_hr



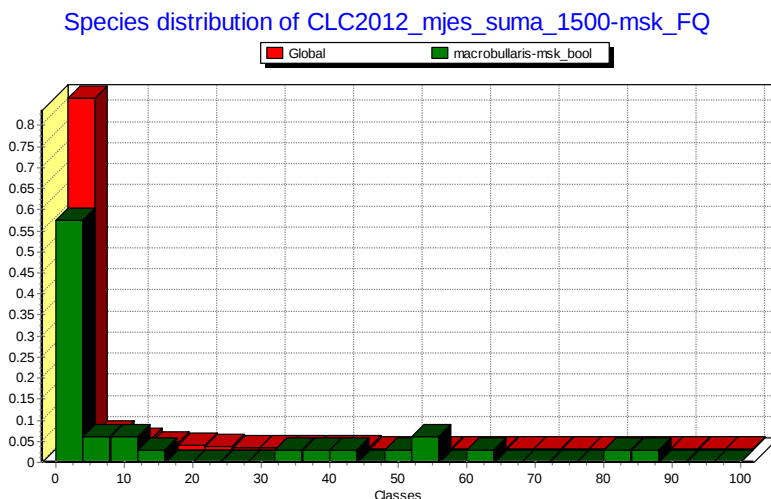
Species distribution of RnormAut6190



Species distribution of TnormJul6190-msk



Slika 14. Rasprostranjenost vrste *P. macrobullaris* (zeleno) u odnosu na frekvenciju močvara i vriština [%] (gore lijevo), nadmorsku visinu [m] (gore desno), srednju sezonsku količinu oborina za jesen [mm] (dolje lijevo), srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju [°C] (dolje desno) i frekvenciju mješovite šume [%] (iduća str.-nastavak slike). Global (crveno) se odnosi na iste čimbenike na području čitave Hrvatske.



Slika 14. – nastavak

4.2.2. Provjera ENFA modela

U Tablici 6 prikazane su vrijednosti kontinuiranog Boyce indeksa ($\text{Boyce}_{\text{cont}}$) koji je poslužio za provjeru modela povoljnih staništa za svaku od četiriju istraživanih vrsta.

Tablica 6. Vrijednosti Boyce indeksa dobivenih za provjere modela povoljnih staništa za četiri vrste dugouhlih šišmiša roda *Plecotus* u Hrvatskoj.

	<i>P. auritus</i> (n=26)	<i>P. austriacus</i> (n=32)	<i>P. kolombatovici</i> (n=34)	<i>P. macrobullaris</i> (n=35)
Boyce_{cont}	0,65 ± 0,26	0,68 ± 0,48	0,68 ± 0,38	0,76 ± 0,24

Najveću je prediktivnu snagu pokazao ENFA model rasprostranjenosti za vrstu *P. macrobullaris*. Usporedbom modela rasprostranjenosti svih četiriju vrsta, kontinuirani Boyce indeks ove vrste najbliži je vrijednosti jedan i ima najmanju standardnu devijaciju ($\text{Boyce}_{\text{cont}} = 0,76 \pm 0,24$, srednja vrijednost ± standardna devijacija). Vrijednost kontinuiranog Boyce indeksa modela rasprostranjenosti vrste *P. auritus* je najmanja ($0,65 \pm 0,26$), a vrijednosti za vrste *P. austriacus* i *P. kolombatovici* su jednake i nalaze se između vrijednosti za modele prvih dviju vrsta ($0,68 \pm 0,48$ i $0,68 \pm 0,38$, redom). Veća vrijednost standardne devijacije posljednjih dvaju modela upućuje na manju, ali i dalje prihvatljivu prediktivnu snagu.

4.3. MAXENT

4.3.1. Maxent modeli povoljnih staništa

Za izradu Maxent modela povoljnih staništa svih četiriju vrsta dugouhkih šišmiša roda *Plecotus* korišteno je 16 istih ekogeografskih čimbenika (EGV).

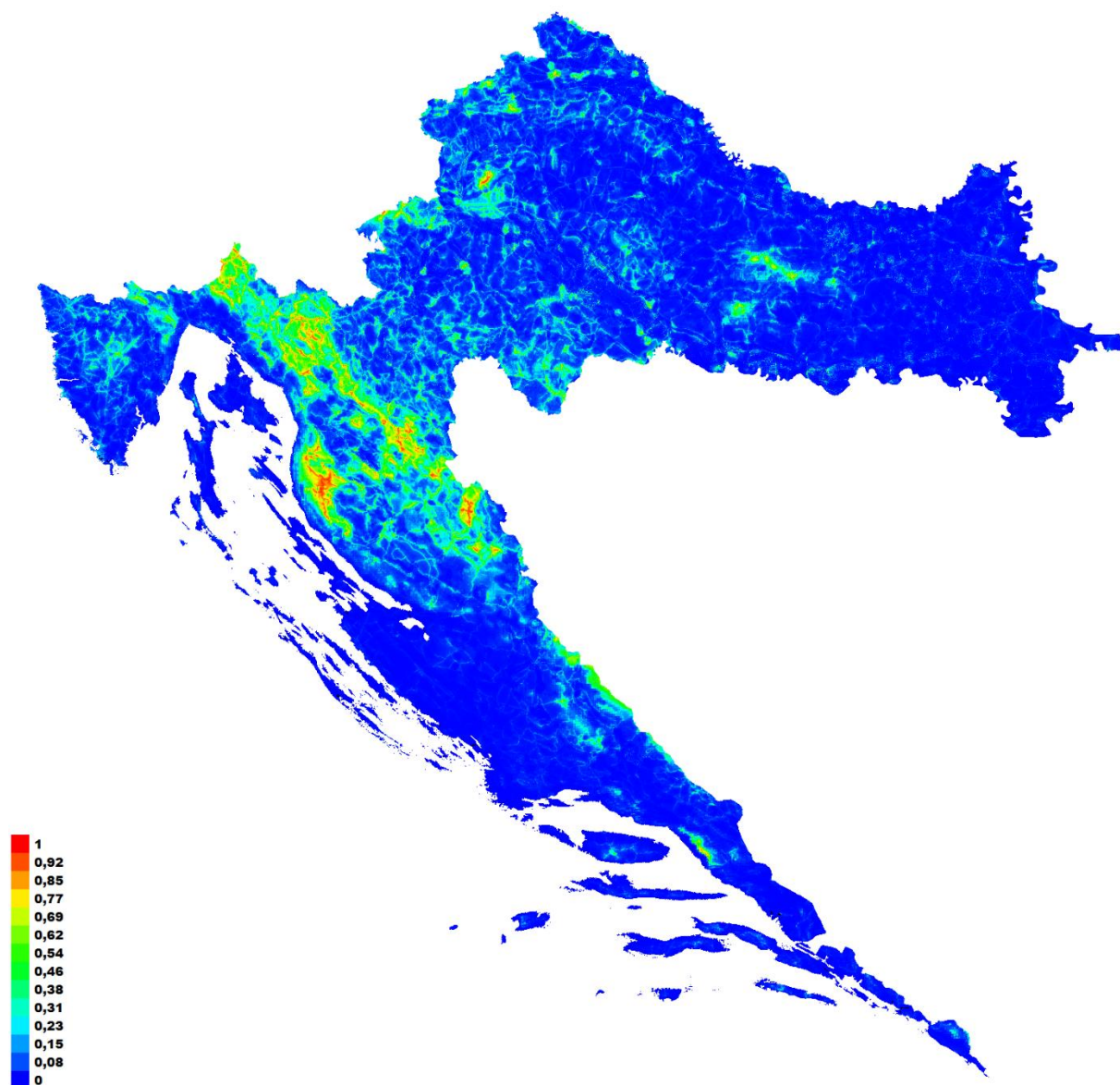
Na kartama povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) svih četiriju istraživanih vrsta izračunatih na temelju predviđanja Maxent modela, HS-vrijednosti kreću se u rasponu od 0 do 1 vjerojatnosti prisutnosti, gdje nula predstavlja najmanje povoljno stanište, a jedan najpovoljnije stanište za vrstu. Slike HS karata dobivenih Maxent modelom koriste boje za prikaz predviđene vjerojatnosti povoljnih stanišnih uvjeta. Crvena boja upućuje na visoku vjerojatnost povoljnih uvjeta za vrstu, zelena na uvjete koji su uobičajeni onim uvjetima gdje je vrsta nađena, a svjetlije nijanse plave na nisku predviđenu vjerojatnost povoljnih uvjeta.

Vrsta *P. auritus*

Slika 15 prikazuje kartu povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *P. auritus* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela. HS-vrijednosti prikazane su u rasponu od nula do jedan, gdje nula predstavlja najmanje povoljno stanište, a jedan najpovoljnije stanište za ovu vrstu. Slika prikazuje srednje vrijednosti dobivene nakon deseterostrukog ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. auritus*.

Rezultati Maxent modela predviđjeli su da je vrsta *P. auritus* (Slika 15) u kontinentalnom dijelu rascjepkano rasprostranjena na Psunju i Papuku, Medvednici i Žumberku. Kontinuirano je rasprostranjena u planinskom dijelu Hrvatske od Prezida do srednjeg Velebita preko Velike i Male Kapele do Plješevice. Također je predviđena rasprostranjenost na dijelovima Dinare i Biokova.

Prema izračunu modela Maxent, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. auritus* zauzima 2,97% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 0,83% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).



Slika 15. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus auritus* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela. HS-vrijednosti u rasponu 0 – 1, gdje 0 predstavlja najmanje povoljno stanište, a 1 najpovoljnije stanište za vrstu.

U Tablici 7 prikazan je postotak doprinosa u izradi Maxent modela vrste *P. auritus* za svih 16 ekogeografskih čimbenika uključenih u izradu modela za sve četiri vrste. Prikazane vrijednosti predstavljaju prosjeke u odnosu na ponavljajuće korake. Iako je u izradu modela bilo uključeno 16 ekogeografskih čimbenika, prva tri čimbenika, frekvencija mješovitih šuma,

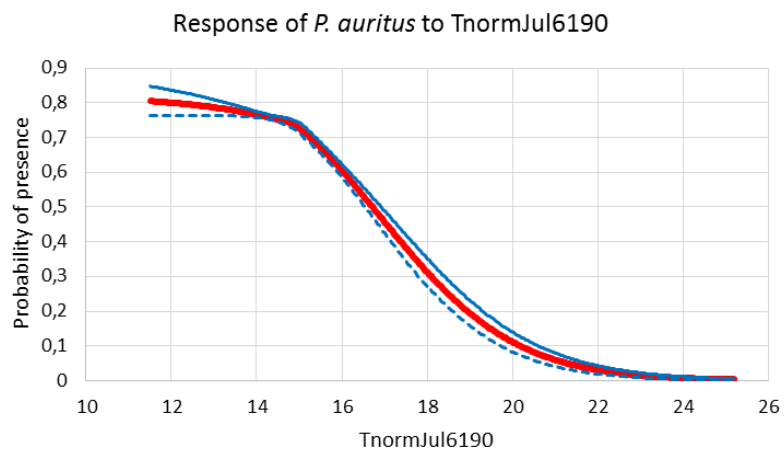
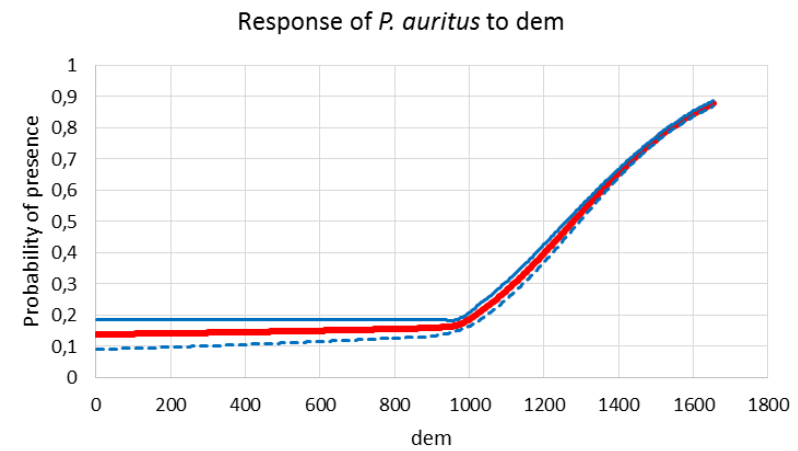
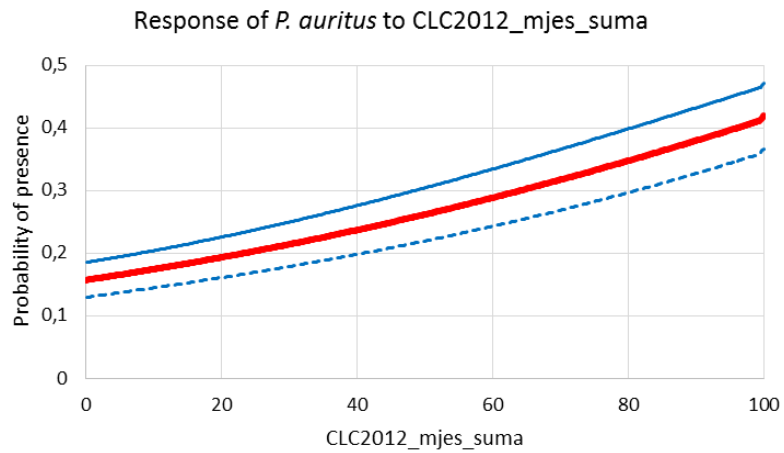
digitalni model visina i srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju, zajedno su sa 67,4% pridonijela izvedbi modela.

Tablica 7. Procjena relativnih doprinosa ekogeografskih čimbenika za izradu Maxent modela za vrstu *P. auritus*.

<i>P. auritus</i>	
EGV	Postotak doprinosa
CLC2012_mjes_suma (fq)	39,6
dem	14,6
TnormJul6190	13,2
ceste (dist)	11,3
RnormAut6190	5,1
CLC2012_bjel_suma (fq)	3,4
CLC2012_komp_kult_par (fq)	3,1
nas (dist)	2,7
CLC2012_crno_suma (fq)	1,9
CLC2012_pasnjaci (fq)	1,3
CLC2012_kop_mocv (fq)	1,2
aspect	1,2
kanali (dist)	0,7
CLC2012_prir_trav (fq)	0,4
CLC2012_maslinici (fq)	0,3
CLC2012_prije_podr_sum (fq)	0,1

Krivulje odgovora (eng. *response curves*) pokazuju kako najvažniji ekogeografski čimbenici utječu na predviđanje Maxent modela (Slika 16). Krivulja odgovora vrste *P. auritus* na ekogeografski čimbenik frekvencije mješovitih šuma pokazuje da s povećanjem udjela mješovitih šuma dolazi do povećanja vjerojatnosti prisutnosti ove vrste. Također, povećanjem udjela staništa na višim nadmorskim visinama povećava se vjerojatnost prisutnosti ove vrste. Porastom srednje mjesečne temperature zraka u srpnju smanjuje se vjerojatnost prisutnosti ove vrste.

Krivulje odgovora ostalih ekogeografskih čimbenika na predviđanje Maxent modela za vrstu *P. auritus* nalaze se u Prilogu 8.1.



Slika 16. Krivulje odgovora vrste *P. auritus* (crveno) na frekvenciju mješovite šume [%] (gore lijevo), nadmorsku visinu [m] (gore desno), srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju [°C] (dolje lijevo) i srednja vrijednost standardne devijacije (plavo).

Prilog 8.2. prikazuje rezultate Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. auritus*. Ekogeografski čimbenik s najvećim utjecajem kada se koristi izolirano je srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju (TnormJul6190), koja ima najkorisnije informacije sama po sebi. Ekogeografski čimbenik koji najviše smanjuje kvalitetu modela kada je izostavljen je udaljenost od cesta (ceste), te stoga ima najviše informacija koje nisu prisutne u drugim čimbenicima. Prikazane vrijednosti predstavljaju srednje vrijednosti deseterostruke izvedbe modela.

Isti Jackknife test koji koristi testni set podataka umjesto trening seta podataka pokazuje da je ekogeografski čimbenik s najvećim utjecajem kada se koristi izolirano srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju (TnormJul6190), koja ima najkorisnije informacije sama po sebi. Isti ekogeografski čimbenik najviše smanjuje kvalitetu modela kada je izostavljen, te stoga ima najviše informacija koje nisu prisutne u drugim čimbenicima.

Isti Jackknife test koji koristi AUC na testnim podacima pokazuje da je ekogeografski čimbenik s najvećim utjecajem kada se koristi izolirano srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju (TnormJul6190), koja ima najkorisnije informacije sama po sebi. Isti ekogeografski čimbenik najviše smanjuje kvalitetu modela kada je izostavljen, te stoga ima najviše informacija koje nisu prisutne u drugim čimbenicima.

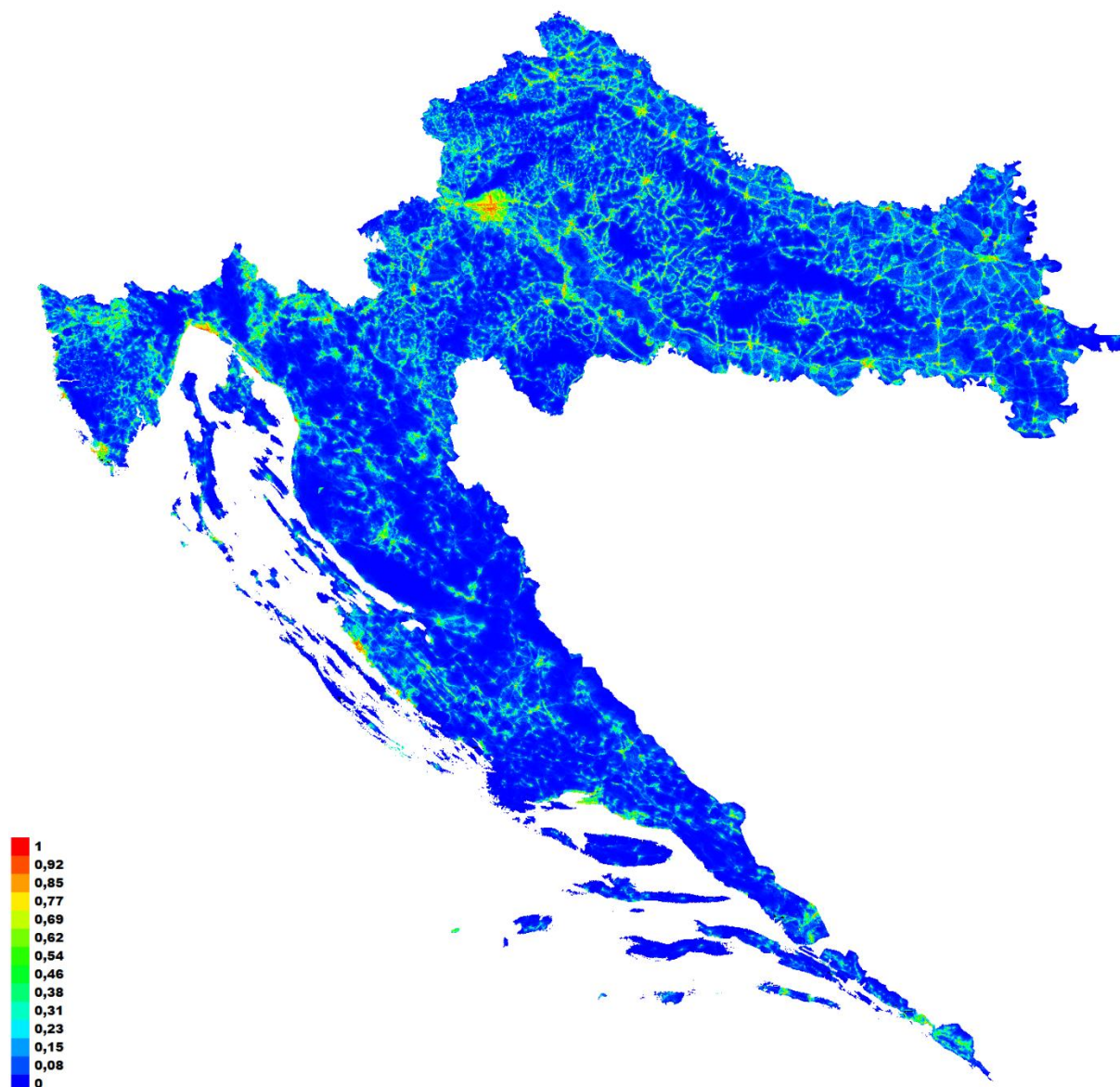
Vrsta *P. austriacus*

Slika 17 prikazuje kartu povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *P. austriacus* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela. HS-vrijednosti prikazane su u rasponu od nula do jedan, gdje nula predstavlja najmanje povoljno stanište, a jedan najpovoljnije stanište za ovu vrstu. Slika prikazuje srednje vrijednosti dobivene nakon deseterostrukog ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. austriacus*.

Rezultati Maxent modela predviđjeli su najveću potencijalnu rasprostranjenost vrste *P. austriacus* (Slika 17) preko cijelog nizinskog kontinentalnog dijela Hrvatske. Više vjerojatnu rasprostranjenost model je predvidio kod Zagreba, Pule, Rijeke i Zadra.

Prema izračunu modela Maxent, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. austriacus* zauzima 2,60% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina

staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 0,91% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).



Slika 17. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus austriacus* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela. HS-vrijednosti u rasponu 0 – 1, gdje 0 predstavlja najmanje povoljno stanište, a 1 najpovoljnije stanište za vrstu.

U Tablici 8 prikazan je postotak doprinosa u izradi modela vrste *P. austriacus* za svih 16 ekogeografskih čimbenika uključenih u izradu modela za sve četiri vrste. Iako je u izradu modela bilo uključeno 16 ekogeografskih čimbenika, prva tri čimbenika, udaljenost od naselja, udaljenost od cesta i udaljenost od vodenih kanala, zajedno su sa 78,8% pridonijela izvedbi modela. Četvrti

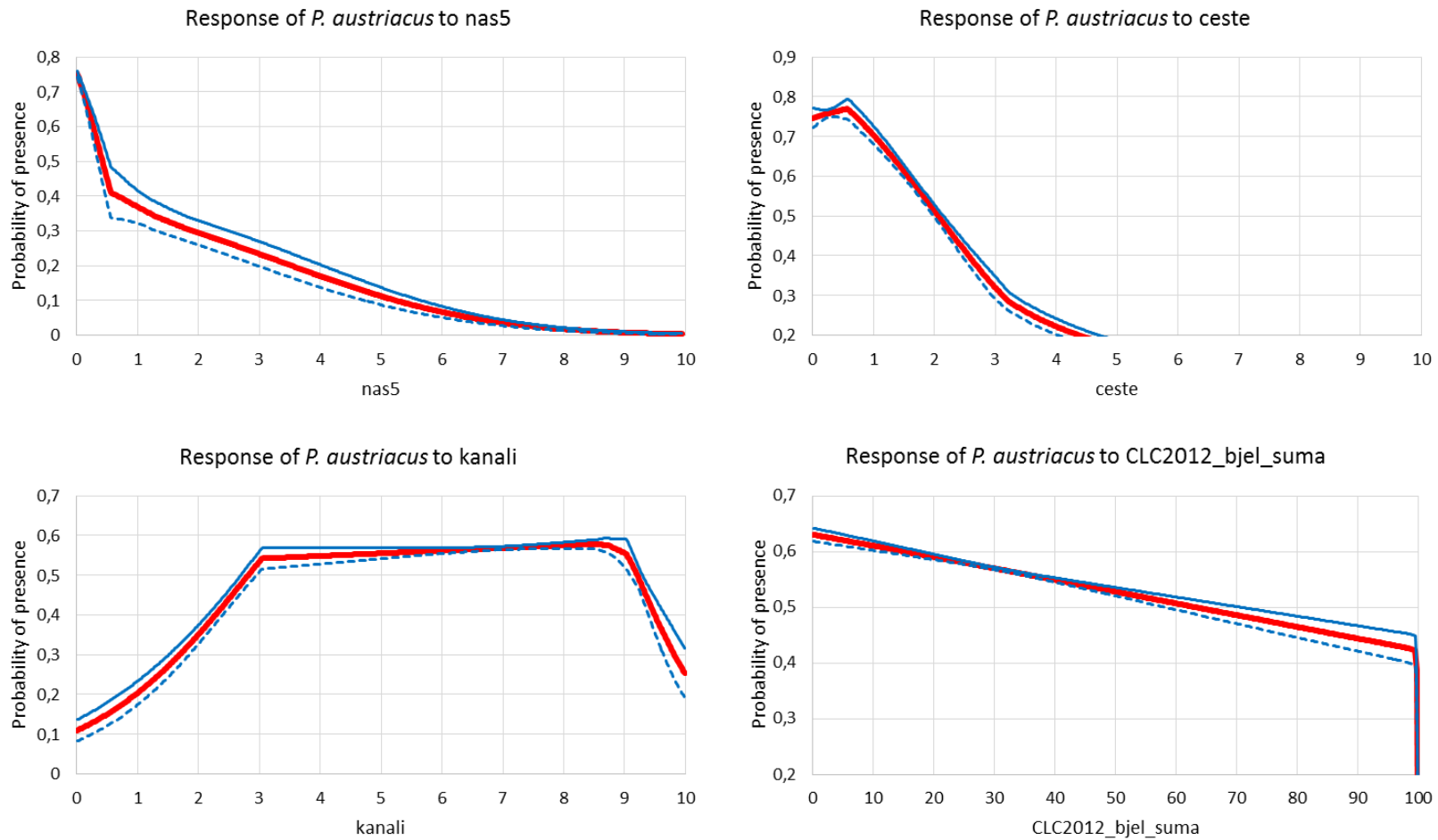
je čimbenik (prvi koji se odnosi na pokrov staništa), frekvencija bjelogorične šume, pridonio izvedbi modela s 5,7%.

Tablica 8. Procjena relativnih doprinosa ekogeografskih čimbenika za izradu Maxent modela za vrstu *P. austriacus*.

<i>P. austriacus</i>	
EGV	Postotak doprinosa
nas (dist)	50,9
ceste (dist)	19,4
kanali (dist)	8,5
CLC2012_bjel_suma (fq)	5,7
aspect	3,9
CLC2012_kop_mocv (fq)	3,5
CLC2012_mjes_suma (fq)	1,4
CLC2012_komp_kult_par (fq)	1,2
CLC2012_maslinici (fq)	1,1
CLC2012_crno_suma (fq)	1
TnormJul6190	0,8
RnormAut6190	0,8
CLC2012_pasnjac (fq)	0,7
dem	0,6
CLC2012_prije_podr_sum (fq)	0,5
CLC2012_prir_trav (fq)	0

Krivulje odgovora (eng. *response curves*) pokazuju kako najvažniji ekogeografski čimbenici utječu na predviđanje Maxent modela (Slika 18). Krivulje odgovora vrste *P. austriacus* na ekogeografski čimbenik udaljenosti od naselja i udaljenosti od cesta pokazuje da s povećanjem udaljenosti od ovih ekogeografskih čimbenika dolazi do smanjenja vjerojatnosti prisutnosti ove vrste. Krivulja odgovora vrste *P. austriacus* na ekogeografski čimbenik udaljenosti od kanala pokazuje da s povećanjem udaljenosti od kanala raste vjerojatnost prisutnosti ove vrste. Krivulja odgovora vrste *P. austriacus* na ekogeografski čimbenik frekvencije bjelogoričnih šuma pokazuje da se povećanjem udjela bjelogoričnih šuma smanjuje vjerojatnost prisutnosti vrste.

Krivulje odgovora ostalih ekogeografskih čimbenika na predviđanje Maxent modela za vrstu *P. austriacus* nalaze se u Prilogu 9.1.



Slika 18. Krivulje odgovora vrste *P. austriacus* (crveno) na udaljenosti od naselja [km] (gore lijevo), udaljenosti od cesta [km] (gore desno), udaljenosti od kanala [km] (dolje lijevo), frekvenciju bjelogorične šume [%] (dolje desno) i srednja vrijednost standardne devijacije (plavo).

Prilog 9.2. prikazuje rezultate Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. austriacus*. Ekogeografski čimbenik s najvećim utjecajem kada se koristi izolirano je udaljenost od naselja (nas), koja ima najkorisnije informacije sama po sebi. Isti ekogeografski čimbenik najviše smanjuje kvalitetu modela kada je izostavljen, te stoga ima najviše informacija koje nisu prisutne u drugim čimbenicima. Prikazane vrijednosti predstavljaju srednje vrijednosti deseterostruke izvedbe modela.

Isti Jackknife test koji koristi testni set podataka umjesto trening seta podataka pokazuje iste rezultate kao i u prvom testu.

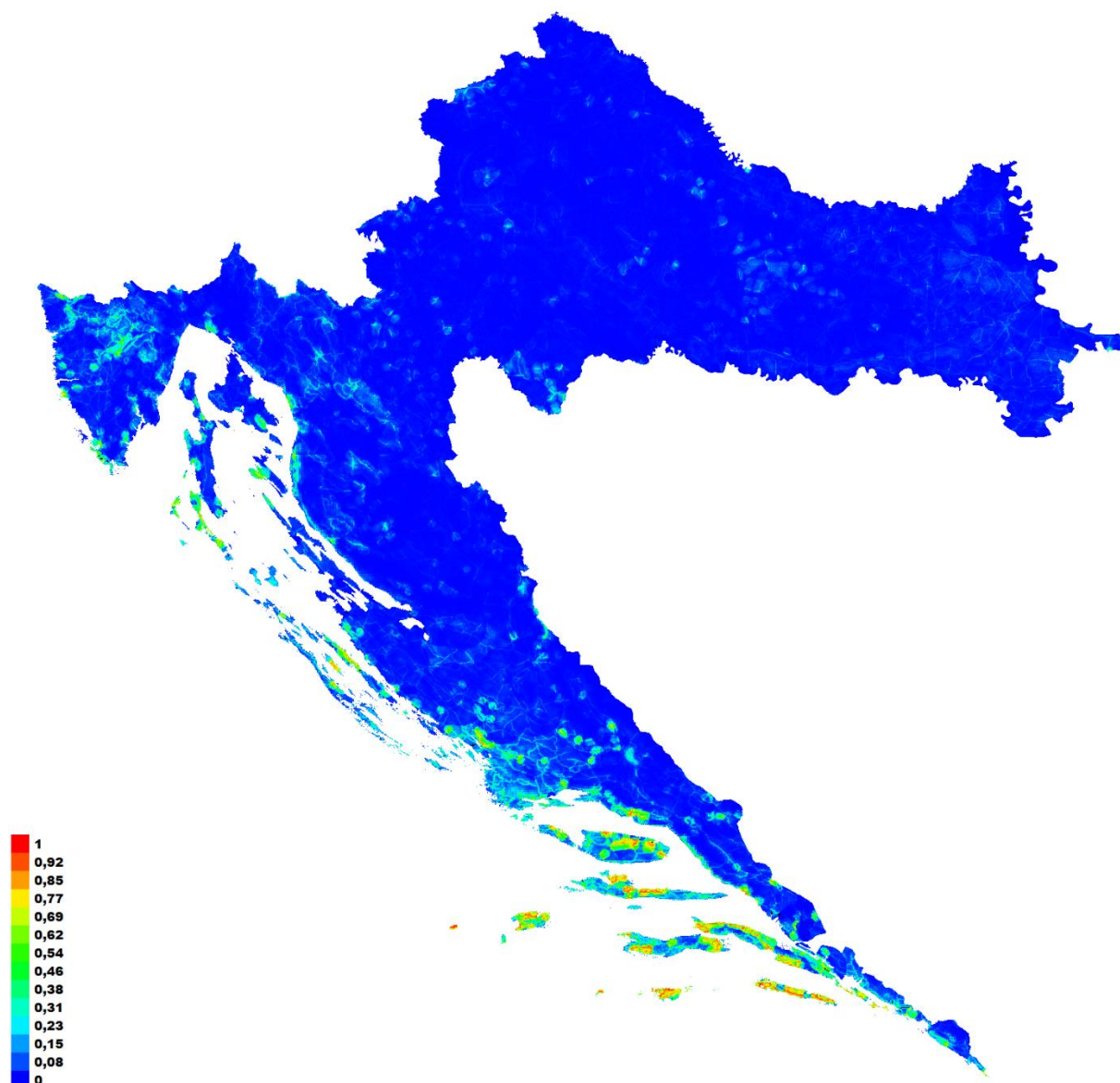
Isti Jackknife test koji koristi AUC na testnim podacima pokazuje iste rezultate kao i u prvom testu.

Vrsta *P. kolombatovici*

Slika 19 prikazuje kartu povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *P. kolombatovici* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela. HS-vrijednosti prikazane su u rasponu od nula do jedan, gdje nula predstavlja najmanje povoljno stanište, a jedan najpovoljnije stanište za ovu vrstu. Slika prikazuje srednje vrijednosti dobivene nakon deseterostrukog ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. kolombatovici*.

Rezultati Maxent modela predviđeli su potencijalnu rasprostranjenost vrste *P. kolombatovici* (Slika 19) od Buja preko unutrašnjosti Istre do Rovinja i rta Kamenjak. Od sjevernih otoka, rasprostranjenost je predviđena na dijelovima Krka, Raba, Cresa i Lošinja. Predviđena rasprostranjenost ide uskim obalnim pojasom od Senja do Konavala na jugu. Na srednjodalmatinskim otocima predviđena je na Ugljanu, Ižu, Dugom otoku i Pašmanu. Rasprostranjenost je predviđena na svim južnodalmatinskim otocima od Drvenika do Lokruma.

Prema izračunu modela Maxent, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. kolombatovici* zauzima 1,03% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 0,55% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).



Slika 19. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus kolombatovici* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela, HS-vrijednosti u rasponu 0 – 1, gdje 0 predstavlja najmanje povoljno stanište, a 1 najpovoljnije stanište za vrstu.

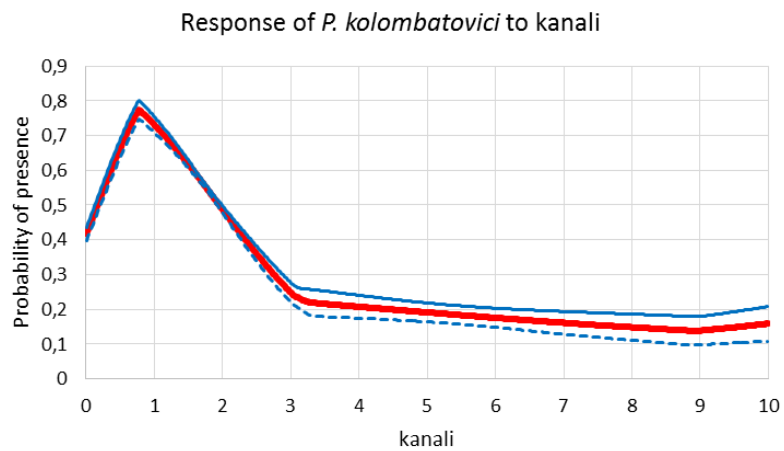
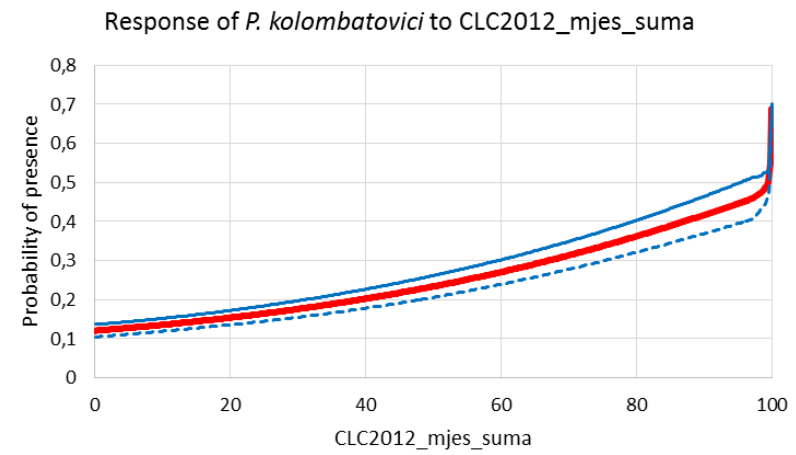
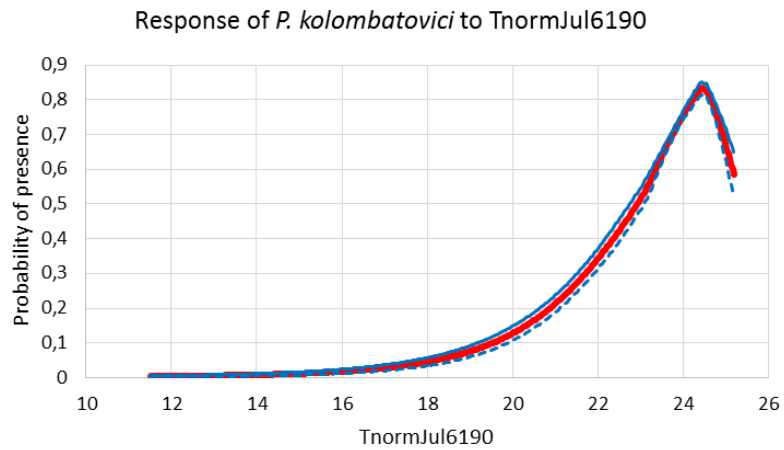
U Tablici 9 prikazan je postotak doprinosa u izradi modela vrste *P. kolombatovici* za svih 16 ekogeografskih čimbenika uključenih u izradu modela za sve četiri vrste. Iako je u izradu modela bilo uključeno 16 ekogeografskih čimbenika, prva su tri čimbenika, srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju, frekvencija mješovitih šuma i udaljenost od vodenih kanala, zajedno sa 76,4% pridonijela izvedbi modela.

Tablica 9. Procjena relativnih doprinosa ekogeografskih čimbenika za izradu Maxent modela za vrstu *P. kolombatovici*.

<i>P. kolombatovici</i>	
EGV	Postotak doprinosa
TnormJul6190	35,4
CLC2012_mjes_suma (fq)	32,4
kanali (dist)	8,6
ceste (dist)	6,7
CLC2012_bjel_suma (fq)	5,9
CLC2012_pasnjac (fq)	4
dem	2,8
CLC2012_komp_kult_par (fq)	1
CLC2012_prije_podr_sum (fq)	0,7
aspect	0,7
CLC2012_kop_mocv (fq)	0,6
nas (dist)	0,4
CLC2012_pir_trav (fq)	0,4
RnormAut6190	0,2
CLC2012_maslinici (fq)	0,1
CLC2012_crno_suma (fq)	0

Krivulje odgovora (eng. *response curves*) pokazuju kako svaki ekogeografski čimbenik utječe na predviđanje Maxent modela (Slika 20). Krivulja odgovora vrste *P. kolombatovici* na ekogeografski čimbenik srednje mjesečne temperature zraka u srpnju pokazuje da se povećanjem temperature povećava vjerojatnost prisutnosti ove vrste. Krivulja odgovora vrste *P. kolombatovici* na ekogeografski čimbenik frekvencije mješovitih šuma pokazuje da s povećanjem udjela mješovitih šuma dolazi do povećanja vjerojatnosti prisutnosti ove vrste. Krivulja odgovora vrste *P. kolombatovici* na ekogeografski čimbenik udaljenosti od kanala pokazuje da s povećanjem udaljenosti dolazi do smanjenja vjerojatnosti prisutnosti ove vrste.

Krivulje odgovora ostalih ekogeografskih čimbenika na predviđanje Maxent modela za vrstu *P. kolombatovici* nalaze se u Prilogu 10.1.



Slika 20. Krivulje odgovora vrste *P. kolombatovici* (crveno) na srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju [°C] (gore lijevo), frekvenciju mješovite šume [%] (gore desno), udaljenosti od kanala [km] (dolje lijevo) i srednja vrijednost standardne devijacije (plavo).

Prilog 10.2. prikazuje rezultate Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. kolombatovici*. Ekogeografski čimbenik s najvećim utjecajem kada se koristi izolirano je srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju (TnormJul6190), koja ima najkorisnije informacije sama po sebi. Ekogeografski čimbenik koji najviše smanjuje kvalitetu modela kada je izostavljen je frekvencija mješovitih šuma (CLC2012_mjes_suma), te stoga ima najviše informacija koje nisu prisutne u drugim čimbenicima. Prikazane vrijednosti predstavljaju srednje vrijednosti deseterostruke izvedbe modela.

Isti Jackknife test koji koristi testni set podataka umjesto trening seta podataka pokazuje iste rezultate kao i u prvom testu.

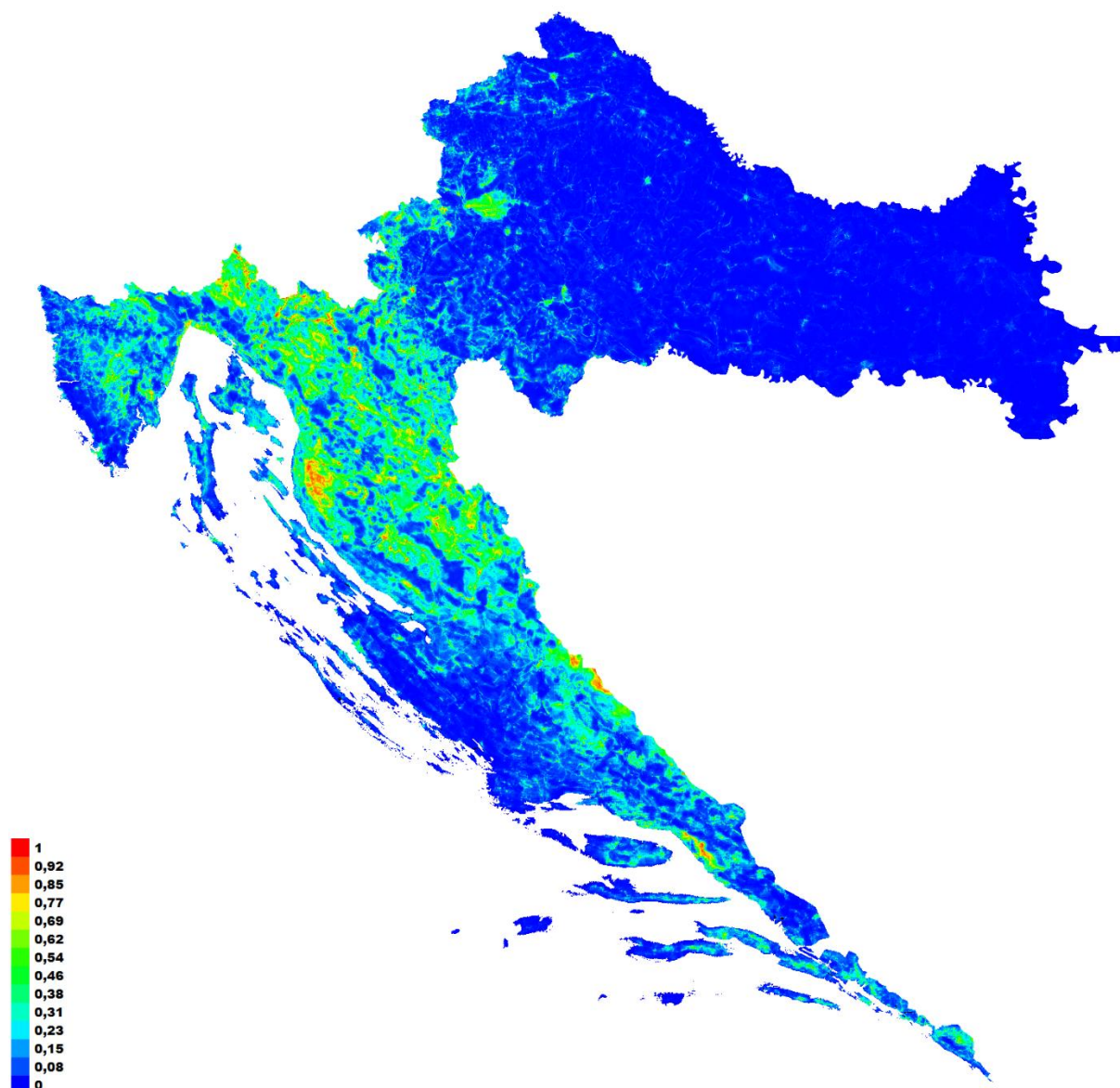
Isti Jackknife test koji koristi AUC na testnim podacima pokazuje iste rezultate kao i u prvom testu.

Vrsta *P. macrobullaris*

Slika 21 prikazuje kartu povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *P. macrobullaris* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela. HS-vrijednosti prikazane su u rasponu od nula do jedan, gdje nula predstavlja najmanje povoljno stanište, a jedan najpovoljnije stanište za ovu vrstu. Slika prikazuje srednje vrijednosti dobivene nakon deseterostrukog ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. macrobullaris*.

Rezultati Maxent modela predviđjeli su potencijalnu rasprostranjenost vrste *P. macrobullaris* (Slika 21) kod Zagreba i na Žumberku te neprekinuto od Žumberka preko Karlovca do Ogulina. U unutrašnjosti Istre predviđena je rasprostranjenost rascjepkana. Kontinuirana predviđena rasprostranjenost u planinskom je dijelu Hrvatske od Risnjaka do srednjeg Velebita. Također na Dinari i Biokovu te na Snježnici na krajnjem jugu. Na sjevernim otocima predviđena rasprostranjenost nalazi se na Krku, Cresu i Rabu, a na južnim otocima na Braču, Hvaru, poluotoku Pelješcu i otocima Korčuli i Mljetu.

Prema izračunu modela Maxent, površina staništa za koje je vjerojatnost 50 – 75% da je povoljno za vrstu *P. macrobullaris*, zauzima 3,87% kopnenog teritorija Hrvatske, dok površina staništa za koje je vjerojatnost 76 – 100% da je povoljno za ovu vrstu zauzima 0,83% kopnenog teritorija Hrvatske (Prilog 3).



Slika 21. Karta povoljnih staništa (eng. *habitat suitability*, HS) vrste *Plecotus macrobullaris* u Hrvatskoj na temelju predviđanja Maxent modela. HS-vrijednosti u rasponu 0 – 1, gdje 0 predstavlja najmanje povoljno stanište, a 1 najpovoljnije stanište za vrstu.

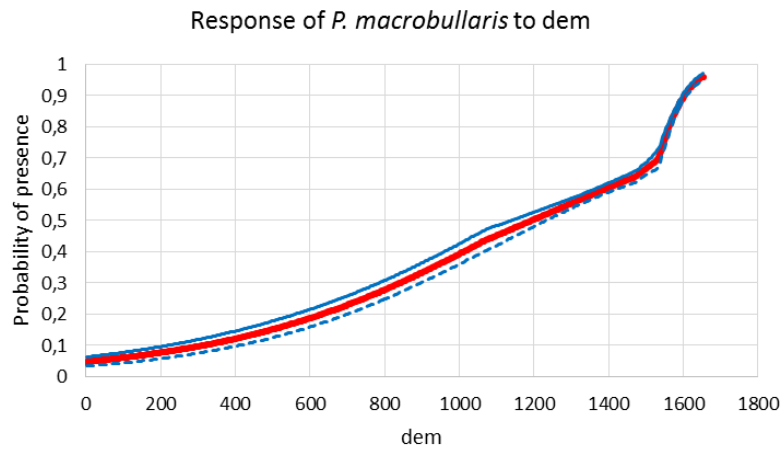
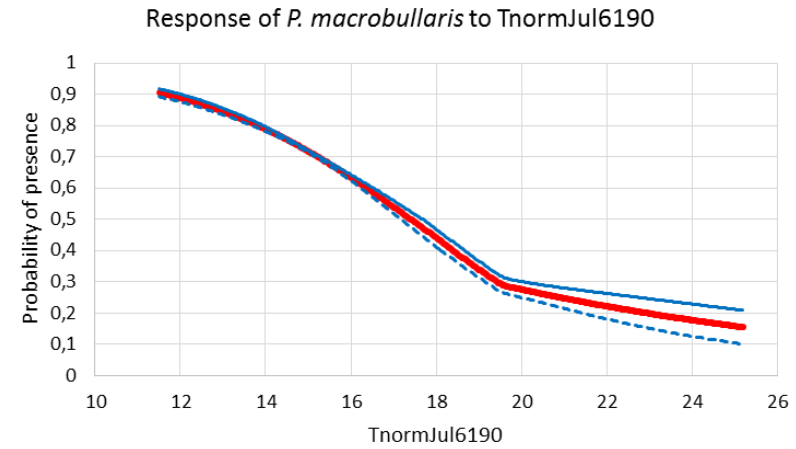
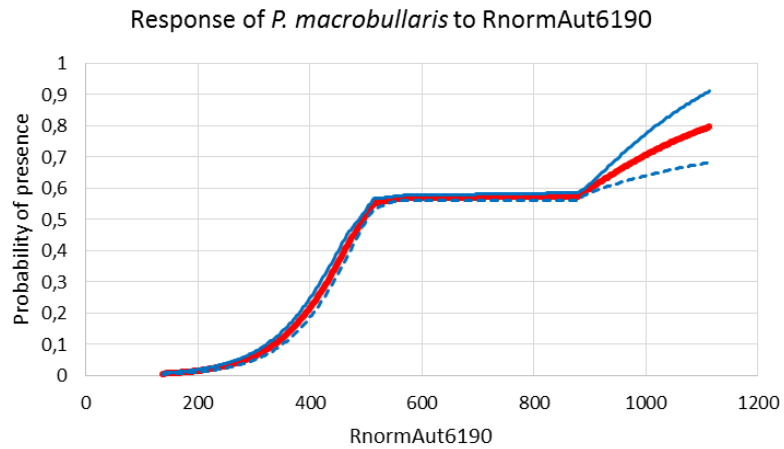
U Tablici 10 prikazan je postotak doprinosa u izradi modela vrste *P. macrobullaris* za svih 16 ekogeografskih čimbenika uključenih u izradu modela za sve četiri vrste. Iako je u izradu modela bilo uključeno 16 ekogeografskih čimbenika, prva su tri čimbenika, srednja sezonska količina oborine za jesen, srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju i digitalni model visina, zajedno s 58,1% pridonijela izvedbi modela.

Tablica 10. Procjena relativnih doprinosa ekogeografskih čimbenika za izradu Maxent modela za vrstu *P. macrobullaris*.

<i>P. macrobullaris</i>	
EGV	Postotak doprinosa
RnormAut6190	38,2
TnormJul6190	10
dem	9,9
nas (dist)	9,2
ceste (dist)	7,6
CLC2012_bjel_suma (fq)	6,3
CLC2012_crno_suma (fq)	5,6
CLC2012_komp_kult_par (fq)	4,9
CLC2012_prije_podr_sum (fq)	2,7
CLC2012_mjes_suma (fq)	2,6
aspect	1,4
CLC2012_prir_trav (fq)	0,5
CLC2012_maslinici (fq)	0,5
CLC2012_pasnjac (fq)	0,5
kanali (dist)	0,3
CLC2012_kop_mocv (fq)	0

Krivulje odgovora (eng. *response curves*) pokazuju kako svaki ekogeografski čimbenik utječe na predviđanje Maxent modela (Slika 22). Krivulja odgovora vrste *P. macrobullaris* na ekogeografski čimbenik srednje sezone količine oborine za jesen pokazuje da s povećanjem vrijednosti ovog ekogeografskog čimbenika dolazi do povećanja vjerojatnosti prisutnosti ove vrste. Krivulja odgovora vrste *P. macrobullaris* na ekogeografski čimbenik srednje mjesečne temperature zraka u srpnju pokazuje da povećanjem ovog ekogeografskog čimbenika dolazi do smanjenja vjerojatnosti prisutnosti ove vrste. Povećanjem udjela staništa na višim nadmorskim visinama povećava se vjerojatnost prisutnosti ove vrste.

Krivulje odgovora ostalih ekogeografskih čimbenika na predviđanje Maxent modela za vrstu *P. macrobullaris* nalaze se u Prilogu 11.1.



Slika 22. Krivulje odgovora vrste *P. macrobullaris* (crveno) na srednju sezonsku količinu oborine za jesen [mm] (gore lijevo), srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju [°C] (gore desno), nadmorsku visinu [m] (dolje lijevo) i srednja vrijednost standardne devijacije (plavo).

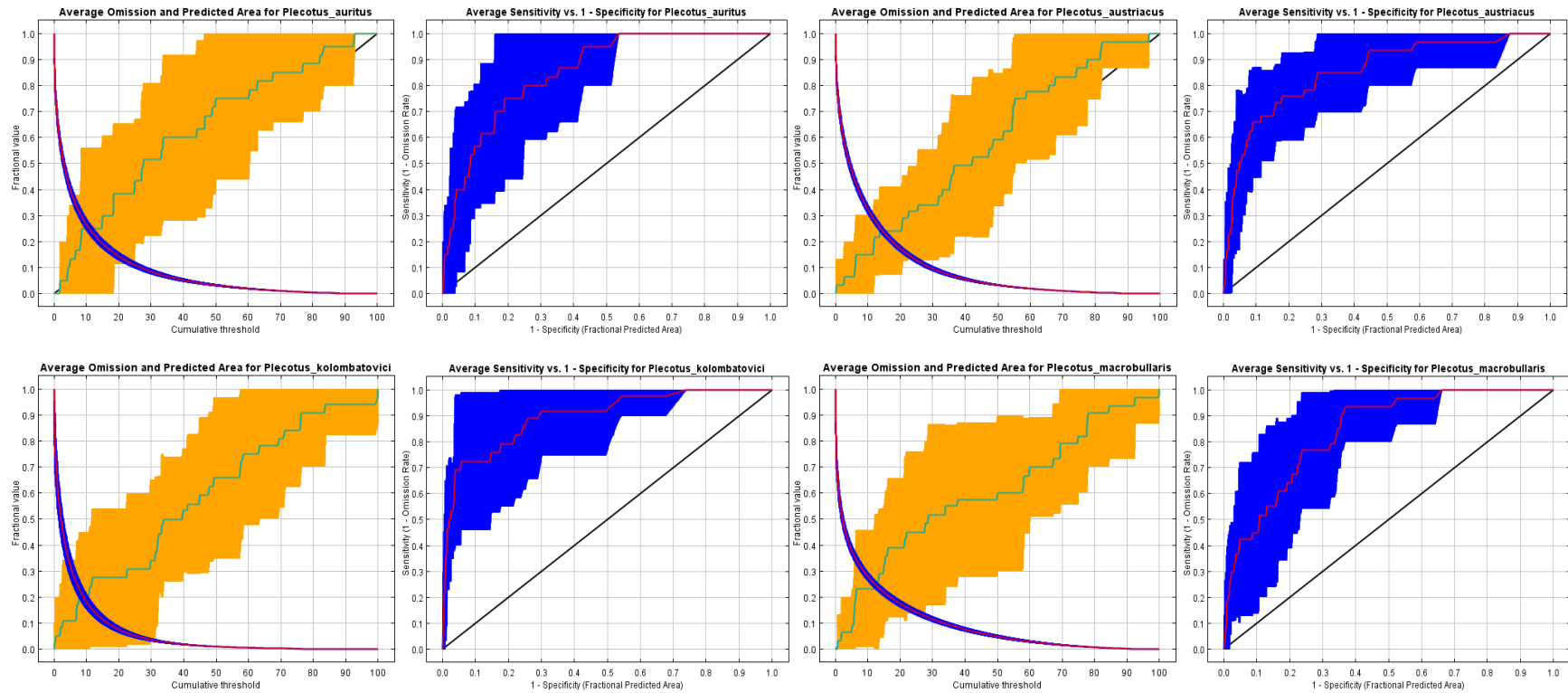
Prilog 11.2. prikazuje rezultate Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. macrobullaris*. Ekogeografski čimbenik s najvećim utjecajem kada se koristi izolirano je srednja sezonska količina oborine za jesen (RnormAut6190), koja ima najkorisnije informacije sama po sebi. Isti ekogeografski čimbenik najviše smanjuje kvalitetu modela kada je izostavljen, te stoga ima najviše informacija koje nisu prisutne u drugim čimbenicima. Prikazane vrijednosti predstavljaju srednje vrijednosti deseterostruke izvedbe modela.

Isti Jackknife test koji koristi testni set podataka umjesto trening seta podataka pokazuje iste rezultate kao i u prvom testu.

Isti Jackknife test koji koristi AUC na testnim podacima pokazuje iste rezultate kao i u prvom testu.

4.3.2. Provjera Maxent modela

Na Slici 23 prikazane su prosječne AUC vrijednosti (eng. *area under the curve*) za deset ponavljanja Maxent modela za svaku od četiriju istraživanih vrsta. Prosječni je AUC za deset ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. auritus* 0,854, a standardna je devijacija 0,097. Prosječni je AUC za deset ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. austriacus* 0,853, a standardna je devijacija 0,079. Prosječni je AUC za deset ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. kolombatovici* 0,899, a standardna je devijacija 0,108. Prosječni je AUC za deset ponavljanja Maxent modela za vrstu *P. macrobullaris* 0,838, a standardna je devijacija 0,089. Sve dobivene vrijednosti upućuju na visoku prediktivnu snagu modela.



Slika 23. Analiza izostavljenih i predviđenih područja te osjetljivosti modela za vrstu *P. auritus* (lijevo gore), *P. austriacus* (desno gore), *P. kolombatovici* (lijevo dolje), *P. macrobullaris* (desno dolje). Za svaku je vrstu lijevo prikazan graf koji pokazuje srednju vrijednost deseterostrukih ponavljanja krivo procijenjenih podataka (eng. *omission rate*) predviđenih modelom (zelena boja) te standardnu pogrešku na testnom uzorku (narančasta boja) i trening uzorku (ravna crna linija) te udio područja u ukupnom istraživanom području gdje je predviđeno prisustvo vrste (plava boja). Desno je prikazana srednja vrijednost ROC (eng. *receiver operating characteristic*) krivulje (crvena linija), dok plava boja označuje njenu standardnu pogrešku kao rezultat deseterostrukog ponavljanja modela.

nišu, a jasno najužu ekološku nišu od svih četiriju istraživanih vrsta pokazuje vrsta *P. kolombatovici*.

Tablica 11. Levin indeks širine niše (B1) za sve četiri vrste roda *Plecotus* dobiven s pomoću programa ENMTools.

Levin indeks širine niše	B1
<i>P. auritus</i>	0,28
<i>P. austriacus</i>	0,32
<i>P. kolombatovici</i>	0,15
<i>P. macrobullaris</i>	0,33

4.4.3. Preklapanje ekoloških niša četiriju vrsta roda *Plecotus*

Izračunate su tri mjere preklapanja niša četiriju istraživanih vrsta (Tablica 12), *I* statistika (*I*), Schoener's D (*D*) i relativno rangiranje (RR). Sva su tri izračuna pokazala da je najveće preklapanje ekoloških niša između vrsta *P. macrobullaris* i *P. auritus* (*I* = 0,87; *D* = 0,63; RR = 0,72). Najmanje se preklapaju ekološke niše vrsta *P. auritus* i *P. kolombatovici* (*I* = 0,54; *D* = 0,26; RR = 0,48).

Tablica 12. Tri mjere preklapanja niše *I* statistika (*I*), Schoener's D (*D*) i relativno rangiranje (RR) (sve tri imaju raspon 0 – 1, gdje nula označava potpuno različite niše, a 1 identične niše).

<i>I</i> statistika	<i>P. macrobullaris</i>	<i>P. auritus</i>	<i>P. austriacus</i>	<i>P. kolombatovici</i>
<i>P. macrobullaris</i>	1	0,87	0,68	0,63
<i>P. auritus</i>	x	1	0,68	0,54
<i>P. austriacus</i>	x	x	1	0,59
<i>P. kolombatovici</i>	x	x	x	1
Schoener's D	<i>P. macrobullaris</i>	<i>P. auritus</i>	<i>P. austriacus</i>	<i>P. kolombatovici</i>
<i>P. macrobullaris</i>	1	0,63	0,40	0,33
<i>P. auritus</i>	x	1	0,39	0,26
<i>P. austriacus</i>	x	x	1	0,32
<i>P. kolombatovici</i>	x	x	x	1
Relativno rangiranje	<i>P. macrobullaris</i>	<i>P. auritus</i>	<i>P. austriacus</i>	<i>P. kolombatovici</i>
<i>P. macrobullaris</i>	1	0,72	0,52	0,58
<i>P. auritus</i>	x	1	0,53	0,48
<i>P. austriacus</i>	x	x	1	0,51
<i>P. kolombatovici</i>	x	x	x	1

5. Rasprava

Prediktivni modeli rasprostranjenosti koji koriste podatke samo o prisutnosti, kao što su ENFA i Maxent, omogućavaju učinkovitu obradu nepotpunih informacija (Elith i Leathwick 2007, Braunisch i Suchant 2010). Međutim, Phillips i sur. (2009) su pokazali da dostupni, ali ograničeni podaci, npr. podaci iz muzejskih zbirki, mogu pridonijeti pristranosti povećanim brojem uzoraka u naseljenijim područjima i područjima u kojima se očekuje prisutnost rijetkih vrsta i gdje je veća mogućnost da će se vrste zabilježiti. Dodatno, ljudska naselja obično nisu nasumično raspoređena u okolišu nego se većinom nalaze na niskim nadmorskim visinama blizu kultiviranih ravnica i velikih vodenih površina, što može dodatno dovesti do lažne korelacije između prisutnosti vrste i ovih okolišnih uvjeta. Vrste roda *Plecotus* uglavnom imaju skloništa u naseljima te se ne mogu procijeniti nedostaci u istraživačkom naporu, stoga se ne može primijeniti faktor korekcije. Međutim, taj je problem u ovom istraživanju izbjegnuto tako što su u obzir uzete samo točke prisutnosti koje su međusobno udaljene više od 1500 metara, što je udaljenost koja odgovara prosječnoj udaljenosti lovnog područja od skloništa kolonija šišmiša ovih četiriju vrsta (Ashrafi i sur. 2013, Pavlinić 2008, vlastita opažanja). Time su svi nalazi iste vrste iz jednog naselja svedeni na jednu lokaciju prisutnosti unutar promjera od 1500 m. Braunisch i Suchant (2010) su pokazali da podaci o prisutnosti vrste koji nisu prikupljeni sustavno, ako nisu slučajno u reprezentativnom području i skupljeni na ekološki prihvatljiv način kako bi se ujednačila razina pretjerane zastupljenosti bolje istraženih područja, mogu pružiti bolje modele nego podaci prikupljeni sustavno unutar ograničenih područja. Rezolucija ekogeografskih čimbenika koja odgovara prosječnoj udaljenosti lovnih područja od skloništa kolonije podrazumijeva da modeli dobiveni u ovom istraživanju mogu objasniti okolišne preduvjete za prisutnost vrsta u krajoliku u Hrvatskoj, što je i napravljeno, te stoga predstavljaju prvi korak u hijerarhijskom pristupu razjašnjavanja različitih dimenzija ekoloških niša sestrinskih vrsta. Idući je korak preciznije određivanje odabira okolišnih resursa na manjim područjima s većom rezolucijom ekogeografskih čimbenika, za što bi trebalo koristiti metodu telemetrijskog praćenja ženki.

Rezultati modeliranja prikazani u ovom doktorskom radu prvi su koji uključuju četiri vrste roda *Plecotus* u Europi i prvi prediktivni modeli rasprostranjenosti izrađeni za vrstu *P. kolombatovici*. Također, za sve su četiri vrste u ovom doktorskom radu napravljene analize s

pomoću dviju metoda, ENFA i Maxent. Dosadašnji je najobuhvatniji model bio ograničen na tri vrste u Švicarskoj (Rutishauser i sur. 2012), napravljen pomoću modela ENFA. U istom je istraživanju napravljena analiza širine i preklapanja ekoloških niša za tri vrste, i to su jedini podaci vezani za usporedbu ekoloških niša s kojima se mogu uspoređivati rezultati iz ovog doktorskog rada. Modeliranje rasprostranjenosti alpskih kralježnjaka s posebnim osvrtom na vrstu *P. macrobullaris* proveli su Albredi i sur. (2014) s pomoću modela Maxent. Maxent modele rasprostranjenosti za vrstu *P. austriacus* na području Velike Britanije izradili su Razgour i sur. (2011).

5.1. Važni ekogeografski čimbenici

Za tri vrste šišmiša roda *Plecotus* koje dolaze u Švicarskoj, *P. auritus*, *P. austriacus* i *P. macrobullaris*, Rutishauser i sur. (2012) napravili su istraživanje ekoloških niša s pomoću analize čimbenika ekološke niše (ENFA) na modelu za cijelu državu te modele njihove potencijalne rasprostranjenosti. Rezultati njihova istraživanja pokazali su da je pojava svih triju vrsta najbolje objašnjena blizinom ruralnih naselja i toplim ljetnim temperaturama. Istraživanje koje su proveli Albredi i sur. (2014) uključivalo je modeliranje rasprostranjenosti vrste *P. macrobullaris*, na koje najviše utječu srednja ljetna temperatura (vrsta podnosi velike oscilacije temperature, ali nije prilagođena za iznimno niske temperature nego ih samo može podnijeti), ali i topografski čimbenici, od kojih su najvažnija otvorena stjenovita staništa.

U ovom su istraživanju za područje Hrvatske obje korištene metode za izradu prediktivnih modela rasprostranjenosti odredile da su za vrstu *P. auritus* prva tri najvažnija ekogeografska čimbenika srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju, frekvencija mješovitih šuma i nadmorska visina. Ovisnost vrste o ekogeografskom čimbeniku može biti definirana tako da vrsta preferira određeni ekogeografski čimbenik ili da ga izbjegava. Ovo je istraživanje pokazalo da vrsta *P. auritus* preferira mješovite šume, više nadmorske visine i nižu ljetnu temperaturu. U odnosu na dosadašnje spoznaje, rezultati modela potvrdili su da ova vrsta preferira šumska staništa (mješovite šume) na višim nadmorskim visinama, dok su rezultati koji pokazuju da vrsta preferira nižu ljetnu temperaturu prvi ovakve vrste i imaju značajan utjecaj na procjenu statusa ugroženosti. Sklonost nižim ljetnim temperaturama suprotna je zaključcima modela u Švicarskoj

(Rutishauser i sur. 2012), što je moguće objasniti generalnim razlikama u srednjim mjesečnim temperaturama tijekom ljeta između dviju zemalja.

Za vrstu *P. austriacus*, obje su metode pokazale ista prva dva najvažnija ekogeografska čimbenika, blizina naselja i blizina cesta, a razlikuju se u trećem najvažnijem ekogeografskom čimbeniku koji je frekvencija nepovezanih gradskih područja u modelu ENFA, odnosno udaljenost od vodenih kanala u modelu Maxent. Četvrti je ekogeografski čimbenik u objema metodama frekvencija bjelogoričnih šuma, s čijim se povećanjem vjerojatnost prisutnosti vrste smanjuje. Ova je vrsta snažno vezana za antropogena staništa, najviše od svih četiriju istraživanih vrsta, a izbjegava šumska staništa, odnosno ponajprije bjelogoričnu šumu. U odnosu na dosadašnje spoznaje, rezultati modela potvrdili su da ova vrsta izbjegava zatvorena šumska staništa i preferira otvorena staništa. Također, blizina ljudskih naselja vrlo je bitna za ovu vrstu u Hrvatskoj kao i u istraživanju rađenom u Švicarskoj (Rutishauser i sur. 2012).

Za vrstu *P. kolombatovici*, obje su metode pokazale ista prva dva najvažnija ekogeografska čimbenika, srednju mjesečnu temperaturu zraka u srpnju i frekvenciju mješovitih šuma, a razlikuju se u trećem najvažnijem ekogeografskom čimbeniku koji je frekvencija maslinika u modelu ENFA, odnosno preferira blizinu vodenih kanala u modelu Maxent. Ova vrsta preferira šumska staništa, i to mješovitu šumu i visoku ljetnu temperaturu. Uzevši u obzir to da su ovo prva ovakva istraživanja provedena za ovu vrstu u Hrvatskoj, ali i u svijetu, te predstavljaju prvi uvid u važnost pojedinih ekogeografskih čimbenika na rasprostranjenost, dobivene rezultate nije moguće uspoređivati.

Obje korištene metode za izradu prediktivnih modela rasprostranjenosti odredile su da su za vrstu *P. macrobullaris* prva tri najvažnija ekogeografska čimbenika srednja sezonska količina oborine za jesen, srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju i nadmorska visina, uz frekvenciju močvara i vriština te frekvenciju mješovitih šuma zbog jednako vrijednih čimbenika u modelu ENFA. Ova vrsta preferira hladnija i vlažnija staništa na višim nadmorskim visinama. U odnosu na dosadašnje spoznaje, rezultati modela uvelike se razlikuju te kao ograničavajuće čimbenike rasprostranjenosti izdvajaju u prvome redu klimatološke i reljefne čimbenike, dok oni stanišni upućuju na podjednaku sklonost i prema otvorenim (vodenim) i zatvorenim (šumskim) staništima. Sklonost nižim ljetnim temperaturama suprotna je zaključcima modela za ovu vrstu u

Švicarskoj (Rutishauser i sur. 2012), što je moguće objasniti generalnim razlikama u srednjim mjesečnim temperaturama tijekom ljeta između dviju zemalja.

Razgour i sur. (2011) istraživali su vrstu *P. austriacus* na području Velike Britanije, kojoj je to sjeverozapadni rub rasprostranjenosti. Na osnovi podataka o prisutnosti izradili su Maxent modele rasprostranjenosti za područje cijele Velike Britanije. Model je pokazao da su najvažniji ekogeografski čimbenici koji ograničavaju rasprostranjenost vrste *P. austriacus* u toj zemlji visoka zimska temperatura (u siječnju $> 6,5$ °C), relativno niske ljetne oborine (150 – 180 mm) i pokrov staništa (travnjaci). Rezultati dobiveni u ovom doktorskom radu pokazuju da ova vrsta i u Hrvatskoj preferira otvorena staništa. Model izrađen na manjem području, na osnovi podataka dobivenih telemetrijskim praćenjem, predvidio je da oko porodiljnih kolonija povoljnost staništa na kojem se životinje hrane određuju blizina neobrađenih travnjaka i udaljenost od prigradskih područja. Razgour i sur. (2011) su zaključili za vrstu *P. austriacus* da je na većem području (model za cijelu Veliku Britaniju) rasprostranjenost vrste primarno ograničena nepovoljnim klimatskim uvjetima, dok je na manjem području unutar potencijalnog areala ograničena dostupnošću preferiranih lovnih staništa za hranjenje. Slično je zaključio i Lomba i sur. (2010), pokazao je da klimatski čimbenici određuju potencijalni regionalni areal rijetke biljne vrste, dok su na lokalnoj razini čimbenici povezani s korištenjem staništa imali veći utjecaj na uzorak rasprostranjenosti. Da klimatski čimbenici najviše ograničavaju rasprostranjenost u cijelom arealu rasprostranjenosti vrste, dok su na manjoj prostornoj razini često maskirani doprinosima lokalnih okolišnih čimbenika kao što su tlo, teren i tip staništa, zaključili su i Gaston (1994) te Albrede i sur. (2014).

5.2. Modeli povoljnih staništa

Usporedbom povoljnih staništa dobivenih metodom ENFA i metodom Maxent vidi se da je Maxent nešto više teritorija svrstao u nepovoljno stanište za sve četiri istraživane vrste (0 – 25% vjerojatnosti prisutnosti). Za granično povoljno stanište (26 – 50% vjerojatnosti prisutnosti) ENFA je za tri vrste odredila veću površinu teritorija od Maxenta. Veću je površinu teritorija za povoljno stanište (51 – 75% vjerojatnosti prisutnosti) za dvije vrste odredila ENFA, a za druge dvije vrste Maxent. Više je teritorija za najpovoljnije stanište (76 – 100% vjerojatnosti prisutnosti) za jednu vrstu odredio Maxent, a za tri vrste ENFA.

Karte povoljnih staništa vrste *P. auritus* dobivene prediktivnim modelima u ovom istraživanju prve su karte potencijalne rasprostranjenosti ove vrste u Hrvatskoj, pa ih nije moguće usporediti s dosadašnjim pretpostavkama. Usporedbom karata povoljnih staništa vrste *P. austriacus* dobivenih prediktivnim modelima u ovom istraživanju s pretpostavljenim područjem rasprostranjenosti iz Crvene knjige sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006) vidi se da su u ovom istraživanju dobivena znatno preciznija područja potencijalne rasprostranjenosti ove vrste u nizinskim dijelovima kontinentalne Hrvatske, Istre, Gorskog Kotara i Primorja. Karte povoljnih staništa vrste *P. kolombatovici* dobivene prediktivnim modelima u ovom istraživanju i pretpostavljena područja rasprostranjenosti iz Crvene knjige sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006) slažu se u pretpostavljenoj rasprostranjenosti na južnodalmatinskim otocima, dok su modeli u ovom istraživanju pokazali manju potencijalnu rasprostranjenost u kopnenom dijelu južne Hrvatske i južne Istre. Usporedbom karata povoljnih staništa vrste *P. macrobullaris* dobivenih prediktivnim modelima u ovom istraživanju s pretpostavljenim područjem rasprostranjenosti iz Crvene knjige sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006) vidi se da su u ovom istraživanju dobivena znatno preciznija područja potencijalne rasprostranjenosti ove vrste u Gorskoj Hrvatskoj, a potencijalna rasprostranjenost proširena je na izolirano područje Papuka, Psunja i Krndije, dio sjeverne Hrvatske, veći dio unutrašnjosti Istre, dio otoka te krajnji jug Hrvatske.

5.3. Karakteristike ekoloških niša

Model ENFA izračunao je ukupnu marginalnost, specijalizaciju i toleranciju za sve četiri istraživane vrste. Rezultati modela pokazali su najmanju ukupnu marginalnost za vrstu *P. austriacus* (1,12), a najveću za vrstu *P. kolombatovici* (1,57). Vrijednosti marginalnosti za vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris* smjestile su se između ovih dviju vrijednosti i međusobno su slične (1,34 i 1,32 redom). Najmanju toleranciju model je pokazao za vrstu *P. austriacus* (0,59), a najveću za vrstu *P. auritus* (0,73). Između vrijednosti tolerancije ovih dviju vrsta, nalaze se vrijednosti tolerancije vrsta *P. kolombatovici* (0,70) i *P. macrobullaris* (0,68). Rezultati modela dobiveni u istraživanju Rutishauser i sur. (2012) u Švicarskoj pokazali su najmanju ukupnu marginalnost (1,03) i visoku toleranciju (0,67) za vrstu *P. auritus* i time pokazali da je ova vrsta najveći generalist među trima vrstama u Švicarskoj. Visoka ukupna marginalnost za vrstu *P.*

austriacus (1,40) i *P. macrobullaris* (1,56) upućuje na to da prisutnost ovih vrsta ovisi o uvjetima okoliša koji uvelike odstupaju od prosječnih uvjeta u istraživanom području. Tolerancija vrste *P. macrobullaris* (0,45) je srednja. Vrlo niska tolerancija vrste *P. austriacus* (0,17) u usporedbi s ostalim vrstama ilustrira visoku osjetljivost na odstupanja od optimuma ekoloških čimbenika. U istraživanju za Hrvatsku u ovom doktorskom radu, visoka ukupna marginalnost za vrstu *P. kolombatovici* pokazuje da prisutnost ove vrste ovisi o uvjetima okoliša koji uvelike odstupaju od prosječnih uvjeta u istraživanom području. Najnižu toleranciju u Hrvatskoj pokazuje vrsta *P. austriacus*, što upućuje na to da među četiri istraživane vrste ova vrsta ima najvišu osjetljivost na odstupanja od optimuma, kao i u Švicarskoj. Vrsta *P. austriacus* ima i najmanju ukupnu marginalnost među četiri vrste, što znači da je ova vrsta u Hrvatskoj najveći specijalist i da je najviše osjetljiva na odstupanja u okolišu. Vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris* u Hrvatskoj imaju visoke ukupne vrijednosti marginalnosti i visoke ukupne vrijednosti tolerancije, što znači da su ove dvije vrste u Hrvatskoj generalisti i manje osjetljive na odstupanja od optimuma. U svom arealu rasprostranjenosti, isključivo u Mediteranskoj regiji Hrvatske, većinom samo na otocima, vrsta *P. kolombatovici* je generalist manje osjetljivosti na odstupanja od optimuma.

5.3.1 Širina ekoloških niša četiriju vrsta roda *Plecotus*

Vrsta *P. macrobullaris* zauzima najširu ekološku nišu s predviđenim pojavljivanjem od Istre preko planinskog dijela Hrvatske u kojem je glavnina rasprostranjenosti i suženim dijelom do juga te manjim izoliranim dijelovima kontinentalnog dijela Hrvatske. Malo užu ekološku nišu zauzima vrsta *P. austriacus* koja se uglavnom pojavljuje u kontinentalnom dijelu Hrvatske. Slijedi ekološka niša vrste *P. auritus* s glavninom predviđenog pojavljivanja u planinskom dijelu Hrvatske te izolirano na istoku i sjeveru kontinentalnog dijela. Vrlo usku ekološku nišu, jasno najmanju od svih četiriju istraživanih vrsta, pokazuje vrsta *P. kolombatovici* i predviđena rasprostranjenost strogo je odijeljena od ostatka Hrvatske na uski obalni dio i otoke, uglavnom južne. Rezultati dobiveni u istraživanju Rutishauser i sur. (2012) pokazuju da u Švicarskoj jasno najužu ekološku nišu među tri istraživane vrste i, općenito, jako usku nišu ima vrsta *P. austriacus* (0,17), dok je od ostalih dviju istraživanih vrsta, vrsta *P. auritus* (0,31) pokazala malo širu ekološku nišu od ekološke niše vrste *P. macrobullaris* (0,30). U Švicarskoj ne obitava vrsta *P. kolombatovici*. Dok se vrijednosti dobivene za širine ekoloških niša vrsta *P. auritus* i *P.*

macrobullaris u ova dva istraživanja, Hrvatska i Švicarska, ne razlikuju značajno, širina ekološke niše vrste *P. auritus* u Hrvatskoj (0,28) je nešto uža od one u Švicarskoj, a širina ekološke niše vrste *P. macrobullaris* (0,33) malo šira od one u Švicarskoj, značajna je razlika za vrstu *P. austriacus* koja u Hrvatskoj (0,32) pokazuje širinu niše sličnu vrsti *P. macrobullaris*, dok je u Švicarskoj izrazito uska (0,17), malo šira od ekološke niše za vrstu *P. kolombatovici* u Hrvatskoj (0,15). Razlika je u širini ekološke niše vrste *P. austriacus* u Hrvatskoj i Švicarskoj vjerojatno zato što je ova vrsta u Švicarskoj rijetka i ograničenog areala rasprostranjenosti, a na rezultate su dodatno utjecali različiti klimatski uvjeti u dvjema zemljama.

5.3.2. Preklapanje ekoloških niša četiriju vrsta roda *Plecotus*

Među četiri istraživane vrste, sve tri mjere preklapanja niše pokazale su da je najveće preklapanje ekoloških niša između vrsta *P. macrobullaris* i *P. auritus*. Najmanje se preklapaju ekološke niše vrsta *P. auritus* i *P. kolombatovici*. Prema rezultatima istraživanja Rutishauser i sur. (2012) u Švicarskoj, ekološka niša vrste *P. austriacus* je više obuhvaćena u nišama druge dvije vrste nego obrnuto, a ekološke niše vrsta *P. auritus* i *P. macrobullaris* se međusobno više preklapaju nego što se preklapaju s ekološkom nišom vrste *P. austriacus*. Rezultati istraživanja u Hrvatskoj iz ovog doktorskog rada slažu se s rezultatima preklapanja ekoloških niša tri vrste u Švicarskoj. Od svih četiriju vrsta u Hrvatskoj, ekološka niša vrste *P. kolombatovici* najmanje se preklapa s ostale tri vrste, a u tom preklapanju najviše se preklapa s ekološkom nišom vrste *P. macrobullaris*.

Ovo istraživanje je potvrdilo da se u Hrvatskoj vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris* nalaze u simpatriji, a za vrste *P. kolombatovici* i *P. austriacus* je utvrdilo da se potencijalno nalaze u parapatriji. Rutishauser i sur. (2012) zaključili su da se u Švicarskoj vrste *P. austriacus* i *P. macrobullaris* vjerojatno nalaze u parapatriji.

5.4. Status ugroženosti četiriju vrsta roda *Plecotus* u Hrvatskoj

Trenutno važeće kategorije ugroženosti četiriju vrsta roda *Plecotus* u Crvenoj knjizi sisavaca Hrvatske (Antolović i sur. 2006) rezultat su procjene sukladno IUCN kriterijima i kategorijama (Red List Categories, Version 3.1.). Svaka od kategorija ugroženosti kao dodatno

obrazloženje ima iza kratice kategorije ugroženosti i posebnu šifru koja točno označava zbog kojih je kriterija vrsta svrstana u jednu od tri kategorije ugroženosti. Neugrožene vrste dogovorno su podijeljene u dvije kategorije od kojih je za vrste roda *Plecotus* važna kategorija potencijalno ugrožene vrste (eng. *near threatened*, NT) koja je kroz IUCN smjernice definirana kao kategorija vrste koja se po kriterijima A3 i A4 gotovo kvalificira kao osjetljiva (eng. *vulnerable*, VU).

Prilikom evaluacije i reklasifikacije postojećih kategorija prema rezultatima dobivenim u ovom istraživanju korišteni su isti IUCN kriteriji utvrđivanja statusa u skladu sa IUCN smjernicama iz 2017. (IUCN Standards and Petitions Subcommittee. 2017. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>).

Prema rezultatima dobivenim u ovom istraživanju predlažem reklasifikaciju statusa ugroženosti četiriju vrsta roda *Plecotus* u Hrvatskoj. Areali rasprostranjenosti i ekološke niše vrsta *P. auritus* i *P. macrobullaris* se preklapaju i ove dvije vrste dobro koegzistiraju u simpatriji. Za vrstu *P. auritus*, koja nije imala određenu kategoriju ugroženosti u Hrvatskoj, kao i za vrstu *P. macrobullaris* koja se do sad vodila kao nedovoljno poznata, ali vjerojatno ugrožena vrsta predlažem kategoriju ugroženosti potencijalno ugrožena vrsta (eng. *near threatened*, NT). Za obje ove vrste modeli nisu pokazali značajno povećanje potencijalno povoljnih staništa, također pojedine populacije ovih vrsta su izolirane i time potencijalno značajno ugrožene u Hrvatskoj. Dugoročno, ove dvije vrste će vrlo vjerojatno biti negativno utjecane klimatskim promjenama koje predviđaju porast temperature što ovim dvjema vrstama ne odgovara te je mogućnost smanjenja populacija u budućnosti (A3 i A4 IUCN kriteriji) kroz smanjenje površine nastanjenja (c) značajna.

Vrstu *P. austriacus* koja je prema Crvenoj knjizi u kategoriji ugroženih vrsta (eng. *endangered*, EN) (Antolović i sur. 2006) treba ostaviti u dosadašnjoj kategoriji ugroženosti, ali u obliku EN: A2ac, B2a, b(iii). Prediktivni modeli rasprostranjenosti su pokazali da je ova vrsta ovisna o antropogenim strukturama, također su pokazali da je ova vrsta u Hrvatskoj najveći specijalist i da je najviše osjetljiva na odstupanja u okolišu. Predviđena rasprostranjenost povoljnih staništa ukazuje na smanjenje areala koje je posebno izraženo u južnim dijelovima Hrvatske te je moguće da se areal ove vrste značajno smanjio. To može biti rezultat otkrića dviju novih vrsta, ali i rezultat negativnih promjena u staništu na koje je ova vrsta izuzetno osjetljiva.

Ova vrsta je snažno vezana uz ljudska naselja iz čega proizlaze glavni negativni utjecaji. Snažno je negativno utjecana renoviranjem i zatvaranjem tavana te osvjetljavanjem zvonika, s obzirom na to da se porodiljne kolonije uglavnom nalaze na tavanima. U kontinentalnom dijelu Hrvatske, gdje se ova vrsta uglavnom pojavljuje, zadnjih 20 godina je obnovljen veliki broj crkvenih tavana i tornjeva i to na potpuno neprikladan način te ih šišmiši više ne mogu koristiti. Dodatno, u tom dijelu Hrvatske sve se više napušta poljoprivreda koja je nekoć bila intenzivna što je odgovaralo ovoj vrsti kojoj su intenzivne poljoprivredne površine lovna područja, a otvorena staništa uvjet prisutnosti. Ako se u budućnosti nastavi s neobrađivanjem poljoprivrednih površina doći će do zaraštavanja travnjaka i sukcesije prema šumskom staništu što će se negativno odraziti na vrstu kroz smanjenje površine nastanjenosti i obima pojavljivanja kvalitetnih staništa.

Za vrstu *P. kolombatovici* koja se do sad vodila kao nedovoljno poznata, ali vjerojatno ugrožena vrsta predlažem višu kategoriju ugroženosti i to kategoriju osjetljiva vrsta (eng. *vulnerable*, VU) VU: A3c, B2b(iii), c(iii). Ova vrsta ima najužu ekološku nišu od svih četiriju vrsta u Hrvatskoj i izuzetno ograničen areal rasprostranjenosti. Hrvatska, još točnije Istra je krajnji sjever njezine globalne rasprostranjenosti. Ne znaju se točni razlozi ugroženosti, uglavnom se pretpostavlja da je problem uznemiravanje u skloništima. S obzirom na to da su oba prediktivna modela rasprostranjenosti na drugo mjesto po važnosti stavila frekvenciju mješovite šume i to na način da se povećanjem udjela mješovite šume povećava vjerojatnost prisutnosti ove vrste, smatram da dugoročno ovoj vrsti u Hrvatskoj može naštetiti gubitak šuma, ponajprije zbog požara koji su sve češći u područjima rasprostranjenosti ove vrste. Također, vrsta je povezana s vodenim kanalima pa bi negativan utjecaj u budućnosti mogao imati nestanak područja sa slatkom vodom, pogotovo na otocima.

5.5. Prioriteti daljnjih istraživanja četiriju vrsta roda *Plecotus* u Hrvatskoj

Daljnja istraživanja šišmiša roda *Plecotus* u Hrvatskoj trebaju obuhvaćati cijelu površinu države i uključivati sve četiri vrste s obzirom na to da se vrstama areali rasprostranjenosti međusobno preklapaju. Prioritet je u daljnjim istraživanjima ovih četiriju vrsta u Hrvatskoj provjeriti prisutnost u područjima za koje su modeli odredili vjerojatnost prisutnosti od 75 – 100%. Iako su vrste *P. kolombatovici* i *P. macbullaris* naknadno odvojene u zasebne vrste, u Hrvatskoj u odnosu na sve četiri vrste, za ove dvije postoji najveći broj nalaza, što je posebno

značajno za vrstu *P. kolombatovici* u njenom uskom arealu rasprostranjenosti. Također, za ove dvije vrste postoje poznate porodične kolonije koje su iscrpno istraživane (Pavlinić 2008, vlastiti podaci). Izdvajanjem ovih dviju vrsta iz prijašnjih podvrsta druge dvije vrste smanjio se areal rasprostranjenosti vrsta *P. auritus* i *P. austriacus*. Za ove dvije vrste u Hrvatskoj nema poznatih značajnijih kolonija, svi zabilježeni lokaliteti u porodičnom razdoblju su samo sa nekoliko jedinki. Dodatno, s obzirom na uništavanje crkvi 90-tih godina i posljedičnom neadekvatnom obnavljanju, nastala je velika šteta i gubitak skloništa vrste *P. austriacus* (vlastiti podaci).

Rezolucija ekogeografskih čimbenika koja odgovara prosječnoj udaljenosti lovnih područja od skloništa kolonije podrazumijeva da dobiveni modeli mogu objasniti okolišne preduvjete za prisutnost vrsta u krajoliku u Hrvatskoj što je i rađeno u ovom istraživanju, te stoga predstavljaju prvi korak u hijerarhijskom pristupu razjašnjavanja različitih dimenzija ekoloških niša sestrinskih vrsta. Idući korak je preciznije određivanje odabira okolišnih resursa na manjim područjima s većom rezolucijom ekogeografskih čimbenika, za što bi trebalo koristiti metodu telemetrijskog praćenja. Ovakvim lokalnim modelima na temelju istraživanja korištenja staništa mogli bi se odrediti i prijedlozi zaštite svake vrste. Telemetrijsko praćenje trebalo bi napraviti ponajprije za vrste *P. auritus* i *P. austriacus* za koje ovakvi podaci na području Hrvatske u potpunosti nedostaju.

S obzirom na to da na globalnoj razini na vrste najveći utjecaj imaju klimatski uvjeti (Albređi i sur. 2014, Gaston 1994, Lomba i sur. 2010), mogu se napraviti prediktivni modeli rasprostranjenosti s predviđenim promjenama klime u budućnosti. U ovom istraživanju je utvrđeno da na vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris* najviše utječu klimatski uvjeti na način da im odgovara niža ljetna temperatura i više padalina. S obzirom na globalno zatopljenje, u budućnosti se može očekivati porast temperature i smanjenje padalina te se pomoću prediktivnih modela rasprostranjenosti može napraviti projekcija predviđanja rasprostranjenosti vrsta u budućnosti (npr. što će biti za 50 godina od danas), odnosno u ovom slučaju modeliranje s klimatskim uvjetima više temperature i s manje padalina za vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris*. S obzirom na međusobna preklapanja areala, ovakvu projekciju predviđanja rasprostranjenosti treba napraviti za sve četiri vrste.

6. Zaključci

Na temelju provedenog istraživanja o rasprostranjenosti četiriju vrsta roda *Plecotus* u Hrvatskoj mogu se donijeti sljedeći zaključci:

1. Model Maxent i model ENFA (redom) predviđjeli su da je povoljno stanište (50 – 75% vjerojatnosti prisutnosti) za vrstu *P. auritus* na 2,97% odnosno 2,01% kopnenog teritorija Hrvatske, a najpovoljnije stanište (75 – 100% vjerojatnosti prisutnosti) na 0,83% odnosno 0,73% kopnenog teritorija Hrvatske.

Za vrstu *P. austriacus* predviđjeli su da je povoljno stanište na 2,60% odnosno 2,17% kopnenog teritorija Hrvatske, a najpovoljnije stanište na 0,91% odnosno 0,94% kopnenog teritorija Hrvatske.

Za vrstu *P. kolombatovici* predviđjeli su da je povoljno stanište na 1,03% odnosno 1,67% kopnenog teritorija Hrvatske, a najpovoljnije stanište na 0,55% odnosno 0,61% kopnenog teritorija Hrvatske.

Za vrstu *P. macrobullaris* predviđjeli su da je povoljno stanište na 3,87% odnosno 4,74% kopnenog teritorija Hrvatske, a najpovoljnije stanište na 0,83% odnosno 1,39% kopnenog teritorija Hrvatske.

2. Oba prediktivna modela rasprostranjenosti odredila su da su za vrstu *P. auritus* prva tri najvažnija ekogeografska čimbenika srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju, frekvencija mješovitih šuma i nadmorska visina, i to tako da vrsta *P. auritus* preferira mješovite šume, više nadmorske visine i nižu ljetnu temperaturu.

Za vrstu *P. austriacus* oba su modela odredila ista prva dva najvažnija ekogeografska čimbenika, udaljenost od naselja i udaljenost od cesta, a razlikuju se u trećem najvažnijem ekogeografskom čimbeniku, koji je frekvencija nepovezanih gradskih područja u modelu ENFA, odnosno udaljenost od vodenih kanala u modelu Maxent. Četvrti je ekogeografski čimbenik u obje metode frekvencija bjelogoričnih šuma. Ova je vrsta snažno vezana za antropogena staništa, najviše od svih četiriju istraživanih vrsta, a izbjegava šumska staništa, odnosno bjelogoričnu šumu.

Za vrstu *P. kolombatovici* oba su modela odredila ista prva dva najvažnija ekogeografska čimbenika, srednju mjesečnu temperatura zraka u srpnju i frekvenciju mješovitih šuma, a

razlikuju se u trećem najvažnijem ekogeografskom čimbeniku, koji je frekvencija maslinika u modelu ENFA, odnosno udaljenost od vodenih kanala u modelu Maxent. Ova vrsta preferira šumska staništa i to mješovitu šumu i visoku ljetnu temperaturu.

Oba su prediktivna modela rasprostranjenosti odredila da su za vrstu *P. macrobullaris* prva tri najvažnija ekogeografska čimbenika srednja sezonska količina oborine za jesen, srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju i nadmorska visina uz frekvenciju močvara i vriština i frekvenciju mješovitih šuma zbog jednako vrijednih čimbenika u modelu ENFA. Ova vrsta preferira hladnija i vlažnija staništa na višim nadmorskim visinama.

3. U Hrvatskoj vrsta *P. macrobullaris* zauzima najširu ekološku nišu, malo užu ekološku nišu zauzima vrsta *P. austriacus*, slijedi ekološka niša vrste *P. auritus*, a vrlo usku ekološku nišu, jasno najmanju od svih četiriju istraživanih vrsta, zauzima vrsta *P. kolombatovici*.
4. Među četiri istraživane vrste u Hrvatskoj, najveće je preklapanje ekoloških niša između vrsta *P. macrobullaris* i *P. auritus*, dok se najmanje preklapaju ekološke niše vrsta *P. auritus* i *P. kolombatovici*. Od svih četiriju vrsta u Hrvatskoj, ekološka niša vrste *P. kolombatovici* najmanje se preklapa s ostale tri vrste, a u tom preklapanju najviše se preklapa s ekološkom nišom vrste *P. macrobullaris*.
Ovo je istraživanje potvrdilo da se u Hrvatskoj vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris* nalaze u simpatriji, a za vrste *P. kolombatovici* i *P. austriacus* je utvrdilo da se potencijalno nalaze u parapatriji.
5. Prema rezultatima dobivenim u ovom istraživanju predlažem reklasifikaciju statusa ugroženosti četiriju vrsta roda *Plecotus* u Hrvatskoj. Za vrstu *P. auritus*, koja nije imala određenu kategoriju ugroženosti u Hrvatskoj, predlažem kategoriju ugroženosti potencijalno ugrožena vrsta, NT. Smatram da vrstu *P. austriacus* treba ostaviti u dosadašnjoj kategoriji ugroženosti, ugrožena vrsta, EN. Za vrstu *P. kolombatovici* koja se dosad vodila kao nedovoljno poznata vjerojatno ugrožena vrsta predlažem višu kategoriju ugroženosti, i to kategoriju osjetljiva vrsta, VU. Za vrstu *P. macrobullaris* koja se dosad

vodila kao nedovoljno poznata vjerojatno ugrožena vrsta predlažem višu kategoriju ugroženosti, potencijalno ugrožena vrsta, NT.

6. U daljnjim istraživanjima ovih četiriju vrsta u Hrvatskoj treba provjeriti ponajprije prisutnost u područjima za koje su modeli odredili vjerojatnost prisutnosti od 75 – 100%.
7. Rezolucija ekogeografskih čimbenika koja odgovara prosječnoj udaljenosti lovniha područja od skloništa kolonije podrazumijeva da dobiveni modeli mogu objasniti okolišne preduvjete za prisutnost vrsta u krajoliku u Hrvatskoj, što je i rađeno u ovom istraživanju, te stoga predstavljaju prvi korak u hijerarhijskom pristupu razjašnjavanja različitih dimenzija ekoloških niša sestrinskih vrsta. Idući je korak preciznije određivanje odabira okolišnih resursa na manjim područjima s većom rezolucijom ekogeografskih čimbenika, za što bi trebalo koristiti metodu telemetrijskog praćenja. Ovakvim lokalnim modelima na temelju istraživanja korištenja staništa mogli bi se odrediti i prijedlozi zaštite svake vrste.
8. S obzirom na to da na globalnoj razini na vrste najveći utjecaj imaju klimatski uvjeti, mogu se napraviti predikcijski modeli rasprostranjenosti s predviđenim promjenama klime u budućnosti, odnosno u ovom slučaju s višom temperaturom i manje padalina za vrste *P. auritus* i *P. macrobullaris*.

7. Citirana literatura

- Albreði A., Aizpurua O., Aihartza J. i Garin I. (2014). Unveiling the factors shaping the distribution of widely distributed alpine vertebrates, using multi-scale ecological niche modelling of the bat *Plecotus macrobullaris*. *Frontiers in Zoology*, 11, 77.
- Anderson R. P. i Martínez-Meyer E. (2004). Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116, 2, 167-179.
- Antolović J., Frković A., Grubešić M., Holcer D., Vuković M., Flajšman E., Grgurev M., Hamidović D., Pavlinić I. i Tvrtković N. (2006). Crvena knjiga sisavaca Hrvatske. Ministarstvo kulture, Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.
- Arlettaz R., Perrin N. i Hausser J. (1997). Trophic resource partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 66, 897-911.
- Arlettaz R. (1999). Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 68, 460-471.
- Ashrafi S., Rutishauser M. D., Ecker K., Obrist M. K., Arlettaz R. i Bontadina F. (2013). Habitat selection of three cryptic *Plecotus* bat species in the European Alps reveals contrasting implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 22, 2751-2766.
- Bauerová Z. (1982). Contribution to the trophic ecology of the grey long-eared bat, *Plecotus austriacus*. *Folia Zoologica*, 31, 113-122.
- Benda P., Kiefer A., Hanák V. i Veith M. (2004). Systematic status of African populations of long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia: Chiroptera). *Folia Zoologica*, 53, monograph 1, 1-47.
- Boughey K. L., Lake I. R., Haysom K. A. i Dolman P. M. (2011). Improving the biodiversity benefits of hedgerows: how physical characteristics and proximity of foraging habitat affect the use of linear features by bats. *Biological Conservation*, 144, 1790-1798.
- Braunisch V., Bollmann K., Graf R. F. i Hirzel A. H. (2008). Living on the edge – modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche. *Ecological Modelling*, 214, 153-167.

- Braunisch V. i Suchant R. (2010). Predicting species distributions based on incomplete survey data: the trade-off between precision and scale. *Ecography*, 33, 826-840.
- Bright P. W. (1993). Habitat fragmentation – problems and predictions for British mammals. *Mammal Review*, 23, 101–111.
- Brooks T. M., Mittermeier R. A., da Fonseca G. A. B., Gerlach J., Hoffmann M., Lamoreux J. F., Mittermeier C. G., Pilgrim J. D. i Rodrigues A. S. L. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313, 58-61.
- Ceballos G. i Ehrlich P. R. (2009). Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 3841-3846.
- Chefaoui R. M., Hortal J. i Lobo J. M. (2005). Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian Copris species. *Biological Conservation*, 122, 2, 327-338.
- Conrad K. F., Warren M. S., Fox R., Parson M. S. i Woiwod I. P. (2006). Rapid decline of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation*, 132, 279-291.
- Dietz C., von Helversen O. i Nill D. (2009). Bats of Britain, Europe & Northwest Africa. *A & C Black Publishers Ltd. London*.
- Direktiva vijeća Europskih zajednica 92/43/EEZ od 21. svibnja 1992. o očuvanju prirodnih staništa i divlje faune i flore. *Službeni list Europske unije*, L206, 22/07/1992 (“Direktiva o staništima”).
- Đulić B. (1959). Beitrag zur kenntnis der geographischen Verbreitung der Chiropteren Kroatiens. *Glasnik Prirodnjačkog Muzeja. Beograd*, Ser. B, Knjiga 14, 67-112.
- Đulić B. i Tvrtković N. (1970). The distribution of bats on the Adriatic islands. *Bijdragen tot de Dierkunde* 40, 17-20.
- Đulić B. i Tvrtković N. (1979). On some mammals from the Central Adriatic and South Adriatic Islands. *Acta Biologica* 43, 15-35.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., McC. M. Overton J., Townsend Peterson A., Phillips S. J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberón

- J., Williams S., Wisz M. S. i Zimmermann N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129-151.
- Elith J., Kearney M. i Phillips S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 4, 330-342.
- Elith J. i Leathwick J. (2007). Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions*, 13, 265-275.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudík M., Chee Y. E. i Yates C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17, 43-57.
- Entwistle A. C., Racey P. A. i Speakman J. R. (1996). Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351, 921-931.
- Entwistle A. C., Racey P. A. i Speakman J. R. (1997). Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. *Journal of Applied Ecology* 34, 399-408.
- Flückiger P. F. i Beck A. (1995). Observation on the habitat use for hunting by *Plecotus austriacus* (Fischer 1829). *Myotis*, 32-33, 121-122.
- Ferraz K. M. P. M. B., Beisiegel R. C., De Paula R. C., Sana D. A., De Campos C. B., De Oliveira T. G. i Desbiez A. L. J. (2012). How species distribution models can improve cat conservation - Jaguars in Brazil. *Cat News*, 7, 38-42.
- Fielding A. H. i Bell J. F. (1997). A review of methods for the measurement of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24, 38-49.
- Franklin J. (2009). Mapping species distributions: Spatial inference and predictions. *Cambridge: Cambridge University Press*.
- Fuhrmann M. i Seitz A. (1992). Nocturnal activity of the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*): data from radio-tracking in the Lenneberg forest near Mainz (Germany). U: Priede I. G. i Swift S. M. (ur.): *Wildlife Telemetry: Remote Monitoring and Tracking of Animals*, 538-548.
- Gaisler J. i Hanák V. (2005). Czech Republic. U: Hutterer R., Ivanova T., Meyer-Cords C. i Rodrigues L. (ur.) *Bat Migrations in Europe. A Review of Banding Data and Literature*. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, 162 str.

- Gaisler J., Hanák V., Hanzal V. i Jarský V. (2003). Results of bat banding in the Czech and Slovak Republics, 1948–2000. *Vespertilio*, 7, 3-61 (in Czech with English abstract).
- Garin I., Garcia-Mudarra J. L., Aihartza J. R., Goiti U. i Juste J. (2003). Presence of *Plecotus macrobullaris* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Pyrenees. *Acta Chiropterologica* 5, 243-250.
- Gaston K. J. (1994). *Rarity*. London: Chapman and Hall.
- Greaves G. J., Mathieu R. i Seddon P. J. (2006). Predictive modelling and ground validation of the spatial distribution of the New Zealand long-tailed bat (*Chalinolobus tuberculatus*). *Biological Conservation*, 132, 211-221.
- Grinnell J. (1917). Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*, 51, 602, 115-128.
- Hirzel A. H., Hausser J., Chessel D. i Perrin N. (2002). Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83, 2027-2036.
- Hirzel A. H., Helfer V. i Metral F. (2001). Assessing habitat suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling*, 145, 111-121.
- Hirzel A. H., Hausser J. i Perrin N. (2008). Biomapper 4.0., Laboratory of Conservation Biology, Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland. URL:<http://www2.unil.ch/biomapper>.
- Hirzel A. H. i Le Lay G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1372-1381.
- Hirzel A. H., Le Lay G., Helfer V., Randin C. i Guisan. A. (2006). Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, 199, 142-152.
- Hernandez P. A., Graham C. H., Master L. L. i Albert D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modelling methods. *Ecography*, 29, 773-785.
- Horáček I., Bogdanowicz W. i Đulić B. (2004). *Plecotus austriacus* – Graues Langohr. U: Krapp F. (ur.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 4/II: Fledertiere II: Chiroptera II: Vespertilionidae, Molassidae, AULA-Verlag, Wiesbaden, 1001-1049.

- Horáček I. i Đulić B. (2004): *Plecotus auritus* – Braunes Langohr. U: Krapp F. (ur.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 4/II: Fledertiere II: Chiroptera II: Vespertilionidae, Molassidae, AULA-Verlag, Wiesbaden, 953-999.
- Hulva P., Horáček I., Strelkov P. P. i Benda P. (2004). Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus* *Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 1023-1035.
- Hutchinson G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Hutson A. M., Aulagnier S., Juste J., Karataş A., Palmeirim J. i Paunović M. (2008a). *Plecotus kolombatovici*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T136473A4296825. Downloaded on 30 August 2017.
- Hutson A. M., Spitzenberger F., Aulagnier S., Coroiu I., Karataş A., Juste J., Paunović M., Palmeirim J. i Benda P. (2008b). *Plecotus auritus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T17596A7154745. Downloaded on 30 August 2017.
- IUCN (2017). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 12 May 2017.
- Jaberg C. i Guisan A. (2001). Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment. *Journal of Applied Ecology*, 38, 1169-1181.
- James F. C., Johnston R. F., Warner N. O., Niemi G. i Boecklen W. (1984). The Grinnellian niche of the Wood Thrush. *The American Naturalist*, 124, 17-47.
- Juste J., Ibáñez C., Muñoz J., Trujillo D., Benda P., Karataş, A. i Ruedi M. (2004). Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean, Palearctic and the Atlantic Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 1114-1126.
- Juste J., Karataş A., Palmeirim J., Paunović M., Spitzenberger F. i Hutson A. M. (2008). *Plecotus austriacus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T17597A7158432. Downloaded on 30 August 2017.
- Kiefer A., Mayer F., Kosuch J., von Helversen O. i Veith M. (2002). Conflicting molecular phylogenies of European long-eared bats (*Plecotus*) can be explained by cryptic diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25, 557-566.

- Kiefer A. i Veith M. (1998). Untersuchungen zum Raumbedarf und Interaktion von Populationen des Grauen Langohrs, *Plecotus austriacus*, im Nahegebiet. *Nyctalus* (N. F.), 6, 531.
- Kiefer A. i Veith M. (2002). A new species of long-eared bat from Europe (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis*, 39, 5-16.
- Kiefer A. i von Helversen O. (2004a). *Plecotus kolombatovici* – Balkanlangohr. U: Krapp F. (ur.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 4/II: Fledertiere II: Chiroptera II: Vespertilionidae, Molassidae, AULA-Verlag, Wiesbaden, 1059-1066.
- Kiefer A. i von Helversen O. (2004b). *Plecotus macrobullaris* – Alpenlangohr. U: Krapp F. (ur.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 4/II: Fledertiere II: Chiroptera II: Vespertilionidae, Molassidae, AULA-Verlag, Wiesbaden, 1051-1058.
- Kunz T. H. i Pierson E. D. (1994). Introduction. U: Nowak R. M. Walker's Bats of the World. *The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London*, 1-46.
- Levin R. (1968). Evolution In Changing Environments. *Monographs in Population Biology*, 2. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Lomba A., Pellissier L., Randin C., Vicente J., Moreira F., Honrado J. i Guisan A. (2010). Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation*, 143, 2647-2657.
- Mandle L., Warren D. L, Hoffmann M. H., Peterson A. T., Schmitt J. i von Wettberg E. J. (2010). Conclusions about Niche Expansion in Introduced *Impatiens walleriana* Populations Depend on Method of Analysis. *PLoS ONE* 5, 12, e15297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015297>.
- Maljković Z. i Opačić J. (ur.) (2012). Veliki atlas Hrvatske. Mozaik knjiga d.o.o., Zagreb.
- Mickleburg S. P., Hutson A. M. i Racey P. A. (2002). A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 38, 18-34.
- Mayer F. i von Helversen O. (2001). Cryptic diversity in European bats. *Proceedings of the Royal Society London*, B, 268, 1825–1832.
- Mucedda M., Kiefer A., Pidinchedda E. i Veith M. (2002). A new species of long-eared bat (Chiroptera, Vespertilionidae) from Sardinia (Italy). *Acta Chiropterologica*, 4, 121-135.
- Nakazato T., Warren D. L. i Moyle L. C. (2010). Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany*, 97, 4, 680-693.

- Novacek M. J. i Cleland E. E. (2001). The current biodiversity extinction event: Scenarios for mitigation and recovery. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 5466-5470.
- Njegač D. (2012): Središnja, Istočna, Gorska Hrvatska. U: Maljković Z. i Opačić J. (ur.) Veliki atlas Hrvatske. Mozaik knjiga d.o.o., Zagreb.
- O'Shea T. J., Cryan P. M., Hayman D. T. S., Plowright R. K. i Streicker D. G. (2016). Multiple mortality events in bats: a global review. *Mammal Review*, 46, 3, 175-190.
- Pavlinić I. (2005). Morfološke značajke i rasprostranjenost šišmiša roda *Plecotus* u Hrvatskoj. Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Biološki odsjek Zagreb, Magistarski rad, 106 str.
- Pavlinić I. (2008). Ekologija gorskog dugouhog šišmiša (*Plecotus macrobullaris* Kuzjakin, 1965) i Kolombatovićevog dugouhog šišmiša (*P. kolombatovici* Đulić, 1980) (Mammalia, Chiroptera). Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Biološki odsjek Zagreb, Doktorska disertacija, 98 str.
- Pavlinić I. i Đaković M. (2015). Identification of four *Plecotus* species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Croatia based on cranial characters. *Mammalia*, 80, 4, 385-394.
- Pavlinić I. i Tvrtković N. (2004). Altitudinal distribution of four *Plecotus* species (Mammalia, Vespertilionidae) occurring in Croatia. *Natura Croatica*, 13, 395-401.
- Pejnović D. (2012): Sjeverno Hrvatsko primorje, Južno Hrvatsko primorje. U: Maljković Z. i Opačić J. (ur.) Veliki atlas Hrvatske. Mozaik knjiga d.o.o., Zagreb.
- Pearce J., Ferrier S. (2000). Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133, 225-245.
- Pearson R. G., Raxworthy C. J., Nakamura M. i Peterson A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34, 102-117.
- Perčec Tadić M. (2010). Gridded Croatian climatology for 1961–1990. *Theoretical and Applied Climatology*, 102, 87–103.
- Phillips S. J., Anderson R. P. i Schapire R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 3-4, 231-259.

- Phillips S. J., Dudík M., Elith J., Graham C. H., Lehmann A., Leathwick J. i Ferrier S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19, 1, 181-97.
- Phillips S. J., Dudík M. i Schapire R. E. (2004). A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, ACM Press, New York, 655-662.
- Pulliam R. H. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, 132, 5, 652-661.
- Pulliam R. H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 4, 349-361.
- Piraccini R. (2016). *Plecotus macrobullaris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T136229A22002229. Downloaded on 30 August 2017.
- Presetnik P., Koselj K., Zgamažster M., Zupančič N., Jazbec K., Žibrat U., Petrinjak A. i Hudolkin A. (2009). Atlas netopirjev (Chiroptera) Slovenije [Atlas of bats (Chiroptera) of Slovenia]. Atlas faunae et floraе Sloveniae 2. Center za kartografijo favne in flore, Miklavž na Dravskem polju. 152 str.
- Racey P. A. (2009). Bats: status, threats and conservation successes. Introduction. *Endangered species research*, 8, 1-3.
- Razgour O., Hanmer J. i Jones G. (2011). Using multi-scale modelling to predict habitat suitability for species of conservation concern: The grey long-eared bat as a case study. *Biological Conservation*, 144, 12, 2922-2930.
- Rebelo H. i Jones G. (2010). Ground validation of presence-only modelling with rare species: a case study on barbastelles *Barbastella barbastellus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Applied Ecology*, 47, 410-420.
- Reutter B. A., Helfer V., Hirzel A. H. i Vogel P. (2003). Modelling habitat-suitability using museum collections: an example with three sympatric *Apodemus* species from the Alps. *Journal of Biogeography*, 30, 581-590.
- Rowe R. J. (2005). Elevational gradient analyses and the use of historical museum specimens: a cautionary tale. *Journal of Biogeography*, 32, 1883–1897.

- Russo D., Cistrone L., Jones G. i Mazzoleni S. (2004). Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biological Conservation*, 117, 73-81.
- Russo D. i Jones G. (2002). Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology*, 258, 91-103.
- Rutishauser M. D., Bontadina F., Braunisch V., Ashrafi S. i Arlettaz R. (2012). The challenge posed by newly discovered cryptic species: disentangling the environmental niches of long-eared bats. *Diversity and Distributions*, 18, 1107-1119.
- Sattler T., Bontadina F., Hirzel A. H. i Arlettaz R. (2007). Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology*, 44, 1188-1199.
- Sachanowicz K. i Ciechanowski M. (2006). *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1965 (Chiroptera, Vespertilionidae) – new for Albanian bat fauna. *Lynx*, 37, 241-246.
- Schoener T. W. (1968). Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49, 704-726.
- Spitzenberger F. (2005). Rote Liste der Säugetiere Österreichs (Mammalia). U: Zulka K. P. (Red.): *Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs*. Böhlau, Wien, 45-62.
- Spitzenberger F., Haring E. i Tvrtković N. (2002). *Plecotus microdontus* (Mammalia, Vespertilionidae), a new bat species from Austria. *Natura Croatica*, 11, 1, 1-18.
- Spitzenberger F., Pialek J. i Haring E. (2001). Systematics of the genus *Plecotus* (Mammalia, Vespertilionidae) in Austria based on morphometric and molecular investigations. *Folia Zoologica* 50, 161-172.
- Spitzenberger F., Strelkov P. i Haring E. (2003). Morphology and mitochondrial DNA sequences show that *Plecotus alpinus* Kiefer & Veith, 2002 and *Plecotus microdontus* Spitzenberger, 2002 are synonyms of *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1965. *Natura Croatica*, 12, 2, 39-53.
- Spitzenberger F., Strelkov P. P., Winkler H. i Haring E. (2006). A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. *Zoologica Scripta*, 35, 187-230.
- Swift S. M. (1998). Long-eared bats. *Poyser Ltd, London*, 182 str.

- Swift S. M. i Racey P. A. (1983). Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *Journal of Zoology*, 200, 249-259.
- Thorn J. S., Nijman V., Smith D. i Nekaris K. A. I. (2009). Ecological niche modelling as a technique for assessing threats and setting conservation priorities for Asian slow lorises (Primates: *Nycticebus*). *Diversity and Distributions*, 15, 2, 289-298.
- Topić J., Šegulja N. (2005): Biljnogeografski položaj i raščlanjenost Hrvatske. U: Nikolić T. i Topić J. (ur.) Crvena knjiga vaskularne flore Hrvatske. *Ministarstvo kulture, Državni zavod za zaštitu prirode*, Republika Hrvatska, 14-17.
- Trizio I., Patriarca E., Debernardi P., Preatoni D., Tosi G. i Martinoli A. (2003). The Alpine long-eared bat (*Plecotus alpinus*) is present also in Piedmont region: first record revealed by DNA analysis. *Hystrix*, 14, 113-115.
- Trujillo D. i Barone R. (1991). La fauna de Quiropteros del Archipelago Canario. U: Benzal J. i de Paz O. (ur.): Los Murciélagos de España y Portugal, 95-III.
- Tvrtković N., Pavlinić I. i Haring E. (2005). Four species of long-eared bats (*Plecotus*; Mammalia, Vespertilionidae) in Croatia: field identification and distribution. *Folia Zoologica*, 54, 1-2, 75-88.
- Walsh A. L. i Harris S. (1996). Foraging habitat preferences of vespertilionid bats in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 33, 508-518.
- Warren D. L., Glor R. E. i Turelli M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33, 607-611.
- Warren D. L. i Seifert S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21, 335-342.
- Wickramasinghe L. P., Harris S., Jones G. i Vaughan N. (2004). Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conservation Biology*, 18, 1283-1292.
- Wisn M. S., Hijmans R. J., Peterson A. T., Graham C. H. i Guisan A. (2008). NCEAS Predicting Species Distribution Working Group. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14, 763-773.

- Wohlfahrt S. (2003). Morphologie und Verbreitung der Schwesternarten Braunes Langohr, *Plecotus auritus* und Alpenlangohr, *Plecotus alpinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) in Tirol. Diplomarbeit an der Universität Innsbruck, 71 str.
- Zaninović K., Gajić-Čapka M., Perčec Tadić M., Vučetić M., Milković. J., Bajić A., Cindrić K., Cvitan L., Katušin Z., Kaučić D., Likso T., Lončar E., Lončar Ž., Mihajlović D., Pandžić K., Patarčić M., Srnc L. i Vučetić V. (2008). Klimatski atlas Hrvatske / Climate atlas of Croatia 1961-1990., 1971-2000. *Državni hidrometeorološki zavod, Zagreb*, 200 str.
- Zaninović K., Srnc L., Perčec Tadić M. (2004). A digital annual temperature map of Croatia / Digitalna godišnja temperaturna karta Hrvatske. *Hrvatski Meteorološki Časopis*, 39, 51-58.

8. Prilozi

Prilog 1. Popis svih 45 ekogeografskih čimbenika koji su bili uključeni u prvi korak analize. Nakon prvog koraka analize izabrani su čimbenici za izradu modela u Biomapperu i u Maxentu. Korištena je ili frekvencija unutar promjera 1500 m ili udaljenost od određenog čimbenika. Rezolucija je 100 x 100 m. (AZO = Agencija za zaštitu okoliša, DHMZ = Državni hidrometeorološki zavod, 6190 = Klimatsko razdoblje 1961. – 1990., 7100 = Klimatsko razdoblje 1971. – 2000., OSM = *OpenStreetMap*, ASTER = *Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer*. Podaci dobiveni od DHMZ-a objavljeni su u Zaninović i sur. 2004, Zaninović i sur. 2008, Perčec Tadić 2010.)

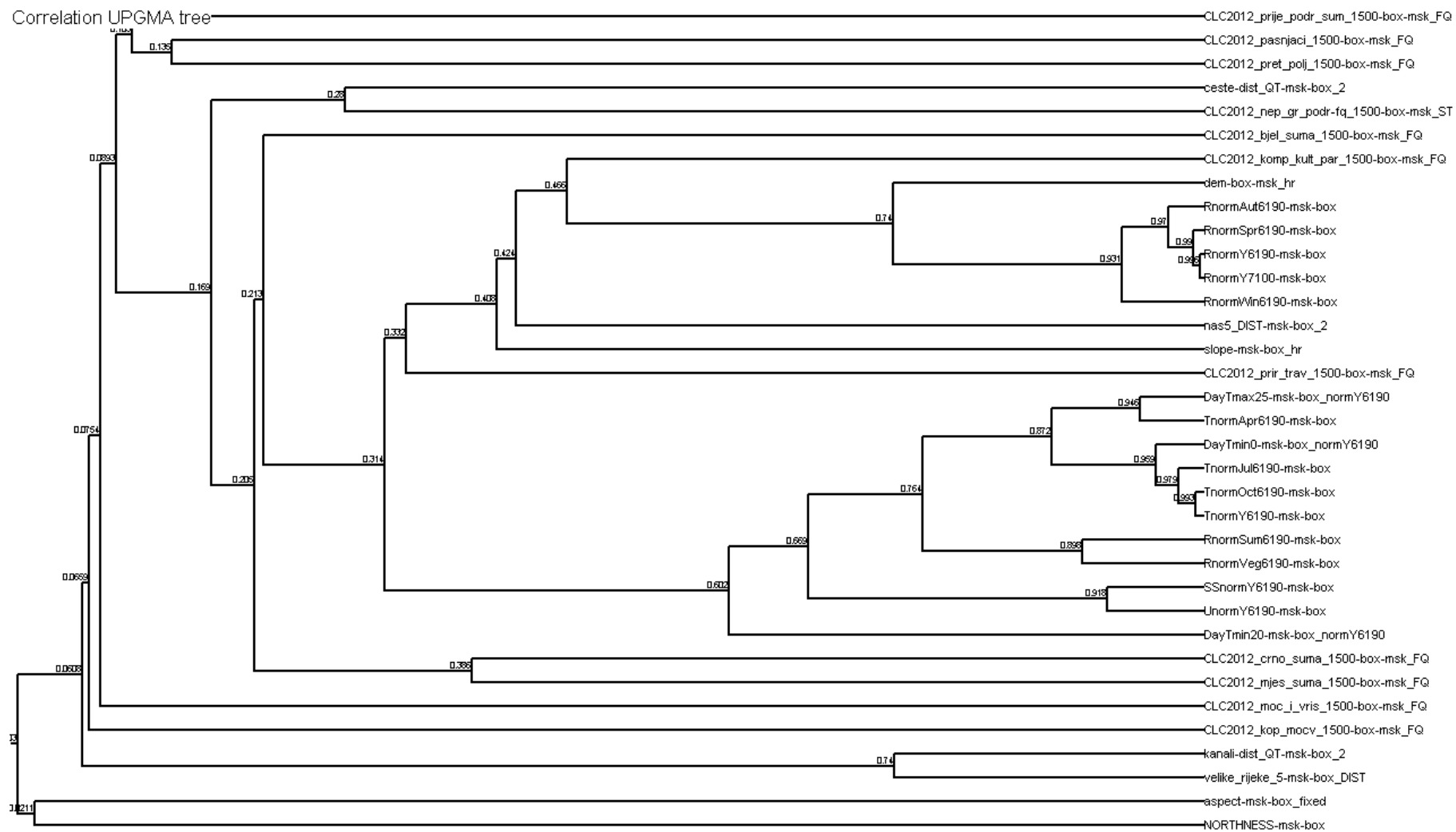
Ekogeografski čimbenik (EGV)	Opis	Izvor
CLC2012_bjel_suma	Frekvencija bjelogorične šume	AZO
CLC2012_crno_suma	Frekvencija crnogorične šume	AZO
CLC2012_komp_kult_par	Frekvencija kompleksa kultiviranih parcela	AZO
CLC2012_kop_mocv	Frekvencija kopnenih močvara	AZO
CLC2012_mjes_suma	Frekvencija mješovitih šuma	AZO
CLC2012_moc_i_vris	Frekvencija močvara i vriština	AZO
CLC2012_nep_gr_podr	Frekvencija nepovezanih gradskih područja	AZO
CLC2012_pasnjaci	Frekvencija pašnjaka	AZO
CLC2012_pret_polj	Frekvencija pretežno poljoprivrednih zemljišta, s značajnim udjelom prirodnog biljnog pokrova	AZO
CLC2012_prije_podr_sum	Frekvencija prijelaznih područja šuma	AZO
CLC2012_prir_trav	Frekvencija prirodnih travnjaka	AZO
CLC2012_maslinici	Frekvencija maslinika	AZO
CLC2012_skl_veg	Frekvencija mediteranske grmolike vegetacije (sklerofilna vegetacija)	AZO
CLC2012_vinogradi	Frekvencija vinograda	AZO
CLC2012_vocnjaci	Frekvencija voćnjaka	AZO
CLC2012_nenavodnjavno	Frekvencija nenavodnjavanog obradivog zemljišta	AZO
CLC2012_ogoljele	Frekvencija ogoljelih stijena	AZO
CLC2012_oskudna	Frekvencija područja s oskudnom vegetacijom	AZO
dem	Digitalni model visina	ASTER
aspect	Digitalni model orijentacije terena	izveden iz DEM-a
northness	Digitalni model orijentacije terena relativno prema sjeveru	izveden iz DEM-a
slope	Digitalni model nagiba terena	izveden iz DEM-a
ceste	Udaljenost od cesta	OSM
nas	Udaljenost od naselja	OSM
male_rijeka	Udaljenost od malih rijeka	Biportal
velike_rijeka	Udaljenost od velikih rijeka	Biportal
potoci	Udaljenost od potoka	Biportal
kanali	Udaljenost od vodenih kanala	Biportal
TnormApr6190	Srednja mjesečna temperatura zraka u travnju [°C]	DHMZ

Prilog 1.-nastavak

TnormJan6190	Srednja mjesečna temperatura zraka u siječnju [°C]	DHMZ
TnormJul6190	Srednja mjesečna temperatura zraka u srpnju [°C]	DHMZ
TnormOct6190	Srednja mjesečna temperatura zraka u listopadu [°C]	DHMZ
TnormY6190	Srednja godišnja temperatura zraka [°C]	DHMZ
DayTmax25_normY6190	Srednji godišnji broj toplih dana ($t_{\max} \geq 25^{\circ}\text{C}$)	DHMZ
DayTmin0_normY6190	Srednji godišnji broj hladnih dana ($t_{\min} < 0^{\circ}\text{C}$) [dani]	DHMZ
DayTmin20_normY6190	Srednji godišnji broj dana s toplim noćima ($t_{\min} \geq 20^{\circ}\text{C}$) [dani]	DHMZ
RnormAut6190	Srednja sezonska količina oborine za jesen (rujan – studeni) [mm]	DHMZ
RnormSpr6190	Srednja sezonska količina oborine za proljeće (ožujak – svibanj) [mm]	DHMZ
RnormSum6190	Srednja sezonska količina oborine za ljeto (lipanj – kolovoz) [mm]	DHMZ
RnormVeg6190	Srednja količina oborine u vegetacijskom razdoblju (travanj–rujan) [mm]	DHMZ
RnormWin6190	Srednja sezonska količina oborine za zimu (prosinac – veljača) [mm]	DHMZ
RnormY6190	Srednja godišnja količina oborine [mm]	DHMZ
RnormY7100	Srednja godišnja količina oborine [mm]	DHMZ
SSnormY6190	Srednje godišnje osunčavanje [sati, h]	DHMZ
UnormY6190	Srednja godišnja relativna vlažnost zraka [%]	DHMZ

Prilog 2. Prikaz korelacije ekogeografskih čimbenika.

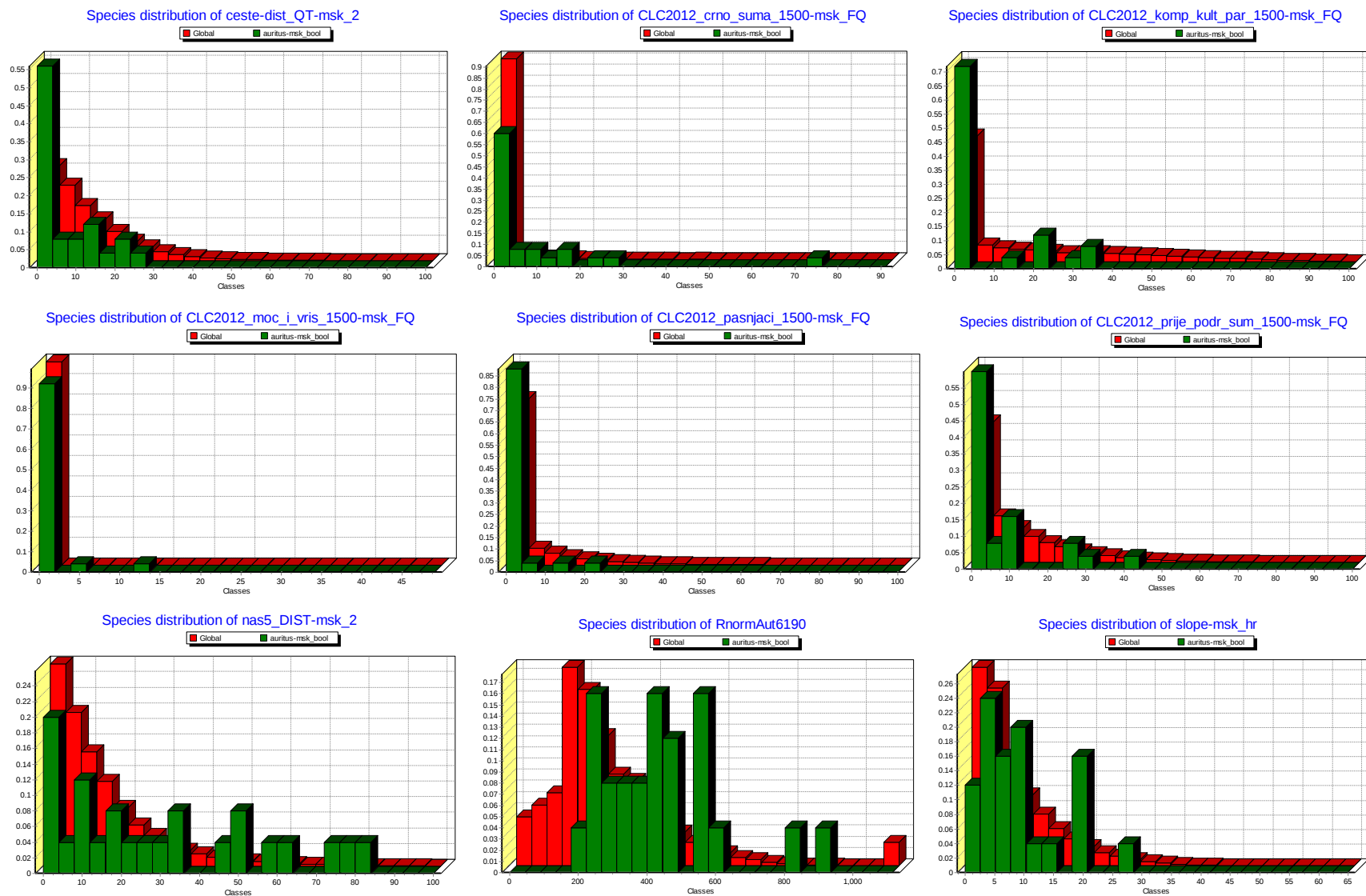
Iz daljnje analize isključeni su međusobno visoko korelirani ekogeografski čimbenici (prag korelacije $k > 0,8$).



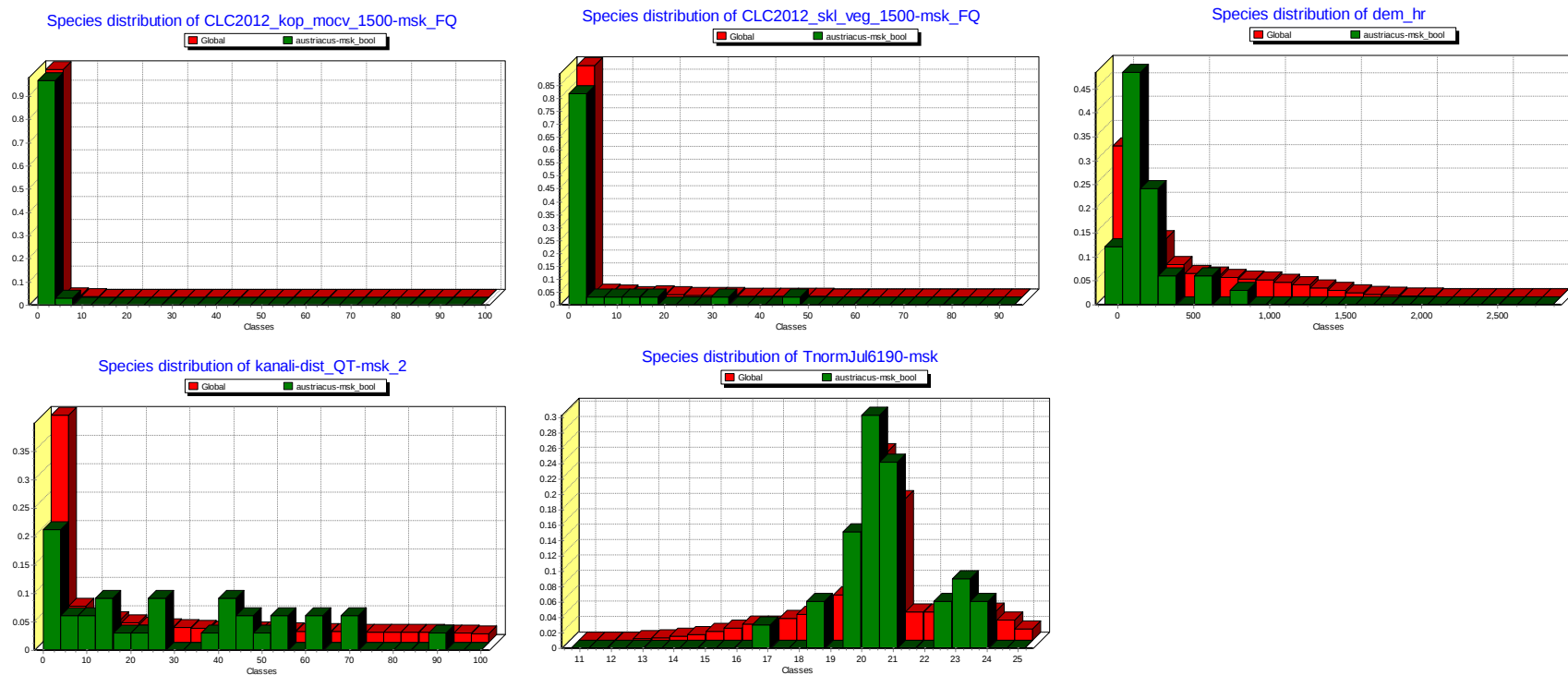
Prilog 3. Površina i postotak kopnenog teritorija Republike Hrvatske za svaku od 4 kategorije povoljnosti staništa dobivenu izračunom modela ENFA i modela Maxent. HS-vrijednosti (eng. *habitat suitability* = povoljnost staništa) u rasponu 0 – 100% vjerojatnosti prisutnosti podijeljene su u 4 klase. Vrijednosti 0 – 25% odnose se na nepovoljno stanište, 25 – 50% na granično povoljno stanište, 50 – 75% na povoljno stanište, a 75 – 100% na najpovoljnije stanište.

		Maxent				ENFA			
		0-25%	25-50%	50-75%	75-100%	0-25%	25-50%	50-75%	75-100%
Površina (km ²)	<i>P. auritus</i>	50551,2	3915,5	1678,6	469,6	50123,0	4940,0	1136,9	415,1
Postotak teritorija		89,29%	6,92%	2,97%	0,83%	88,53%	8,73%	2,01%	0,73%
Površina (km ²)	<i>P. austriacus</i>	50828,6	3800,0	1472,8	513,6	49343,4	5511,9	1227,3	532,3
Postotak teritorija		89,78%	6,71%	2,60%	0,91%	87,16%	9,74%	2,17%	0,94%
Površina (km ²)	<i>P. kolombatovici</i>	54404,9	1319,9	580,4	309,8	53312,1	2008,9	946,8	347,3
Postotak teritorija		96,10%	2,33%	1,03%	0,55%	94,17%	3,55%	1,67%	0,61%
Površina (km ²)	<i>P. macrobullaris</i>	47161,8	6789,8	2191,2	472,2	46585,9	6560,0	2683,5	785,6
Postotak teritorija		83,30%	11,99%	3,87%	0,83%	82,29%	11,59%	4,74%	1,39%

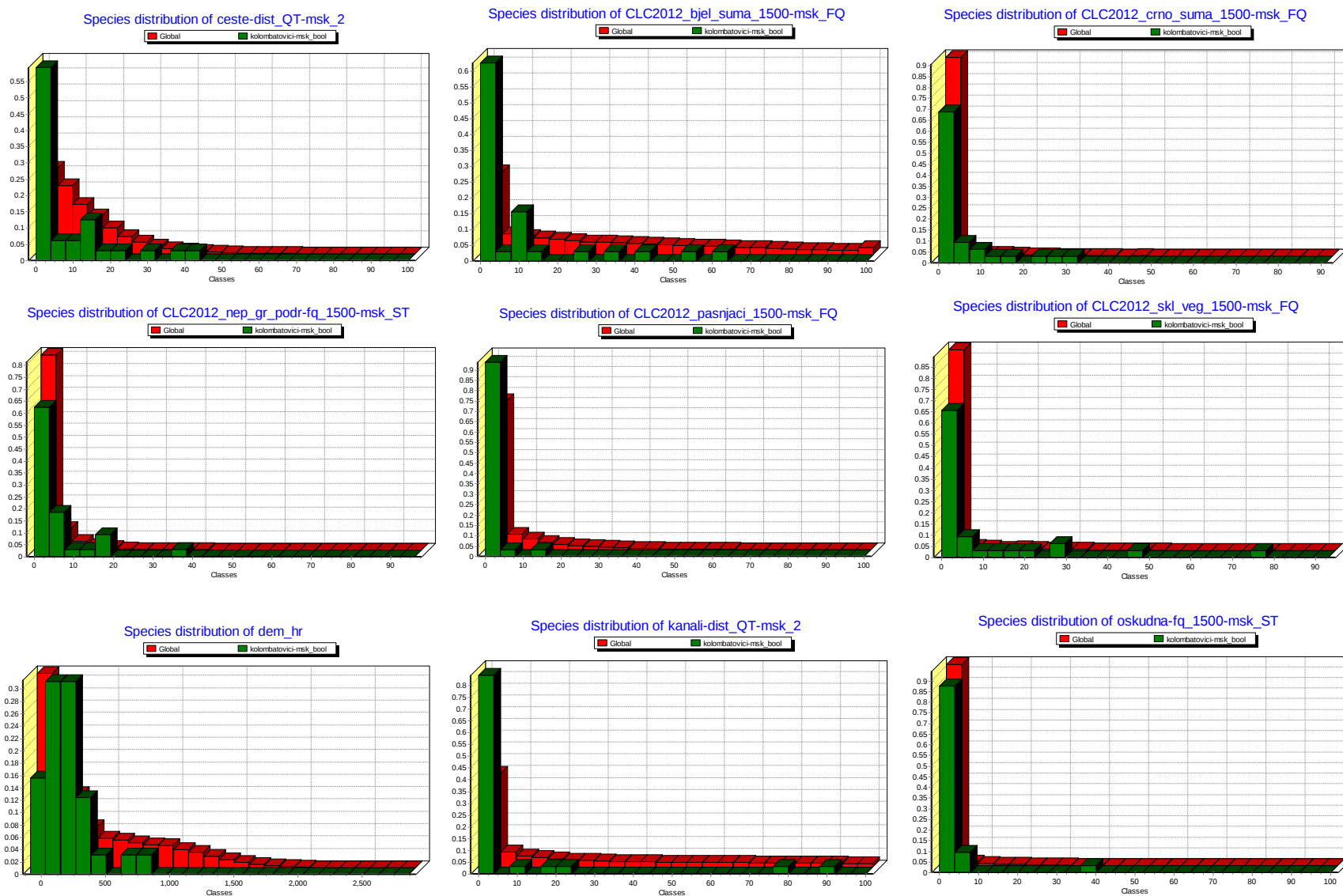
Prilog 4. Krivulje odgovora vrste *P. auritus* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.



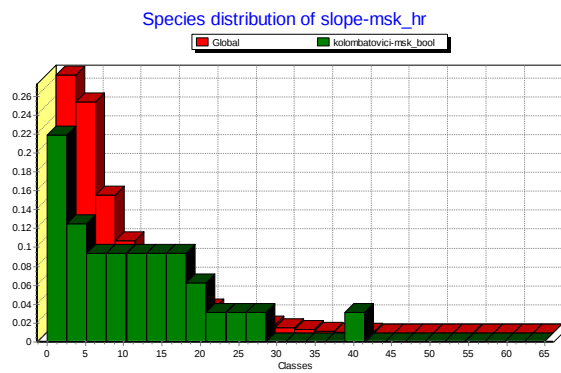
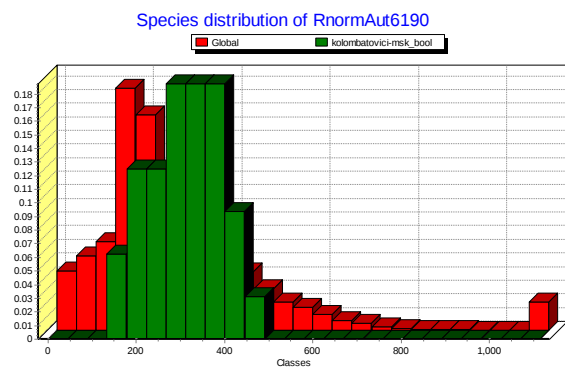
Prilog 5. Krivulje odgovora vrste *P. austriacus* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.



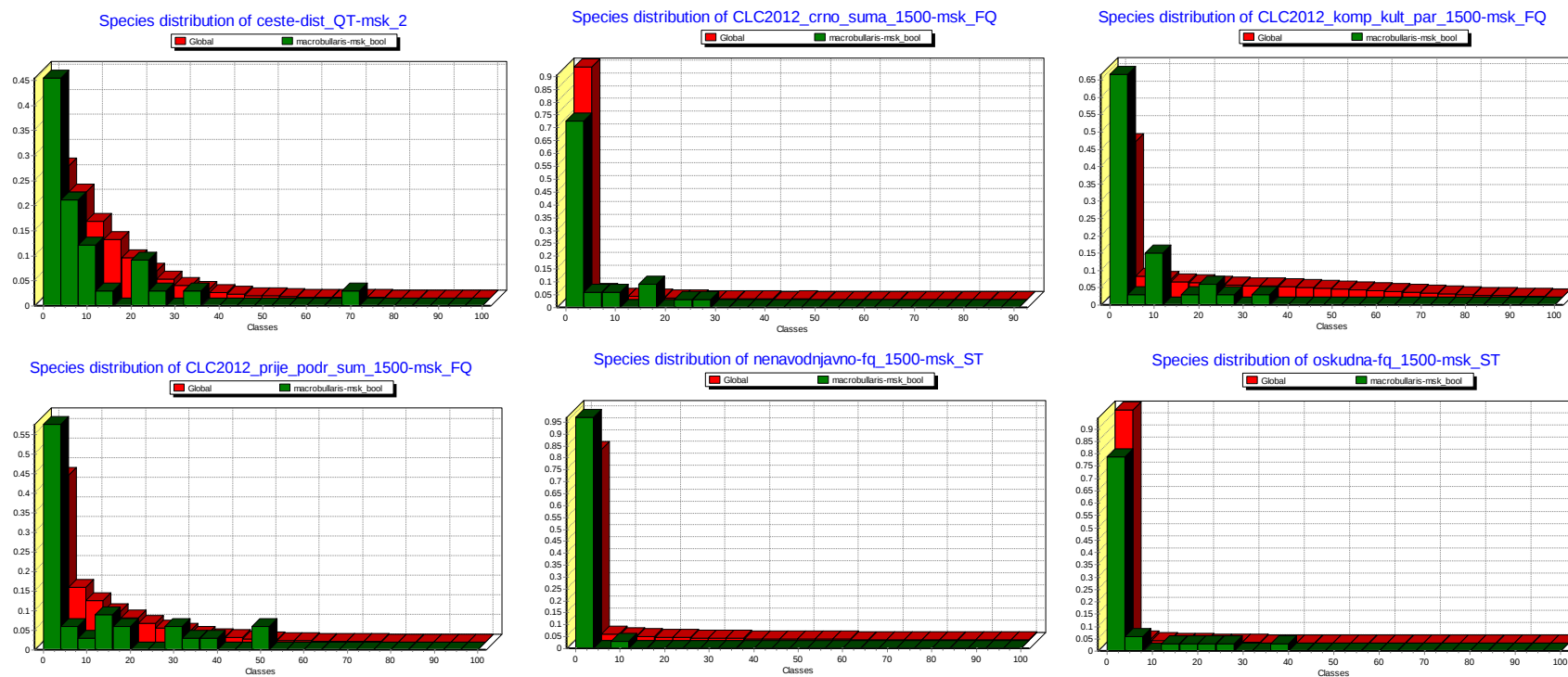
Prilog 6. Krivulje odgovora vrste *P. kolombatovici* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.



Prilog 6. – nastavak



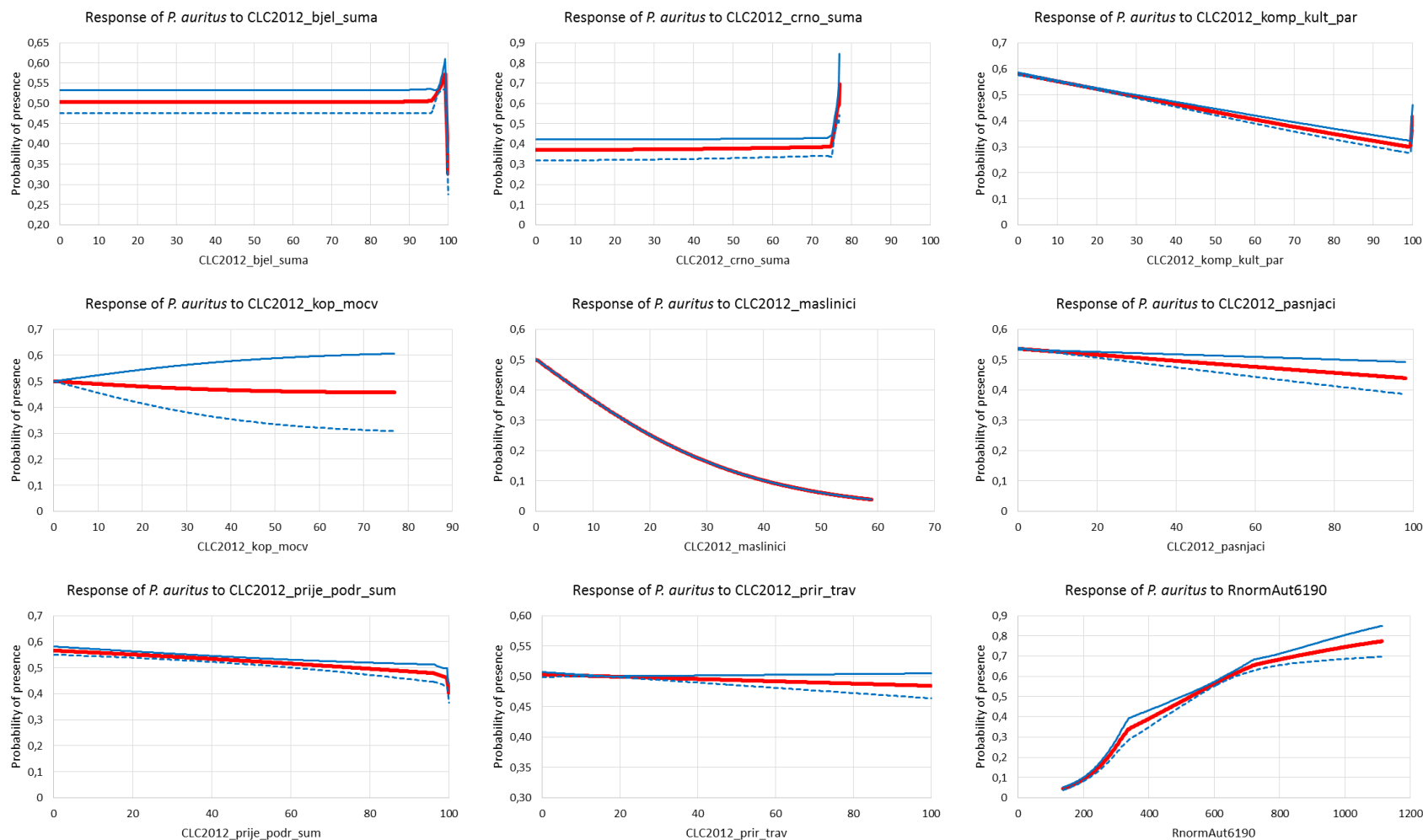
Prilog 7. Krivulje odgovora vrste *P. macrobullaris* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu ENFA modela povoljnih staništa.



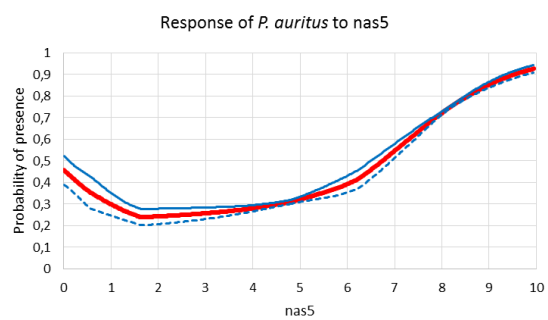
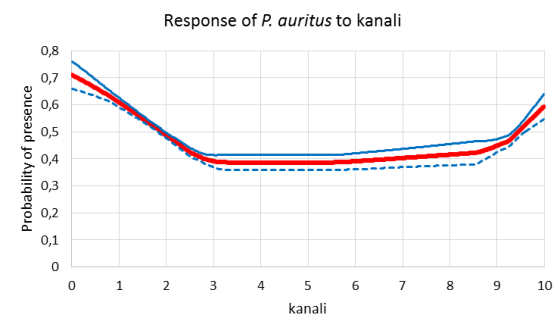
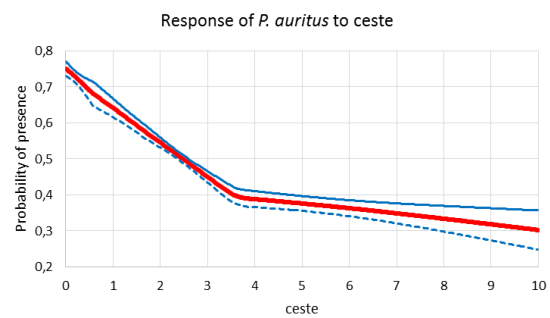
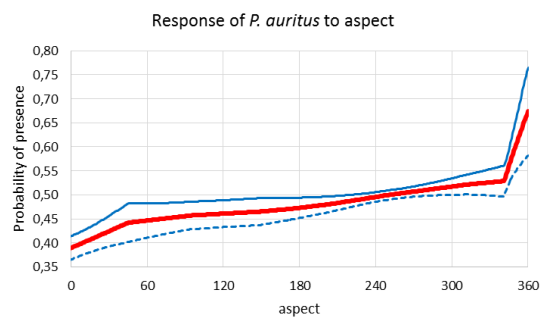
Prilog 8. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu *P. auritus*.

Prilog 8.1. Krivulje odgovora vrste *P. auritus* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.

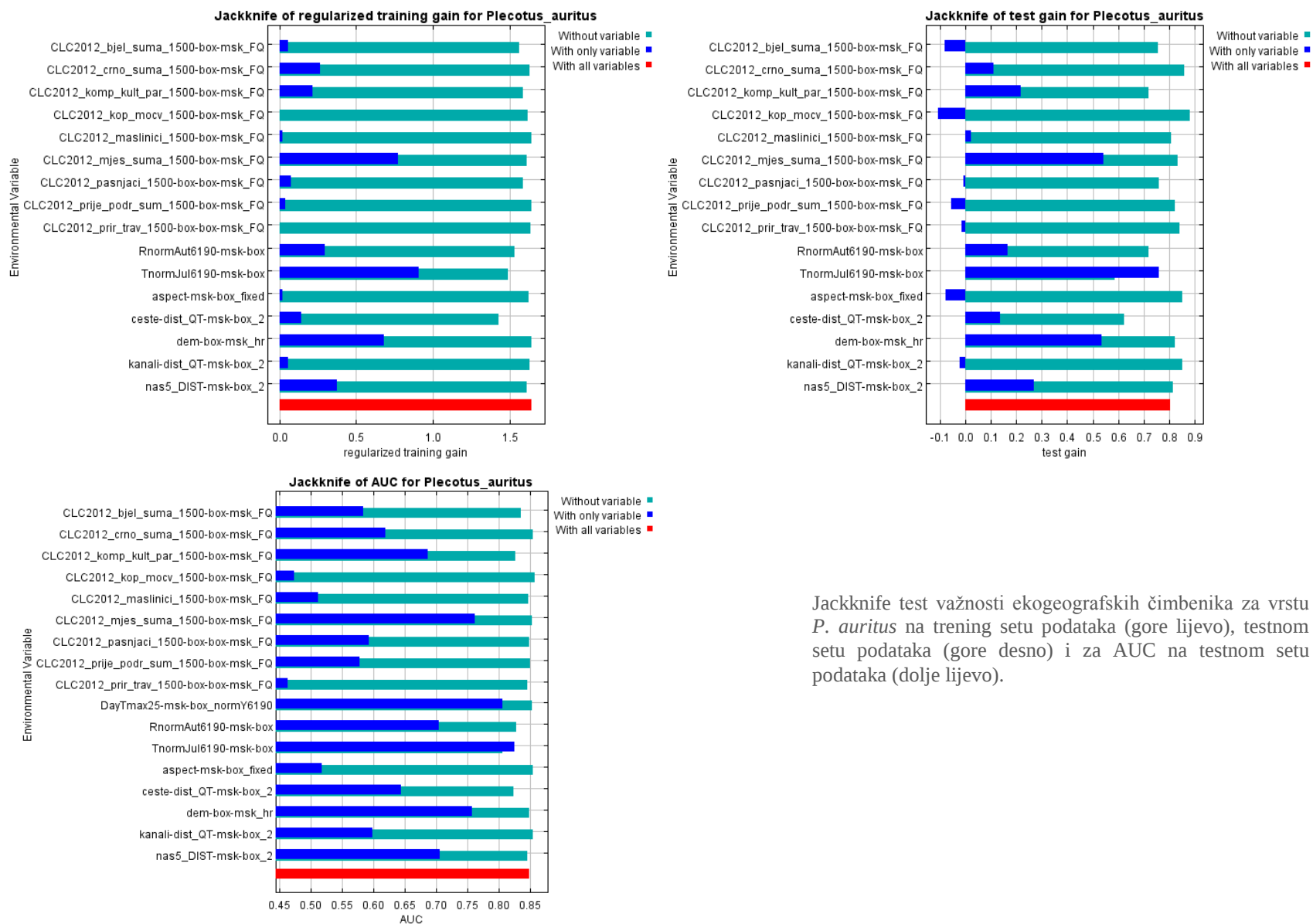
Krivulje prikazuju srednju vrijednost odgovora deseterostruke izvedbe modela Maxent (crveno) i srednju vrijednost standardne devijacije (plavo).



Prilog 8.1. – nastavak



Prilog 8.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. auritus*.

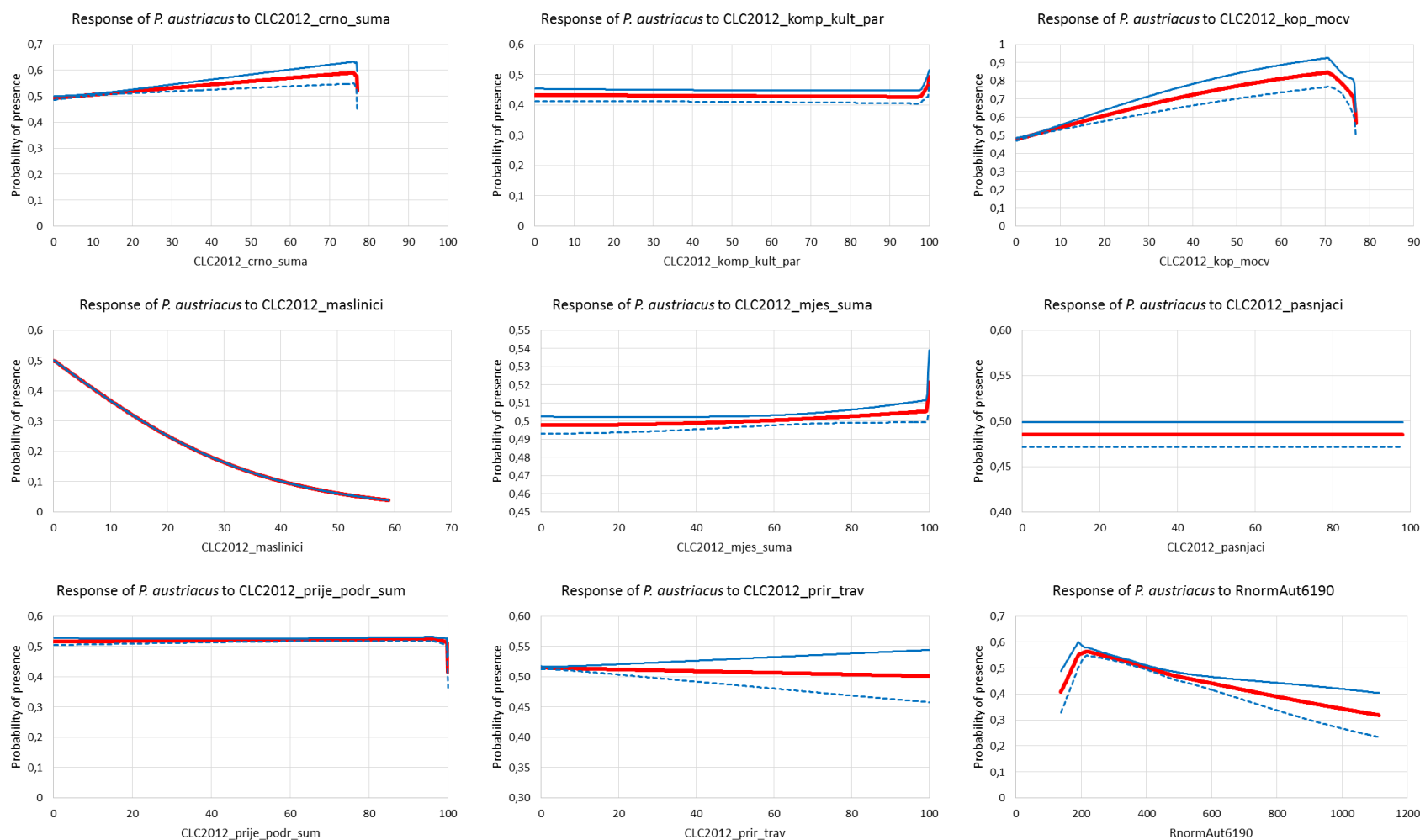


Jackknife test važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. auritus* na trening setu podataka (gore lijevo), testnom setu podataka (gore desno) i za AUC na testnom setu podataka (dolje lijevo).

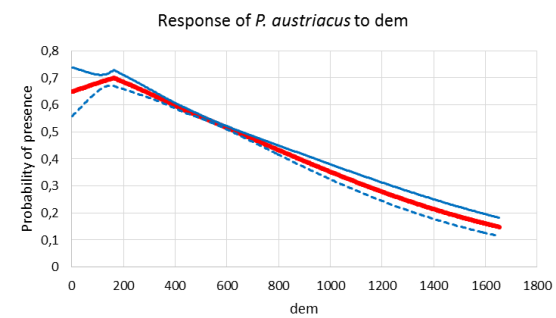
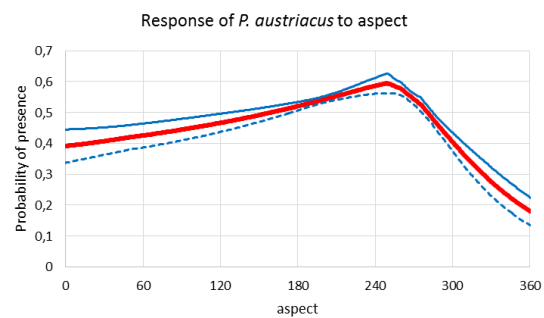
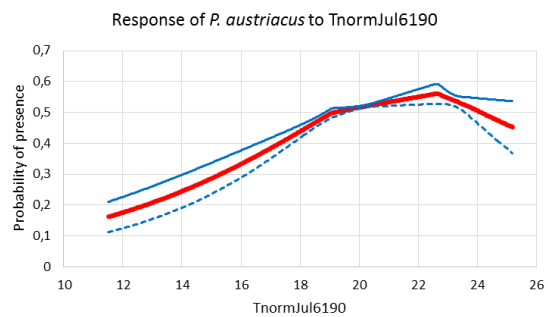
Prilog 9. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu *P. austriacus*.

Prilog 9.1. Krivulje odgovora vrste *P. austriacus* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.

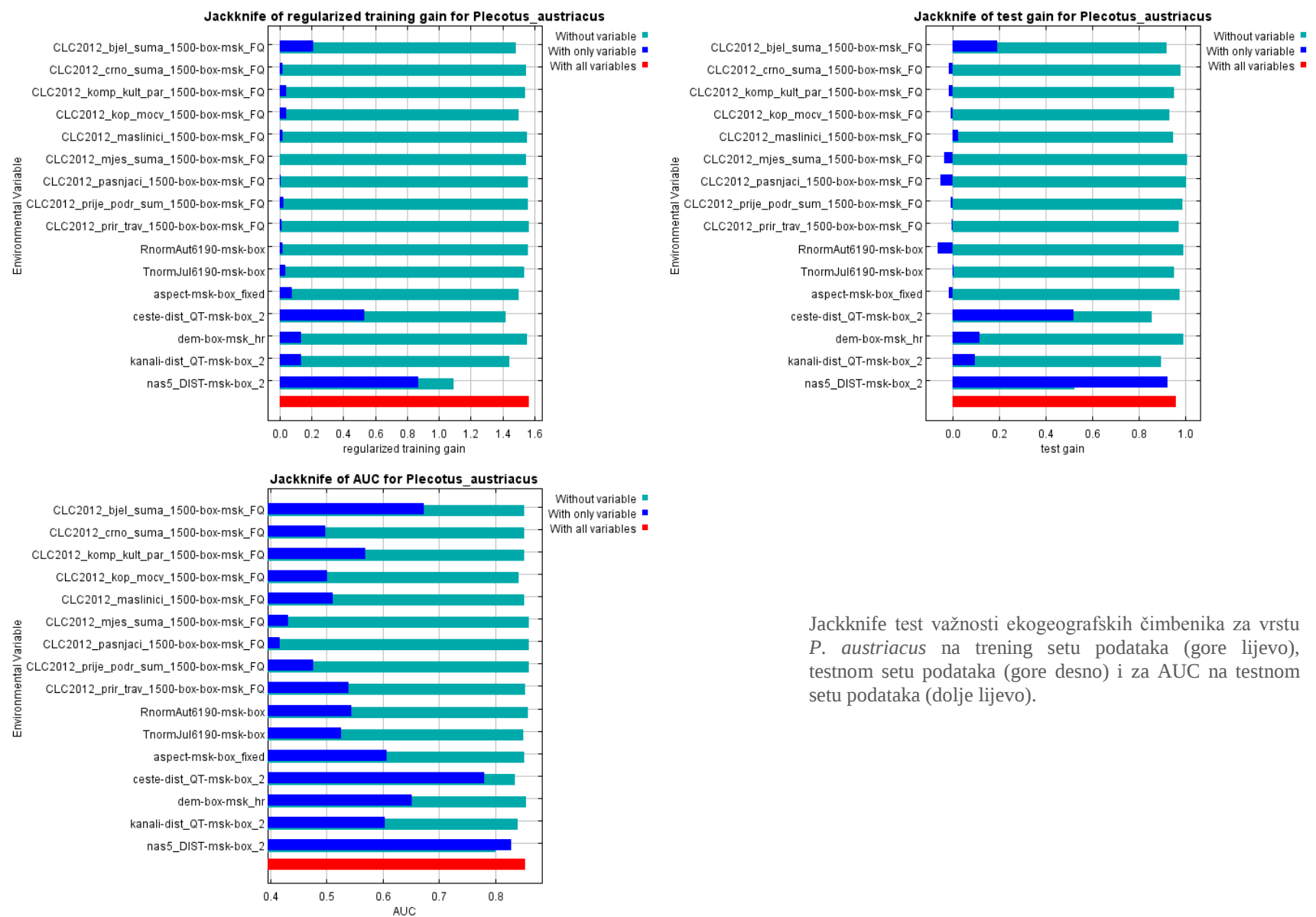
Krivulje prikazuju srednju vrijednost odgovora deseterostruke izvedbe modela Maxent (crveno) i srednju vrijednost standardne devijacije (plavo).



Prilog 9.1. – nastavak



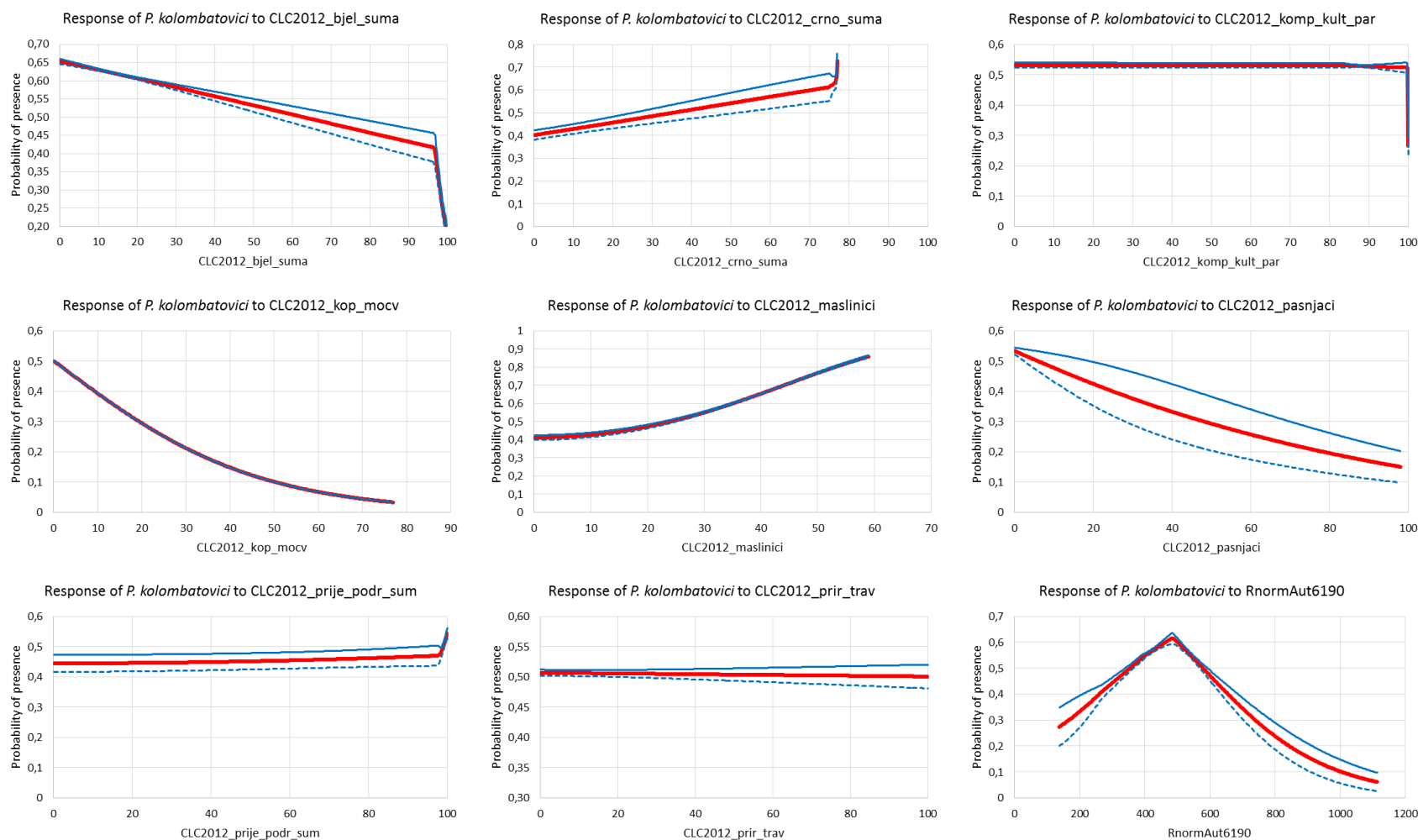
Prilog 9.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. austriacus*.



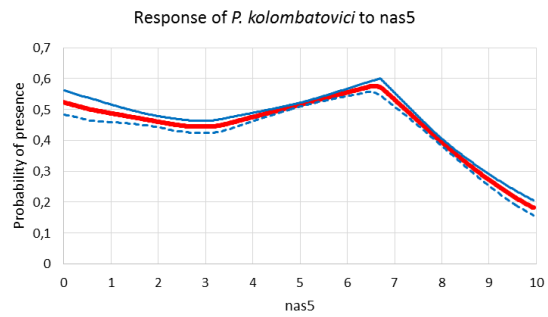
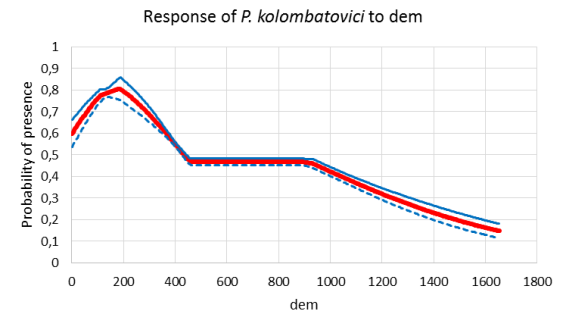
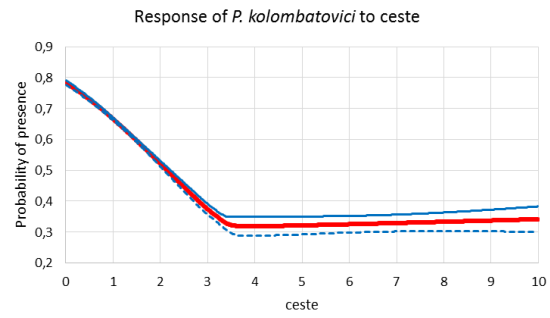
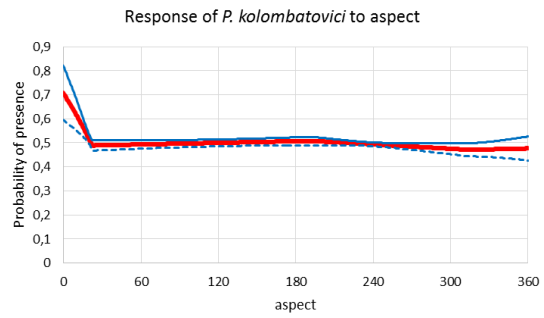
Prilog 10. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu *P. kolombatovici*.

Prilog 10.1. Krivulje odgovora vrste *P. kolombatovici* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.

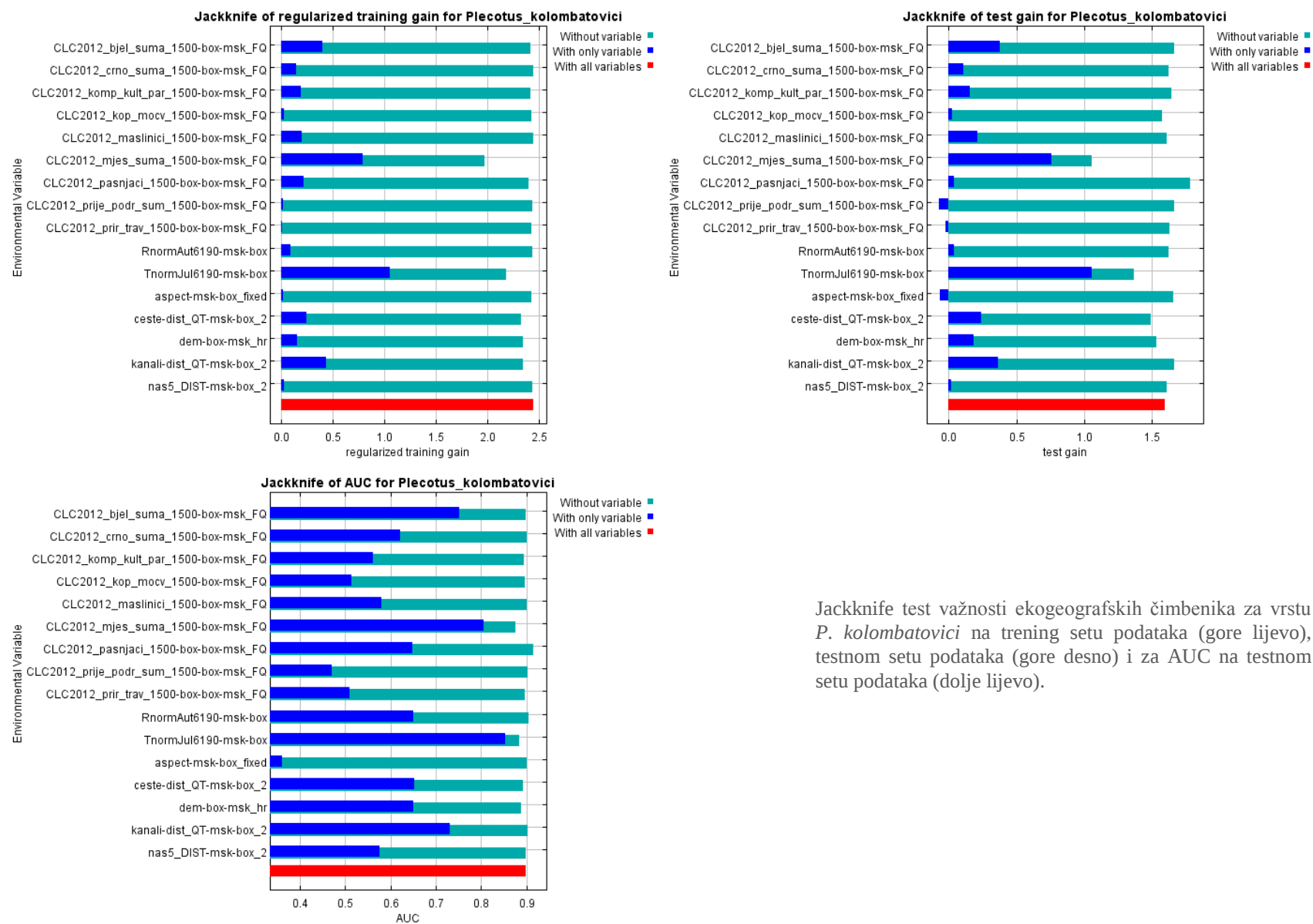
Krivulje prikazuju srednju vrijednost odgovora deseterostruke izvedbe modela Maxent (crveno) i srednju vrijednost standardne devijacije (plavo).



Prilog 10.1. – nastavak



Prilog 10.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. kolombatovici*.

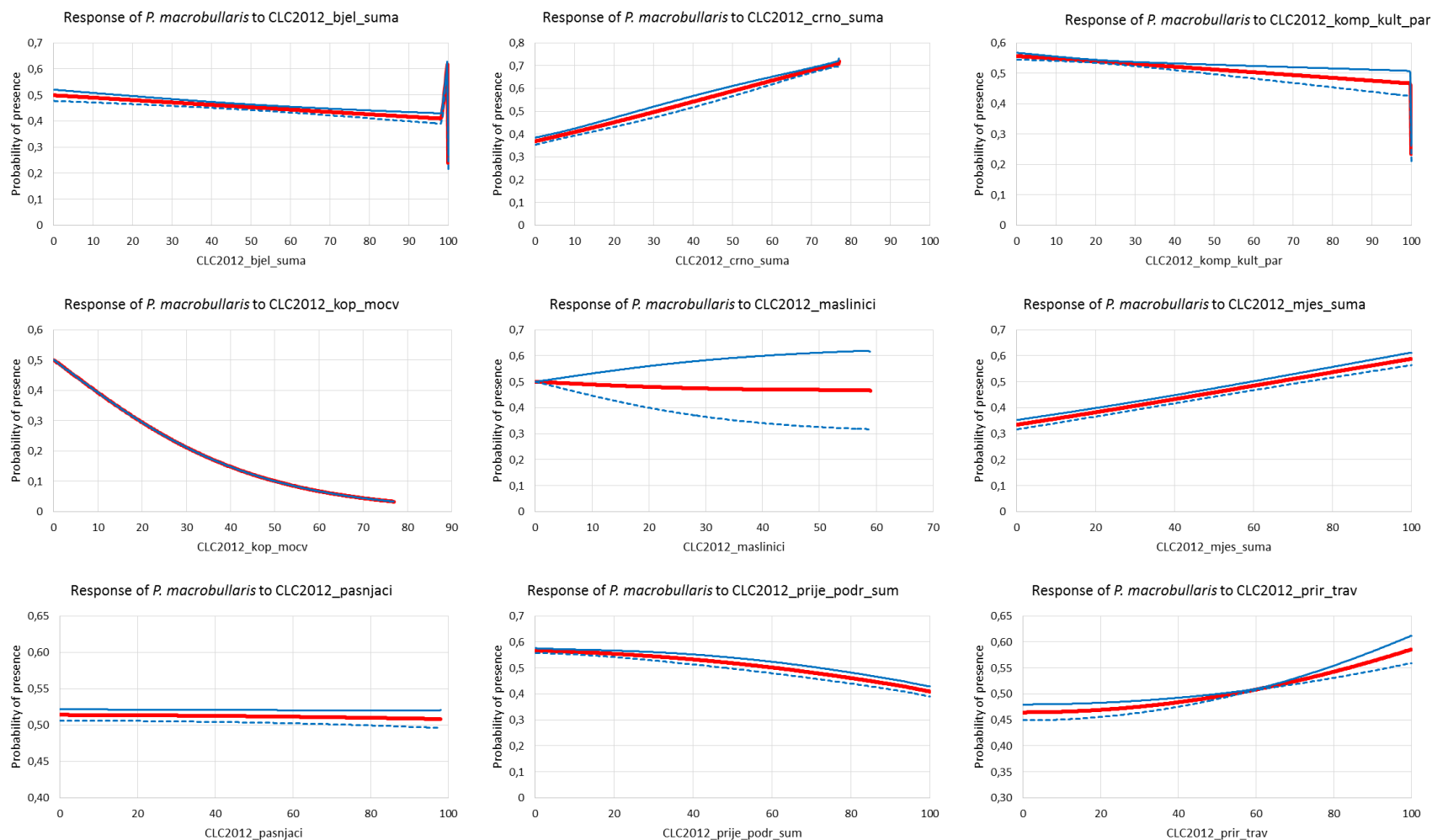


Jackknife test važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. kolombatovici* na trening setu podataka (gore lijevo), testnom setu podataka (gore desno) i za AUC na testnom setu podataka (dolje lijevo).

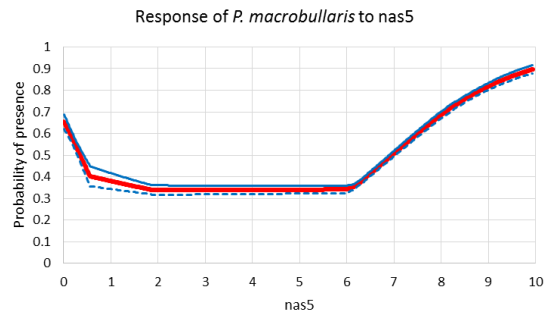
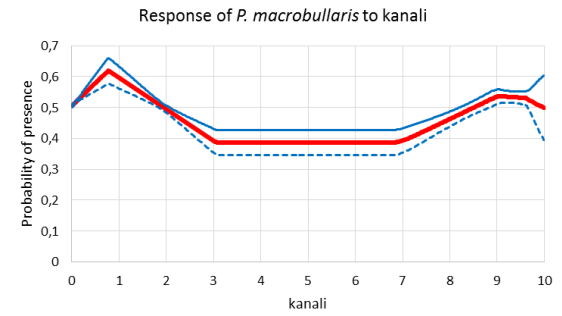
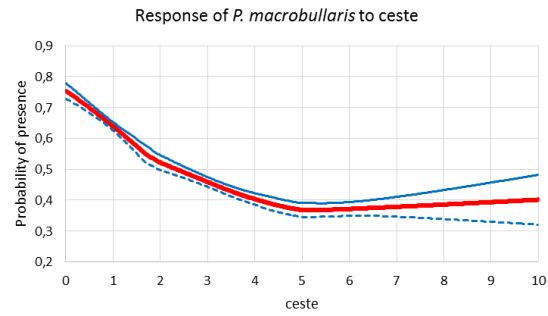
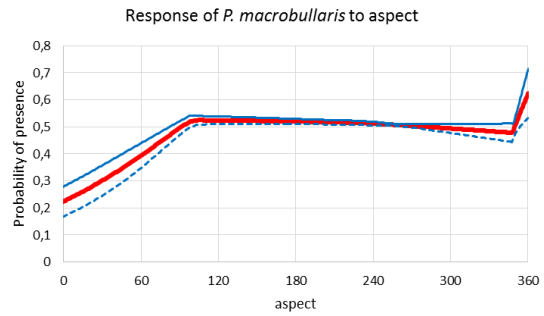
Prilog 11. Rezultati dobiveni s pomoću modela Maxent za vrstu *P. macrobullaris*.

Prilog 11.1. Krivulje odgovora vrste *P. macrobullaris* na ekogeografske čimbenike korištene za izradu Maxent modela povoljnih staništa.

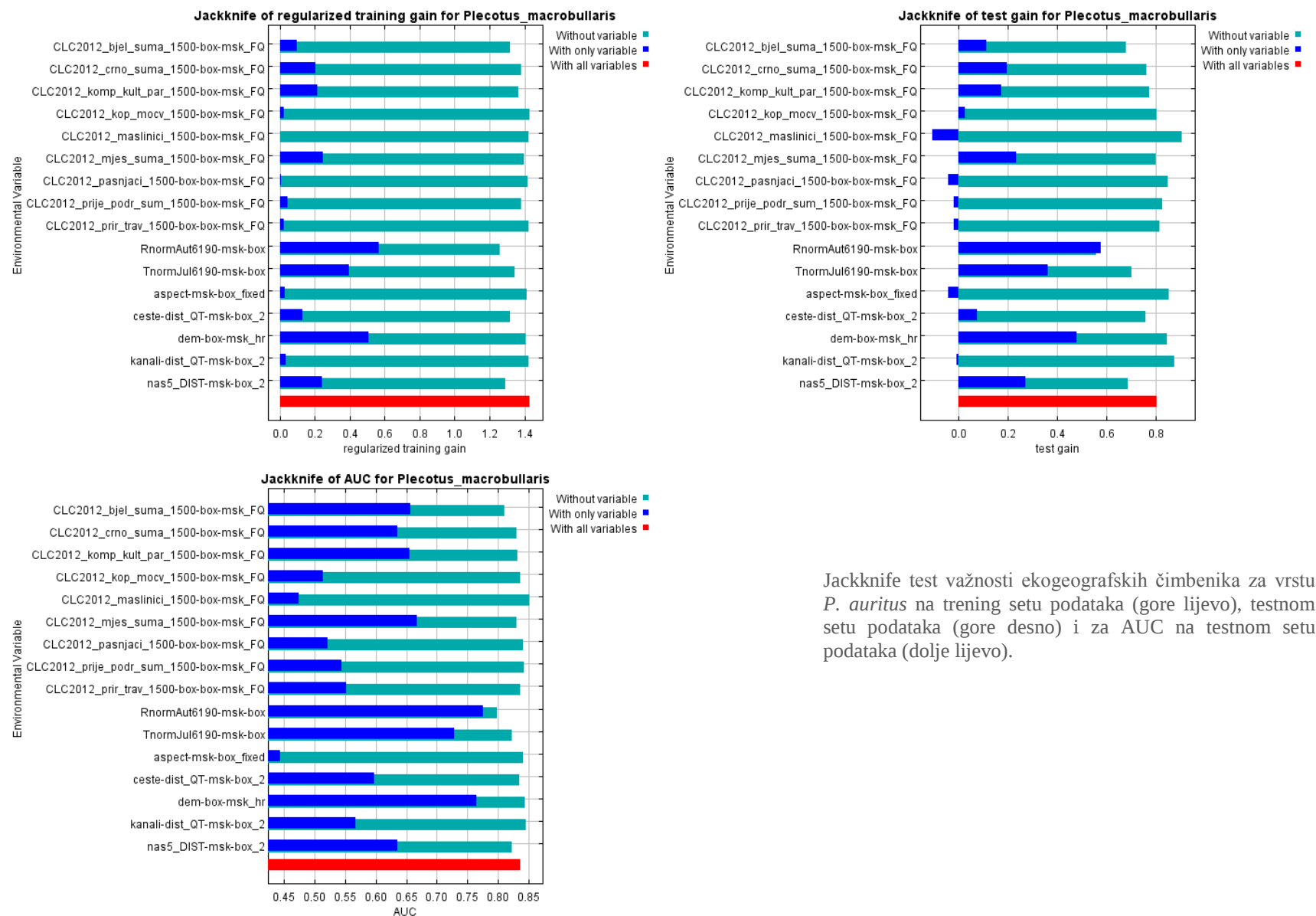
Krivulje prikazuju srednju vrijednost odgovora deseterostruke izvedbe modela Maxent (crveno) i srednju vrijednost standardne devijacije (plavo).



Prilog 11.1. – nastavak



Prilog 11.2. Rezultati Jackknife testa važnosti ekogeografskih čimbenika za vrstu *P. macrobullaris*.



Prilog 12. Usporedba prvih triju najvažnijih ekogeografskih čimbenika dobivenih izračunom modela ENFA i modela Maxent.

	ENFA	MAXENT
<i>P. auritus</i>	1. TnormJul6190	1. CLC2012_mjes_suma
	2. CLC2012_mjes_suma	2. dem
	3. dem	3. TnormJul6190
<i>P. austriacus</i>	1. nas	1. nas
	2. ceste	2. ceste
	3. CLC2012_nep_gr_podr	3. kanali
<i>P. kolombatovici</i>	1. CLC2012_mjes_suma	1. TnormJul6190
	2. TnormJul6190	2. CLC2012_mjes_suma
	3. CLC2012_maslinici	3. kanali
<i>P. macrobullaris</i>	1. CLC2012_moc_i_vris / dem	1. RnormAut6190
	2. RnormAut6190 / TnormJul6190	2. TnormJul6190
	3. CLC2012_mjes_suma	3. dem

Prilog 13. Popis korištenih kratica.

AUC – eng. area under the curve

DD - eng. data deficient

DEM – eng. digital elevation model

EGV - eng. ecogeographical variable

EN - eng. endangered

ENFA – eng. ecological niche factor analysis

ENMs – eng. environmental niche models

GIS – geografski informacijski sustav

HS - eng. habitat suitability

IUCN – eng. International Union for Conservation of Nature

LC - eng. least concern

MAXENT – eng. maximum entropy modeling

NT - eng. near threatened

ROC – eng. receiver operating characteristic

VU - eng. vulnerable

ŽIVOTOPIS

Maja Đaković rođena je 20. travnja 1981. godine u Slavonskom Brodu gdje je pohađala osnovnu školu te srednju školu (Prirodoslovno-matematičku gimnaziju). Na Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu 2006. godine brani diplomski rad s temom Mikroklimatske značajke staništa tijekom hibernacije šišmiša u špilji Veternica (mentor: prof. Milorad Mrakovčić) te stječe titulu Profesor biologije. Doktorski studij biologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu upisuje 2011. godine.

Od veljače 2007. godine radi u Hrvatskom prirodoslovnom muzeju u Zagrebu kao volonter, a od srpnja 2008. do prosinca 2010. godine kao stručni suradnik. Od početka rada na Hrvatskom prirodoslovnom muzeju aktivno sudjeluje u izradi Natura 2000 područja za šišmiše u Hrvatskoj. Angažirana je i na ostalim projektima primarno vezanim za šišmiše, ali i za sitne sisavce. Od siječnja 2011. godine radi u Centru za istraživanje i zaštitu prirode – Fokus. I dalje radi na projektima koji su primarno vezani za istraživanje i zaštitu šišmiša u Hrvatskoj.

Kao autor i koautor sudjelovala je u izradi dva originalna znanstvena članka objavljena u časopisima koje citira baza SCI, tri znanstvena rada objavljena u drugim časopisima, jednog stručnog članka te je sudjelovala na dva znanstvena skupa s ukupno tri priopćenja.

Tijekom godina sudjeluje u nastavi na Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu u sklopu kolegija Zoologija, Kralješnjaci i Ekologija kopnenih kralješnjaka.

Izvorni znanstveni radovi u CC časopisima:

Pavlinić I. i Đaković M. (2015). Identification of four *Plecotus* species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Croatia based on cranial characters. *Mammalia*, 80, 4, 385-394.

Pavlinić I., Đaković M. i Lojkić I. (2014). *Pseudogymnoascus destructans* in Croatia confirmed. *European Journal of Wildlife Research*, 61, 2, 325-328.

Znanstveni radovi u drugim časopisima:

Pavlinić I., Đaković M. i Tvrtković N. (2010). The Atlas of Croatian Bats, Part I. *Natura Croatica: periodicum Musei historiae naturalis Croatici*, 19, 2, 295-337.

- Pavlinić I. i Đaković M. (2010). The greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* in Croatia: present status and research recommendations. *Natura Croatica : periodicum Musei historiae naturalis Croatici*, 19, 2, 339-356.
- Pavlinić I., Đaković M. i Tvrtković N. (2011). The first records of maternity colonies of the Serotine bat, *Eptesicus serotinus* in Croatia. *Natura Croatica: periodicum Musei historiae naturalis Croatici*, 20, 2, 455-458.

Ostali radovi u drugim časopisima:

- Pavlinić I., Čač Ž., Lojkić I., Đaković M., Bedeković T. i Lojkić M. (2009). ŠIŠMIŠI – biološki rezervoari i potencijalni prijenosnici lyssavirusa. *Veterinarska stanica: znanstveno-stručni veterinarski časopis*, 40, 5, 297-304.

Znanstveni skupovi i radionice:

- Pavlinić I. i Đaković M. (2012). Bats activity in uncut and partially cut beech-fir forests in Croatia. *International symposium on the importance of bats as bioindicators*, Granollers, Španjolska. (Poster)
- Đaković M. i Pavlinić I. (2012). NATURA 2000-proposal of protected areas for bats in Croatia. *International symposium on the importance of bats as bioindicators*, Granollers, Španjolska. (Poster)
- Đaković M. i Pavlinić I. (2013). Bats and wind turbines-monitoring of bat activity and bat fatalities in Croatia. *Conference on Wind power and Environmental impacts*, Stockholm, Švedska. (Usmeno)